

Использование межвидовой гибридизации в селекции адаптивных гибридов и сортов хризантемы садовой (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.)

А.И. Недолужко

Ботанический сад-институт Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток, Россия

Сорта хризантемы садовой, созданные в странах дальнего и ближнего зарубежья, южных регионах России, не всегда зимостойки на юге российского Дальнего Востока, повреждаются грибными болезнями в связи с избыточным увлажнением, запаздывают со сроками цветения, а следовательно, не могут претендовать на роль коммерческих. Перспективным направлением отечественной селекции хризантемы садовой является создание нового селекционного материала на основе использования природного генофонда рода *Chrysanthemum* с целью введения в культурные сорта ценных адаптивных признаков. Исследования проводили в Ботаническом саду-институте ДВО РАН с 2000 г. Исходя из биологических, генетических особенностей и обеспеченности природными ресурсами рода *Chrysanthemum*, нами предложена стратегия получения отечественных адаптивных гибридов и сортов хризантемы садовой с использованием межвидовой гибридизации. Объекты исследования – первые поколения межвидовых гибридов F₁, ранее полученные автором в результате гибридизации сортов и многолетних маньчжурских и корейских высокогорных видов *Chrysanthemum*. Происходящие от разных видов и сортов гибриды F₁ скрещивали между собой для получения межгибридного потомства F₂. Отбирали комплексно адаптивные (зимостойкие, устойчивые к *Puccinia horiana* Henn., раноцветущие) и декоративные мультикомпонентные формы F₂, которые привлекали в близкородственных скрещиваниях. Оценивали и отбирали потомство от близкородственных скрещиваний по адаптивным и декоративным показателям. Включение в селекционный процесс разных источников зимостойкости и устойчивости к *P. horiana* позволило усилить в F₂ и выявить в F₃ поколениях имеющиеся положительные качества. Адаптивные признаки диких видов *Chrysanthemum naktongense* Nakai, *C. coreanum* (H. Lév. et Vaniot) Nakai, *C. zawadzki* var. *tenuisectum* Kitag., *C. leiophyllum* Nakai, *C. zawadzki* subsp. *acutibulum* (DC.) Kitag., сформировавшиеся и закрепленные в процессе эволюции, наследовались и проявлялись в потомствах сложных межгибридных и близкородственных скрещиваний. Отобраны перспективные межвидовые и межгибридные формы с биологическими признаками, определяющими возможность возделывания в экстремальных условиях субрегиона.

Ключевые слова: *Chrysanthemum morifolium* Ramat.; дикие виды *Chrysanthemum*; межвидовая гибридизация; адаптивные признаки; российский Дальний Восток.

Use of interspecific hybridization in the breeding of adaptive hybrids and sorts of garden chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.)

A.I. Nedoluzhko

Botanical Garden-Institute, Far East Branch RAS, Vladivostok, Russia

Many garden chrysanthemums bred across the world are not fully winter hardy. Many are damaged by fungal diseases due to a high humidity and are late flowering. This makes them unsuitable for general commercial marketing. Since 2000 we have been conducting a breeding program using natural species of the genus *Chrysanthemum* that are adapted to the local conditions. The strategy of breeding adaptive hybrids and varieties of chrysanthemum native to Russia was proposed based on their biological, genetic peculiarities and natural resources of *Chrysanthemum* with the use of interspecific hybridization. Research objects are the first generations of interspecific hybrids of F₁ obtained previously by the author as a result of the hybridization of varieties and wild species of *Chrysanthemum*. Derived from different species and varieties, F₁ hybrids were crossed among themselves to obtain the multicomponent F₂ progeny. F₂ seedlings with winter hardiness, resistance to *Puccinia horiana* Henn. and early flowering were used in closely related crosses. The offspring of F₃ from closely related crosses were also assessed and selected according to adaptive and decorative characteristics. Inclusion in the selection process of various sources of winter hardiness and resistance to *P. horiana* allowed positive characteristics to be increased in F₂ and to be revealed in F₃. Adaptive signs of the wild species *Chrysanthemum naktongense* Nakai, *C. coreanum* (H. Lév. et Vaniot) Nakai, *C. zawadzki* var. *tenuisectum* Kitag., *C. leiophyllum* Nakai, and *C. zawadzki* subsp. *acutibulum* (DC.) Kitag., which have formed and fixed during evolution, were inherited and manifested in offspring of the multicomponent hybrids and the closely related crosses. Promising interspecific forms with biological signs determining the possibility of growing in extreme conditions of the subregion were selected.

Key words: *Chrysanthemum morifolium* Ramat.; wild species *Chrysanthemum*; interspecific hybridization; adaptive features; Russian Far East.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Недолужко А.И. Использование межвидовой гибридизации в селекции адаптивных гибридов и сортов хризантемы садовой (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.). Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(4):476-483. DOI 10.18699/VJ18.385

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Nedoluzhko A.I. Use of interspecific hybridization in the breeding of adaptive hybrids and sorts of garden chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.). Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(4):476-483. DOI 10.18699/VJ18.385 (in Russian)

Received 30.12.2017
Accepted for publication 28.03.2018
© AUTHOR, 2018

В мировом цветоводстве хризантема садовая (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.) – одна из лидирующих культур в ландшафтном дизайне, топиарном искусстве, сезонной срезке. Однако интродуцированные в Россию сорта и полученное при межсортной гибридизации потомство характеризуются низким уровнем генетического разнообразия в отношении факторов, контролирующих устойчивость растений к действию биотических и абиотических стрессоров. Эффективный подход к расширению генетического разнообразия селекционных сортов основан на использовании ценных признаков диких родичей *Chrysanthemum*. В связи с поздним освоением дальневосточных ресурсов рода *Chrysanthemum* и удаленностью природного ареала от основных селекционных центров, природные виды *Chrysanthemum* до настоящего времени не востребованы российскими селекционерами для включения адаптивных признаков в геном культурных хризантем. В Государственном реестре селекционных достижений РФ пока отсутствуют районированные сорта хризантемы садовой, в генотип которых введены геномы или хромосомы диких видов *Chrysanthemum*.

