

И.Ф. Пирко

МОРФОБИОЛОГИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ *DENDRANTHEMA ZAWADSKII* (HERBICH) TZVELEV

Dendranthema zawadskii (Herbich) Tzvelev, интродукция, изменчивость, морфобиологический потенциал, динамика фенофонда

Введение

Успешность интродукции в значительной степени определяется некоторой избыточностью генетической информации разных иерархических уровней (геномов, генотипов, генофондов), так как одним из основных показателей стабильности и эффективности биологических систем является внутреннее разнообразие, которое, наряду с другими факторами, лежит в основе устойчивости их функционирования в условиях нестабильной среды [3, 10, 12, 16]. Чем выше уровень организации систем, тем они устойчивее к влиянию средовых факторов. Поэтому наиболее целесообразным при интродукции является использование популяционного подхода, так как именно популяция является элементарной единицей эволюционного процесса, способной обеспечить непрерывность существования вида неопределенно долгое время. Решающее значение при этом имеют процессы, направленные на формирование в популяции максимального внутривидового разнообразия, что при интродукции может быть достигнуто двумя путями: расширением масштабов интродукции (увеличением количества интродуцируемых образцов), либо за счет использования потенциала изменчивости интродуцированных организмов. Реализация этого потенциала под давлением естественного и, как правило, искусственного отбора обеспечивает не только устойчивость вида к средовым факторам пункта интродукции, но и сохранение или повышение его хозяйственной ценности [4, 6, 9, 17, 20].

Цель исследования

Цель исследования – определить морфобиологический потенциал дендрантемы Завадского (*Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvelev), интродуцированной в Донецкий ботанический сад НАН Украины (ДБС) и установить перспективность интродукционных и селекционных работ с растениями этого вида при наличии ограниченного исходного генетического разнообразия.

Объекты и методы исследования

Морфобиологический потенциал, являющийся объектом исследования, определяется как резерв модификационной, комбинационной и мутационной изменчивости морфологических и биологических признаков отдельного генотипа или генофонда растений. По Н.П. Ященко [18] это понятие обозначено как «биоморфологический потенциал». В связи с тем, что определение «биоморфологический» у многих исследователей ассоциируется с термином «биоморфа», что резко сужает объем обозначаемого понятия, оно инвертировано нами в «морфобиологический». В зависимости от предмета исследования морфобиологический потенциал, по нашему мнению, может быть разделен на *фенетический*, описывающий морфы и градации отдельных признаков (фены) и *фенотипический*, характеризующий сочетания морф и градаций комплекса изучаемых признаков либо всех признаков организма (фенотипы). В данном исследовании нами рассмотрен фенетический морфобиологический потенциал, величину которого вычисляли по амплитуде (для количественных) или спектру варьирования (для качественных) признаков.

Исходным материалом для исследования послужил образец *D. zawadskii* западносибирского происхождения, который является типичным представителем данного вида.

Для выявления модификационного потенциала его генотипа в условиях пункта интродукции наблюдения проводили на растениях размноженных вегетативно и выращиваемых в течение 5 лет в условиях высокого агрофона (подкормки, поливы, прополки, рыхления) и параллельно в течении 2 лет в боярных условиях на низком агрофоне (из агротехнических мероприятий только прополки). При изучении потенциала модификационной изменчивости рассматривали

20 морфологических признаков: 17 количественных и 3 качественных, а также 7 биологических: засухоустойчивость, зимостойкость, устойчивость к патогенам, устойчивость к полеганию, сроки начала цветения, способность к плодоношению, способность к вегетативному размножению. Полученные данные и морфобиологическая характеристика интродуцента в условиях пункта интродукции в полном объеме опубликованы ранее [15].

