

**И.Ф. Пирко**

## **НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ РЕПРОДУКЦИИ ХРИЗАНТЕМЫ МЕЛКОЦВЕТКОВОЙ (*CHRYSANTHEMUM* × *HORTORUM BAILEY*) НА ЮГО-ВОСТОКЕ УКРАИНЫ**

хризантема мелкоцветковая, строение соцветий, формообразование, репродукция

В размножении растений участвуют как процессы, приводящие к их изменчивости (половая репродукция – ауткроссинг), так и процессы, обеспечивающие воспроизведение генотипов (апомиксис – агамоспермия, вегетативное размножение). Воспроизводство и размножение сортов хризантемы мелкоцветковой (*Chrysanthemum* × *hortorum* Bailey) на практике осуществляется одним из двух методов вегетативного размножения: искусственной партикуляцией (делением корневищ) или черенкованием. Однако в большинстве случаев при интродукции и селекции для получения генетически измененного материала возникает необходимость в использовании половой репродукции.

Цель работы – определение репродукционного потенциала хризантемы мелкоцветковой для разработки рациональных подходов в подготовке материала для отбора.

Объектом исследования были коллекционный (интродуцированные сорта) и селекционный (отселектированные гибридные формы) фонды хризантемы мелкоцветковой Донецкого ботанического сада НАН Украины. Основным методом исследования – сравнительный анализ визуальных наблюдений, морфометрических данных и количественных показателей, полученных в 1997–2001 гг.

Хризантема мелкоцветковая, как и большинство близкородственных ей видов рода *Dendranthema* (DC) Des Moul, имеет открытую рекомбинационную систему, позволяющую получить значительное количество потенциальных рекомбинантов. Перекрестному опылению у представителей этого рода способствует наличие диогогамии [13], а, в частности, протерандрии (рис. 1), характерной для большинства представителей семейства Asteraceae [3, 8, 9]. По способу переноса пыльцы хризантема относится к энтомофильным растениям, гетероклиное опыление у которых представлено как ксеногамией (опыление в пределах вида), так и гейтоногамией (опыление в пределах одного растения). Несмотря на то, что с генетической точки зрения последний вариант равноценен автогамии, у гетерозиготных организмов он также обеспечивает значительную долю изменчивости [12].

В связи с тем, что половой формой, характерной для хризантемы, является гиномонэция (женская однодомность) [10, 11], выражающаяся в наличии обоеполых и женских цветков в одном соцветии, способность к образованию семян у её культиваров зависит от особенностей строения и соотношения различных типов цветков в соцветии, что в свою очередь является критерием для объединения культиваров в классы. В связи с этим способность к половой репродукции нами была рассмотрена не только в пределах всего фенотипа, но и в пределах каждого класса отдельно.

По общепринятой классификации, разработанной для хризантемы садовой Дрезденским институтом садоводства в 1960 году, все её культивары по строению соцветий объединяют в 10 классов: немахровые, полумахровые, анемоновидные и махровые (7 классов) – отогнутые, плоские, полушаровидные, шаровидные, кудрявые, помпонные и лучистые, которые отличаются друг от друга по форме и расположению

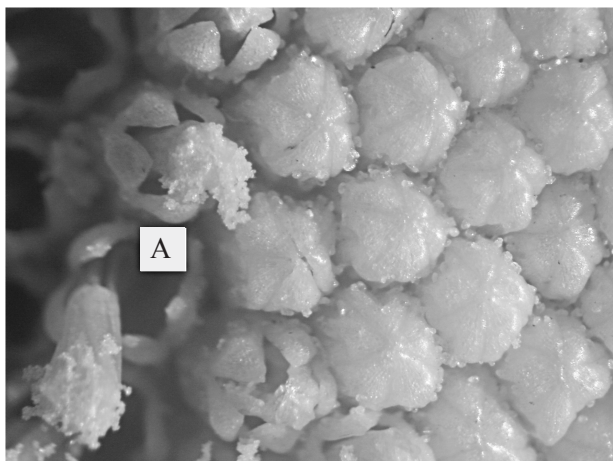


Рис. 1. Созревание трубчатых цветков в соцветии хризантемы мелкоцветковой. А – вынос зрелой пыльцы рыльцем столбика, лопасти которого ещё не раскрыты

ложноязычковых цветков [1, 2, 14]. К ним К.Ф. Дворяниновой был добавлен к ним еще один класс – пауковидных, соцветия которых состоят из 1 – 3 рядов функционально женских ложноязычковых цветков, а также удлинённых трубчатых, «с зубцами, крючками или раструбом на конце» [2].

