

УДК:581.4

**Т. Н. Смекалова,
Н. В. Лебедева,
Л. Ю. Новикова,
А. В. Любченко**

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических
ресурсов растений имени Н. И. Вавилова,
190000, Россия, г. Санкт-Петербург,
ул. Б. Морская, д. 42, 44
e-mail: t.smekalova@vir.nw.ru

Ключевые слова:

топинамбур, *Helianthus tuberosus* L.,
морфологические особенности,
соцветие, цветок.

Поступление:

08.09.2018

Принято:

10.12.2018

**T. N. Smekalova,
N. V. Lebedeva,
L. Yu. Novikova,
A. V. Ljubchenko**

N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant
Genetic Resources,
42, 44, Bolshaya Morskaya St.,
St. Petersburg, 190000, Russia,
e-mail: t.smekalova@vir.nw.ru

Key words:

Jerusalem artichoke, *Helianthus
tuberosus* L., inflorescence,
morphological features.

Received:

08.09.2018

Accepted:

10.12.2018

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СОЦВЕТИЙ ТОПИНАМБУРА (*HELIANTHUS TUBEROSUS* L.) ПО МАТЕРИАЛАМ КОЛЛЕКЦИИ ВИР

Актуальность. Топина́мбур – *Helianthus tuberosus* L. – ценное кормовое, пищевое, техническое и лекарственное растение. Изучение биологических, географических, экологических, таксономических и других особенностей вида актуально, своевременно и необходимо, прежде всего, для выявления изменчивости комплекса признаков, разработки внутривидовой системы и разработки методики изучения морфологических признаков топинамбура. Одним из базовых составляющих таких исследований является анализ морфологических особенностей соцветия и цветка. **Материалы и методы.** Материалом для исследований послужила коллекция топинамбура, сохраняемая в живом виде на филиале Майкопская опытная станция ВИР. Анализировались соцветия 58 образцов по одиннадцати признакам. Статистический анализ проведен с использованием пакета StatSoft Statistica 13.0. **Результаты и выводы.** Максимальные различия между группами, сформированными по географическому происхождению, были выявлены по числу соцветий на растении и ложноязычковых цветков в соцветии. Длина трубчатых цветков была константна в пределах вида и может быть использована в качестве диагностического признака. Наиболее оригинальным по совокупности признаков был образец 'Сахалинский красный 4' (Япония).

ORIGINAL ARTICLE

MORPHOLOGICAL FEATURES OF THE INFLORESCENCE IN JERUSALEM ARTICHOKE (*HELIANTHUS TUBEROSUS* L.) ACCESSIONS FROM THE VIR COLLECTION

Background. Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) is a valuable crop grown for feed, food, industrial and medicinal purposes. Studying biological, geographic, environmental, taxonomic and other features of this species is a vital task, whose solution will help, first of all, to disclose the variability of its traits, develop its intraspecific system, and work out methods for researching into the morphology of Jerusalem artichoke. Analyzing morphological features of its inflorescence and flower is one of the basic components of such a study. **Materials and methods.** The material for the research was the collection of Jerusalem artichoke maintained in a live condition at Maikop Experiment Station. The inflorescences of 58 accessions were analyzed to investigate eleven traits. Statistical analysis was carried out using StatSoft's Statistica 13.0 software package. **Results and conclusion.** The greatest differences among the groups, formed according to geographic origin, were observed in the number of inflorescences per plant and the number of false ligulate florets in the inflorescence. The length of tubular florets was constant within the species, being 1.4 cm; as the most stable trait, this descriptor probably may be used as a diagnostic tool for this species. The accession 'Sakhalinsky Krasny 4' (Sakhalin population of Japanese origin) was the most distinctive, as regards the set of its characteristics.

Введение

Топинамбур или подсолнечник клубненосный, *Helianthus tuberosus* L. (Синонимы: *Helianthus esculentus* Warsz., *H. serotinus* Tausch, *H. tomentosus* Michx.), многолетнее травянистое клубненосное растение сем. Asteraceae – известен человеку более 4 тысяч лет (Zhukovskij, 1971; Yaroshevich et al., 2007; Breton et al., 2017). В России топинамбур разводили с начала XIX века, в конце XX – начале XXI века его можно считать широко распространенным растением, произрастающим от северо-запада Европейской части России до Сахалина (Zhukovskij, 1971; Vinogradova, 2008; Pas'ko, 1989; Breton, Kiru et al., 2017). На территорию России он, вероятно, проникал в разные годы и различными путями (Pas'ko, 1989; Breton, Kiru et al., 2017).

Топинамбур – ценное лекарственное растение. Он отличается высоким содержанием комплекса витаминов, микроэлементов и специфически сложных углеводов, особенно инулина; клубни – богатейший источник пектиновых веществ, клетчатки, органических кислот, они могут использоваться в качестве диетического питания при сахарном диабете, язве желудка, воспалениях поджелудочной железы, гипертонии, ожирении, мочекаменной болезни, атеросклерозе и других болезнях. Топинамбур сублимированной сушки способствует выведению из организма нитратов, фосфатов, радионуклидов, восстанавливает обмен веществ, улучшает зрение. Из клубней топинамбура промышленно производят инулин, спирт, фруктозу (из каждой тонны клубней получают до 100 кг инулина, 83,2 л спирта). Надземная масса (листья и стебли) используется для лечения суставных заболеваний: артритов, артрозов, остеопорозов, остеохондроза, состояний после травм опорно-двигательного аппарата (Yaroshevich et al., 2007; Castellini, et al, 1989; Rawate, Hill, 1985; <https://www.topinambour.ru/information/170928214313.html>; 2011; Pas'ko, 2018; <https://ru.wikipedia.org>; <https://www.syl.ru/article/95682/topinambur-poleznyie-svoystva>).