Изучение потенциальной комбинационной и мутационной изменчивости проводили при использовании естественной рекомбинации и экспериментального мутагенеза по методикам принятых в селекционной практике [1, 2, 5]. В качестве мутагенов применяли алкилирующие соединения из группы супермутагенов: диметилсульфат (ДМС), диэтилсульфат (ДЭС), нитрозометилмочевину (НММ) и нитрозоэтилмочевину (НЭМ). При обработке семян мутагенами использовали методику, предложенную Н.Н. Зоз [8]. Описание морфологических признаков растений проводили на генеративной стадии. В ходе эксперимента изучены 93 рекомбинантных растения, полученных из семян первой репродукции и 423 растения, полученных в результате совместного действия рекомбинации и мутагенеза. При этом рассматривали 8 морфологических и 7 биологических признаков. Окраску язычковых цветков (основной тон и интенсивность окрашивания) определяли по шкале цветовых тонов В.К. Негробова [13]. Фенологические наблюдения проводили по общепринятой методике [11].

Результаты исследований и их обсуждение

Анализ модификаций зафиксированных нами в ходе исследований показал, что большинство изучаемых признаков имеют значительную амплитуду варьирования. Наиболее подвержены модификациям линейные размеры листа, количество соцветий на побеге и сроки начала цветения. Значительно изменяется и репродукционная способность: под действием средовых факторов варьирует количество вызревших семян и их всхожесть, а также количество побегов возобновления. В течение первых 4 лет культивирования в условиях ДБС существенным модификациям был подвержен габитус растений, который зависит от целого комплекса признаков побеговой системы (длины осевого побега, направления роста, количества боковых побегов, вариантов ветвления и т.д.). По габитусу зафиксированы 3 разные морфы, одна из которых, раскидистая (с ортотропными побегами 70–80 см высотой, мезотонным характером ветвления и 1–2 порядками боковых побегов) воспроизводится ежегодно, начиная с 4-го года культивирования. Константными признаками при любых условиях оставались строение соцветия (количество рядов ложноязычковых цветков) и окраска соцветия.

Рекомбинация при вынужденном самоопылении (в условиях изоляции) привела к декомпозиции генетического материала исходного образца. У полученного семенного потомства отмечен широкий размах варьирования по количественным признакам вегетативных органов (рис. 1), что указывает на высокую гетерозиготность исходного образца по полигенным комплексам, обеспечивающую его экологическую пластичность. Окраска соцветий у сеянцев варьировала в пределах одного тона (сиреневого), и отдельные растения отличались друг от друга только по интенсивности его проявления (табл. 1), что также свидетельствует о полигенном наследовании, гетерозиготности полигенов и диморфности признака (доминантные аллели детерминируют синтез пигмента, обеспечивающего сиреневую окраску, рецессивные – определяют белую окраску). Выявлен также ряд качественных изменений по строению соцветий и габитусу растений (табл. 2).

Однако полученное разнообразие по декоративным признакам в сформированной культивенной популяции *D. zawadskii* оказалось недостаточным. Для стимулирования формообразования и был применен экспериментальный мутагенез.

В опытах по индукции мутаций у *D. zawadskii* значительно расширены амплитуда и спектр варьирования основных декоративных и хозяйствственно-биологических признаков. С момента использования первого из мутагенов (ДМС) в популяции началось накопление мутантных генотипов, поэтому впоследствии расширение формового разнообразия отмечено как в вариантах опыта, так и в контроле, поскольку используемый в опытах семенной материал получали при неконтролируемых скрещиваниях. Не исключена также возможность интрогрессии генетического материала культиваров *Dendranthema × hortorum* Bailey в генофонд *D. zawadskii*, так как *D. zawadskii*, по предположению некоторых авторов [7, 14, 19], является одной из предковых форм, участвовавших в становлении современных сортов мелкоцветковых садовых дендрантов.

