

И.Ф. Пирко

МЕТАМЕРНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *CHRYSANTHEMUM L.*

Chrysanthemum L., метамерная изменчивость, количественные признаки, оценка селекционного материала

Введение

Изменчивость является одним из основных факторов, обеспечивающих материал для естественного отбора и антропогенной селекции, и лежит в основе приспособления организмов к условиям среды и повышения их хозяйственной ценности. Определение уровня изменчивости является необходимым условием для оценки морфобиологического потенциала растений и подбора соответствующих методов его использования [4, 5]. Одним из наиболее важных предметов исследования в интродукции, акклиматизации и селекции растений является изменчивость в пределах особи, характеризующая потенциальные возможности конкретного генотипа [14, 15] и являющаяся одним из факторов, увеличивающих погрешность в опосредованной оценке индивидуальной генотипической изменчивости по фенотипическим показателям [6]. Однако, несмотря на широкую популярность садовых хризантем и интенсивные работы по их интродукции и селекции во многих интродукционных пунктах Украины, до настоящего времени в отечественных исследованиях, связанных с этой культурой такой аспект не рассматривался.

По данным ряда авторов, эндогенная изменчивость у многих культур, в том числе и у представителей рода *Chrysanthemum L.*, значительно превышает индивидуальную [12, 14, 16, 18]. Эндогенная изменчивость (для вегетативно размножаемых растений – *внутриклоновая* [1, 2]) по объекту подразделяется на *габитуальную* и *метамерную*. *Метамерная* изменчивость, формирующаяся в результате онтогенетического развития, может быть подразделена на *гетерономную* (межстадийную) и *гомонамную* (внутристадийную). Первая представлена структурно-функциональными различиями между гетерономными метамерами, сформированными в результате необратимых закономерных изменений в ходе индивидуального развития, обусловленных функционированием разных наборов генов в пределах генома и обеспечивающих фазовые переходы между отдельными периодами на разных онтогенетических стадиях. Эта изменчивость качественная и проявляется в различии анатомических, морфологических и физиологических признаков между метамерами [7, 13]. Вторая представлена количественной изменчивостью между гомонамными метамерами в пределах одной онтогенетической стадии [3]. Различия в пределах стадии обусловлены временной динамикой внешних факторов при формировании метамерных органов. Эта изменчивость находится под экологическим контролем, но лимитирована генотипом, определяющим норму реакции организма.

Цель исследования – определение уровней варьирования селекционно важных признаков метамерных органов, особенностей внутристадийной метамерной изменчивости и возможности использования ее показателей в оценке селекционного материала у некоторых представителей рода *Chrysanthemum*.

Объекты и методы исследования

Изучали изменчивость 11 количественных признаков метамерных органов хризантем: диаметр соцветия; диаметр диска соцветия; длина, ширина, индекс формы и количество язычковых цветков; длина, ширина и индекс формы листа, длина черешка, отношение длины черешка к длине пластинки. При статистической обработке экспериментальных данных рассчитывали

абсолютные и относительные показатели вариации этих признаков [8]. Степень изменчивости определяли по методике, предложенной С.А. Мамаевым [9]. Наблюдения проводили в период массового цветения. В пределах особи исследовали морфометрические характеристики листьев, соцветий и цветков. Для замеров отбирали листья, сформированные на виргинильной стадии развития растений. Материалом для исследования послужили клоны 3-х видовых образцов – *Chrysanthemum arcticum* L., *Ch. coreanum* (Levl. & Vaniot) Nakai & Mori, *Ch. zawadskii* Herbich и 7 сортов мелкоцветковых садовых хризантем (*Ch. × hortorum* Bailey): ‘Золотой Паучок’, ‘Сестрица Аленушка’, ‘Кариатида’, ‘Колдунья’, ‘Хамелеон’, ‘Дончанка’ и ‘Монпансье’ из коллекции Донецкого ботанического сада НАН Украины (ДБС). Все виды и два сорта являются интродуцентами, полученными из разных интродукционных центров: *Ch. arcticum* и *Ch. × hortorum* ‘Сестрица Аленушка’ – Ботанический сад (институт) АНМ (Молдова, г. Кишинев, 1979), *Ch. zawadskii* – Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Россия, г. Новосибирск, 1994), *Ch. coreanum* – Ботанический сад ДВО РАН (Россия, г. Владивосток, 2006), *Ch. × hortorum* ‘Золотой Паучок’ – Никитский ботанический сад ННЦ (Украина, г. Ялта, 1999); остальные сорта отселектированы в ДБС в 1999–2000 гг. Все образцы, за исключением сорта ‘Золотой Паучок’, который недостаточно зимостоек, вполне адаптированы к почвенно-климатическим условиям региона.

