

Межвидовые гибриды некоторых восточноазиатских представителей рода *Chrysanthemum* L. и анализ их устойчивости

А.И. Недолужко

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

Хризантема садовая (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.) – востребованная осеннецветущая культура для садово-паркового оформления и использования на срез, отличается продолжительным, обильным и красочным цветением. Отсутствие зимостойких и адекватных по срокам цветения сортов, слабая устойчивость к патогенной микробиоте ограничивают ее распространение в большинстве регионов России. Актуальным является создание нового селекционного материала на основе искусственной межвидовой гибридизации, способной совместить ценные признаки разных видов *Chrysanthemum* в одном организме. Проведены прямые и обратные скрещивания между видами маньчжурской (*C. chanetii* H. Lév., *C. coreanum* (H. Lév. et Vaniot) Nakai, *C. maximoviczii* Kom., *C. naktongense* Nakai, *C. zawadskii* subsp. *acutilobum* (DC.) Kitag., *C. tenuisectum* Kitag., *C. zawadskii* subsp. *latilobum* (Maxim.) Kitag., *C. leiophyllum* Nakai), монгольско-сибирской (*C. mongolicum* Y. Ling, *C. zawadskii* Herbich) флоры и межвидовыми гибридными формами с привлечением субтропических представителей *Chrysanthemum*. Скрещивание видов с одинаковым числом хромосом (гексаплоид × гексаплоид, $2n = 54$ и тетраплоид × тетраплоид, $2n = 36$) в прямом и обратном направлениях проходило без всяких затруднений. Хорошая совместимость отмечена при гибридизации тетраплоидных и гексаплоидных родителей. Диплоиды ($2n = 18$) не всегда совместимы между собой и частично совместимы с гексаплоидами. Межвидовые гибриды в первом семенном поколении характеризовались фенотипическим единообразием с промежуточным наследованием либо преобладанием признаков высокоплоидного родителя, отличались гибридной мощностью, интенсивностью порослеобразования и комплексом адаптивных качеств. Получены сложные межвидовые гибриды в комбинациях скрещивания, состоящих из трех разных компонентов. Отобранные декоративные межвидовые и межгибридные формы перспективны для озеленения и служат комплексными источниками адаптивности для получения отечественных сортов хризантемы садовой.

Ключевые слова: *Chrysanthemum*; многолетние восточноазиатские виды; искусственная межвидовая гибридизация; адаптивные признаки; российский Дальний Восток.

Interspecific hybrids of some East Asian representatives of the genus *Chrysanthemum* L. and analysis of their sustainability

A.I. Nedoluzhko

Botanical Garden-Institute, Far East Branch, Russian Academy Sciences, Vladivostok, Russia

The garden chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.) is a highly demanded autumn flowering culture for parks and gardens and as cut flowers and has long, abundant and colorful flowering. The lack of winter-hardy and season-adequate flowering cultivars and poor resistance to diseases limit its distribution in most regions of Russia. The development of new plant-breeding material by artificial interspecific hybridization able to combine valuable traits of different *Chrysanthemum* species in a single organism is therefore of importance. Reciprocal crossing has been conducted between the species of the Manchurian (*C. chanetii* H. Lév., *C. coreanum* (H. Lév. et Vaniot) Nakai, *C. maximoviczii* Kom., *C. naktongense* Nakai, *C. zawadskii* subsp. *acutilobum* (DC.) Kitag., *C. tenuisectum* Kitag., *C. zawadskii* subsp. *latilobum* (Maxim.) Kitag., *C. leiophyllum* Nakai), Mongolian-Siberian (*C. mongolicum* Y. Ling, *C. zawadskii* Herbich) flora and interspecific hybrid forms with the involvement of subtropical *Chrysanthemum* species. Crossing and backcrossing of species with identical numbers of chromosomes (hexaploid × hexaploid, $2n = 54$ and tetraploid × tetraploid, $2n = 36$) were easy. Tetraploids × hexaploids showed good compatibility. Diploids ($2n = 18$) are not always compatible between themselves and are partly compatible with hexaploids. Interspecific hybrids in the first generation (F_1) were characterized by phenotypic uniformity with intermediate inheritance or predominance of traits of the high-ploidy parent and differed in hybrid power, intensity of emergent rhizomes and complex of adaptive qualities. Multicomponent interspecific hybrids have been obtained from combinations of crossing, consisting of three different components. The selected highly decorative interspecific and multicomponent forms have promise for planting of greenery and serve as complex sources of adaptiveness for the development of garden chrysanthemum native to Russia.

Key words: *Chrysanthemum*; perennial East Asian species; artificial interspecific hybridization; adaptive traits; Russian Far East.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Недолужко А.И. Межвидовые гибриды некоторых восточноазиатских представителей рода *Chrysanthemum* L. и анализ их устойчивости. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(5):658-665. DOI 10.18699/VJ16.152

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Nedoluzhko A.I. Interspecific hybrids of some East Asian representatives of the genus *Chrysanthemum* L. and analysis of their sustainability. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(5):658-665. DOI 10.18699/VJ16.152

ORIGINAL ARTICLE

Received 12.01.2015

Accepted for publication 26.01.2016

© AUTHOR, 2016

Виды рода *Chrysanthemum* L. относятся к сем. Astergaceae Dumort., трибе Anthemideae Cass. Этот род объединяет около 40 таксонов многолетних растений (Soreng, Cope, 1991; Bremer, Humphries, 1993; Камелин, 2000; Oberprieler et al., 2007), произрастающих в Восточной Азии и являющихся близкими родичами цветочной культуры – хризантемы садовой (*C. morifolium* Ramat.). Существующие сорта хризантемы садовой уступают природным видам *Chrysanthemum* по зимостойкости, выносливости к иссушению, устойчивости к патогенам. Для получения адаптивных гибридов и сортов перспективно применение межвидовой гибридизации: создание декоративных форм на основе генетического материала дикорастущих видов, обладающих комплексной устойчивостью к различным неблагоприятным факторам внешней среды.