Первые экспериментальные исследования и практические результаты по скрещиванию сортов и диких видов рода *Chrysanthemum* получены за рубежом. На генетической основе восточноазиатских многолетних видов *Chrysanthemum* еще в 30-х гг. прошлого столетия в США и Англии созданы уникальные по своим адаптивным и разнообразным декоративным характеристикам формы, имеющие промышленное значение (Kuykendall, Gale, 1949; Anderson, Gesick, 2003; Anderson, 2007; Anderson et al., 2008; Machin, 2012).

Успешную гибридизацию современных сортов хризантемы садовой (*C. morifolium* Ramat.) с индигенными субтропическими видами *C. shiwogiku* Kitam., *C. pacificum* Nakai, *C. makino* Matsum. et Nakai, *C. nankingense* Hand.-Mazz., *C. indicum* L., *C. vestitum* (Hemsl.) Stapf, *C. chanetii* H. Lév., *C. zawadzki* Herbich осуществляют в Японии, Китае с целью передачи генов, определяющих габитуальные особенности, устойчивость к белой ржавчине, листовому минеру, тле, абиотическим и техногенным факторам (Yamaguchi, 1981; Jong, Rademaker, 1989; Wang, Chen, 1990; Chen et al., 1995; Douzono, Ikeda, 1998; Suenaga et al., 1998; Cheng et al., 2010, 2011; Sun et al., 2010).

Прогресс в создании отечественных комплексно адаптивных сортов пока невелик. Выращиваемые в России хризантемы получены при свободном или межсортном опылении малозимостойких зарубежных садовых гибридов и сортов (Забелин, 1972; Козьменко, 2013; Тухваллина, Миронова, 2014) и требуют укрытия на зиму. Большинство их не обеспечено эффективными генами устойчивости к особо опасному карантинному патогену – белой ржавчине хризантем (*Puccinia horiana* Henn.): в период наблюдавшихся эпифитотий (2005, 2006, 2015, 2017 гг.) на коллекционных участках Ботанического сада-института выявлено только 34 % абсолютно устойчивых сортов (Недолужко, 2008а). Происходящая из субтропических районов Восточной Азии, обладающая высокой фотопериодической чувствительностью и требующая для закладки генеративных органов короткого светового дня, хризантема садовая задерживается со сроками цвете-

ния в умеренных широтах России, где продолжительный световой день и короткий вегетационный период.

Перспективным направлением отечественной селекции хризантемы садовой является создание нового селекционного материала на основе использования природного генофонда рода *Chrysanthemum* с целью интрогрессии в культурные сорта ценных адаптивных признаков.

Первые работы в России по использованию межвидовой гибридизации в селекции хризантемы садовой начаты автором в начале текущего столетия. Предбридинговые исследования представителей восточноазиатских многолетних видов *Chrysanthemum* показали, что очень немногие маньчжурские *C. naktongense* Nakai, 1909, Bot. Mag. (Tokyo), 23: 186; *C. coreanum* (H. Lév. et Vaniot) Nakai, 1940, J. Jap. Bot. 16, 2: 74; и корейские высокогорные *C. zawadzki* var. *tenuisectum* Kitag., 1942, Rep. Inst. Sci. Res. Manchoukuo, 6: 129; *C. leiophyllum* Nakai, 1921, Bot. Mag. (Tokyo), 35: 147; *C. zawadzki* subsp. *acutilobum* (DC.) Kitag., 1939, Rep. Inst. Sci. Res. Manchoukuo, 3, 2: 444 (Lin. Fl. Manshur.) выступают надежными комплексными источниками и донорами адаптивных признаков (устойчивость к *P. horiana*, зимостойкость, ранний срок цветения).

Многообразие аллелей диких видов *Chrysanthemum* при введении их в гибридизацию предполагает повышение гетерозиготности и, следовательно, создание не только специфической, но и комплексной адаптивности. Введение генов ценных признаков одного или нескольких дикорастущих представителей *Chrysanthemum* в геномный состав культурного сорта позволит совершенствовать генетическую основу последнего. Автором синтезированы первые межвидовые гибриды F₁ на основе культивируемых сортов (Вродлива, Линда, Хамелеон, Стелуца) и восточноазиатских многолетних видов (*C. naktongense*, *C. coreanum*, *C. zawadzki* var. *tenuisectum*, *C. leiophyllum*, *C. zawadzki* subsp. *acutilobum*), которые совмещают в своем генотипе гены вида-донора, обеспечивающие устойчивость к болезням, выносливость к зимним экстремальным факторам, раннее цветение, легкую укореняемость, и качества высокодекоративного сорта-реципиента (Недолужко, 2010). Полученные сортовидовые гибриды F₁ показали возможность объединения геномов сортовых форм и природных видов *Chrysanthemum*, введения генетического материала на межгеномном уровне и явились новыми источниками адаптивных признаков. Дальнейшими скрещиваниями межвидовых гибридов F₁ с различным геномным составом и последующей близкородственной гибридизацией межгибридных форм F₂ мы рассчитываем объединить в новых организмах разнообразие доминантных генов устойчивости к *P. horiana*, отбраковать сеянцы с гомозиготным состоянием рецессивных аллелей восприимчивости к *P. horiana*, накопить рецессивные аллели генов, отвечающих за зимостойкость и другие адаптивные показатели (феноритмотип роста и развития, интенсивность возобновления), и тем самым получить эффективные источники и доноры для создания адаптивных сортов.