Виды *Ch. arcticum*, *Ch. coreanum*, и *Ch. zawadskii* являются генетически близкими культивируемому *Ch. × hortorum*, так как неоднократно использовались и используются селекционерами при гибридизации в качестве доноров хозяйственно полезных признаков [11]. Исследуемые видовые образцы (клоны) имеют типичный «дикий» фенотип по строению соцветий: немахровое однорядное соцветие-корзинку. Сорта *Ch. × hortorum* представлены немахровыми (‘Сестрица Аленушка’, ‘Золотой Паучок’), полумахровыми (‘Кариатида’, ‘Монпансье’) и махровыми формами (‘Колдунья’, ‘Дончанка’, ‘Хамелеон’).

Результаты исследований и их обсуждение

При изучении уровней изменчивости у представителей рода *Chrysanthemum* выявлено, что в пределах особи варьирование морфометрических признаков генеративных органов меньше, чем вегетативных, иногда в 2–3 раза (рис. 1, 3).

Линейные размеры формируемых органов имеют многофакторную зависимость, и каждый из факторов (температура, влажность, уровень инсоляции и др.) имеет динамическую характеристику, т.е. с течением времени их значение постоянно меняется, иногда достаточно резко. Поэтому большая продолжительность онтогенетической стадии с более продолжительным периодом развития каждого метамера сопряжена с большим разбросом значений экологических факторов, что обуславливает большую дисперсию морфометрических параметров признаков. Так, например, виргинильная стадия у хризантем имеет продолжительность от 2,5 до 4 месяцев, за этот период формируется в среднем до 30 листьев. Полное разворачивание цветочных почек, которых насчитывается в соцветии в среднем 300 шт., заканчивается за 25–30 дней. Таким образом, в зависимости от вида и сорта, в нормальных условиях пластохрон при формировании вегетативных метамеров (листьев) у хризантем составляет 2–3 дня, в неблагоприятных может значительно увеличиваться, при формировании генеративных органов (цветков) – в среднем 1,5–2,0 часа, что и обуславливает разрыв в уровнях варьирования линейных размеров. Несколько иная закономерность прослеживается для соцветий – корзинок. Их формирование происходит не последовательно, а одновременно на побегах одного порядка ветвления. Однако закладка оси соцветия на побегах разных порядков происходит в базипетальном направлении с интервалом в 5–7 дней. Следовательно, в данном случае наблюдается прямая зависимость между количеством порядков ветвления, продолжительностью генеративной стадии, динамикой экологических факторов и дисперсией морфометрических показателей таких признаков, как диаметр соцветия, диаметр оси соцветия (цветоложа) и количество цветков в соцветии, т.е. чем больше порядков ветвления, тем больше общая продолжительность закладки соцветий и больше различий между ними.