В качестве медоноса топинамбур используется для позднего медосбора. В декоративных целях растения высаживают и как зеленое ограждение, и как кулисную культуру (защита от ветра). Кроме того, топинамбур используется для производства биоэтанола с целью получения биотоплива (Duke, 1983; Kays, Nottingham, 2008; <https://ru.wikipedia.org/wiki/Топинамбур> и другие).

В Российской Федерации в последние годы топинамбур возделывается на площади около 3 тысяч га, преимущественно в Кабардино-Балкарии, Нижегородской, Липецкой, Тверской, Рязанской, Тульской, Ульяновской, Костромской, Волгоградской, Омской, Брянской, Московской, Ярославской, Саратовской, Ленинградской областях, в республике Чувашия, в Краснодарском и Ставропольском краях (<https://ru.wikipedia.org/wiki>; <https://www.topinambour.ru/information/170928214313.html>; http://geolike.ru/page/gl_214.htm).

Исследования морфологических, эколого-географических, биологических особенностей вида и обзор сортового разнообразия топинамбура были сделаны несколько десятилетий назад (Zhukovskij, 1971; Pas'ko, 1973; 1974; 1989; и другие). Методических указаний по изучению морфологических особенностей коллекции топинамбура и классификатора морфологических признаков вида нет. При этом, согласно исследованиям последних лет (Breton, Kiru et al., 2017), фенотипическое разнообразие топинамбура огромно, а попытки построения современных классификаций вида – фрагментарны (Zelenkov, 2017; Lebedeva et al., 2017; Kays, Kultur, 2005; Kays, Nottingham, 2008; Puttha et al., 2013; и другие). Следует отметить, что топинамбур имеет гексаплоидный набор хромосом ($2n = 102$), в естественных условиях довольно легко происходит межвидовая гибридизация с другими представителями рода *Helianthus* L. (Davydovich, 1936; Pas'ko, 1974, 1989; Ustimenko,

1960; <https://www.topinambour.ru/information/170928214313.html>; и другие), что дополнительно затрудняет классификацию вида.

Цель настоящего исследования – изучение морфологических особенностей соцветия *H. tuberosus* для составления методических указаний по изучению коллекции топинамбура ВИР и отбора признаков цветка и соцветия для уточнения внутривидовой систематики.

H. tuberosus – многолетнее растение. Стебель прямой, опушенный жесткими волосками, хорошо облиственный, высотой от одного до трех-четырёх (пяти) метров (позднеспелые сорта, как правило, более высокорослые). Количество ветвей на главном стебле различное, от трех-пяти до 30 и более. Ветвление надземной части побега – акропетальное (из пазух нижних супротивных листьев) и базипетальное – из пазух очередных листьев. Боковые побеги образуют ветви второго и третьего порядков.

Лист простой, на черешке от 2 до 8 см; листовая пластинка цельная, с двух сторон опушенная грубыми волосками, от овальной и узкоклиновидной до широкояйцевидной формы с заостренной верхушкой и пильчатым или зубчатым краем, с тремя основными жилками. Листорасположение в нижней части стебля, как правило, супротивное, в средней и верхней – очередное.

Соцветие – гетерогенная корзинка, состоящая из 2-х типов цветков: по краю расположен ряд ярко-желтых зигоморфных ложноязычковых (краевых), не имеющих тычинок и завязи и выполняющих функцию привлечения опылителей; ложе корзинки (диск) диаметром от 1–1,5 см до 4–5 см и более в центре заполнено желтыми трубчатými (или центральными, срединными) обоюпоными цветками, формирующими семена. Трубчатые цветки (60 и более) длиной около 1 см, шириной около 1 мм с коричневыми тычинками; ложноязычковые – от 0,5 см шириной до 10 и более см длиной, могут располагаться свободно или черепитчато налегать друг на друга, создавая впечатление расположения в два ряда. Ранние и среднеспелые сорта отличаются большим количеством соцветий на растении, чем позднеспелые. Соцветия размещаются на верхушках основных и боковых побегов, образуя, таким образом, метелку соцветий; их число зависит от интенсивности ветвления побега и варьирует от одного-пяти до 50 и более на одном растении. Обертка диска состоит из 16–35 зеленых, короткоопушенных, железистых листочков с отогнутой верхушкой, ланцетной формы, 1,5–4 мм шириной, 8–15 мм длиной, расположенных в два-три ряда.

Цветет в европейской части обычно в августе-сентябре (в июле – только ранние сорта и только в жаркие годы), вплоть до заморозков, поэтому в условиях средней полосы семена вызревают редко. В работах конца XIX – начала XX века (Vinogradova et al., 2009) указывалось, что топинамбур зацветает только поздней осенью. По-видимому, за минувшее столетие время цветения стало более ранним: в 2018 году (лето жаркое, продолжительное) в Гатчинском районе Ленинградской области растения цвели в конце июля – начале августа. В жаркие годы в Москве на склонах насыпей южной экспозиции отмечено цветение *H. tuberosus* с конца июня (Игнатов и другие, 1990). В южных районах страны цветет с июля (ранние сорта) или августа (среднеспелые и поздние сорта) до октября-ноября.

Плод – мелкая семянка, длиной 5–7 мм, голая или в верхней части опушенная, похожая на семена подсолнечника, вес 1000 семян 7–9 г (Pas'ko, 1973, 1989). Семянки позднеспелых сортов вызревают в южных районах (на юге России, на Кавказе); скороспелых – в районах Центрально-Черноземной зоны (в сентябре-октябре), хотя, по литературным данным, в европейской части России обнаружить спелые семянки даже в благоприятные годы с теплой продолжительной осенью не удается (Ignatov et al., 1990). Тем не менее, обширные заросли *H. tuberosus* в рудеральных местообитаниях образуются, скорее всего, за счет вегетативного

размножения. В культуре топинамбура обычно размножают вегетативно, из клубней или его фрагментов (Pas'ko, 1989; Kays, Nottingham, 2008; и др.). Таким образом, семенное размножение топинамбура возможно только в районах с жарким климатом, где оно является способом распространения растений в дикорастущих популяциях; не имея большого значения в промышленном производстве, оно важно для селекционных программ.