Цель работы – создать новый селекционный материал хризантемы садовой на основе межвидовой гибридизации с природными видами *Chrysanthemum*. В связи с этим поставлены следующие задачи: изучить возможность объе-

динения ценных признаков при скрещивании межвидовых гибридов F_1 между собой; провести близкородственные скрещивания полученных межгибридных форм F_2 для выявления ценных признаков; оценить и отобрать новые селекционные формы по комплексу адаптивных и декоративных показателей.

Материалы и методы

Исследования проводили в 2000–2017 гг. на территории Ботанического сада-института ДВО РАН, расположенного в прибрежной зоне юга Приморского края. Климат муссонный. Основные лимитирующие факторы: неустойчивость снежного покрова либо полное его отсутствие; сочетание низких зимних температур и интенсивной инсоляции при наличии сильных северных и северо-западных ветров, иссушающих почву и зимующие органы многолетних растений; теплое влажно-тропическое лето (в летний период выпадает до 85–90 % годового количества осадков), способствующее бурному развитию грибных патогенов (Бакланов, 2010).

Объектом изучения были первичные межвидовые гибриды F_1 , полученные автором путем искусственной гибридизации незимостойких сортов хризантемы садовой, различающихся восприимчивостью к *P. horiana* Henn., и комплексно адаптивных диких видов *Chrysanthemum*: Вродлива × *C. naktongense* Nakai; Вродлива × *C. coreanum* (H. Lév. et Vaniot) Nakai; Вродлива × *C. zawadzki* var. *tenuisectum* Kitag.; Вродлива × *C. zawadzki* subsp. *acutibulum* (DC.) Kitag.; Линда × *C. naktongense* Nakai; *C. naktongense* Nakai × Линда; Хамелеон × *C. zawadzki* var. *tenuisectum* Kitag.; Хамелеон × *C. leiophyllum* Nakai.

Происходящие от разных видов и сортов гибриды F_1 скрещивали между собой для получения межгибридного потомства F_2 . Отбирали комплексно адаптивные мультикомпонентные формы F_2 , которые привлекали в близкородственные скрещивания (беккроссы, сибсы, полусибсы). Гибридизацию (с предварительной изоляцией соцветий) осуществляли свежесобранной пылью однократно в период раскрытия большинства трубчатых цветков. Побеги с опыленными соцветиями срезали и дозаривали в сосудах с водой в необогреваемой теплице. Кастрацию не проводили, учитывая самонесовместимость хризантемы (Недолужко и др., 2002). Контроль – изоляция соцветий без опыления. Ревизию и обмолот семян проводили через один-два месяца после гибридизации, посев семян заканчивали в конце февраля–начале марта в условиях теплицы. В открытый грунт сеянцы высаживали с апреля по май. Генетическую совместимость определяли по результатам завязывания семян, всхожести и жизнеспособности сеянцев. В качестве критериев адаптивности растений учитывали зимостойкость, устойчивость к *P. horiana*, феноритмотип развития.

Отбор зимостойких генотипов проводили среди гибридных популяций после первой зимовки по особенностям весеннего восстановления после повреждающих зимне-весенних факторов по 5-балльной 6-ступенчатой шкале, где балл 0 – полное вымерзание растений, балл 5 – подмерзание отсутствует. Мониторинг зимостойкости отобранных сеянцев выполняли еще в течение ряда лет на высоких грядах без искусственного укрытия.

Отбор на устойчивость к *P. horiana* и другим грибным фитопатогенам (*Alternaria alternata* (Fr.) Keissl., *Botrytis cinerea* Pers., *Septoria chrysanthemi-indici* Bubák & Kabát) проводили на естественном инфекционном фоне в период эпифитотий *P. horiana* (2005, 2006, 2015, 2017 гг.) с дополнительным заражением спорами *P. horiana* путем стряхивания их с пораженных листьев сильновосприимчивых сортов. Поражение растений белой ржавчиной оценивали по 4-балльной 5-ступенчатой шкале, где балл 0 соответствует отсутствию проявления признака, балл 4 – максимальному его выражению. Согласно полученному баллу, образцам присваивали литеры, обозначающие степень поражения патогеном (Коновалов, 2002).

В период массового цветения среди комплексно адаптивных потомков отбирали высокодекоративные сеянцы (Методика..., 1968, 2007). Элементами в оценке и отборе на декоративность служили начало, продолжительность и обилие цветения, размер и окраска соцветий, признаки вегетативной сферы (неполегаемость, компактность, степень облиственности). К перспективным сеянцам относили комплексно адаптивные с зимостойкостью 4–5 баллов, без малейших симптомов поражения грибными патогенами, цветущие в оптимальные сроки (сентябрь–октябрь). В период 2000–2017 гг. выполнено 38 комбинаций скрещиваний, опылено 239 соцветий, получено 5318 гибридных семян, выращен 1751 сеянец, выделено 72 перспективных отбора.

Результаты и обсуждение

Совместимость гибридов F_1 при гибридизации.