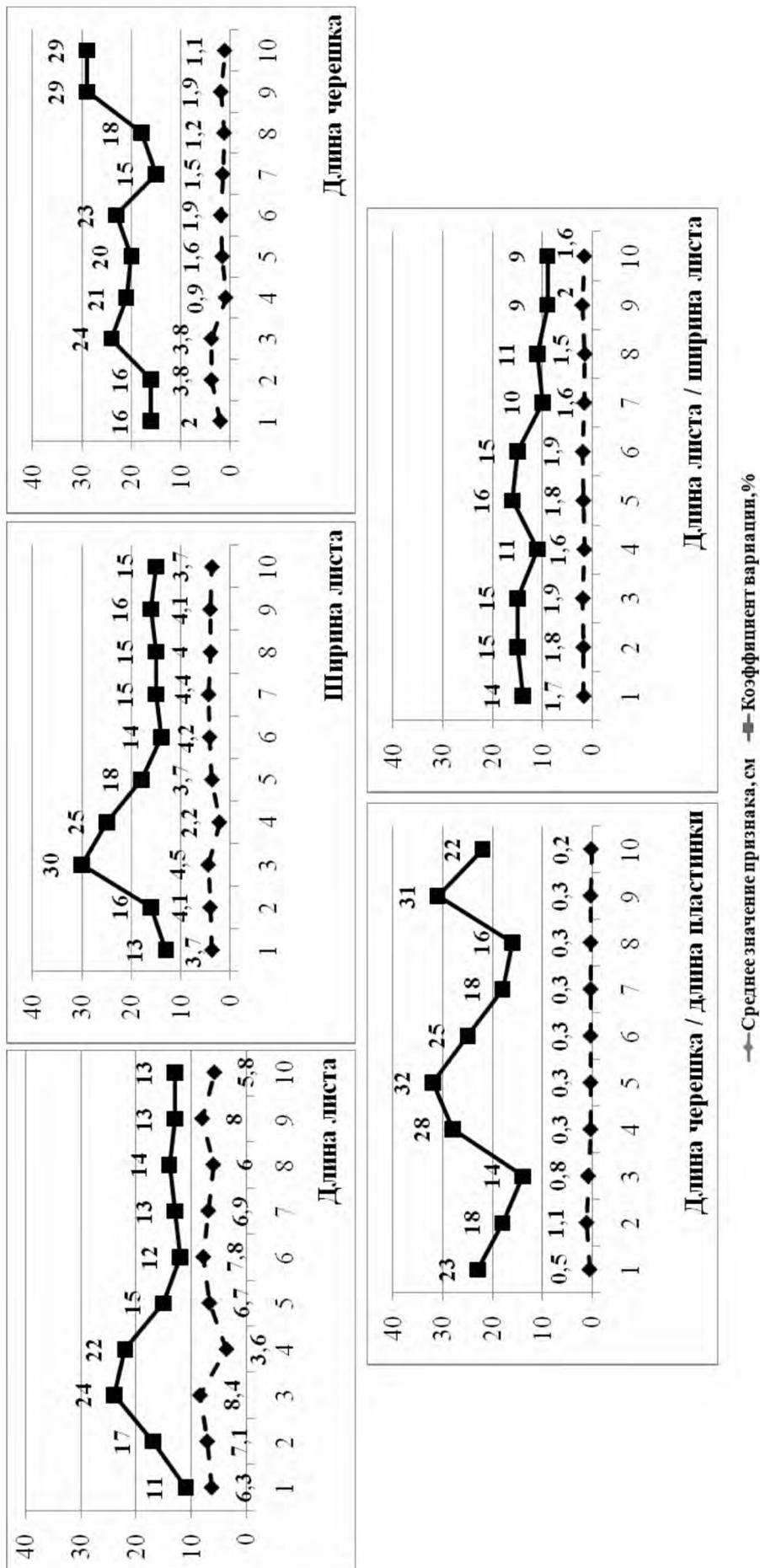


Рис. 1. Мегамерная изменчивость листа у представителей рода *Chrysanthemum* L.:

1 – *Ch. coreanum* (Levl. & Vaniot) Nakai & Morigi, 2 – *Ch. arcticum* L., 3 – *Ch. zawadskii* Herbach, 4–10 – *Ch. × hortorum* Bailey (4 – ‘Монпансье’, 5 – ‘Золотой Паучок’, 6 – ‘Колдунья’, 7 – ‘Хамелеон’, 8 – ‘Кариатида’, 9 – ‘Сестрица Аленушка’, 10 – ‘Дончанка’).

Высокий коэффициент вариации наблюдается по меристическому признаку «количество язычковых цветков в соцветии» у сортов с махровыми и полумахровыми соцветиями (см. рис. 3), что находится в соответствии с известной статистической закономерностью – корреляцией между количеством метамерных органов и степенью его вариабельности. Признак «диаметр диска соцветия» у таких сортов также имеет высокий уровень варьирования, так как обусловлен соотношением трубчатых и язычковых цветков в соцветии и прямо зависит от количества последних. По всем остальным признакам генеративных органов наблюдается преимущественно низкий уровень варьирования. В то же время по амплитуде варьирования заметны расхождения как между видами и сортами, так и внутри этих групп (рис. 4). И если у видовых образцов амплитуда в разной степени перекрывается, то у сортов по большинству изучаемых признаков эти расхождения существенные. Так, например, по признаку «диаметр соцветия» среди сортов выделяются две дивергентные группы: ‘Дончанка’ – ‘Хамелеон’ и ‘Кариатида’ – ‘Монпансье’. Это объясняется тем, что в селекционной работе с хризантемой мелкоцветковой используется либо направленный, либо дизруптивный отбор. Крайние значения признаков в любом случае являются более селекционно ценными, так как подчеркивают оригинальность сорта и повышают уровень генетического разнообразия в селектируемой популяции вегетативно размножаемых растений.

У сорта ‘Монпансье’ выявлены значительные отклонения показателей метамерной изменчивости от всех изучаемых образцов не только по генеративным признакам, но и по вегетативным (рис. 2). Амплитуда варьирования его метамеров меньше, чем у других исследованных образцов, и смещена в сторону более низких значений по всем признакам.

Низкая амплитуда варьирования количественных признаков является следствием гомозиготизации полигенных комплексов при использовании направленного отбора, что и было нами подтверждено при изучении сорта ‘Монпансье’. Анализ расщепления среди его семенного потомства показал, что его генотип является гомозиготным по рецессивным аллелям. Все сеянцы от перекрестного опыления по морфометрическим показателям значительно превосходят материнскую форму, и ни один из них не повторил ее фенотип. Обладая оригинальным фено- и генотипом, сорт не может быть использован в качестве донора селекционно ценных признаков.