Корневая система у топинамбура, выросшего из семени, стержневая, по мере роста растения переходит в мочковатую. При выращивании растений из клубней корневая система мочковатого типа. В отличие от подсолнечника топинамбур формирует многочисленные подземные боковые побеги – столоны, на концах которых образуются клубни. Длина столонов от 5 до 40 см; чем короче столоны, тем более компактно клубневое гнездо. Клубни по форме чаще грушевидные, но могут быть и продолговато-овальной или веретеновидной формы, с гладкой или бугристой поверхностью. Та или иная форма клубней характерна для определенных сортов, но может несколько изменяться при возделывании в зависимости от типа почв; на тяжелых глинистых почвах клубни деформируются. Клубни некоторых сортов имеют неровную поверхность, что обусловлено наличием большого количества наростов (деток). Окраска клубня у сортов различная: от белой до красно-фиолетовой; изменяется в зависимости от сорта и, в меньшей степени, – от условий выращивания. В отличие от картофеля глазки клубней топинамбура выпуклые. На одном растении у селекционных сортов может быть 20–30 более или менее крупных клубней, у примитивных форм – до 50–70 мелких.

Материал и методы

Материалом для исследований послужила коллекция топинамбура. Материалом для исследований послужила коллекция топинамбура, сохраняемая в живом виде на филиале Майкопская опытная станция ВИР (МОС ВИР; Адыгея, окрестности г. Майкоп). Кроме результатов собственных исследований, проведенных в 2017–2018 году (были проанализированы соцветия 58 образцов топинамбура различного географического происхождения, табл. 1), для отдельных образцов использованы материалы МОС ВИР за 1973–1975 гг. (полевые журналы по коллекции топинамбура, заполненные Н. М. Пасько).

Таблица 1. Состав исследованной выборки образцов топинамбура по географическому происхождению (филиал Майкопская опытная станция ВИР)
Table 1. Grouping of the studied Jerusalem artichoke accessions according to their geographical origin (Maikop Experiment Station of VIR)

Номер группы	Происхождение (обозначение региона)	Число образцов
1	Западная Европа: (Болгария (2 образца), Венгрия (1), Германия (5), Латвия (1), Польша (2), Франция (5), Эстония (2) – (Europe, E)	18
2	Украина (11), Белоруссия (1), Молдавия (3) – (UBM, U)	15
3	Европейская часть России – (European part of Russia, R)	6
4	Россия, Северный Кавказ – (Caucasus, C)	5
5	Закавказье: Грузия (1) – (Transcaucasia, T)	1
6	Россия, Западная Сибирь – (West Siberia, W)	1
7	Центральная Азия: Киргизия (1), Таджикистан (2), Туркмения (2) – (Central Asia, A)	5
8	Япония – (Japan, J)	3
9	Австралия – (Australia, Au)	1
10	США – (USA, S)	3
	Итого	58

Измерения и подсчеты проводились на трех-пяти или более растениях каждого образца по одиннадцати признакам (в скобках приведены сокращенные названия признаков): число *соцветий на растении* (число соцв./раст-ии.); *диаметр соцветия* (диам. соцв. общ.); *диаметр корзинки* [диаметр диска соцветия без краевых цветков, измеряли только цветоложе с трубчатыми цветками (диам. диска без лож.яз. цв.)]; *число, длина и ширина отгиба ложноязычковых цветков* (число лож.яз. цв./соцв., дл. лож.яз. цв., шир. лож.яз. цв.); *число, длина трубчатых цветков* (число трубч. цв./соцв., дл. трубч. цв.); *число, длина ширина листочков обертки* (дл. л-чков оберт., шир. л-чков оберт., число л-чков оберт./соцв.).

Статистический анализ. Группы были охарактеризованы средними значениями показателей, рассчитаны стандартные ошибки средних, проведен корреляционный анализ. Для сравнения групп по происхождению был использован однофакторный дисперсионный анализ. Полиморфизм выборки был исследован факторным анализом. Использован пакет анализов StatSoft Statistica 13.0. В исследовании принят уровень значимости 5%.

Результаты и обсуждение

Характеристика групп по исследованным признакам представлена в таблице 2.

В результате проведенного исследования число соцветий на растении оказалось наиболее варьирующим признаком, оно менялось от 0,2 до 112,0; Коэффициент вариации $v = 131,4\%$ (рис. 1). Подавляющее большинство исследованных образцов (40) характеризовались небольшим числом соцветий на растении (от 1 до 20). Два образца имели от 60 до 100 соцветий на растении ('Унгарски' и 'Австралийский'), два образца ('Горно-Алтайский' и 'Венгерский') – от 100 до 120.