Получение F_2

Нашими экспериментами выявлена возможность скрещиваний первичных сортовидовых гибридов F_1 , но их эффективность была неодинаковой. Наиболее результативными по завязываемости семян и выживаемости сеянцев оказались комбинации сложных скрещиваний № 40-12, 43-12, 45-12, 46-12 (см. таблицу), имеющие в своем составе сорта Линда, Хамелеон и виды *C. naktongense*, *C. zawadzki* var. *tenuisectum*, *C. leiophyllum*. Практически отсутствовали характерные для отдаленной гибридизации затруднения, гибридные семена в большинстве случаев завязывались нормально, проростки вполне жизнеспособны, сеянцы хорошо развиваются. В отдельных межгибридных семьях совмещение чужеродных геномов в новом организме вызвало низкую завязываемость семян, слабую их выполненность, плохую всхожесть и разного рода нарушения роста и развития сеянцев (хлорофильная недостаточность, бифуркации, фасциации побегов).

Преобладающее число потомков F_2 развивалось по сценарию диких родителей (Недолужко, 2008б). По сравнению с потомством F_1 , отличавшимся фенотипическим единообразием в пределах семьи (Недолужко, 2010), все изученные межгибридные комбинации F_2 увеличили размах изменчивости сеянцев по морфологическим признакам (общий габитус, степень облиственности, размер и окраска соцветий, срок цветения, энергия порослеобразования), а также обнаружили непрерывный ряд изменчивости по адаптивным показателям. У большинства сеянцев F_2 наблюдалось сочетание признаков культурных

Results of interhybrid and closely related crosses of hardy garden chrysanthemum

Breeding number of the family	Parental couples	♂	Number of inflorescences pollinated	Seeds		Seedlings analyzed	
				total number of seeds set	per inflorescence pcs/%	total pcs	of them promising, pcs/%
$F_2 = F_1 \times F_1$							
08-66	Linda × <i>C. naktongense</i> Nakai	Vrodliiva × <i>C. coreanum</i> (H. Lév. et Vaniot) Nakai	5	45	9.0	34/75.6	34 1/2.9
40-12	Chameleon × <i>C. zawadzki</i> var. <i>tenuisectum</i> Kitag.	<i>C. naktongense</i> Nakai × Linda	9	621	69.0	265/42.7	241 8/3.3
43-12	Linda × <i>C. naktongense</i> Nakai	Chameleon × <i>C. leiophyllum</i> Nakai	4	217	54.2	127/58.5	119 0/0
44-12	Chameleon × <i>C. zawadzki</i> var. <i>tenuisectum</i> Kitag.	Linda × <i>C. naktongense</i> Nakai	4	49	12.2	12/24.5	8 0/0
45-12	<i>C. naktongense</i> Nakai × Linda	Chameleon × <i>C. leiophyllum</i> Nakai	4	281	70.2	185/65.8	155 1/0.6
46-12	<i>C. naktongense</i> Nakai × Linda	Chameleon × <i>C. zawadzki</i> var. <i>tenuisectum</i> Kitag.	5	376	75.2	172/45.7	162 0/0
47-12	Chameleon × <i>C. leiophyllum</i> Nakai	<i>C. naktongense</i> Nakai × Linda	5	62	12.4	3/4.8	3 0/0
69-12	Chameleon × <i>C. leiophyllum</i> Nakai	Chameleon × <i>C. zawadzki</i> var. <i>tenuisectum</i> Kitag.	6	62	10.3	2/3.2	2 0/0
33-15	Chameleon × <i>C. zawadzki</i> var. <i>tenuisectum</i> Kitag.	Vrodliiva × <i>C. zawadzki</i> subsp. <i>acutilobum</i> (DC.) Kitag.	15	255	17.0	25/9.8	19 1/5.3
34-15	Vrodliiva × <i>C. zawadzki</i> subsp. <i>acutilobum</i> (DC.) Kitag.	Chameleon × <i>C. zawadzki</i> var. <i>tenuisectum</i> Kitag.	7	53	7.6	16/30.2	16 1/6.3
37-15	Linda × <i>C. naktongense</i> Nakai	Chameleon × <i>C. zawadzki</i> var. <i>tenuisectum</i> Kitag.	7	55	7.9	22/40.0	13 2/15.4
42-15	Vrodliiva × <i>C. zawadzki</i> subsp. <i>acutilobum</i> (DC.) Kitag.	Linda × <i>C. naktongense</i> Nakai	6	145	24.1	55/37.9	51 2/3.9
43-15	Linda × <i>C. naktongense</i> Nakai	Vrodliiva × <i>C. zawadzki</i> subsp. <i>acutilobum</i> (DC.) Kitag.	6	77	12.8	7/9.1	7 1/14.3
$F_3 HS_1$ (half-sibs)							
51-14	40-12*	46-12	3	87	29.0	14/16.1	14 0/0
52-14	46-12	40-12	2	62	31.0	12/19.3	12 1/8.3
44-13	<i>C. naktongense</i> Nakai × Linda	Linda × <i>C. naktongense</i> Nakai	6	240	40.0	88/36.7	52 1/1.9
58-12	Linda × <i>C. naktongense</i> Nakai	<i>C. naktongense</i> Nakai × Linda	3	257	85.7	88/34.2	86 0/0
50-14	Vrodliiva × <i>C. naktongense</i> Nakai	Vrodliiva × <i>C. coreanum</i> (H. Lév. et Vaniot) Nakai	2	111	55.5	85/76.6	19 7/36.8
41-15	Vrodliiva × <i>C. zawadzki</i> subsp. <i>acutilobum</i> (DC.) Kitag.	Vrodliiva × <i>C. coreanum</i> (H. Lév. et Vaniot) Nakai	4	–	–	30/–	20 1/5.0
50-15	Linda × <i>C. naktongense</i> Nakai	Vrodliiva × <i>C. naktongense</i> Nakai	4	15	3.8	6/40.0	6 1/16.7
52-15	Vrodliiva × <i>C. zawadzki</i> subsp. <i>acutilobum</i> (DC.) Kitag.	Vrodliiva × <i>C. naktongense</i> Nakai	4	–	–	45/–	42 1/2.4