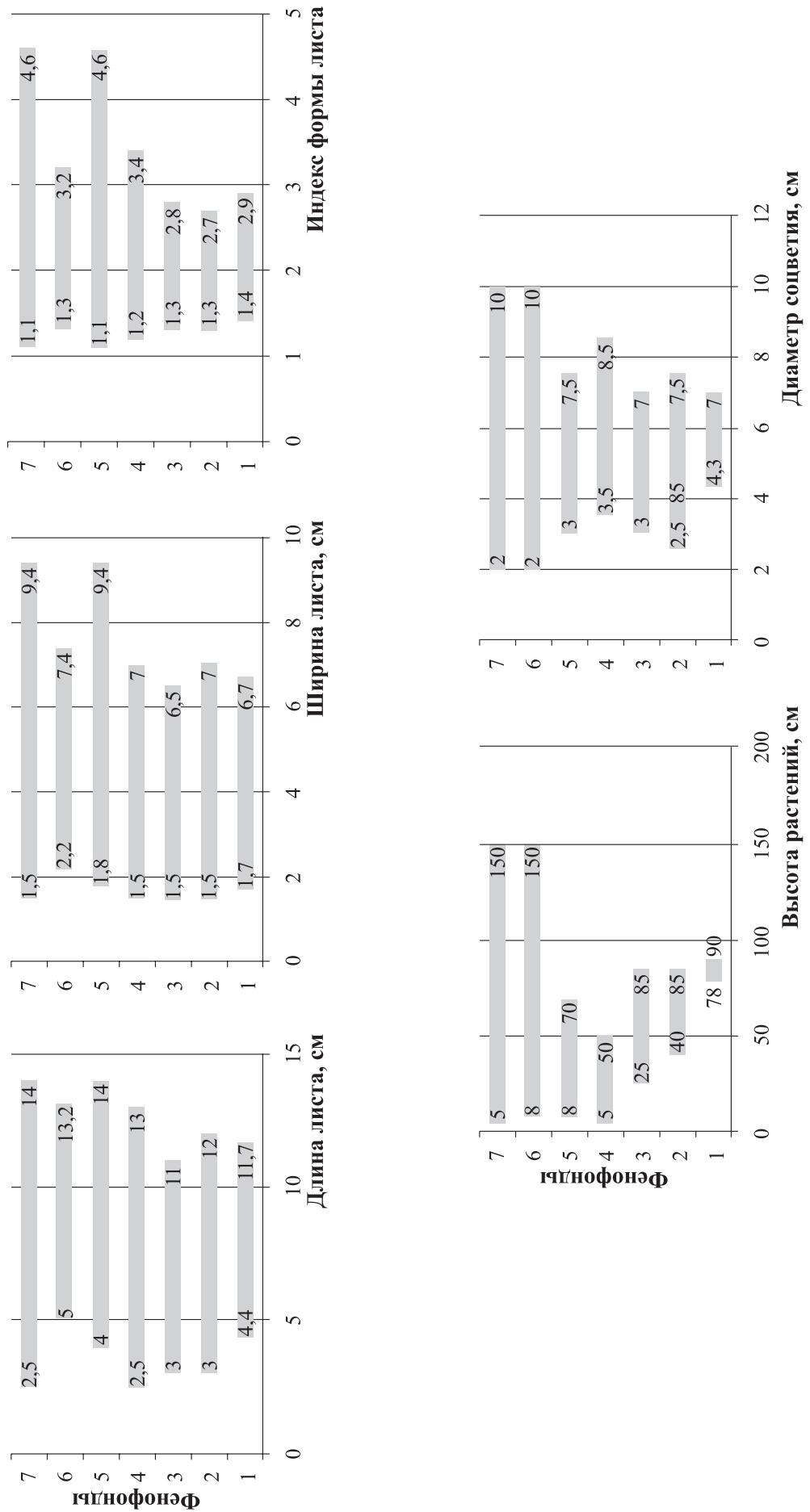


Таблица 1. Распределение признака «окраска соцветия» *Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvelev

Исходный фенотип	Рекомбинантные растения			Экспериментальные фенофонды			Общий фенофонд
	диметилсульфатом	нитрозометилмочевиной	нитрозоэтилмочевиной	диэтилсульфатом			
белая	белая	белая	белая	белая	белая	белая	белая
сиреневая 1				сиреневая 1	сиреневая 1	сиреневая 1	сиреневая 1
сиреневая 2	сиреневая 2	сиреневая 2	сиреневая 2	сиреневая 2	сиреневая 2	сиреневая 2	сиреневая 2
сиреневая 3	сиреневая 3	сиреневая 3	сиреневая 3	сиреневая 3	сиреневая 3	сиреневая 3	сиреневая 3
сиреневая 4	сиреневая 4	сиреневая 4	сиреневая 4	сиреневая 4	сиреневая 4	сиреневая 4	сиреневая 4
сиреневая 5							сиреневая 5
				розовая 1	розовая 1	розовая 1	
					розовая 2	розовая 2	
					розовая 3	розовая 3	розовая 3
					бежевая	бежевая	бежевая
				лососево-розовая 2	лососево-розовая 2	лососево-розовая 2	
				лососево-розовая 3	лососево-розовая 3	лососево-розовая 3	лососево-розовая 3
				лососевая	лососевая	лососевая	лососевая
				терракотовая 2	терракотовая 2	терракотовая 2	терракотовая 2
				терракотовая 3	терракотовая 3	терракотовая 3	терракотовая 3
				кремовая	кремовая	кремовая	кремовая
				желтая 1	желтая 1	желтая 1	желтая 1
					желтая 2	желтая 2	желтая 2
					желтая 3	желтая 3	желтая 3
абрикосовая							абрикосовая
				желто-сиреневая	желто-сиреневая	желто-сиреневая	желто-сиреневая
					кремово-розовая	кремово-розовая	кремово-розовая
					бело-розовая	бело-розовая	бело-розовая
					буро-розовая	буро-розовая	буро-розовая
					ало-розовая	ало-розовая	ало-розовая
малиновая				малиновая	малиновая	малиновая	малиновая
					калино-красная	калино-красная	калино-красная

Примечания: 1 – бледная, 2 – светлая, 3 – средняя, 4 – темная, 5 – ультра.

Таблица 2. Распределение признаков «строение соцветия» и «форма растения» *Dendranthema zawadskii* (Herbich)

Исходный фенотип	Экспериментальные фенофонды				Общий фенофонд
	Рекомбинантные растения	диметилсульфатом	нитрозометилмочевиной	нитроэтилмочевиной	
Строение соцветия					
1-рядное	1-рядное	1-рядное	1-рядное	1-рядное	1-рядное
		2–3-рядное	2–3-рядное	2–3-рядное	2–3-рядное
		полумахровое	полумахровое	полумахровое	полумахровое
				1-рядное анемоновидное	—
					2–3- рядное анемоновидное
					1-рядное ложечковидное
Форма растения (габитус)					
раскидистая	раскидистая	раскидистая	раскидистая	раскидистая	раскидистая
шаровидная	шаровидная	шаровидная	шаровидная	шаровидная	шаровидная
прямостоячая	прямостоячая	прямостоячая	прямостоячая	прямостоячая	прямостоячая
			распростертая		распростертая

Среди семенного потомства под действием мутагенов в большинстве случаев наблюдали пролонгирование вегетационного периода и, как следствие, более поздние сроки бутонизации и цветения, что привело к смещению периода массового цветения популяций *D. zawadskii* и *D. hortorum* и тем самым повысило вероятность интрогрессии. Однако спектр и частоты новых морф качественных признаков, а также амплитуда варьирования изучаемых количественных признаков среди опытных растений выше, чем в контроле, что позволяет предполагать их мутагенное происхождение и свидетельствует об эффективности использованных мутагенов.

Комплексное использование рекомбинации и мутагенеза позволило значительно расширить амплитуду и спектр варьирования таких важных для *D. zawadskii* декоративных признаков, как строение и окраска соцветия, форма и высота растения. Анализ разнообразия окраски и строения соцветий показал, что полученные в результате рекомбинации и мутагенеза морфы у *D. zawadskii* гомологичны морфам современных культиваров *D. hortorum*. Так, например, по строению соцветий формообразование идет в трех направлениях от «дикого типа»:

- увеличение количества рядов язычковых цветков, вплоть до формирования маxовых соцветий, которые состоят преимущественно из язычковых цветков и не имеют выраженного «диска» из трубчатых;