Интересные факты выявлены по признаку «длина черешка». У всех сортов и образца *Ch. coreanum* он характеризуется малой величиной и амплитудой варьирования, что объясняется, вероятно, экологической приуроченностью этих форм – все они являются облигатными гелиофитами: сорта отселектированы в районах с высоким уровнем инсоляции (Молдавия, Украина), видовой образец получен из природных мест обитания. По сведениям А.И. Недолужко, *Ch. coreanum* имеет узколокальный ареал в южно-уссурийском флористическом районе, растет на скалах морских побережий и островов Японского моря [10]. *Ch. arcticum* и *Ch. zawadskii*, напротив, имеют ареалы в более северных широтах. *Ch. arcticum* распространена на арктической части побережий Северного Ледовитого океана до 60° в.д., *Ch. zawadskii* имеет обширный дизъюнктивный ареал в лесостепной зоне Евразийского континента, от Дальнего Востока до Карпат. Оба вида являются гемисциофитами и в условиях частичного затенения формируют листовую мозаику, поэтому черешок для них является важным приспособлением для максимального использования рассеянного света. Таким образом, природные формы *Ch. arcticum* и *Ch. zawadskii* могут быть использованы для получения теневыносливых сортов хризантем. По данным ряда авторов, генетическое разнообразие природных форм хризантем значительно больше, чем у культурных, так как в процессе искусственного отбора происходит постепенная гомозиготизация, что приводит к утрате части аллелей и стабилизации селектируемых и сопряженных с ними признаков [16–18]. Полученные нами результаты в некоторой степени подтверждают эти выводы – во-первых, максимальная амплитуда варьирования всех рассмотренных признаков вегетативных метамеров выявлена у природного образца (*Ch. zawadskii*), во-вторых, аллометрические признаки (индексы) листа, выражающие функциональную зависимость и, следовательно, находящиеся под генетическим контролем, у некоторых сортов (‘Хамелеон’, ‘Дончанка’, ‘Кариатида’) имеют меньшую амплитуду варьирования, чем у всех природных форм (см. рис. 2).