На момент исследований в фенотипе хризантемы мелкоцветковой ДБС были представлены культивары только трех классов махровых – плоские, полушаровидные и помпонные. В данном исследовании они были рассмотрены нами как один класс, так как в функциональном отношении их соцветия идентичны, поскольку состоят преимущественно из однополых (женских) цветков, среди которых размещены обоеполые цветки (от нескольких штук до несколько десятков).

При сравнении способности к половой репродукции культиваров коллекционного и селекционного фондов было выявлено, что наибольший процент плодоносящих культиваров имеют классы с немахровыми соцветиями, состоящими преимущественно из обоеполых трубчатых цветков, окруженных 1 – 3 рядами ложноязычковых (“дикий” тип) (таблица). Однако, несмотря на то, что эти культивары отличаются регулярным образованием вызревших семян (в условиях ДБС – при искусственном дозаривании), семенная продуктивность в пределах класса у них сильно варьирует. По нашим наблюдениям, меньшее количество семян дают культивары с ранним сроком цветения. Так, например, сорт Белая ромашка, цветущий в августе, образует всего 2 – 3 вызревших семянки с одного соцветия, в то время как у сорта Сестрица Алёнушка, цветущего в сентябре-октябре, на одном соцветии их вызревает до 200. Один из немахровых ложечковидных гибридов (4-62-8) из семенного потомства сорта Сестрица Алёнушка, цветущий в июле, семена не завязывает. Влияние на плодоношение ранних сортов, по нашему мнению, могут оказать два фактора. Один из них – отсутствие основного опылителя *Eristalis tanax* L. из семейства мух журчалок (Syrphidae), массовый лёг которого наблюдается в сентябре – октябре. Второй – негативное влияние высоких температур на процессы оплодотворения и эмбриогенеза.

В остальных классах процент плодоносящих культиваров значительно ниже и постепенно снижается в соответствии с изменением строения соцветия при формообразовании в том или ином направлении. В работах В.С. Ябровой-Колаковской [14] отмечено, что формообразование у хризантемы по признаку «строение соцветия» идет в трех направлениях: а) формирование «махровых» соцветий – замещение обоеполых трубчатых цветков однополыми (женскими) ложноязычковыми; б) формирование «анемоновидных» соцветий – увеличение длины трубки венчика обоеполых цветков

Таблица. Способность к половой репродукции культиваров хризантемы мелкоцветковой коллекционного и селекционного фондов Донецкого ботанического сада НАН Украины 1997 – 2001 гг.

Классы	Количество культиваров по классам		Количество культиваров с отмеченной половой репродукцией		
	шт.	%	шт.	%	
				по классу	по фонду
<b>Исходная коллекция</b>					
Немахровые	11	15	11	100	15
Полумахровые	16	22	8	50	11
Анемоновидные	5	7	2	40	2
Махровые	41	56	13	31	18
Итого:	73	100	34		46
<b>Отборы трех поколений поликроссного потомства</b>					
Немахровые	75	26	74	99	26
Полумахровые	115	41	71	62	25
Анемоновидные	9	3	5	56	2
Махровые	82	29	28	34	10
Пауковидные	3	1	-	-	-
Итого:	284	100	178		63
<b>Общий фенотип</b>					
Немахровые	86	24	85	99	24
Полумахровые	131	37	79	60	22
Анемоновидные	14	4	7	50	2
Махровые	123	34	41	33	12
Пауковидные	3	1	-	-	-
Всего:	357	100	212		60

(удлинение более, чем в 2 раза приводит к образованию «пауковидных» соцветий); в) формирование «ложечковидных» соцветий – изменение формы краевых ложноязычковых цветков (срастание венчика в трубку на  $\frac{1}{2}$  –  $\frac{3}{4}$  длины) и далее формирование лучистых соцветий – полное срастание ложноязычковых цветков в трубку. Замещение обоеполых цветков однополыми, равно как и увеличение трубки венчика у обоеполых цветков, приводят к затруднению энтомофильного опыления. Во-первых, большинство опылителей хризантемы питаются пыльцой и соцветия с однополыми женскими цветками не посещают или посещают крайне редко. Во-вторых, увеличение длины трубки двуполых цветков выше определённого предела при неизменном составе опылителей затрудняет или делает невозможным доступ насекомых к пыльце. По нашим наблюдениям, плодоношение наблюдается только у тех культиваров с анемоновидными соцветиями, длина трубки обоеполых цветков у которых не превышает 1 см. Дальнейшее увеличение её длины при формообразовании приводит не только к затруднению опыления, но и к редукации андроцея, а в отдельных случаях и гинецея (у лучистых и пауковидных соцветий). В то же время, если снижение фертильности у махровых, анемоновидных и пауковидных соцветий можно объяснить наличием резких структурных изменений в строении соцветий, то достаточно большая доля (до 40 – 50%) (см. таблицу) бесплодных культиваров по классу полумахровых может быть только при наличии существенных функциональных нарушений, обусловленных либо генотипом (стерильность гибридная), либо влиянием