Адаптивная селекция хризантемы садовой в России только начинает развиваться, ее успешность зависит от привлечения нового исходного материала, поиска и создания источников и доноров хозяйственно ценных признаков. Ранее работы по выделению межвидовых гибридов проводились в Китае (Chen, 1985; Wang, Chen, 1990), Японии (Fukai et al., 2004) и России (Павлова, 2011). Литературные данные по привлечению в межвидовую гибридизацию представителей рода *Chrysanthemum* флоры Дальнего Востока России, за исключением *C. chanetii* (Chen, 1985; Wang, Chen, 1990), нам неизвестны.

Согласно В.Ю. Баркалову (2006), на юге российского Дальнего Востока произрастают восемь видов рода *Chrysanthemum*: *C. chanetii* H. Lév., *C. coreanum* (H. Lév. et Vaniot) Nakai, *C. maximoviczii* Kom., *C. mongolicum* Y. Ling, *C. naktongense* Nakai, *C. sichotense* (Tzvelev) Vorosch., *C. weyrichii* Miyabe et T. Miyake, *C. zawadskii* Herbich. Эти виды (кроме *C. zawadskii*) представлены изолированными малочисленными популяциями, встречающимися только на юге Приморского края, а три вида – *C. chanetii*, *C. sichotense*, *C. maximoviczii* – являются редкими (Харкевич, Качура, 1981; Красная книга..., 2008). Прошедшие длительную эволюцию в экстремальных климатических условиях, дальневосточные виды *Chrysanthemum* обладают ценными признаками – выносливостью к иссушению и низким зимним температурам, устойчивостью к фитопатогенам. Привлечение этих видов в межвидовую гибридизацию позволит получить селекционный материал для создания адаптивных сортов хризантемы садовой.

Многолетние восточноазиатские виды рода *Chrysanthemum* образуют полиплоидный ряд от диплоидов ($2n = 18$) до декаплоидов ($2n = 90$) с базовым числом хромосом $n = 9$ (Shimotomai, Takemoto, 1940; Dowerick, 1952; Tanaka, Watanabe, 1972; Watanabe, 1977; Tanaka et al., 1989; Oberprieler et al., 2007). В результате скрещиваний видов *Chrysanthemum* с разным уровнем ploидности получены жизнеспособные гибриды с хромосомными числами родителей $2n = 36$ и 72 (Kaneko, 1961; Fukai et al., 2004), $2n = 36$ и 54 (Fukai et al., 2004; Sun et al., 2010), $2n = 54$ и 90 (Jong, Rademaker, 1989), $2n = 54$ и 72 (Douzono, Ikeda, 1998). Трудности возникали при гибридизации диплоидов ($2n = 18$) с тетраплоидами ($2n = 36$), гексаплоидами ($2n = 54$), декаплоидами ($2n = 90$) (Kaneko, 1961; Dai, Chen, 1996; Li et al., 2008), а также октоплоидов ($2n = 72$)

между собой (Fukai et al., 2004). Большинство видов с одинаковой ploидностью способны скрещиваться в прямом и обратном направлениях с образованием жизнеспособного потомства (Dai, Chen, 1996; Li et al., 2008). В результате межвидовых скрещиваний *C. vestitum* Nakai, *C. indicum* L., *C. zawadskii* Herbich, *C. lavandulifolium* Makino, *C. nankingense* Hand.-Mazz., *C. chanetii* H. Lév. китайскими исследователями получены декоративные почвопокровные формы, устойчивые к холоду, засухе, засоленным почвам, выносливые в условиях промышленного загрязнения (Wang, Chen, 1990; Chen et al., 1995). На основе японских видов *C. pacificum* Nakai и *C. shiwogiku* Kitam. отобраны межвидовые гибриды, пригодные на срезку и устойчивые к листовому минеру и белой ржавчине (Jong, Rademaker, 1989; Douzono, Ikeda, 1998).

Для получения нового селекционного материала мы провели серию межвидовых и межгибридных скрещиваний представителей рода *Chrysanthemum* маньчжурской и монгольско-сибирской флоры (*C. chanetii* H. Lév. 1911, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 9: 450; *C. coreanum* (H. Lév. et Vaniot) Nakai, 1940, J. Jap. Bot. 16, 2: 74; *C. maximoviczii* Kom. 1916, Изв. Петерб. бот. сада, 16: 179; *C. mongolicum* Y. Ling, 1935, Contr. Inst. Bot. Natl. Acad. Peiping. 3: 463; *C. naktongense* Nakai, 1909, Bot. Mag. (Tokyo), 23: 186; *C. zawadskii* Herbich, 1831, Addit. Fl. Galic.: 44; *C. zawadskii* subsp. *acutilobum* (DC.) Kitag. 1939, Rep. Inst. Sci. Res. Manchoukuo, 3, 2: 444 (Lin. Fl. Manshur.); *C. tenuisectum* Kitag. 1942, Rep. Inst. Sci. Res., Manchoukuo, 6: 129; *C. zawadskii* subsp. *latilobum* (Maxim.) Kitag. 1939, l. s.: 444; *C. leiophyllum* Nakai, 1921, Bot. Mag. (Tokyo), 35: 147) с привлечением субтропических видов из Китая (*C. indicum* L. 1753, Sp. Pl. 2: 889; *C. boreale* Makino, 1909, Bot. Mag. (Tokyo), 23: 20) и Японии (*C. pacificum* Nakai, 1928, Bot. Mag. (Tokyo), 42: 462).

Цель настоящей работы – получение межвидовых гибридов рода *Chrysanthemum*, оценка и отбор комплексных источников адаптивности для селекции хризантемы садовой.