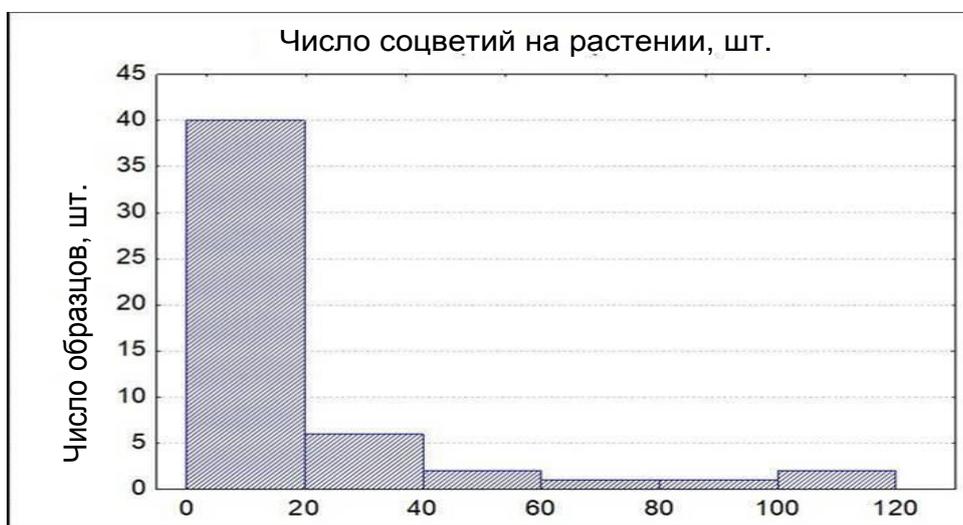


Рис. 1. Вид распределения числа соцветий на растении *Helianthus tuberosus* (филиал Майкопская опытная станция ВИР)
Fig. 1. A distribution histogram for the number of inflorescences per a *Helianthus tuberosus* plant (Maikop Experiment Station of VIR)

По этому признаку обычно выделяют три группы (Pas'ko, 1973; 1974) – малоцветковые (от 1 до 15), среднецветковые (от 16 до 49) и многоцветковые (50 и более). Большинство исследованных нами образцов оказались малоцветковыми.

Средний диаметр соцветия у образцов топинамбура варьировал, по нашим данным, от 6,1 см ('Французский неизвестный') до 11,2 см ('Сахалинский красный'). Коэффициент вариации (v) составил 14,0%.

Диаметр корзинки менялся от 0,9 см (образцы 'Французский неизвестный', 'Киевский улучшенный', 'Д-5 (I)', 'American', 'Ивановский белый') до 2,0 см ('Eesti Putan'); $v = 16,5\%$. Диаметр корзинки на боковых ветвях, как правило, был немного больше, чем на центральном стебле и составлял от 1,2 до 2 см. По литературным данным (Swanton, 1986; Kays, Kultur, 2008; Filep, 2018; и др.), диаметр корзинки обычно варьирует в диапазоне от 1,3 до 1,8 см. В коллекции ВИР есть образцы как с более мелкими, так и с более крупными корзинками. Число ложноязычковых цветков в соцветии колебалось от 8,4 ('Цалыкский') до 16,3 ('Сахалинский красный'); $v = 13,2\%$. У разных образцов число их обычно существенно различается. Отличия по числу ложноязычковых цветков между соцветиями одного растения незначительны.

Расположение ложноязычковых цветков в соцветии различно: они могут отстоять друг от друга (не соприкасаясь), как у сорта 'Vilmorin', либо располагаются очень плотно, примыкая друг к другу; у ряда образцов каждый цветок у основания перекрывается соседним, черепитчато налегая друг на друга (сорт 'Торпанка').

Ширина ложноязычковых цветков была в диапазоне от 0,8 см – 'Туркменский местный', 'Французский неизвестный', 'Д-5 (I)' – до 1,5 см ('Сахалинский красный'); $v = 13,6\%$. Отношение длины к ширине определяет форму ложноязычковых цветков: они могут быть широкие или узкие (продолговатые); обычно длина их в 2,6–4 раза больше ширины.

Число трубчатых цветков в соцветии было от 1,4 ('Украинский 30') до 115,0 ('Рижский'); $v = 23,6\%$.

В наименьшей степени варьировала длина трубчатых цветков: от 1,2 ('Французский неизвестный', '2493 Б') до 1,8 см у отдельных растений 'Patat Vilmorine'; $v = 5,9\%$.

Число листочков обертки изменялось от 16,7 ('Ивановский красный') до 31,7 ('Сахалинский красный'); $v = 11,6\%$.

Длина листочков обертки варьировала от 0,9 ('Скатовский', 'Французский неизвестный', 'Д-5 (I)') до 2,0 см ('Сахалинский красный'); $v = 16,3\%$.

Ширина листочков обертки составила от 0,2 ('Французский неизвестный', 'Д-5 (I)', 'Местный из Гродно', 'Туркменский местный', 'Киевский улучшенный', '2493 Б', 'American', 'Украинский 108', 'Сахалинский красный', 'Commun', 'Elija', 'Дур-Дурский', 'Тионетский', 'Украинский 30', 'Крымский', 'Ивановский красный', 'Северокавказский', 'Киевский белый', 'Белый урожайный', 'Красный неизвестный', 'Kulisty Kremovyy') до 0,4 см ('Толбухин'); $v = 16,3\%$.