среды, поскольку в структурном отношении они незначительно отличаются от "дикого" типа.

Необходимо отметить также, что грань между классами (немахровые и полумахровые, а также полумахровые и махровые) очень нечёткая. Дело в том, что принадлежность культиваров к тому или иному классу в данном случае зависит от соотношения в соцветии ложноязычковых (женских) и трубчатых (обоеполых) цветков, которое, по нашим наблюдениям, не является постоянным и зависит от влияния внешних факторов. Было отмечено, что не только соотношение, но и общее количество цветков в соцветии сильно варьирует по годам, а также в течение одной вегетации в пределах одного растения. Последнее связано с тем, что закладка цветочных почек у хризантемы начинается с терминального побега и затем поочерёдно почки закладываются на побегах первого, второго и последующих порядков [4]. В связи с этим процесс сильно растянут во времени (до 3 – 4 недель) и флуктуации внешних условий в течение этого периода приводят к различным изменениям (рис 2.). Так, при визуальных наблюдениях нами отмечено, что низкая влажность воздуха при температуре выше 28°C в период закладки цветочных почек приводит к снижению махровости, т.е. преимущественному образованию обоеполых и уменьшению количества женских цветков, что подтверждает выводы, сделанные в работах Е.Г. Мининой [7] и Р.Е. Левиной [5 – 6] о влиянии на сексуализацию цветка влажности воздуха и температурного режима в период закладки генеративных органов.

Таким образом, изучение соотношения культиваров, у которых было отмечено образование выполненных семян, и общего количества культиваров по классам, отдельным выборкам и по фенофонду в целом позволило выявить определённую тенденцию – последовательное снижение способности к половой репродукции по классам, т.е. при изменении строения соцветия в процессе формообразования. В то же время, среди отборов из поликроссного потомства наблюдается повышение, в сравнении с исходной коллекцией, доли фертильных культиваров почти во всех классах, что связано с повышением в фенофонде в ходе селекционных работ процентного соотношения культиваров, в соцветиях которых преобладают обоеполые цветки. Это связано с тем, что соцветия с обоеполыми цветками, во-первых, в большинстве случаев имеют нормальную

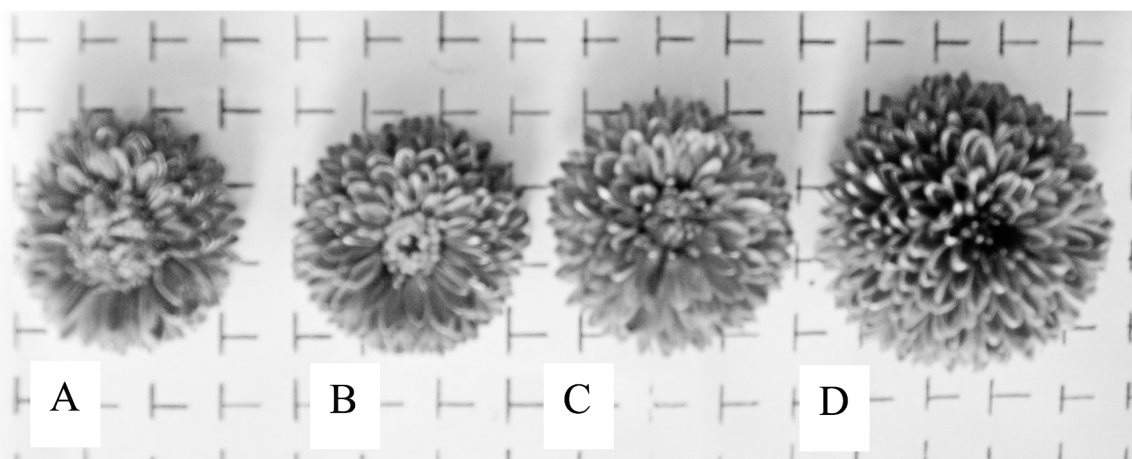


Рис. 2. Изменение строения соцветий *Chrysanthemum × hortorum* Bailey 'Ветреница' в пределах одного растения.