Материалы и методы

В исследовании приняли участие аборигенные представители *C. naktongense* Nakai, *C. chanetii* H. Lév., *C. coreanum* (H. Lév. et Vaniot) Nakai, *C. maximoviczii* Kom., *C. zawadskii* Herbich, выращенные из семян, собранных автором в природных местообитаниях (Приморский край, Амурская область); *C. mongolicum* Y. Ling, *C. indicum* L., *C. pacificum* Nakai, *C. boreale* Makino, полученные из семян, любезно предоставленных А.А. Тараном (Сахалинский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН), японскими и китайскими коллегами (К. Кондо, Сунь Ян) и *C. zawadskii* subsp. *acutilobum* (DC.) Kitag., *C. tenuisectum* Kitag., *C. zawadskii* subsp. *latilobum* (Maxim.) Kitag., *C. leiophyllum* Nakai, доставленные Р.В. Дудкиным из Кореи в виде зеленых черенков (табл. 1).

Образцы для исследования были выращены в Ботаническом саду-институте ДВО РАН (БСИ) в 1998–2012 гг. В различных комбинациях скрещивания использовали только определенные растения в каждой популяции, имеющие фертильную пыльцу и хорошую завязываемость семян при свободном опылении (Недолужко и др., 2002). Гибридизацию (с предварительной изоляцией)

Table 1. Species of the genus *Chrysanthemum* used in hybridization

Species	Sampling locality	Chromosome number	
		according to Nedoluzhko	data from the literature
<i>C. naktongense</i> Nakai	Primorsky Krai, Khasan raion, near Telyakovskiy Bay, 42°35'43.0"N, 131°12'26"E, 162 m A.S.L.	2n = 36	2n = 36 (Probatova, Sokolovskaya, 1988) Described as <i>Dendranthema naktongense</i> (Nakai), Tzvel. 1961, Flora of the USSR, vol. 26: 375
<i>C. chanetii</i> Lév.	Primorsky Krai, Khasan raion, near Posyet Settlement, 42°34'67.9"N, 130°47'61.7"E, 219 m A.S.L.	2n = 18	2n = 18 (Sokolovskaya et al., 1985) Described as <i>D. erubescens</i> (Stapf), Tzvel. 1961, Flora of the USSR, vol. 26: 374 2n = 36, 54 (Wang et al., 1991) Described as <i>D. chanetii</i> (H. Lév.) Shih, 1980, Bull. Bot. Lab. North-East. Forest. Inst., 6: 3
<i>C. coreanum</i> (H. Lév. et Vaniot) Nakai	Primorsky Krai, Lazo raion, coast of Kievka Bay, 42°49'46.1"N, 133°42'74.0"E, 72 m A.S.L.	2n = 54	2n = 36 (Probatova, Sokolovskaya, 1990)
<i>C. maximoviczii</i> Kom.	Partizanskiy raion, Chandalez Range	2n = 54	2n = 54 (Zhmyleva, Kondo, 2006)
<i>C. zawadskii</i> Herbach	Amur oblast, near the City of Blagoveshchensk, Mukhinka stow, 50°32'54.6"N, 127°38'28.6"E, 223 m A.S.L.	–	2n = 54 (Zhmyleva, Kondo, 2006)
<i>C. leiophyllum</i> Nakai	Korean Peninsula	2n = 36	–
<i>C. zawadskii</i> subsp. <i>latilobum</i> (Maxim.) Kitag.	Korean Peninsula	2n = 54	2n = 54 (Lee, 1967)
<i>C. zawadskii</i> subsp. <i>acutilobum</i> (DC.) Kitag.	Korean Peninsula	2n = 54	2n = 45, 54 (Lee, 1975)
<i>C. tenuisectum</i> Kitag.	Korean Peninsula	2n = 54	2n = 54 (Kim et al., 2001)
<i>C. mongolicum</i> Y. Ling	Sakhalin Botanical Garden, Far-East Branch of the Russian Academy of Sciences (cultivated)	2n = 54	2n = 54 (Zhukova, Petrovskiy, 1977; Yurtsev, Zhukova, 1982) Described as <i>D. mongolicum</i> (Ling) Tzvel. 1961, Flora of the USSR, vol. 26:378
<i>C. indicum</i> L.	Japan, Hiroshima University	–	2n = 36, 54 (Kamiaka, Yonezawa, 1989) 2n = 36 (Lee, Oh, 1976)
<i>C. boreale</i> Makino	Harbin, China	2n = 18	2n = 18 (Tanaka et al., 1989)
<i>C. pacificum</i> Nakai	Japan, Hiroshima University	–	2n = 90 (Kaneko, 1961; Watanabe et al., 1972; Shimotomai et al., 1968) Описана как <i>D. pacificum</i> (Nakai) Kitam.

–, no data.

осуществляли свежесобранной пыльцой однократно в период раскрытия большинства трубчатых цветков. Использовали простые межвидовые (прямые и обратные) и многокомпонентные скрещивания. Контроль – изоляция соцветий без опыления. В связи с разницей в сроках цветения маньчжурских и субтропических видов (*C. indicum*, *C. pacificum*) в гибридизацию привлекали ранее создан-

ные нами сортовидовые гибриды № 04-1 ('Вродлива' × *C. tenuisectum*) и № 05-25 ['Вродлива' × ('Вродлива' × *C. maximoviczii*)], цветущие одновременно с субтропическими видами. Побеги с опыленными соцветиями срезали и дозаривали в условиях теплицы. Ревизию и обмолот семян проводили через один-два месяца после гибридизации, посев семян заканчивали в конце февраля – начале

марта в условиях обогреваемой теплицы. В открытый грунт сеянцы высаживали с апреля по май. Генетическую совместимость определяли по результатам завязывания семян, всхожести и жизнеспособности сеянцев. Оценку гибридного потомства проводили в первый год роста и после зимы. Устойчивость к грибным фитопатогенам (*Botrytis cinerea* Pers., *Puccinia horiana* Henn.) определяли на естественном инфекционном фоне в период эпифитотий *P. horiana* (2005–2006 гг.). Зимостойкость оценивали по весеннему отрастанию побегов по 5-балльной 6-ступенчатой шкале, где балл 0 соответствует полному вымерзанию растений, балл 5 – подмерзание отсутствует. Ритмы роста и развития изучали согласно (Методика..., 1975). Отбирали зимостойкие (4–5 баллов), без малейших признаков поражения грибными патогенами растения с адекватными сроками цветения. С 2005 по 2012 г. было выполнено 74 комбинации скрещиваний, опылено 731 соцветие, получено 9462 гибридных семени, выращено 1775 сеянцев, выделено 30 отборов.