- изменение формы и (или) удлинение трубки венчика обоеполых дисковых цветков, что приводит к формированию так называемых «анемоновидных», а в дальнейшем и «пауковидных» соцветий;

- изменение строения, формы и размеров язычковых цветков, например, срастание венчика в трубку и формирование соцветий с «ложечковидными», «очиновидными» или «лучистыми» («игловидными») язычковыми цветками, в зависимости от степени срастания. Современный сортимент *D. hortorum* отличается огромным многообразием по строению, форме и размерам язычковых цветков. Отмечено также, что преобразования могут идти как в одном из направлений, так и в двух–трех направлениях параллельно. В то же время усложнение морф в том или ином направлении носит градуалистический характер, т.е. обусловлено накоплением изменений в ряду поколений, что позволяет выделить филогенетические линии по этим признакам.

В эксперименте с *D. zawadskii* выявлены преобразования во всех трех направлениях (рис. 2). Однако если увеличение количества рядов язычковых цветков под действием мутагенов наблюдали в каждом опыте, а частота 2–3-рядных соцветий достигала 30%, то «анемоновидные» соцветия выявлены только под действием мутагенов, обладающих полиплоиденным эффектом – НЭМ и ДЭС. Единственное растение с «ложечковидными» язычковыми цветками выделено также в опыте с ДЭС.

При изучении динамики высоты и формы растений выявлено, что формирование этих признаков в популяции идет в соответствии с адаптивной стратегией большинства травянистых растений в процессе приспособления к засушливым условиям степной зоны, т.е. в направлении уменьшения общего объема растения (см. рис. 1).

В случае выщепления полиплоидных форм, как, например, в опытах с НЭМ и ДЭС, жизнеспособными оказываются только те растения, у которых увеличение высоты сопряжено с уменьшением размеров листовой пластинки и (или) повышением степени ее рассеченности и, наоборот, увеличение размеров листовой пластинки – с уменьшением высоты, а также с сокращением количества побегов и порядков ветвления.

По результатам проведенного эксперимента нами рассмотрена динамика фенофонда популяции *D. zawadskii* по изучаемым признакам. При этом сопоставлено модификационное разнообразие морфобиологических признаков (по годам в пределах клона) с разнообразием рекомбинантного семенного потомства, а также семенного потомства, полученного в результате совместного действия рекомбинации и мутагенеза. Для оценки полученного разнообразия определяли величину реализованного морфобиологического потенциала, которую вычисляли по приращению размаха варьирования признаков (табл.3).

Размах исходной модификационной изменчивости принят нами за 100%. При этом выявлено, что амплитуда реализованной комбинационной изменчивости по признакам «габитус растения» и «строительство соцветия» не изменилась. Прежними остались как размах, так и спектр варьирования. Амплитуда варьирования по признакам, характеризующим линейные размеры и индекс формы листа, расширилась за счет смещения границ варьирования на 7–23%.