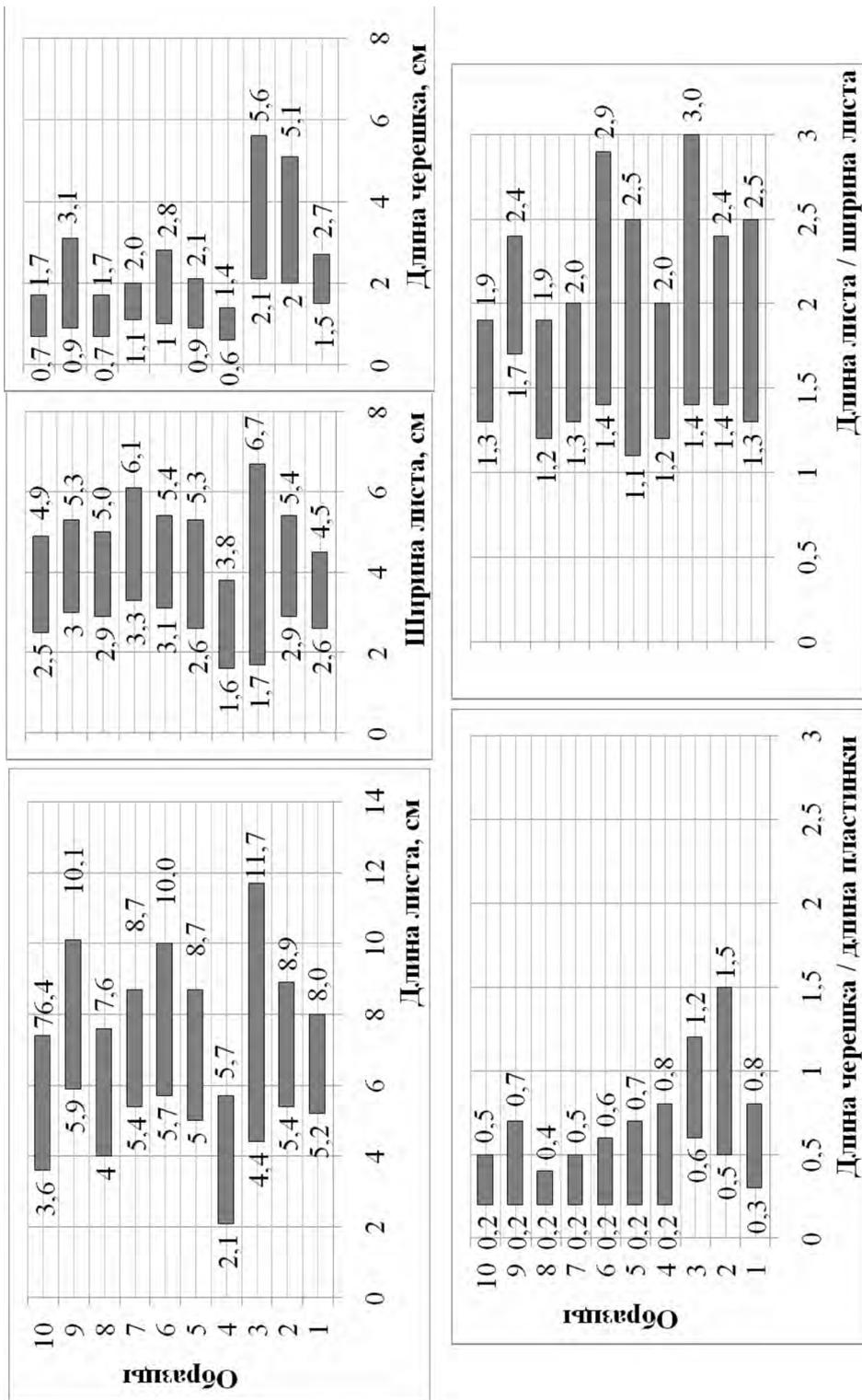
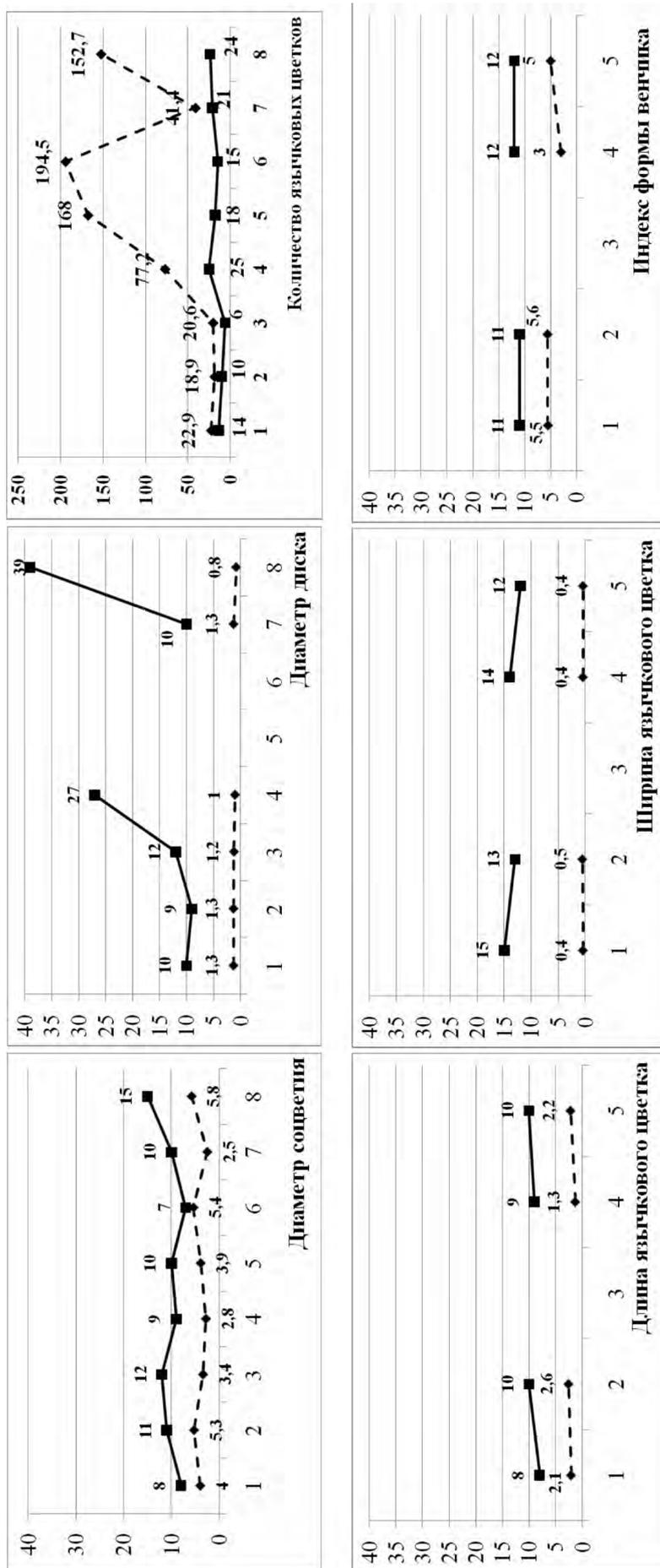


Рис. 2. Амплитуда варьирования количественных признаков листа у представителей рода *Chrysanthemum* L.:
 1 – *Ch. coreanum* (Levl. & Vaniot) Nakai & Morigi, 2 – *Ch. arcticum* L., 3 – *Ch. zawadskii* Herbach, 4–10 – *Ch. hortorum* Bailey (4 – ‘Монпансье’, 5 – ‘Золотой Паучок’, 6 – ‘Колдунья’, 7 – ‘Хамелеон’, 8 – ‘Кариатида’, 9 – ‘Сестрица Аленушка’, 10 – ‘Дончанка’).