Результаты и обсуждение

Предварительный анализ привлекаемых в гибридизацию видов показал, что все партнеры имеют фертильную пыльцу и хорошо завязывают семена при свободном опылении (Недолужко и др., 2002).

Совместимость видов и межвидовых гибридов при гибридизации

Эффективность межвидовых скрещиваний зависела от особенностей участвующих в гибридизации генотипов. Наиболее продуктивными и стабильными опылителями и материнскими производителями были тетраплоидные ($2n = 36$) и гексаплоидные ($2n = 54$) виды. Скрещивания видов с одинаковым числом хромосом (гексаплоид \times гексаплоид) в прямом и обратном направлении проходили без всяких затруднений (табл. 2). Всхожесть семян и жизнеспособность гибридных сеянцев также были на высоком уровне: только незначительное число всходов погибло в ювенильном возрасте, остальное потомство развивалось нормально. Большинство реципрокных комбинаций тетраплоид ($2n = 36$) \times гексаплоид ($2n = 54$) дали положительные результаты по завязыванию семян. Хорошая совместимость отмечена у тетраплоидных видов *C. naktongense* ($2n = 36$) и *C. leiophyllum* ($2n = 36$), использованных в качестве материнских форм в большинстве комбинаций с гексаплоидами ($2n = 54$). Завязываемость семян варьировала в зависимости от участников и направления скрещивания. Полученные семена дали жизнеспособное потомство, отдельные гибридные сеянцы имели частично стерильную пыльцу, но хорошо завязывали семена при свободном опылении. Скрещивания диплоидных ($2n = 18$) видов *C. chanetii* (см. рисунок, а) и *C. boreale* (в) удалось осуществить только в 2010 г. Получено потомство *C. boreale* \times *C. chanetii* (д) и *C. chanetii* \times *C. boreale*. Диплоиды в отдельных случаях частично совместимы с гексаплоидами *C. tenuisectum*, *C. coreanum* (з), *C. maximoviczii* и тетраплоидами *C. naktongense* (б), *C. leiophyllum*. Семена завязывались в незначительном количестве, слабо выполнены, всхожесть низкая, сеянцы деформированы или бесхлорофильны, погибали в те-

чение первых одного-двух месяцев. Только отдельные экземпляры сохранились и достигли генеративной фазы. Из этой серии получено жизнеспособное потомство гибридных комбинаций: *C. boreale* \times *C. naktongense* (е), *C. chanetii* \times *C. maximoviczii*, *C. coreanum* \times *C. chanetii* (ж), *C. chanetii* \times *C. leiophyllum*.

Большой разрыв в сроках цветения *C. zawadskii* Herbich и *C. mongolicum* Y. Ling с видами рода *Chrysanthemum* других хронологических групп, быстрая потеря жизнеспособности пыльцы при хранении не позволили нам провести скрещивания в полном объеме. Однако опыленные единичные соцветия завязали минимальное число семян, из которых выращены гибридные сеянцы.

Созданы сложные межвидовые гибриды *Chrysanthemum*, сочетающие в своем составе генетический материал трех видов. В комбинациях скрещиваний с участием четырех видов завязалось лишь незначительное число семян, давших малочисленное потомство (табл. 3). Получены также гибридные растения с участием субтропических видов *C. indicum*, *C. pacificum* и производных маньчжурских видов – сортовидовых гибридов № 04-1 (♀ ‘Вродлива’ \times ♂ *C. tenuisectum*) и № 05-25 [♀ ‘Вродлива’ \times ♂ (‘Вродлива’ \times *C. maximoviczii*)].

Изменчивость межвидовых гибридов и межгибридных форм

Полученные межвидовые гибриды F_1 отличались хорошим развитием. Каждая межвидовая комбинация имела свои особенности, в пределах семьи сеянцы мономорфны, одномерны, сильно облиственны, с интенсивным побегообразованием, высокофертильны при свободном опылении. В отдельных F_1 семьях отмечены трансгрессивные растения, которые несут признаки, выходящие за пределы изменчивости родительских видов: наличие элементов махровости соцветий – *C. coreanum* ($2n = 54$) \times *C. leiophyllum* ($2n = 36$), ранний срок цветения – *C. naktongense* ($2n = 36$) \times *C. coreanum* ($2n = 54$), компактный карликовый габитус – *C. maximoviczii* ($2n = 54$) \times *C. naktongense* ($2n = 36$), *C. naktongense* ($2n = 36$) \times *C. maximoviczii* ($2n = 54$). В сложных межгибридных комбинациях большинство сеянцев характеризовалось нестабильным, аномальным ростом, интенсивным вегетативным размножением в ущерб генеративному развитию, лишь отдельные растения развивались гармонично.