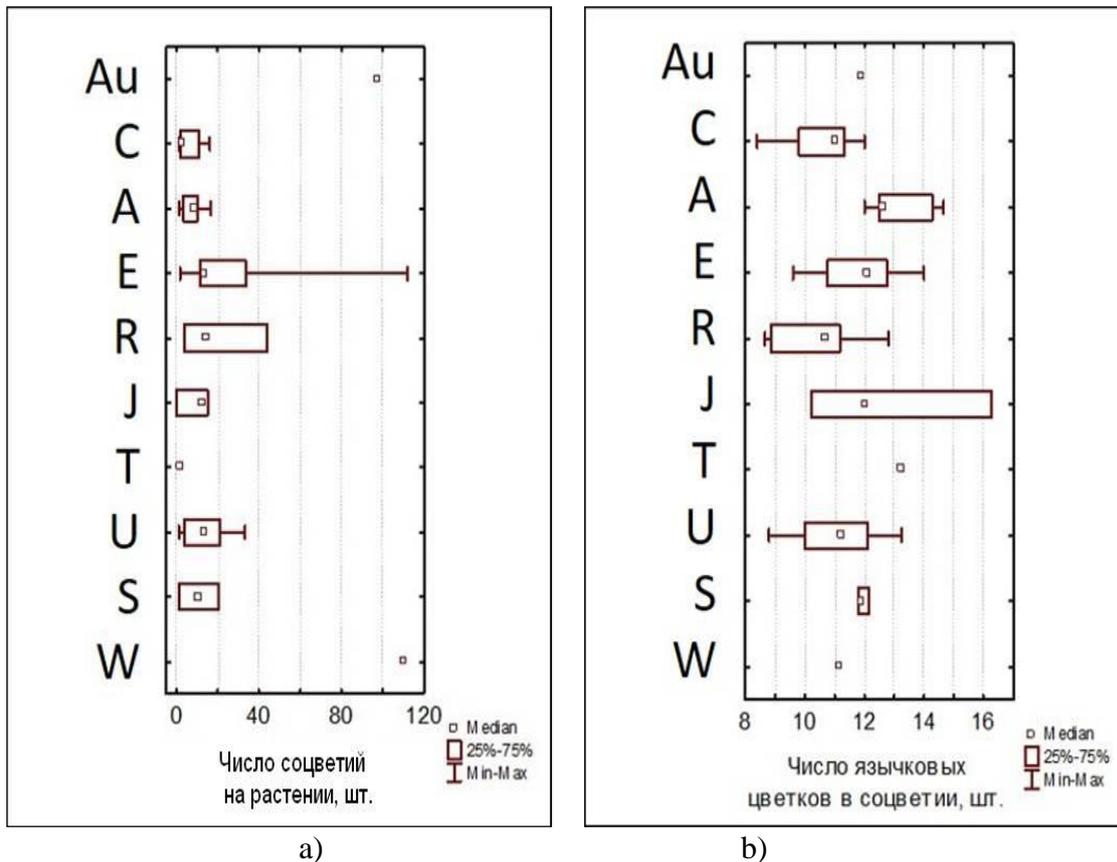
Таким образом, наименее изменчивым из изученных признаков соцветия была общая длина трубчатого цветка ($v = 5,9\%$); наиболее варьирующим – число соцветий на растении ($v = 131,4\%$). Гистограмма распределения (рис. 1) подтверждает неоднородность групп выборки по этому признаку.

Дисперсионный анализ выявил значимые различия между рассматриваемыми группами по двум признакам: число соцветий на растении (уровень значимости различий $p = 0,000$); число ложноязычковых цветков в соцветии ($p = 0,044$) (табл. 2, рис. 2). Наибольшее число соцветий на растении имели образцы из Австралии (97,4) и Западной Сибири (110,2), наименьшее – из Закавказья (1,6). Максимальное число цветков в соцветии было у образца из Закавказья (13,2), а среднее – у образцов из Японии (12,8).

Таблица 2. Характеристика групп образцов *Helianthus tuberosus* различного географического происхождения по признакам соцветия (филиал Майкопская опытная станция ВИР); среднее±станд. ошибка среднего
Table 2. Inflorescence characteristics of *Helianthus tuberosus* accessions grouped according to their geographic origin (Maikop Experiment Station of VIR); mean ± STD error of mean

Происхождение	Число образцов	Диам. соцвет. общ., см	Диам. диска без лож. яз. цв., см	Число соцвет./раст., шт.	Число лож.яз. цв./соцвет., шт.	Дл. лож.яз. цв., см	Шир. лож. яз. цв., см	Число трубч. цв./соцвет., шт.	Дл. трубч. цв./соцвет., см	Дл. л-чков оберт., см	Шир. л-чков оберт., см	Число л-чков оберт./соцвет., шт.
Australia	1	9,5	1,2	97,4	11,9	4,6	1,1	68,4	1,4	1,1	0,3	25,3
Europe	18	8,3±0,3	1,2±0,0	25,2±7,5	11,8±0,3	3,8±0,2	1,1±0,0	75,9±4,6	1,4±0,0	1,3±0,0	0,3±0,0	23,7±0,5
Transcaucasia	1	8,8	1,1	1,6	13,3	3,8	1,1	72,1	1,4	1,2	0,2	29,0
Central Asia	5	7,7±0,3	1,1±0,1	8,3±2,7	13,2±0,5	3,5±0,1	1,0±0,1	77,0±4,2	1,4±0,0	1,2±0,1	0,2±0,0	25,9±1,7
Europ.Russia	6	7,9±0,6	1,1±0,0	20,7±12,2	10,5±0,6	3,6±0,3	1,04±0,1	63,6±3,3	1,4±0,0	1,2±0,1	0,3±0,0	21,5±1,0
West Siberia	1	9,2	1,1	110,2	11,2	4,4	1,2	55,5	1,4	1,2	0,3	21,0
Caucasus	5	7,7±0,4	1,0±0,0	6,6±3,0	10,5±0,6	3,5±0,2	1,0±0,1	69,6±3,8	1,4±0,0	1,2±0,1	0,3±0,0	23,6±1,0
USA	3	8,2±0,2	1,0±0,1	10,8±5,6	12,0±0,1	3,7±0,0	1,1±0,0	80,8	1,4±0,0	1,2±0,1	0,2±0,0	24,5±1,4
UBM	15	7,8±0,2	1,1±0,1	14,2±2,5	11,2±0,3	3,6±0,1	1,1±0,0	62,8±7,6	1,4±0,0	1,3±0,1	0,3±0,0	23,0±0,5
Japan	3	9,0±1,4	1,3±0,1	9,1±4,5	12,8±1,8	4,2±0,5	1,2±0,2	81,6±7,0	1,4±0,0	1,6±0,2	0,3±0,0	25,3±3,3
Всего	58	8,1±0,1	1,1±0,0	19,1±3,5	11,6±0,2	3,7±0,0	1,1±0,0	70,0±2,6	1,4±0,0	1,3±0,0	0,3±0,0	23,7±0,4

Условные обозначения: Australia – Австралия; Europe – Западная Европа; Transcaucasia – Закавказье; C. Asia – Центральная Азия; R – Европейская часть России; West Siberia – Россия, Западная Сибирь; Caucasus – Россия, российский Кавказ; USA – США, UBM – Украина, Беларусь, Молдова, Japan – Япония
Legend: Australia – Australia; Europe – Western Europe; Transcaucasia – Transcaucasia; C. Asia – Central Asia; R – European part of Russia; West Siberia – Russia, Western Siberia; Caucasus – Russia, Russian Caucasus; USA – USA; UBM – Ukraine, Belarus, Moldova; Japan – Japan.