End of the table

Breeding number of the family	Parental couples ♀	♂	Number of inflorescences pollinated	Seeds		Seedlings analyzed	
				total number of seeds set	per inflorescence	sprouts, pcs/%	total pcs of them promising, pcs/%
F₃Bc₁ (backcrosses)							
19-14	40-12	Chameleon × C. <i>zawadzki</i> var. <i>tenuisectum</i> Kitag.	4	320	86/26.9	77	3/3.9
56-15	45-12	C. <i>naktongense</i> Nakai × Linda	2	76	4/5.2	4	1/25.0
25-14	58-12	Linda × C. <i>naktongense</i> Nakai	3	233	70/30.0	61	1/1.6
26-14	(Chameleon × C. <i>zawadzki</i> var. <i>tenuisectum</i> Kitag.) × Stelutsa	Chameleon × C. <i>zawadzki</i> var. <i>tenuisectum</i> Kitag.	3	93	12/12.9	12	0/0
80-15	Linda × C. <i>naktongense</i> Nakai	08-66	7	128	14/10.9	14	1/7.1
11-16	(46-12) × (40-12)	40-12	16	185	22/11.9	16	1/6.2
16-16	(46-12) × (40-12)	46-12	14	296	75/25.3	75	16/21.3
F₃S₁ (sibs)							
72-15	45-12	45-12	13	61	12/19.7	6	1/16.7
77-15	08-66	08-66	11	95	21/22.1	15	1/6.7
76-15	08-66	08-66	11	95	21/22.1	19	0/0
42-14	40-12	40-12	6	124	6/4.8	6	0/0
40-14	(Chameleon × C. <i>zawadzki</i> var. <i>tenuisectum</i> Kitag.) × Stelutsa	(Chameleon × C. <i>zawadzki</i> var. <i>tenuisectum</i> Kitag.) × Stelutsa	2	50	27/54.0	23	0/0
18-16	19-14	19-14	6	3	1/33.3	1	0/0
17-16	46-12	46-12	8	5	2/66.7	1	1/100
15-16	52-14	52-14	12	86	11/12.8	4	1/25.0
Other related							
40-16	Chameleon × C. <i>zawadzki</i> var. <i>tenuisectum</i> Kitag.	Vrodliwa × (Vrodliwa × C. <i>zawadzki</i> var. <i>tenuisectum</i> Kitag.)	4	204	50/24.5	45	15/33.3
46-16	(Linda × C. <i>naktongense</i> Nakai) × Linda	Linda × C. <i>naktongense</i> Nakai	6	194	24/12.4	11	1/9.1

* Here and below designations follow the first column.

сорт (прочность цветоносов, крупные соцветия, яркая окраска, длительность и обилие цветения) и диких видов *Chrysanthemum* (сильная облиственность генеративных побегов, интенсивное образование побегов возобновления, выносливость к природным стрессам). Отобраны гармонично развитые мультикомпонентные формы F_2 , указывающие на совместимость разных сортовых и видовых геномов в новом организме.

Зимостойкость гибридного потомства F_2

Культивируемые в России сорта хризантемы садовой, ведущие свое начало от субтропических видов *Chrysanthemum*, не имеют ясно выраженного периода глубокого покоя (побеги возобновления продолжают рост осенью при низких положительных температурах $+1 \dots +6^\circ\text{C}$) и, не обладая запасом зимостойкости, погибают в течение зимы. Виды *Chrysanthemum* умеренного климата, завершая рост побегов в сентябре–октябре, в ходе осеннего закалывания формируют определенный уровень зимостойкости и вступают в состояние органического покоя, сохраняя его на протяжении всего зимнего периода. Полученные на генетической основе диких видов гибриды F_1 отличаются повышенной устойчивостью к климатическим факторам, превосходят своих теплолюбивых сортовых родителей по зимостойкости (Недолужко, 2010).

Использование повторного рекомбинационного процесса – скрещивание гибридов F_1 между собой – позволило увеличить в поколении F_2 число выносливых семян и усилить выраженность признака зимостойкости. Среди межгибридного потомства F_2 выявлены формы, обладающие более длительным периодом глубокого зимнего покоя и замедленным темпом весеннего отрастания. Последовательно накапливая гены разных видов *Chrysanthemum*, нам удалось повысить биологический запас зимостойкости в межгибридных формах, обеспечить их адаптивность в экстремальных условиях. Наибольшее число зимостойких генотипов (до 54.5 %) отобрано в мультикомпонентных семьях на основе видов *C. naktongense*, *C. zawadzki* var. *tenuisectum*, *C. leiophyllum*. Наблюдения за ними в течение последующих трех–четырёх лет подтвердили высокую выносливость в суровом климате. Таким образом, введение в гибридизацию разных видов *Chrysanthemum* привело к накоплению полигенов зимостойкости хотя бы в единичных семенах F_2 либо способствовало другим сочетаниям в новых комбинациях, что позволило усилить имеющиеся положительные тенденции (положительные трансгрессии) или выявить нежелательные признаки и свойства.