А – частное соцветие (корзинка) на побеге I порядка с ярко выраженным диском из трубчатых цветков; В – корзинка на побеге II порядка, диск ещё хорошо заметен, но размеры его в два раза меньше предыдущего; С – корзинка на побеге III порядка, количество трубчатых цветков уменьшилось, очертания диска нечёткие, диаметр соцветия увеличился; D – корзинка на побеге IV порядка, количество трубчатых цветков незначительное, диск не выражен, диаметр соцветия значительно больше, чем у терминальной корзинки (А).

фертильность, а во-вторых, являются донорами пыльцы для культиваров с махровыми (женскими) соцветиями. Следовательно, повышение доли культиваров, способных продуцировать пыльцу при характерной для хризантемы мелкоцветковой гетероклиной системы опыления, приводит к увеличению частоты рекомбинаций в пределах фенотипа, что, в свою очередь, определяет качество получаемого селекционного материала и эффективность последующих селекционных работ.

1. Горобець В.Ф. Хризантемы відкритого ґрунту. – Київ: Б.в. – 2003. – 42 с.
2. Дворянинова К.Ф. Хризантемы. – Кишинев: Штиинца. – 1982. – 162 с.
3. Дорофеев В.Ф., Лаптев Ю.П., Чекалин Н.М. Цветение, опыление и гибридизация растений – М.: ВО «Агропромиздат», 1990. – 145 с.
4. Карандасова О.С. Биология цветения хризантем // Интродукция и экология растений. – 1987. – Вып. 10. – С. 49–60.
5. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы). – М.: Наука, 1981. – 96 с.
6. Левина Р.Е. Дифференциация пола у растений // Экология опыления. Межвуз. сб. науч. трудов. – Пермь: Б.и., 1979. – С. 62–67.
7. Минина Е.Г. Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. – 198 с.
8. Недолужко А.И., Дудкин Р.В., Фадеев К.Е. Цветение и опыление природных видов дендрантем в культуре // Труды второй международной конференции по анатомии и морфологии растений. – СПб.: Б.и., 2002. – С. 74–77.
9. Поляков П.П. Систематика и происхождение сложноцветных. – Алма-Ата: Наука – 1967. – 335 с.
10. Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. – М.; Л.: Наука – 1960. – 2. – С. 9–19.
11. Словарь ботанических терминов / Под общ. ред. И.А. Дудки– Киев: Наук. думка, 1984. – 308 с.
12. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. – М.: Мир, 1982. – 488 с.
13. Соснихина С. П. Значение систем несовместимости для эволюции перекрестного опыления и самоопыления у покрытосеменных растений // Успехи современной генетики. – 1974. – Вып. 5. – С. 210–220.
14. Яброва-Колаковская В.С. Классификация садовых хризантем // Труды Сухумского ботан. сада ГССР. – 1962. – Вып. 14. – С. 91–102.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 7.09.2007

УДК 581.16:635.9

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ РЕПРОДУКЦИИ ХРИЗАНТЕМЫ МЕЛКОЦВЕТКОВОЙ  
(*CHRYSANTHEMUM* × *HORTORUM* BAILEY) НА ЮГО-ВОСТОКЕ УКРАИНЫ  
И.Ф. Пирко

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Рассмотрены некоторые особенности системы скрещивания и системы опыления культиваров (*Chrysanthemum* × *hortorum* Bailey). Показано изменение способности к половой репродукции при её формообразовании. Определён репродукционный потенциал фенотипа *Chrysanthemum* × *hortorum* и его изменения в процессе селекции в Донецком ботаническом саду.

UDC 581.16:635.9

SOME ASPECTS OF SMALL-FLOWERED *CHRYSANTHEMUM*  
(*CHRYSANTHEMUM* × *HORTORUM* BAILEY) REPRODUCTIVE BIOLOGY.  
I.F. Pirko

Donetsk Botanical Gardens, Nat. Acad. of Sci. of Ukraine

Some peculiarities of *Chrysanthemum* × *hortorum* Bailey recombination system are considered. Change of ability to sex reproduction under morphogenesis is shown. Reproductive potential of *Chrysanthemum* × *hortorum* Bailey phenofund in the Donetsk Botanical Gardens is defined as well as its alternations in selection process.