Фитопатологическая оценка межвидовых F_1 гибридных семей выявила оптимальные гибридные комбинации и отдельные растения с высокой специфической устойчивостью к патогенам. Наибольшее число растений с комплексной устойчивостью к *Puccinia horiana* и *Botrytis cinerea* наблюдалось в семьях *C. coreanum* ($2n = 54$) \times *C. tenuisectum* ($2n = 54$), *C. leiophyllum* ($2n = 36$) \times *C. naktongense* ($2n = 36$), *C. leiophyllum* ($2n = 36$) \times *C. coreanum* ($2n = 54$), *C. coreanum* ($2n = 54$) \times *C. naktongense* ($2n = 36$), *C. coreanum* ($2n = 54$) \times *C. leiophyllum* ($2n = 36$). Многокомпонентные межвидовые гибриды на основе маньчжурских видов демонстрировали полную невосприимчивость к *P. horiana* и большая их часть (91,5 %) – устойчивость к *B. cinerea*. Гибридная семья № 07-46, полученная с привлечением субтропического вида *C. indicum*, содержала только высокоустойчивые к *P. horiana* сеянцы. Расщепля-

Table 2. Results of the interspecific crossing of *Chrysanthemum*; BGI FEB RAS, 2005–2012

Parents	Number of pollinated inflorescences	Seed set		Seeds sown	Germinative capacity		Seedling survival, %	
		total	Per inflor.		seedlings	%	by the end of the season	post-winter
<i>C. tenuisectum</i> (2n = 54) × <i>C. maximoviczii</i> (2n = 54)	4	206	51.5	101	48	47.5	62.5	93.3
<i>C. maximoviczii</i> (2n = 54) × <i>C. tenuisectum</i> (2n = 54)	5	275	55.0	200	47	23.5	63.8	96.7
<i>C. tenuisectum</i> (2n = 54) × <i>C. naktongense</i> (2n = 36)	4	273	68.3	101	43	42.6	88.3	97.4
<i>C. naktongense</i> (2n = 36) × <i>C. tenuisectum</i> (2n = 54)	6	474	79.0	414	131	31.6	63.4	93.9
<i>C. tenuisectum</i> (2n = 54) × <i>C. coreanum</i> (2n = 54)	9	468	52.0	286	195	68.2	63.6	96.2
<i>C. coreanum</i> (2n = 54) × <i>C. tenuisectum</i> (2n = 54)	3	163	54.3	160	105	65.6	57.1	100
<i>C. tenuisectum</i> (2n = 54) × <i>C. leiophyllum</i> (2n = 36)	7	359	51.3	200	35	16.7	91.4	96.9
<i>C. leiophyllum</i> (2n = 36) × <i>C. tenuisectum</i> (2n = 54)	6	434	72.3	200	22	11.0	100	59.1
<i>C. maximoviczii</i> (2n = 54) × <i>C. naktongense</i> (2n = 36)	10	1158	115.8	400	191	47.8	64.9	71.8
<i>C. naktongense</i> (2n = 36) × <i>C. maximoviczii</i> (2n = 54)	8	468	58.5	400	220	55.0	83.6	77.0
<i>C. naktongense</i> (2n = 36) × <i>C. coreanum</i> (2n = 54)	12	540	45.0	262	176	67.2	75.6	96.2
<i>C. coreanum</i> (2n = 54) × <i>C. naktongense</i> (2n = 36)	7	312	129.9	200	129	64.5	100	81.4
<i>C. maximoviczii</i> (2n = 54) × <i>C. leiophyllum</i> (2n = 36)	6	210	36.0	210	60	28.6	100	86.7
<i>C. leiophyllum</i> (2n = 36) × <i>C. maximoviczii</i> (2n = 54)	3	67	22.3	59	15	25.4	100	80.0
<i>C. naktongense</i> (2n = 36) × <i>C. leiophyllum</i> (2n = 36)	28	446	15.9	442	150	33.9	97.3	85.6
<i>C. leiophyllum</i> (2n = 36) × <i>C. naktongense</i> (2n = 36)	15	18	1.2	18	14	77.8	100	64.3
<i>C. naktongense</i> (2n = 36) × <i>C. zawadskii</i> subsp. <i>acutilobum</i> (2n = 54)	7	18	2.6	18	16	88.9	100	93.8
<i>C. zawadskii</i> subsp. <i>acutilobum</i> (2n = 54) × <i>C. naktongense</i> (2n = 36)	6	60	10.0	60	37	61.7	100	75.7
<i>C. coreanum</i> (2n = 54) × <i>C. leiophyllum</i> (2n = 36)	12	274	22.8	274	75	27.4	98.7	95.9
<i>C. zawadskii</i> subsp. <i>acutilobum</i> (2n = 54) × <i>C. leiophyllum</i> (2n = 36)	4	500	125.0	200	36	18.0	83.3	83.3
<i>C. leiophyllum</i> (2n = 36) × <i>C. zawadskii</i> subsp. <i>acutilobum</i> (2n = 54)	7	270	38.6	200	11	5.5	100	100
<i>C. coreanum</i> (2n = 54) × <i>C. zawadskii</i> subsp. <i>acutilobum</i> (2n = 54)	4	89	22.3	89	36	40.4	100	52.8
<i>C. zawadskii</i> subsp. <i>acutilobum</i> (2n = 54) × <i>C. coreanum</i> (2n = 54)	4	259	64.8	200	186	93.0	100	87.6
<i>C. coreanum</i> (2n = 54) × <i>C. chanetii</i> (2n = 18)	4	22	5.5	22	10	45.5	30.0	100
<i>C. chanetii</i> (2n = 18) × <i>C. coreanum</i> (2n = 54)	7	19	2.7	19	3	15.8	100	0
<i>C. zawadskii</i> subsp. <i>acutilobum</i> (2n = 54) × <i>C. chanetii</i> (2n = 18)	12	9	1.5	9	4	44.4	100	100
<i>C. chanetii</i> (2n = 18) × <i>C. leiophyllum</i> (2n = 36)	17	153	9.0	153	18	11.8	94.4	64.7
<i>C. chanetii</i> (2n = 18) × <i>C. maximoviczii</i> (2n = 54)	16	79	4.9	79	27	34.2	96.3	53.8
<i>C. zawadskii</i> (2n = 54) × <i>C. mongolicum</i> (2n = 54)	2	8	4.0	8	1	12.5	100	100
<i>C. zawadskii</i> subsp. <i>latilobum</i> (2n = 54) × <i>C. zawadskii</i> (2n = 54)	3	75	25.0	50	5	10.0	100	100
<i>C. zawadskii</i> subsp. <i>latilobum</i> (2n = 54) × <i>C. mongolicum</i> (2n = 54)	2	25	12.5	25	4	16.0	100	100
<i>C. naktongense</i> (2n = 36) × <i>C. chanetii</i> (2n = 18)	11	36	3.3	36	21	58.3	76.2	81.2
<i>C. mongolicum</i> (2n = 54) × <i>C. naktongense</i> (2n = 36)	2	8	4.0	4	1	25.0	100	100
<i>C. boreale</i> (2n = 18) × <i>C. naktongense</i> (2n = 36)	31	103	3.3	103	7	6.8	42.9	33.3
<i>C. boreale</i> (2n = 18) × <i>C. chanetii</i> (2n = 18)	22	640	29.1	640	152	23.7	51.3	30.8
<i>C. boreale</i> (2n = 18) × <i>C. leiophyllum</i> (2n = 36)	21	7	0.33	7	0	–	–	–
<i>C. boreale</i> (2n = 18) × <i>C. coreanum</i> (2n = 54)	35	20	0.57	20	0	–	–	–
<i>C. chanetii</i> (2n = 18) × <i>C. boreale</i> (2n = 18)	60	22	0.37	22	7	31.8	85.7	66.7