Условные обозначения: Au – Австралия; E – Западная Европа; T – Закавказье; A – Центральная Азия; R – Европейская часть России; W – Россия, Западная Сибирь; C – Россия, российский Кавказ; S – США; U – Украина, Беларусь, Молдова; J – Япония
 Legend: Au – Australia; E – Western Europe; T – Transcaucasia; A – Central Asia; R – European part of Russia; W – West Siberia, Russia; C – Russian Caucasus; S – USA; U – Ukraine, Belarus and Moldova; J – Japan

Рис. 2. Характеристика групп образцов *Helianthus tuberosus* различного географического происхождения по:

а) числу соцветий на растении; б) числу ложноязычковых цветков в соцветии (филиал ВИР Майкопская опытная станция ВИР)

Fig. 2. Characteristics of *Helianthus tuberosus* accessions grouped by their geographic origin according to:

a) the number of inflorescences per plant; b) the number of ligulate florets in an inflorescence (Maikop Experiment Station of VIR)

Корреляционный анализ показал, что сильно коррелировали ($r > 0,7$) признаки (табл. 3): общий диаметр соцветия и длина ложноязычковых цветков ($r = 0,97$); общий диаметр соцветия и ширина ложноязычковых цветков ($r = 0,77$); ширина ложноязычковых цветков и длина ложноязычковых цветков ($r = 0,76$); число в соцветии ложноязычковых цветков и число листочков обертки на соцветии ($r = 0,73$). Таким образом, размер соцветия (корзинки) определяет не столько диаметр центральной части корзинки, сколько размерные параметры ложноязычковых цветков. Число ложноязычковых цветков определяло число листочков обертки.

Число и размер трубчатых цветков не были связаны с другими исследованными показателями.

Факторный анализ (рис. 3) проводился по 11 количественным признакам (табл. 4). 4 фактора объясняют 75,9% изменчивости образцов.

Таблица 3. Корреляции количественных признаков соцветия у групп образцов *Helianthus tuberosus* различного географического происхождения (филиал Майкопская опытная станция ВИР)

Table 3. Correlations of the inflorescence's quantitative characteristics in *Helianthus tuberosus* accessions grouped according to their geographical origin (Maikop Experiment Station of VIR)

	Диам. соцвет. общ., см	Диам. диска без лож.яз. цв., см.	Число соцвет./раст., шт.	Число лож.яз. цв./соцвет.,шт.	Дл. лож.яз. цв.	Шир. лож. яз цв.,см	Число трубч. цв./соцвет.,шт.	Дл. трубч. цв.,см	Дл. л-чков оберг., см	Шир. л-чков оберг., см	Число л-чков оберг./соцвет.,шт.
Диам. соцвет. общ.	1,00	0,47	0,46	0,48	0,97*	0,77*	-0,25	0,35	0,13	0,23	0,41
Диам. диска без лож.яз. цв.		1,00	0,17	0,30	0,47	0,52	-0,13	0,25	0,28	0,30	0,24
Число соцвет./раст.			1,00	0,04	0,54	0,28	-0,04	0,23	-0,21	0,37	0,01
Число лож.яз. цв./соцвет.				1,00	0,38	0,18	0,09	0,03	0,10	-0,24	0,73*
Дл. лож.яз. цв.					1,00	0,76*	-0,21	0,37	0,08	0,32	0,28
Шир. лож. яз цв.						1,00	-0,18	0,27	0,39	0,38	0,28
Число трубч. цв./соцвет.							1,00	0,07	-0,08	0,06	0,04
Дл. трубч. цв.								1,00	0,11	0,43	0,15
Дл. л-чков оберг.									1,00	0,15	0,24
Шир. л-чков оберг.										1,00	-0,16
Число л-чков оберг./соцвет.											1,00