Созданные на сложной генетической основе межгибридные формы F_2 служат новыми источниками зимостойкости для дальнейшей селекции на еще более высокий уровень устойчивости к низким температурам, а родительские межвидовые гибриды F_1 могут быть использованы в качестве доноров этого признака.

Устойчивость гибридного потомства F_2 к *P. horiana* Henn.

Доминирование признака устойчивости к белой ржавчине хризантем (Jong, Rademaker, 1986; Недолужко А.И., Недолужко А.В., 2010) и сравнительно простая его генетическая детерминация облегчают отбор в первом и последующих поколениях гибридов и возможность передачи эффектив-

ных генов диких видов *Chrysanthemum* в процессе селекционной работы. Анализ межгибридных популяций F_2 на устойчивость к *P. horiana* выявил наличие от 2.9 до 17.3 % (в зависимости от комбинации скрещивания) восприимчивых к белой ржавчине растений, что может свидетельствовать о достижении гомозиготности по рецессивным генам, определяющим восприимчивость к патогену, и гетерозиготности признака устойчивости у родительских форм F_1 , и/или перекомбинации факторов устойчивости.

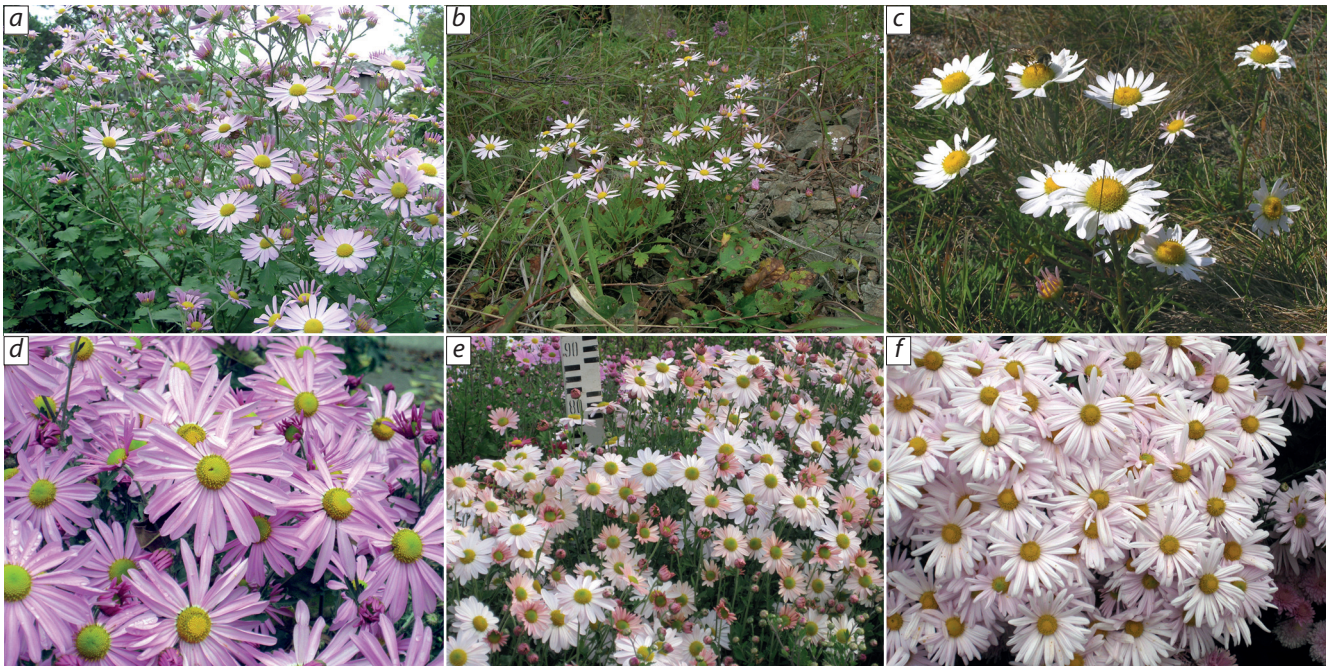
Феноритмотип роста и развития

Тип роста и скорость развития – важные факторы, влияющие на адаптивность растений, однако генетический контроль типа и скорости развития у хризантемы пока не изучен. Яровой тип развития (моноцикличность побегов), присущий субтропическим видам *Chrysanthemum* и созданным на их основе сортам хризантемы садовой (Недолужко, 2008б), возможно, связан с отсутствием генов зимостойкости, и наоборот, озимый тип развития (дидикличность побегов) видов умеренного климата определяется их наличием. В гибридном поколении F_2 наблюдается изменчивость потомства по типу развития и сроку цветения. Преобладающее число (72.3–87.8 %) семян развиваются по сценарию диких родителей (озимый тип): в первый год образуют приземную розетку листьев и уходят в зиму в фазе вегетативного клона. В генеративное состояние вступают на второй год роста (Недолужко, 2008б). Процессы подготовки растений к зиме начинаются задолго до окончания периода вегетации и зависят от температуры и длины дня, а фотопериодическая реакция тесно связана с их зимостойкостью. Зимостойкие виды *Chrysanthemum* умеренного климата раньше реагируют замедлением роста на сокращение длины дня осенью, в отличие от незимостойких субтропических представителей, продолжающих вегетировать до самых морозов, и передают свои качества гибриднему потомству.