Chrysanthemum species and their F₁ progeny:

a – *C. chanetii*, collection of the Botanical Garden–Institute, Far East Branch of the RAS, 2008; b – *C. naktongense*, in the nature (coast of Telyakovskiy Bay), 2004; c – *C. boreale*, same collection, 2009; d – *C. coreanum*, Lasovskiy reserve, 2004; e – *C. boreale* × *C. chanetii*, 2014; f – *C. boreale* × *C. naktongense*, 2014; g – *C. coreanum* × *C. chanetii*, 2007.

ющееся потомство по признаку устойчивости к *P. horiana* (см. табл. 3) получено при скрещивании восприимчивого вида *C. pacificum* с устойчивым сортовидовым гибридом № 04-1 (♀ ‘Вродлива’ × ♂ *C. tenuisectum*).

Зимостойкость межвидовых F₁ гибридов варьировала в зависимости от компонентного состава. Максимальный выход зимостойких семян получен в комбинациях с использованием высокозимостойких родителей. Выс-

шую зимостойкость проявили межвидовые гибриды на основе *C. tenuisectum* ($2n = 54$), *C. naktongense* ($2n = 36$), *C. coreanum* ($2n = 54$). В ряде комбинаций установлено преимущественное влияние материнского родителя на зимостойкость потомства.

При скрещивании видов разного географического происхождения варьирование сроков цветения отдельных растений в пределах гибридной семьи незначительно

Table 3. Results of the crossing of interspecific hybrids of *Chrysanthemum*; BGI FEB RAS, 2007–2012

Family No.	Parents		Number of pollinated inflorescences	Seed set		Germinative capacity, %	Seedling survival, %	
	♀	♂		total	per inflor.		by the end of the season	post-winter
08-37	<i>C. leiophyllum</i> (2n = 36) × <i>C. maximoviczii</i> (2n = 54)	<i>C. naktongense</i> (2n = 36) × <i>C. tenuisectum</i> (2n = 54)	6	16	2.7	6 (37.0)	6 (100)	3 (50.0)
08-43	<i>C. zawadskii</i> subsp. <i>acutilobum</i> (2n = 54) × <i>C. leiophyllum</i> (2n = 36)	<i>C. naktongense</i> (2n = 36) × <i>C. maximoviczii</i> (2n = 54)	3	13	4.3	2 (15.4)	2 (100)	0
08-32	<i>C. tenuisectum</i> (2n = 54) × <i>C. leiophyllum</i> (2n = 36)	<i>C. zawadskii</i> subsp. <i>acutilobum</i> (2n = 54) × <i>C. leiophyllum</i> (2n = 36)	7	192	27.4	45 (23.4)	30 (66.7)	20 (66.7)
08-31	<i>C. naktongense</i> (2n = 36) × <i>C. tenuisectum</i> (2n = 54)	<i>C. maximoviczii</i> (2n = 54) × <i>C. naktongense</i> (2n = 36)	10	398	39.8	141 (35.4)	89 (63.1)	82 (92.1)
08-36	<i>C. leiophyllum</i> (2n = 36) × <i>C. maximoviczii</i> (2n = 54)	<i>C. tenuisectum</i> (2n = 54) × <i>C. naktongense</i> (2n = 36)	6	3	0.5	2 (66.7)	2 (100)	2 (100)
08-34	<i>C. tenuisectum</i> (2n = 54) × <i>C. leiophyllum</i> (2n = 36)	<i>C. naktongense</i> (2n = 36) × <i>C. tenuisectum</i> (2n = 54)	5	9	1.8	5 (55.5)	4 (80.0)	2 (50.0)
08-33	<i>C. tenuisectum</i> (2n = 54) × <i>C. leiophyllum</i> (2n = 36)	<i>C. maximoviczii</i> (2n = 54) × <i>C. naktongense</i> (2n = 36)	6	22	3.7	9 (40.9)	8 (88.9)	3 (37.5)
08-40	<i>C. tenuisectum</i> (2n = 54) × <i>C. naktongense</i> (2n = 36)	<i>C. maximoviczii</i> (2n = 54) × <i>C. naktongense</i> (2n = 36)	5	133	26.6	91 (68.4)	79 (86.8)	66 (83.5)
08-39	<i>C. naktongense</i> (2n = 36) × <i>C. tenuisectum</i> (2n = 54)	<i>C. tenuisectum</i> (2n = 54) × <i>C. leiophyllum</i> (2n = 36)	3	38	12.7	28 (73.7)	15 (53.6)	15 (100)
35-11/ 04-10	<i>C. charetii</i> (2n = 18) × <i>C. boreale</i> (2n = 18)	<i>C. boreale</i> (2n = 18) × <i>C. naktongense</i> (2n = 36)	132	12	0.09	12 (100)	0	–
16-13	<i>C. charetii</i> (2n = 18) × <i>C. boreale</i> (2n = 18)	<i>C. naktongense</i> (2n = 36) × <i>C. charetii</i> (2n = 18)	16	2	0.1	1 (50.0)	1 (100)	–
04-5	<i>C. pacificum</i> (2n = 90)	'Vrodliva' (2n = 54) × <i>C. tenuisectum</i> (2n = 54)	24	527	21.9	146 (27.7)	137 (93.8)	33 (24.1)
44-11	<i>C. charetii</i> (2n = 18) × <i>C. boreale</i> (2n = 18)	<i>C. boreale</i> (2n = 18)	50	1	0.02	0	–	–
07-46	'Vrodliva' (2n = 54) × ('Vrodliva' × <i>C. maximoviczii</i> (2n = 54))	<i>C. indicum</i> (2n = 54)	10	146	14.6	72 (49.3)	50 (69.4)	10 (20.0)