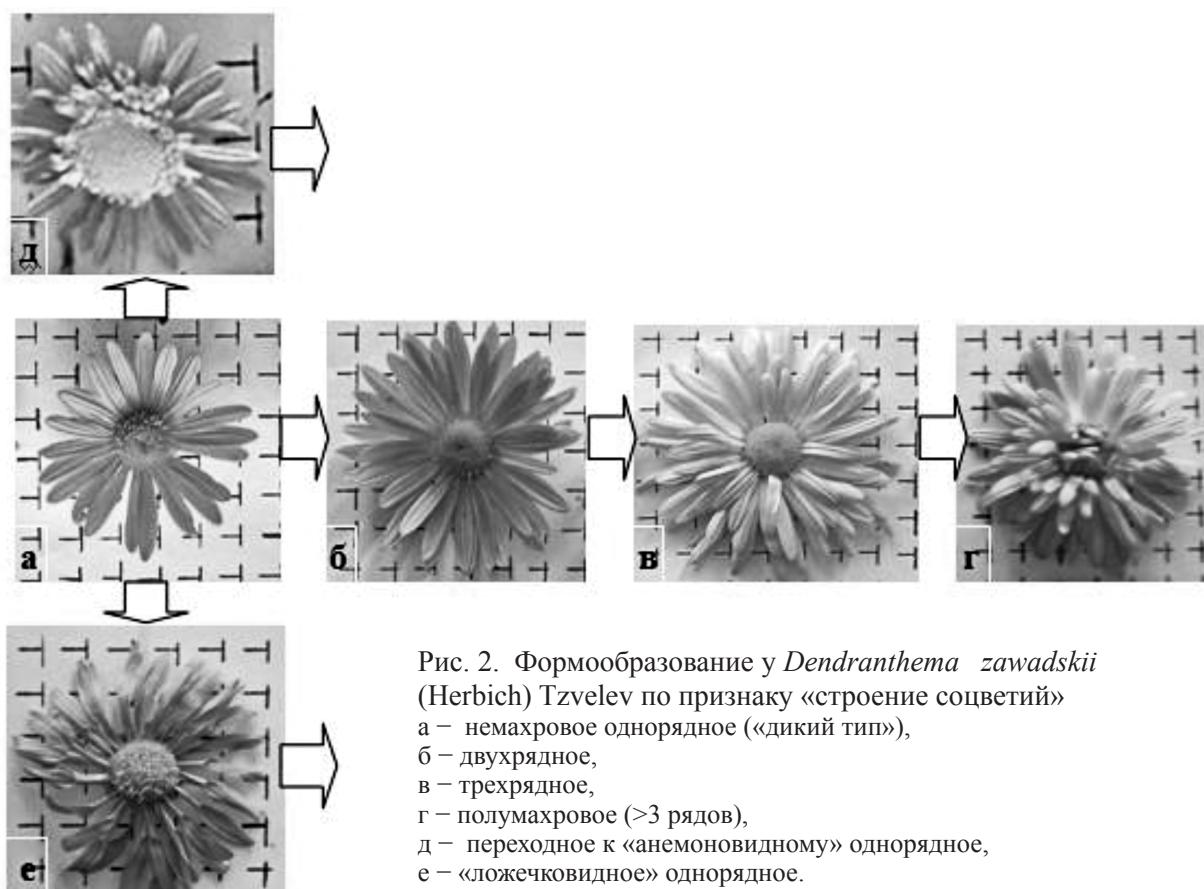


Рис. 2. Формообразование у *Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvelev по признаку «строительство соцветий»
а – немахровое однорядное («дикий тип»),
б – двухрядное,
в – трехрядное,
г – полумахровое (>3 рядов),
д – переходное к «анемоновидному» однорядное,
е – «ложечковидное» однорядное.

Таблица 3. Амплитуда варьирования и реализованный потенциал изменчивости морфобиологических признаков в популяции *Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvelev в Донецком ботаническом саду НАН Украины

Признаки	Амплитуда варьирования признаков			Реализованный потенциал, %	
	исходная форма	семенное потомство	мутантное семенное потомство	КИ	КМИ
Высота растения	78–90 см	40–85 см	5–150 см	375	1108
Габитус	3 морфы	3 морфы	4 морфы	0	33
Длина листа	4,4–11,7 см	3,0–12,0 см	2,5–14,0 см	23	58
Ширина листа	1,7–6,7 см	1,5–7,0 см	1,5–9,4 см	10	58
Индекс листа	1,4–2,9	1,3–2,9	1,1–4,6	7	133
Строение соцветия	1 морфа	1 морфа	5 морф	0	400
Окраска соцветия	1 морфа	2 морфы	17 морф	100	1700
Диаметр соцветия	4,3–7,0 см	2,5–7,5 см	2,0–10 см	85	196
Сроки начала цветения	1-10.VII-20-30.X	1-10.VII – 20-30.X	1-10.VII – 10-20.XI	0	16

Примечания: КИ – комбинационная изменчивость, КМИ – комбинационная и мутационная изменчивость.