— Среднее значение признака, см — Коэффициент вариации, %

Рис. 3. Мегамерная изменчивость генеративных органов у представителей рода *Chrysanthemum* L.:

1 – *Ch. zawadskii* Herbach, 2 – *Ch. argticum* L., 3 – *Ch. sorgeatum* (Levl. & Vaniot) Nakai & Mori, 4–8 – *Ch. × hortorum* Bailey (4 – ‘Кариатида’, 5 – ‘Колдунья’, 6 – ‘Дончанка’, 7 – ‘Монпансье’, 8 – ‘Хамелеон’).

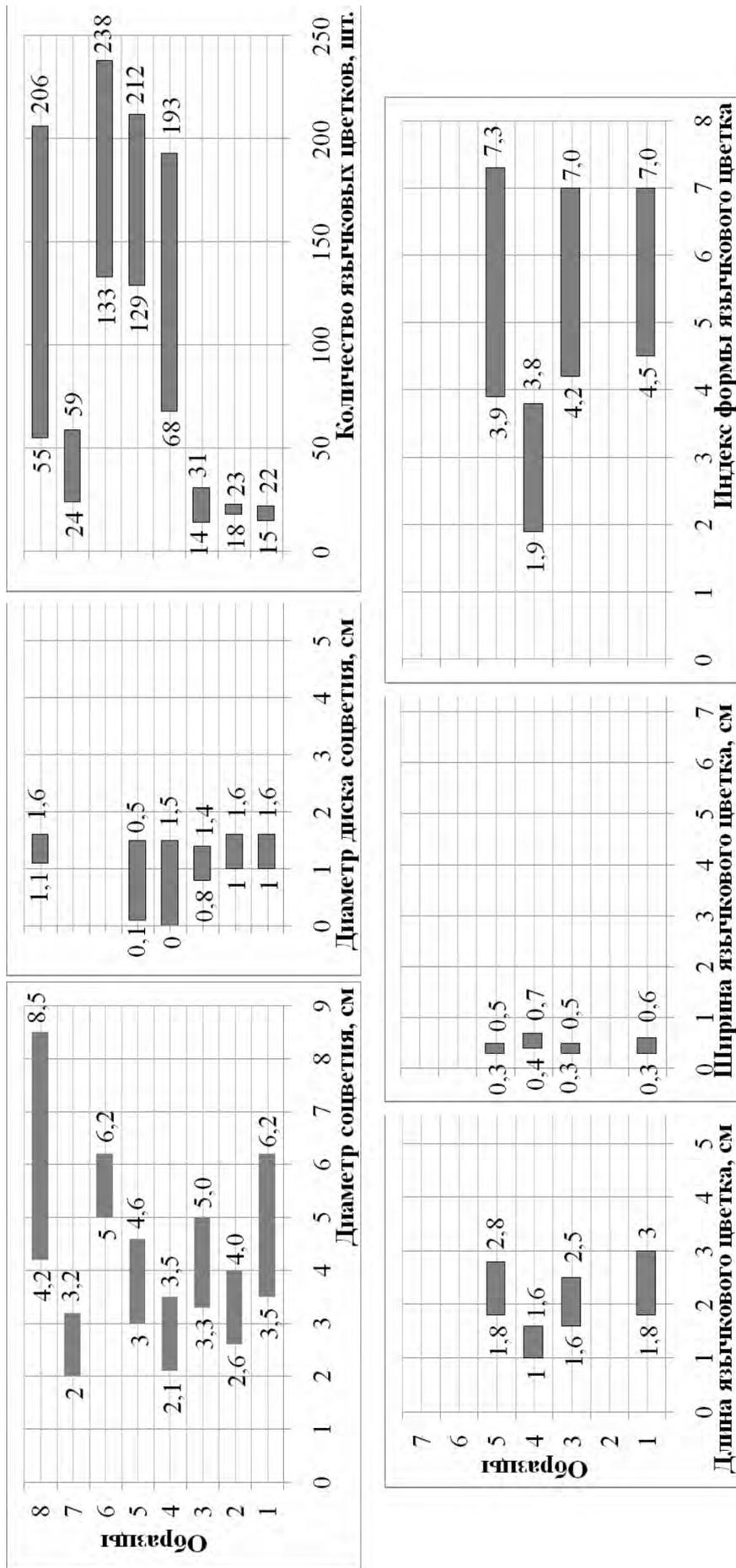


Рис. 4. Амплитуда варьирования морфо- и аллометрических признаков соцветия у представителей рода *Chrysanthemum* L.:

1 – *Ch. arcticum* L., 2 – *Ch. coreanum* (Levl. & Vaniot) Nakai & Mori, 3 – *Ch. zawadskii* Herbich, 4–8 – *Ch. × hortorum* Bailey (4 – ‘Кариатида’, 5 – ‘Колдунья’, 6 – ‘Дончанка’, 7 – ‘Монпансье’, 8 – ‘Хамелеон’).

В целом же, исследуемые сорта хризантемы мелкоцветковой по своим морфо- и аллометрическим параметрам вегетативных признаков незначительно уклоняются от природных форм в ту или иную сторону. Дело в том, что степень дивергенции генотипа сорта от предковых форм зависит от выбора методов селекции и продолжительности филетических рядов, т.е. количества смен поколений, в результате которых сформирован сорт. Использование интенсивного искусственного направленного отбора по декоративным признакам действительно может привести к обеднению генофонда, гомозиготизации генотипов и, что самое важное, к потере ценного генетического материала, обеспечивающего высокую адаптивность природных форм. Однако в отечественном цветоводстве селекционная работа с группой мелкоцветковых садовых хризантем началась гораздо позже, чем в других странах, ее масштабы и интенсивность имеют более низкий уровень, поэтому отечественный сортимент филогенетически ближе к природным видам, чем сорта иностранной селекции. Кроме того, во многих селекционных пунктах, в частности в ДБС, при гибридизации используется генетический материал природных видов с целью повышения устойчивости сортов к неблагоприятным условиям. Такие скрещивания несколько снижают декоративность (экзотичность) отобраных сортов, но в то же время значительно уменьшают затраты на их культивирование.

Выводы

1. Различия в уровнях варьирования вегетативных и генеративных признаков образцов хризантемы мелкоцветковой в пределах особи обусловлены продолжительностью онтогенетической стадии и количеством признаков, формирующихся в пределах этой стадии.

2. Уровни варьирования признаков «диаметр соцветия», «диаметр цветоноса», «количество цветков в соцветии», «соотношение язычковых и трубчатых цветков», а также общая продолжительность цветения особи у мелкоцветковых хризантем находятся в зависимости от количества порядков ветвления.

3. По амплитуде варьирования признака «диаметр соцветия» среди исследованных сортов выявлены дивергентные группы, в составе одной из которых выявлена форма, гомозиготная по рецессивным аллелям, что было подтверждено последующим анализом расщепления среди ее поликроссного потомства.

4. Признак «длина черешка» для хризантем является адаптивным, находится под контролем естественного отбора, и по степени его проявления у отдельных особей можно прогнозировать их устойчивость к определенным экологическим факторам.

5. Амплитуда варьирования изучаемых признаков свидетельствует о незначительных различиях по уровню генетического разнообразия исследованных сортов и природных форм рода *Chrysanthemum*, что, в свою очередь, указывает на высокий адаптивный потенциал культурных форм и перспективность используемых методов в селекции этой культуры.

Таким образом, морфометрические показатели признаков представителей рода *Chrysanthemum* (амплитуда и уровни изменчивости) могут служить критерием опосредованной оценки генотипа особи (уровня гомо- или гетерозиготности, характеристикой его лабильности и адаптационных возможностей, степени дивергенции), что позволит составить более точный интродукционный прогноз и (или) определить селекционную ценность генотипа.

1. *Афонин А.А.* Метамерная изменчивость листьев ивы трехтычинковой / А.А. Афонин, Е.Н. Самошкин // Лесоведение. – 2006. – № 2. – С. 5–10.
2. *Афонин А.А.* Метамерная изменчивость листьев ивы пепельной / А.А. Афонин // Наука и образование – возрождению сельского хозяйства России в XXI веке: Матер. межд. науч.-практ. и учебно-метод. конф. – Брянск: Изд-во БГСХА, 2000. – С. 70–72.
3. *Берко И.Н.* Методика гармонического анализа морфологических параметров метамерного строения монокарпических побегов растений / И.Н. Берко, Б.И. Козий // Жизненные формы: онтогенез и структура. – М.: Прометей, 1993. – С. 145–150.
4. *Бриггс Ф.* Научные основы селекции растений / Ф. Бриггс, П. Ноулз; пер. с англ. Л.И. Вайсфельд, Ю.И. Лакшевич. – М.: Колос, 1972. – 399 с.