По сроку вступления в генеративное состояние и фенодате «начало цветения» потомки F_2 представляют непрерывный ряд изменчивости от рано- до позднецветущих (с различной длительностью периода от начала вегетации до начала цветения). Отмечены семена с неполным циклом развития (не успевшие достигнуть фазы цветения в связи с наступлением морозов, т.е. развивались как полужаровые–полуозимые). По особенностям расщепления можно предполагать высокую полигенность признака «начало цветения», что обеспечивает широкие возможности для отбора и сохранения нужного свойства в гибридах.

Были отобраны образцы, цветущие в оптимальные сроки на данной широте ($43^\circ 13' 27.48''$ с. ш., $131^\circ 59' 36.32''$ в. д.). Сравнение результатов наследования типа развития и фенологического ритма гибридов F_1 (Недолужко, 2010) и межгибридных форм F_2 (наст. исследование) предполагает некоторые тенденции эволюционного формирования признака как количественного, происходящего путем постепенного и длительного накопления отдельных изменений.

Скрещивание межвидовых гибридов F_1 показывает, что они хорошо передают свои ценные качества отдельным потомкам F_2 . Это позволяет считать их комплексными донорами таких признаков, как зимостойкость, устойчивость к *P. horiana*, ранний срок цветения, интенсивное



Chrysanthemum species and hybrids: a, *C. leiophyllum*; b, *C. naktongens*; c, *C. coreanum*; d, F₂; e, F₁; f, F₃S₁.

вегетативное возобновление. Выделенные в F₁ и F₂ поколения источники и доноры ценных признаков послужили основными компонентами в схемах близкородственных скрещиваний.

Беккроссы, сибсы, полусибсы

Близкородственные скрещивания сложных межвидовых гибридов F₂ выявили в потомстве F₃ иммунные к *P. horiana* и выносливые к экстремальным факторам среды формы, что может свидетельствовать об успешной интрогрессии эффективных генов диких видов *Chrysanthemum* в полученный селекционный материал (см. таблицу). Отобраны комплексно адаптивные и декоративные сеянцы. Выявлены рекомбинантные формы с признаками сдержанного роста, продолжительным цветением.

Декоративность

Декоративность – важный интегральный показатель новых гибридов, который во многом зависит от их адаптации к комплексу неблагоприятных биотических и абиотических факторов, срока цветения, общей архитектоники растений, назначения использования. Среди комплексно адаптивных сеянцев F₂ и F₃ в качестве перспективных отобраны 72 высокодекоративные формы (см. рисунок), которые вегетативно размножены и находятся на разной стадии изучения (первичное, конкурсное сортоизучение). Мониторинг в течение трех-пяти лет выделенных в элиту и размноженных вегетативно отборов подтвердил стабильность проявления адаптивных показателей и позволил присвоить им статус сорта. Новые сорта Денница, Восточная Славянка, Звездная Россыпь, Лазурный Берег, Морская Пена, Северная Пацифика, Созвездие проходят государственное сортоиспытание.

По частоте возникновения в гибридных потомствах положительных трансгрессий – генотипов с комплексом

полезных признаков, совмещающих в одном организме устойчивость, зимостойкость, оптимальный срок цветения, определена селекционная ценность используемых родительских форм. Такими формами можно считать межвидовые F₁ гибриды: Вродлива × *C. coreanum* (H. Lév. et Vaniot) Nakai; Вродлива × *C. zawadzki* subsp. *acutilobum* (DC.) Kitag.; Линда × *C. naktongense* Nakai; *C. naktongense* Nakai × Линда; Хамелеон × *C. zawadzki* var. *tenuisectum* Kitag.; Хамелеон × *C. leiophyllum* Nakai.

Таким образом, межвидовая гибридизация хризантемы садовой позволила расширить спектр изменчивости, обогатить селекционный генофонд новыми полезными признаками и свойствами (совместить и повысить требуемый уровень зимостойкости с устойчивостью к *P. horiana*). Созданные более совершенные формы хризантемы садовой на новой генетической основе, проверенные в условиях всевозможных природных катаклизмов российского Дальнего Востока, уже сейчас являются ценнейшим исходным материалом для получения зимостойких, иммунных, высокодекоративных сортов и для других регионов России.

Заключение

Определена успешность скрещивания первичных межвидовых гибридов F₁ с разной генетической основой. Совмещение аллелей разных видов и сортов *Chrysanthemum* способствовало созданию мультикомпонентных гибридных форм F₂ с комплексом важных признаков и свойств, появлению положительных трансгрессий, дающих возможность перейти на более высокий уровень адаптивных признаков и рассчитывать на новые трансгрессии. Путем близкородственных скрещиваний межгибридных форм F₂ удалось существенно повысить частоту выщепления трансгрессивных генотипов.

Предложенная стратегия заключается в накоплении адаптивных полигенов в сложных межвидовых комплек-

сах с последующим выявлением их при близкородственных скрещиваниях.

Проведенные исследования позволили выйти на качественно новый уровень создания отечественных гибридов и сортов хризантемы садовой, совмещающих иммунитет к *P. horiana* Henn., устойчивость к экстремальным зимним факторам, оптимальные сроки цветения, интенсивность вегетативного возобновления и высокую декоративность. Это способствует расширению адаптивного сортимента для активно формирующегося отечественного цветочного рынка.

Acknowledgments

This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research, project 09-04-98526-r_vostok_a of 2009–2010 and the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, project 14-III-D-06-039 of 2014. The author thanks reviewers for valuable remarks.

Conflict of interest

The author declares no conflict of interest.