*отмечены сильные ($r > 0,7$) корреляции

*strong ($r > 0.7$) correlations are noted

Таблица 4. Факторные нагрузки образцов выборки

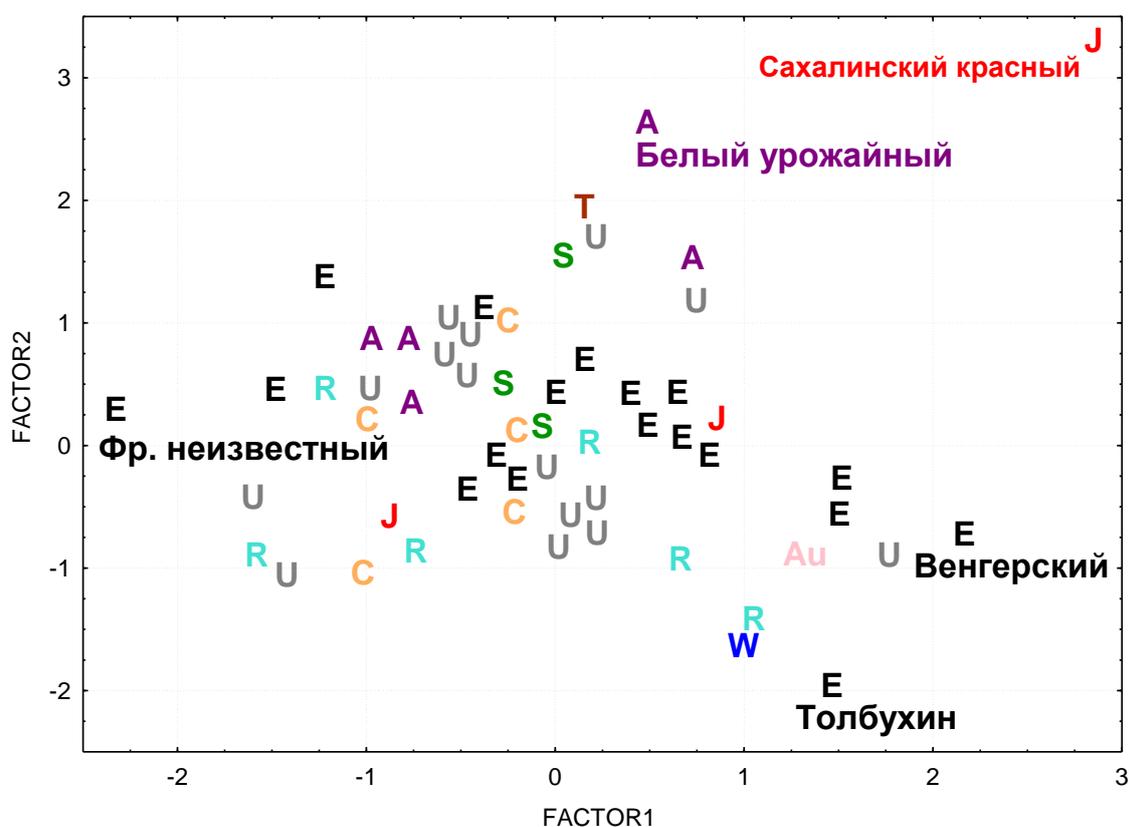
***Helianthus tuberosus* (филиал Майкопская опытная станция ВИР)**

Table 4. Factor loadings for the groups of *Helianthus tuberosus* accessions (Maikop Experiment Station of VIR)

	Factor	Factor	Factor	Factor
	1	2	3	4
Диам. соцвет. общ.	<u>0,93</u>	0,05	0,22	0,13
Диам. диска без лож.яз. цв.	0,66	0,01	-0,28	0,04
Число соцвет./раст-ии	0,47	-0,41	0,55	-0,10
Число лож.яз. цв./соцвет.	0,48	<u>0,75</u>	0,20	-0,18
Дл. лож.яз. цв.	<u>0,92</u>	-0,10	0,24	0,10
Шир. лож.яз цв.	<u>0,83</u>	-0,10	-0,21	0,16
Число трубч. цв./ соцвет.	-0,16	0,05	-0,04	<u>-0,87</u>
Дл. трубч. цв.	0,48	-0,32	-0,15	-0,43
Дл. л-чков оберг.	0,30	0,18	<u>-0,81</u>	0,09
Шир. л-чков оберг.	0,41	-0,69	-0,26	-0,23
Число л-чков оберг./соцвет.	0,48	<u>0,71</u>	-0,01	-0,21
Expl.Var	4,01	1,87	1,32	1,14
Prp.Totl	0,36	0,17	0,12	0,10

Первый фактор, объясняющий 36% изменчивости образцов выборки (табл. 5), может быть обозначен как «общий размер соцветия». Он связан с общим диаметром, длиной и шириной ложноязычкового цветка, сильно коррелирующими друг с другом, как было показано выше. Второй фактор, объясняющий 17% изменчивости – «число листочков обертки и ложноязычковых цветков» – связанные друг с другом число ложноязычковых цветков и листочков обертки. Третий фактор (12%) связан с длиной листочков обертки. Четвертый фактор объясняет 10% изменчивости и связан с числом трубчатых цветков в соцветии.

Группировка образцов в пространстве первых двух факторов (см. рис. 3) показала, что при относительной однородности выборки имеется несколько отличающихся образцов: ‘Сахалинский красный’, ‘Французский неизвестный’, ‘Толбухин’, ‘Белый урожайный’, ‘Венгерский’, находящихся на границе однородного «облака» остальных образцов. Эти образцы, как было показано ранее, обладают комплексом уникальных признаков.



Условные обозначения: Au – Australia, Австралия; E – Europe, Западная Европа; T – Transcaucasia, Закавказье; A – Central Asia, Центральная Азия; R – European Russia, Европейская часть России; W – West Siberia, Россия, Западная Сибирь; C – Caucasus, Россия, российский Кавказ; S – USA, США; U – UBM, Украина, Беларусь, Молдова; J – Japan, Япония
Legend: Au – Australia; E – Western Europe; T – Transcaucasia; A – Central Asia; R – European part of Russia; W – West Siberia, Russia; C – Russian Caucasus; S – USA; U – Ukraine, Belarus and Moldova; J – Japan

Рис. 3. Расположение групп образцов *Helianthus tuberosus* различного географического происхождения в пространстве двух первых факторов
Fig. 3. Arrangement of the groups of *Helianthus tuberosus* accessions in the space of the first two factors

Заключение

Максимальные различия между группами по географическому происхождению были выявлены по признакам «число соцветий на растении» и «число ложноязычковых цветков в соцветии». Эти признаки могут быть использованы в таксономическом и географическом анализах вида.

Самый различающийся признак групп – блок признаков размера соцветия: общий диаметр, длина и ширина ложноязычкового цветка. Максимальный размах изменчивости данного признака характерен в наибольшей степени для образцов европейской группы. Признак «длина трубчатых цветков» был наиболее константным в пределах вида и может быть использован в качестве диагностического как при изучении группы видов, близких к *Helianthus tuberosus*, так и при анализе внутривидовой изменчивости. Кроме того, для целей внутривидовой систематики могут быть использованы признаки: параметры ложноязычковых цветков, число ложноязычковых цветков в соцветии, число соцветий на растении.