5. Гужов Ю.Л. Селекция и семеноводство культивируемых растений / Ю.Л. Гужов, А. Фукс, П. Валичек. – М.: Мир, 2003. – 536 с.
6. Драгавцев В.А. Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений / В.А. Драгавцев, П.П. Литун, Н.М. Шкель, Н.Н. Нечипоренко // Докл. АН СССР. – 1984. – Т. 274, № 3. – С. 720–723.
7. Кондратьева-Мельвиль Е.А. Ярусная изменчивость листьев в онтогенезе однолетнего двудольного растения / Е.А. Кондратьева-Мельвиль // Ботан. журн. – 1980. – Т. 65. – № 8. – С. 1113–1119.
8. Лакин Г.Ф. Биометрия. / Георгий Филиппович Лакин – М.: Высшая школа, 1980. – 294 с.
9. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений / Станислав Александрович Мамаев – М.: Наука, 1973. – 284 с.
10. Недолужко А.И. Генофонд рода *Chrysanthemum* L. (*Dendranthema* (DC.) Des Moul.) на юге российского Дальнего Востока / А.И. Недолужко www.gbsad.ru/skvorcov/nedolujko.doc
11. Недолужко А. И. Хризантемы для Приморья / А. И. Недолужко. – Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2004. – 51с.
12. Романова Н.Г. Метамерная и индивидуальная изменчивость структурных признаков побега *Sorbus sibirica* Hedl. / Н.Г. Романова // Эволюционная и популяционная экология (назад в будущее): материалы конф. молодых ученых, посвящ. 90-летию со дня рождения С.С. Шварца (г. Екатеринбург, 30 марта – 3 апр. 2009 г.). – Екатеринбург, 2009. – С. 188–193.
13. Степанов С.А. Метамерные особенности роста и развития листьев пшеницы / С.А. Степанов, В.В. Коробко, Е.К. Щеглова // Вестник Башкирского университета. – Уфа: Изд-во Башкирск. гос. ун-та, 2001. – № 2(1). – С. 162–163.
14. Тарханов С.Н.. Эндогенная и внутривидовая изменчивость полигенных признаков *Picea obovata* Ledeb. × *P. abies* (L.) Karst. в бассейне Северной Двины при атмосферном загрязнении / С.Н. Тарханов, Р.В.Щекалев // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. – 2007. – С. 125–130.
15. Уманская О.Н. Эндогенная изменчивость биометрических признаков листьев у дуба каменного (*Quercus ilex* L.) на южном берегу Крыма / О.Н. Уманская, Г.С. Захаренко / Бюл. Никитского ботан. сада. – 2011. – Вып. 102. – С. – 110–115.
16. Liu Rui Genetic diversity of some *Dendranthema* spp. based on RAPD analysis / Rui Liu, Jishuang Yang // Journal of Agricultural University of Hebei. – 2010. – Vol. 33, № 1. – p. 60–65.
17. Ponnuswamy V. Genetic variability in chrysanthemum / V. Ponnuswami, N. Chezhiyan, J.N.A. Khader, J. Thumburaj // South Indian Horticulture. – 1985. – Vol. 33, № 3. – p. 211–213.
18. Zhou Chunling AFLP analysis of some *Dendranthema* spp. / Chunling Zhou; Silan Dai // Journal of Beijing Forestry University. – 2002. – Vol. 24, № 5/6. – P. 71–75.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 10.09.2012

УДК 581.4:635.93

МЕТАМЕРНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *CHRYSANTHEMUM* L.

И.Ф. Пирко

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Рассмотрена метамерная изменчивость количественных признаков представителей рода *Chrysanthemum* L. на примере 3 видовых образцов и 7 культиваров. Выявлены различия в варьировании этих признаков у природных и культурных форм. Определены уровни варьирования изучаемых признаков в пределах особи, что позволит несколько нивелировать создаваемую этим фактором погрешность при изучении индивидуальной изменчивости (популяционной, внутрисемейной и т.п.) и опосредованной оценке генетического разнообразия селекционного материала. Показана перспективность изучения метамерной изменчивости для оценки отобраных форм этого рода.

UDC 581.4:635.93

METAMERIC VARIATION IN REPRESENTATIVES OF THE GENUS *CHRYSANTHEMUM* L.

I.F. Pirko

Donetsk Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine

Metameric variation of quantitative characters in representatives of the genus *Chrysanthemum* L. is considered on the example of 3 species samples and 7 cultivars. The differences have been found in variation of these characters in wild and cultivated forms. Variation levels within an individual have been detected, that enabled us to do leveling to some extent of the error, created by this factor in studying of the individual variation (population, intra-family, etc.) and in an indirect assessment of the breeding material genetic diversity. The potential of the usage of metameric variation for evaluation of this genus selected forms is shown.