(1–2 дня). Начало цветения сеянцев сдвигается в сторону родителя с более ранними датами. Гибридное потомство маньчжурских и субтропических видов отличалось более ранним цветением, чем их субтропические родители (*C. pacificum*, *C. indicum*), что позволило отобрать адекватные по срокам цветения генотипы.

В результате исследований отобрано 30 высокодекоративных межвидовых и межгибридных форм с комплексом адаптивных признаков (устойчивость к грибным фитопатогенам, зимостойкость, адекватность сроков цветения). Выделенные формы превосходят родителей по обилию цветения и интенсивности вегетативного возобновления и рекомендованы для озеленения и привлечения в селекцию в качестве комплексных источников адаптивности.

Заключение

Большинство многолетних восточноазиатских видов и подвидовых форм *Chrysanthemum* совместимы при гибридизации и дают фертильное потомство в равно-

и разноплоидных комбинациях. Комбинация скрещивания гексаплоид × гексаплоид открывает новые возможности селекции на уровне пloidности, так как перспективна в гибридизации с сортами хризантемы садовой, которые являются преимущественно гексаплоидами (2n = 54). Учитывая распространение большинства отечественных видов на пределе основного ареала рода *Chrysanthemum*, редкость и малочисленность популяций, испытывающих отрицательное антропогенное влияние, естественную приуроченность отдельных представителей рода к специфическим местообитаниям, не всегда способствующую успешному культивированию, представляется более надежным создание гибридов и сохранение в гибридных организмах ценных генов, чем введение в культуру чистых видов. Полученные впервые в России и имеющие обогащенную наследственность межвидовые гибриды *Chrysanthemum* – перспективный материал для непосредственного использования в озеленении и новый генофонд для создания отечественных сортов хризантемы садовой.

Acknowledgments

This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research, project 09-04-98526-r_vostok_a, 2009–2010. The author is grateful to Prof. K. Kondo (Hiroshima University), Dr. A.A. Taran (Sakhalin Botanical Garden), and Drs. R.V. Dudkin and SunYang for kindly providing seed and stocking material of *Chrysanthemum* species. The author also acknowledges valuable remarks done by the reviewer.

Conflict of interest

The author declares no conflict of interest.