Более значительно изменилась амплитуда варьирования признаков «диаметр соцветия», «окраска соцветия» и «высота растения». При этом если спектр варьирования признаков соцветия был расширен, то по признаку «высота растения» размах варьирования был увеличен, но его границы смещены в сторону более низких значений. По признаку «окраска соцветия», помимо появления новой морфы (белой окраски), у сеянцев с исходной сиреневой окраской выявлен целый ряд форм с различной интенсивностью окрашивания, что несколько увеличило разнообразие по этому признаку.

При совместном использовании рекомбинации и мутагенеза в популяции *D. zawadskii* выявлен некоторый параллелизм в степени изменчивости изучаемых признаков, так, например максимальная изменчивость, как и при использовании рекомбинации, выявлена по признакам «высота растения» и «окраска соцветия». Этот факт может свидетельствовать о значительных объемах генных комплексов, детерминирующих эти признаки, и об относительно высокой их мутабильности.

Использование мутагенов привело к расширению спектра изменчивости качественных признаков, а также амплитуды варьирования количественных признаков, что в условиях свободной рекомбинации генетического материала в пределах популяции только за четыре генеративных цикла позволило расширить изменчивость морфобиологических признаков в 3–17 раз. Благодаря этому значительно расширена индивидуальная изменчивость, определяемая комплексом изучаемых признаков, вследствие чего получен ценный материал для отбора. С появлением в популяции новых морф и градаций признаков существенно возросла возможность дальнейшего повышения индивидуального разнообразия за счет комбинационной изменчивости, потенциал которой за четыре генерации далеко не исчерпан.

Выводы

В результате реализации морфобиологического потенциала образца *D. zawadskii*, интродуцированного в ДБС, сформирован обширный популяционный фенофонд, характеризующийся широкой амплитудой и спектром варьирования большинства хозяйствственно важных признаков, благодаря чему накоплен значительный селекционный материал, насчитывающий сотни образцов, 12 из которых уже в настоящее время могут быть рекомендованы для внедрения в практику декоративного садоводства региона. Кроме того, в семенном потомстве M_1 – M_3 *D. zawadskii* под действием мутагенов выявлены растения, которые в отличие от исходного образца стабильно дают самосев в открытом грунте, что свидетельствуют о переходе на более высокий уровень адаптированности как отдельных особей, так и популяции в целом.

Благодаря высокой мутабильности и эффективности рекомбинационной системы отдельные растения (генотипы) *D. zawadskii* обладают значительным морфобиологическим потенциалом, позволяющим повысить исходное разнообразие в несколько раз, что дает возможность прогнозировать эффективность формообразования и высокую адаптационную способность у представителей данного вида, определяющих, в свою очередь, перспективность его интродукции и селекции.

1. Бороевич С. Принципы и методы селекции растений / С. Бороевич; пер. с сербохорв. – М.: Колос, 1984. – 344 с.
2. Бриггс Ф. Научные основы селекции растений / Ф. Бриггс, П. Ноулз; пер. с англ. Л.И. Вайсфельд, Ю.И. Лакшевич. – М.: Колос, 1972. – 399 с.
3. Букварева Е.Н. Принцип оптимального разнообразия биосистем / Е.Н. Букварева, Г.М. Алещенко // Успехи современной биологии. – 2005. – Т. 125, № 4. – С. 337–347.
4. Гродзинский А.М. Популяционный подход при интродукции растений / А.М. Гродзинский // Бюл. Гл. ботан. сада. – 1986.–Вып. 140.–С. 29–33.
5. Гужов Ю.Л. Селекция и семеноводство культивируемых растений / Ю.Л. Гужов, А. Фукс, П. Валичек – М.: Мир, 2003. – 536 с.
6. Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений / А.А. Жученко – Кишинев: Штиинца, 1988. – 766 с.
7. Звиргздиня В.Я. Хризантемы в Латвийской ССР. (Интродукция и агротехника) / В.Я. Звиргздиня. – Рига: Зинатне, 1973. – 120 с.
8. Зоз Н.Н. Методика использования химических мутагенов в селекции сельскохозяйственных культур / Н.Н. Зоз // Мутационная селекция. – М.: Наука, 1968. – С. 217–230.