References

- Anderson N.O. Chrysanthemum. *Dendranthema* × *grandiflora* Tzvel. In: Flower Breeding and Genetics: Issues, Challenges, and Opportunities for the 21st Century. Dordrecht: Springer, 2007;389-437.
- Anderson N., Ascher P., Gesick E. Winter-hardy Mammoth™ series garden chrysanthemums ‘Red Daisy’, ‘White Daisy’, and ‘Coral Daisy’ sporting a shrub plant habit. Hort. Science. 2008;43(3):648-654.
- Anderson N.O., Gesick E. Container production of prostrate garden chrysanthemums. Hort. Science. 2003;38(7):1344-1348.
- Baklanov P.Ia. (Ed.). Coastal-Marine Management: Theory, Indicators, Regional Differences. Vladivostok, 2010. (in Russian)
- Chen J.Y., Wang S., Wang X., Wang P. Thirty years’ studies on breeding ground-cover chrysanthemum new cultivars. Acta Hort. 1995;404:30-36.
- Cheng X., Chen S., Chen F., Deng Y., Fang W., Tang F., Liu Z., Shao W. Creating novel chrysanthemum germplasm via interspecific hybridization and backcrossing. Euphytica. 2011;177:45-53.
- Cheng X., Chen S., Chen F., Fang W., Deng Y., She L. Interspecific hybrids between *Dendranthema morifolium* (Ramat.) Kitam. and *D. nankingense* (Nakai) Tzvel. achieved using ovary rescue and their cold tolerance characteristics. Euphytica. 2010;172:101-108.
- Douzono M., Ikeda H. All year round productivity of F₁ and BC₁ progenies between *Dendranthema grandiflorum* and *D. shiwogiku*. Acta Hort. 1998;452:303-310.
- Jong J. de., Rademaker W. The reaction of Chrysanthemum cultivars to *Puccinia horiana* and the inheritance of resistance. Euphytica. 1986;35:945-952.
- Jong J. de, Rademaker W. Interspecific hybrids between two *Chrysanthemum* species. Hort. Science. 1989;24(2):370-372.
- Konovalov Y.B. Plant Breeding for Resistance to Diseases and Pests. Moscow, 2002. (in Russian)
- Koz'menko N.P. Results of studies on the introduction and breeding of small-flowered chrysanthemums in the subtropical zone of Russia. Subtropicheskoe i Dekorativnoe Sadovodstvo = Subtropical and Ornamental Horticulture. 2013;49:170-178. (in Russian)
- Kuykendall J.R., Galey D.O. The role of the Korean hybrids in the development of the new hardy garden chrysanthemums. Missouri Bot. Gard. Bull.1949;37(8):161-178.
- Machin B. The origins of hardy border chrysanthemums. Plantsman. 2012;3:20-23.
- Methodology of state trials of crop varieties. Moscow, 1968. Vol. 6. Ornamental Plants. (in Russian)
- Methods of tests for distinctness, uniformity and stability: Chrysanthemum. The Official Newsletter of the State Commission of the Russian Federation for Testing and Protection of Breeding Achievements. 2007;10:976-1002. (in Russian)
- Nedoluzhko A.I. Evaluation of varieties, species, and hybrids of hardy garden mums for resistance to white rust. Vestnik RASKhN = Herald of the Russian Academy of Agricultural Sciences. 2008a;2:56-58. (in Russian)
- Nedoluzhko A.I. Ontogenetic features of *Chrysanthemum* (Asteraceae) species under cultivation in the southern Primorye. Rastitelnnye Resursy = Plant Resources. 2008b;44(4):1-11. (in Russian)
- Nedoluzhko A.I. Prospects for the use of wild relatives in the adaptive selection of hardy garden mum. Sibirskiy Vestnik Selskokhozyaystvennoy Nauki = Siberian Herald of Agricultural Sciences. 2010;11:43-50. (in Russian)
- Nedoluzhko A.I., Dudkin R.V., Fadeev K.E. Flowering and pollination of *Dendranthema* species by cultivation. Proceedings of the International Conference “Role of botanical gardens in biodiversity preservation”. Rostov-on-Don, 2002;217-218 (in Russian)
- Nedoluzhko A.I., Nedoluzhko A.V. The inheritance of resistance to white rust in hybrid progeny of hardy garden mum. Sibirskiy Vestnik Selskokhozyaystvennoy Nauki = Siberian Herald of Agricultural Sciences. 2010;6:50-56. (in Russian)
- Suenaga H., Ikeda H., Hamamura T., Douzono M., Onozaki T. Evaluation of *Dendranthema* and related species in Japan for resistance to *Liriomyza trifolii* (Diptera: Agromyzidae). Abst. EUCARPIA 19th Int. Symp., Improvement of Ornamental Plants. France, 1998;23.
- Sun C.Q., Chen F.D., Teng N.J., Liu Z.L., Fang W.M., Hou X.L. Interspecific hybrids between *Chrysanthemum grandiflorum* (Ramat.) Kitam. and *C. indicum* (L.) Des Moul. and their drought tolerance evaluation. Euphytica. 2010;174:51-60. DOI 10.1007/s10681-009-0005-6.
- Tukhvatullina L.A., Mironova L.N. Introduction and Breeding of Korean Chrysanthemum in Bashkortostan. Ufa, 2014. (in Russian)
- Wang P., Chen J. Studies on breeding ground-cover chrysanthemum new cultivars. Acta Hort. Sinica. 1990;17(3):223-228.
- Yamaguchi T. Chrysanthemum breeding for resistance to white rust. Japan. J. Breed. 1981;31:121-132.
- Zabelin I.A. Breeding new varieties of chrysanthemums. Trudy Nikitskogo Botanicheskogo Sada = Works of the State Nikita Botanical Gardens. 1972;2(59):11-19. (in Russian)