References

- Barkalov V.Iu. Rod *Chrysanthemum* L. Flora Rossiyskogo Dalnego Vostoka: Dopolnenie i izmenenie k izdaniyu «Sosudistye rasteniya Dalnego Vostoka» T. 1-8 (1985-1996) [Genus *Chrysanthemum* L. Flora of the Russian Far East. Amendment to “Vascular plants of the Far East”, vols. 1-8 (1985-1996)]. Vladivostok, Dalnauka, 2006; 240-241. (in Russian)
- Bremer K., Humphries C. Generic monograph of the Asteraceae–Anthemideae. Bull. Nat. Hist. Mus. 1993; Bot. Ser. 23:73-177.
- Chen J. Studies on the origin of Chinese florist's chrysanthemum. Acta Hort. 1985;167:349-361.
- 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.
- Dai S.L., Chen J.Y. Artificial interspecific cross among seven species of *Dendranthema* in China. J. Beijing Forestry Univ. 1996;18(4):16-18.
- Douzono M., Ikeda H. All year round productivity of F₁ and BC₁ progenies between *Dendranthema grandiflorum* and *D. shivogiku*. Acta Hort. 1998;452:303-310.
- Dowrick G.J. The chromosomes of *Chrysanthemum*. I: The species. Heredity. 1952;6:365-375.
- Fukai S., Kamigaichi Y., Nozaki K. Cross compatibility between tetraploids and octaploids of *Dendranthema yoshinaganthum* Kitam. and characteristics of the progenies. Hort. Res. Japan. 2004;3(4):345-348. DOI 10.2503/hrj.3.345.
- Jong De J., Rademaker W. Interspecific hybrids between two *Chrysanthemum* species. Hort. Science. 1989;24(2):370-372.
- Kamelin R.V. Slozhnotsvetnye (kratkiy obzor sistemy) [Asteraceae (systematics overview)]. Saint-Petersburg; Barnaul, ASU Publ., 2000. (in Russian)
- Kamiaka H., Yonezawa Y. Hexaploid *Chrysanthemum indicum* L. (Compositae) newly found in the Shikoku district, western Japan. CIS Chromosome Inform. Serv. 1989;46:14-17.
- Kaneko K. Cytogenetical studies on three high polyploidy species of *Chrysanthemum*. J. Sci. Hiroshima Univ. 1961; Ser. B(2,9):59-98.
- Kharkevich S.S., Kachura N.N. Redkie vidy rasteniy Sovetskogo Dalnego Vostoka i ikh okhrana [Rare plant species in the Soviet Far East and their protection]. Moscow, Nauka, 1981. (in Russian)
- Kim J.S., Pak J.-H., Tobe H., Noguchi J. Differentiation of the *Chrysanthemum zawadskii* complex (Anthemideae, Asteraceae) in Korea. J. Plant Res. 2001;114(Suppl.):34.
- Krasnaya kniga Primorskogo kraja: Rasteniya [Red Book of Primorsky Krai: Plants]. Vladivostok, Apelsin Publ., 2008. (in Russian)
- Lee Y.N. Chromosome numbers of flowering plants in Korea. J. Korean Res. Inst. Ewha Women's Univ. 1967;11:455-478.
- Lee Y.N. Taxonomic study on white flowered wild *Chrysanthemum* in Asia. J. Korean Res. Inst. Better Living. 1975;14:63-79.
- Lee Y.N., Oh Y.C. Taxonomic study on yellow flowered wild *Chrysanthemum* in Korea. J. Korean Res. Inst. Better Living. 1976;17:143-154.
- Li X.L., Chen F.D., Zhao H.B. Compatibility of interspecific cross in *Dendranthema* genus. Acta Hort. Sinica. 2008;35(2):257-262.
- Metodika fenologicheskikh nablyudeniya v botanicheskikh sadakh SSSR [The technique of phenological observations in Botanical gardens of the USSR]. Moscow, Tsitsin Botanical Garden of the RAS Publ., 1975. (in Russian)
- Nedoluzhko A.I., Dudkin R.V., Fadeev K.E. Tsvetenie i opylenie prirodnikh vidov dendranthem v kulture [Flowering and pollination of *Dendranthema* species in cultivation]. Rol botanicheskikh sadov v sokhraneni bioraznootbraziya. Materialy mezhdunarodnoy konferentsii [Proceedings of the International Conference “Role of botanical gardens in biodiversity preservation”]. Rostov-on-Don, 2002:217-218. (in Russian)
- Oberprieler C., Vogt R., Watson L.E. Tribe Anthemideae Cass. Flowering plants. Eudicots. Asterales. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2007;8:342-374.
- Pavlova T.A. Sibirskie khrizantemy [Siberian Chrysanthemums]. Novosibirsk, Geo Publ., 2011. (in Russian)
- Probatova N.S., Sokolovskaya A.P. Chromosome numbers in vascular plants from Primorye Territory, Amur River basin, north Koryakia, Kamchatka and Sakhalin. Bot. Zhurnal. 1988;73:290-293.
- Probatova N.S., Sokolovskaya A.P. Chromosome numbers in some representatives of the Asclepiadaceae, Asteraceae, Boraginaceae, Chenopodiaceae, Lamiaceae, Oleaceae, Onagraceae, Scrophulariaceae, Solanaceae, and Urticaceae families from the Far East of the USSR. Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal. 1990;75(11):1620-1623. (in Russian)
- Shimotomai N., Adachi S., Masumori S. Cytological, morphological and geographical studies on *Chrysanthemum shivogiku* var. *kinokuniense*. Bot. Mag. (Tokyo). 1968;81:498-505.
- Shimotomai N., Takemoto T. Hybrids between *Chrysanthemum wakaense* and some species of *Chrysanthemum*, and the increase in chromosome number of the hybrids. Bot. Zool. 1940;8(4):61-66.
- Sokolovskaya A.P., Probatova N.S., Rudyka E.G. Chromosome numbers in species of the Asteraceae, Poaceae, and Rosaceae families from Primorsky Krai, Kamchatka, and Sakhalin. Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal. 1985;70(1):126-128. (in Russian)
- Soreng R.J., Cope E.A. On the taxonomy of cultivated species of the *Chrysanthemum* genus-complex (Anthemideae; Compositae). Baileya. 1991;23(3):145-165.
- Sun C.Q., Chen F.D., Teng N.J., Liu Z.L., Fang W.M., Hou X.L. Interspecific hybrids between *Chrysanthemum grandiflorum* (Ramat.) Kitamura and *C. indicum* (L.) Des Moul. and their drought tolerance evaluation. Euphytica. 2010;174:51-60. DOI 10.1007/s10681-009-0005-6.
- Tanaka R., Kawasaki S., Yonezawa Y., Taniguchi H. Cytogenetic studies on wild *Chrysanthemum* from China V. F₁-hybrids of *Chrysanthemum lavandulaefolium* var. *sianense* × *C. boreale*. Cytologia. 1989;54:365-372.
- Tanaka R., Watanabe K. Embriological studies in *Chrysanthemum makinoi* and its hybrid crossed with hexaploid *C. japonense*. J. Faculty of Sci. Hiroshima Univ. 1972; Ser. B. Div. 2 (Botany). 14(2):75-84.
- Wang J.W., Yang J., Li M.X. Karyotypical study of five species of Chinese *Dendranthema*. Acta Botanica Yunnanica. 1991;13(4):411-416.
- Wang P., Chen J. Studies on breeding ground-cover chrysanthemum new cultivars. Acta Hort. 1990;17(3):223-228.
- Watanabe K. The control of diploid-like meiosis in polyploid taxa of *Chrysanthemum* (Compositae). Jpn. J. Genet. 1977;52(2):125-131. DOI 10.1266/jjg.52.125.
- Watanabe K., Nishii Y., Tanaka R. Anatomical observations on the high frequency callus formation from anther culture of *Chrysanthemum*. Jap. J. Genet. 1972;47:249-255.
- Yurtsev B.A., Zhukova P.G. Chromosome numbers in some plants from Northeastern Yakutia (middle reaches of the Indigirka River). Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal. 1982;67(6):778-787. (in Russian)
- Zhmyleva A.P., Kondo K. Comparison of somatic chromosomes in some species of *Chrysanthemum sensu lato* in Russia. Chromosome Botany. 2006;1:13-22.
- Zhukova P.G., Petrovskii V.V. Chromosome numbers in some plant species from Western Chukotka. Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal. 1977;62(8):1215-1223. (in Russian)