9. Коршиков И.И. Популяционно-генетические проблемы дендротехногенной интродукции (на примере сосны крымской) / И.И. Коршиков, Н.С. Терлыга, С.А. Бычков. – Донецк: ООО «Лебедь». – 2002. – 328 с
10. Маркина Т. Ю. Гомеостаз искусственных популяций насекомых: механизмы поддержания и возможности контроля / Т. Ю. Маркина, А. З. Злотин // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія біологія. – 2009. – Вип. 3 (18). – С. 20-27.
11. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР – Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР, 1979. – №113 – С. 3–8.
12. Мошкин М.П. Разнокачественность особей как механизм поддержания стабильности популяционных структур / М.П. Мошкин, С.А. Шилова // Успехи современной биологии. – 2008. – Т. 128, № 3. – С. 307–320.
13. Негробов В.К. Шкала цветовых тонов. Вып. II / В.К. Негробов, П.С. Русинов, О.В. Шведченко. – Воронеж: Чернозем ИМЗ, 2003. – 52 с.
14. Недолужко А.И. Хризантемы для Приморья / А.И. Недолужко – Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2004. – 51 с.
15. Пирко И.Ф. Интродукция *Dendranthema zawadskii* (Herb.) Tzvel. в условиях Донецкого ботанического сада НАН Украины / И.Ф. Пирко // Промышленная ботаника. - Донецк. – 2006. – Вып. 6. – С. 112–115.
16. Пузаченко Ю.Г. Биологическое разнообразие, устойчивость и функционирование / Ю.Г. Пузаченко // Проблемы устойчивости биологических систем. – М.: Наука, 1992. – С. 5–32.
17. Скворцов А.К. Формирование устойчивых интродукционных популяций: абрикос, черешня, черемуха, жимолость, смородина, арония / А.К. Скворцов, Ю.К. Виноградова, А.Г. Куклина – М.: Наука, 2005. – 187 с.
18. Ященко Н.П. Биоморфологический потенциал и некоторые селекционно-генетические аспекты интродукции / Н.П. Ященко // Анализ и прогнозирование результатов интродукции декоративных и лекарственных растений мировой флоры в ботанические сады. – Минск: Тэхналогія, 1996. – С. 83.
19. Cumming R. The Chrysanthemum Book / R. Cumming – Princeton, 1964. – 180 р.
20. Ronald W.G. Compatibility in Garden Chrysanthemum: Occurrence, Inheritance and Breeding Potential / W.G. Ronald and P.D. Ascher // TAG. – 1975. – Vol. 46. – P. 45–54.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 23.04.2010

УДК 581.15:635.93(477.60)

МОРФОБИОЛОГИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ *DENDRANTHEMA ZAWADSKII* (HERBICH) TZVELEV
И.Ф. Пирко

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Изложены результаты многолетнего эксперимента по изучению потенциала изменчивости морфологических и биологических признаков *Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvelev, интродуцированной в Донецкий ботанический сад. Отмечена высокая мутабильность и эффективность рекомбинационной системы *D. zawadskii*, позволяющие на основе ограниченного генетического материала (генотипа) сформировать полиморфную популяцию. Показана динамика фенофонда при использовании различных методов формообразования. Отмечена успешность интродукции данного вида в условиях степной зоны Украины и перспективность селекционного улучшения его хозяйствственно-ценных признаков.

UDC 581.15:635.93(477.60)

MORPHOBIOLOGICAL POTENTIAL OF *DENDRANTHEMA ZAWADSKII* (HERBICH) TZVELEV
I.F. Pirko

Donetsk Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine

The results of many-year experiment on the study of variability of morphological and biological features of *Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvelev potential, which was introduced in Donetsk Botanical Garden have been presented. A high mutability and efficiency of *D. zawadskii* recombination system, permitting to form a polymorphic population on the basis of limited genetic material (genotype) have been marked. The article shows the dynamics of phenofond when different methods of morphogenesis are used. The successful introduction of the species in conditions of the steppe area of Ukraine and prospects of selection improvements of its agriculturally meaningful features have been described.