По числу соцветий на растении выделяются образцы из Западной Сибири и Австралии (наибольшее – 110,2 и 97,4 соответственно), Закавказья (1,6 – наименьшее); по числу ложноязычковых цветков в соцветии – группа образцов из европейской части России и российского Кавказа (10,5 – минимальные значения), из Закавказья и Японии (13,3 и 12,8 соответственно – максимальные значения). Наиболее оригинальным по совокупности признаков был образец ‘Сахалинский красный 4’ (сахалинская популяция). Происхождение образца – Япония.

Результаты проведенных исследований могут быть использованы при создании «Методических указаний по изучению коллекции топинамбура» и «Каталога образцов коллекции топинамбура ВИР».

Благодарности: Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по теме № 0662-2018-0013 «Развитие теоретических основ ботаники, филогении, систематики, генетики, физиологии, биохимии культурных растений и разработка традиционных и современных молекулярных методов оценки растительных ресурсов по признакам качества, устойчивости к абиотическим и биотическим стрессорам и другим хозяйственно важным признакам», номер государственной регистрации ЕГИСУ НИОКР АААА-А16-116040710370-0.

References/Литература

- Breton C., Kiru S. D., Berville A., Anushkevich N. Yu. Breeding of Jerusalem Artichoke with the desired traits for different directions of use: retrospective, approaches and prospects (review) (Selekcija topinambura (*Helianthus tuberosus* L.) dlya netradicionnogo ispol'zovaniya: retrospective, podhody i perspektivy (obzor) // Sel'skhozjaistvennaya biologiya – Agricultural Biology, 2017, vol. 52, no. 5, pp. 940–951 [in Russian] (Breton C., Kuru S. D., Berville A., Anushkevich N. Yu. Селекция топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.) для нетрадиционного использования: ретроспектива, подходы и перспективы (обзор) // Сельскохозяйственная биология. 2017. Т. 52, № 5. С. 940–951).
- Castellini C., Constantini F., Fantozzi P. Utilization of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) fibrous residue as feed for rabbit // 3rd International Conference on Leaf Protein Research, LEAF-PRO – 89, Italy, October 1989, pp. 162–165.
- Davydovich S. S. Topinambur hybridization // Breeding and seed production, 1936, vol. 6, pp. 20–26
- Davydovich S. S. Gibridizaciya topinambura. Selekcija i semenovodstvo, 1936, vol. 6, pp. 20–26 [in Russian] (Давыдович С. С. Гибридизация топинамбура // Селекция и семеноводство, 1936. Т. 6. С. 20–26).
- Dergacheva N. V., Kazydub N. G. Dergacheva N. V., Kazydub N. G. Tuber-bearing crops (potato, Jerusalem artichoke, sweet potato, manioc, taro, yam): Study guide // Omsk: OmGAU, 2011, 208 p.

- Dergacheva N. V., Kazydub N. G.* Klubnenosnye kul'tury (kartofel', topinambur, batat, maniok, taro, yams): uchebnoe posobie. Omsk. gos. agrar. un-t im. P. A. Stolypina [in Russian] (*Дергачева Н. В., Казыдуб Н. Г.* Клубненоносные культуры (картофель, топинамбур, батат, маниок, таро, ямс): Учебное пособие / Омск : ОмГАУ, 2011. 208 с.).
- Duke J. A.*, 1983. Handbook of Energy Crops. NewCROPS web site, Purdue University. https://www.hort.purdue.edu/newcrop/duke_energy/dukeindex.html.
- Filep R.* Biogeographic perspectives of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L. s. l.) invasion /University of Pecs, Doctoral School of Biology and Sport Biology, Pecs, 2018, 97 p.
- Ignatov M. S., Makarov V. V., Chichev A. V.* Abstract of the Moscow region adventive plants Flora. Floristic studies in the Moscow region. Moscow : Science, 1990, pp. 5–105.
- Ignatov M. S., Makarov V. V., Chichev A. V.* Konspekt flory adventivnyh rastenij Moskovskoj oblasti. Floristicheskie issledovaniya v Moskovskoj oblasti. Moscow : Nauka, 1990, pp. 5–105 [in Russian] (*Игнатов М. С., Макаров В. В., Чичев А. В.* // Конспект флоры адвентивных растений Московской области. Флористические исследования в Московской области. М. : Наука, 1990. С. 5–105).
- Kays S. J., Kultur F.* Genetic variation in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) flowering date and duration. HortScience, 2005, vol. 40, p. 1675–1678.
- Kays S. J., Nottingham S. F.* 2008. Biology and Chemistry of Jerusalem Artichoke *Helianthus tuberosus* L. CRC Press, Taylor and Francis Group, Boca Raton, USA <http://www.crcnetbase.com/isbn/9781420044966/>
- Lebedeva N. V., Smekalova T. N., Novikova L. Yu., Kiru S. D.* Morfologicheskie osobennosti vegetativnyh organov topinambura (*Helianthus tuberosus* L., Asteraceae) v svyazi s problemoj vnutrividovoj sistematiki // Sbornik tezisov Vtoroj vsrossijskoj konferencii s mezhdunarodnym uchastiem «Sornye rasteniya v izmenyayushchemsya mire: aktual'nye voprosy izucheniya raznoobraziya, proiskhozhdeniya, ehvolucii» (27-28 noyabrya 2017, St. Petersburg, Rossiya), St. Petersburg, 2017, pp. 81–82 [in Russian] (*Лебедева Н. В., Смекалова Т. Н., Новикова Л. Ю., Кору С. Д.* Морфологические особенности вегетативных органов топинамбура (*Helianthus tuberosus* L., Asteraceae) в связи с проблемой внутривидовой систематики // Сборник тезисов Второй всероссийской конференции с международным участием «Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции» (27-28 ноября 2017, Санкт-Петербург, Россия), СПб., 2017. С. 81–82).
- Pas'ko N. M.* Biological features of Jerusalem artichoke // Bulletin of applied botany, genetics and plant breeding. 1973, vol. 50, fasc. 2. pp. 102–122 [in Russian] (*Пасько Н. М.* Биологические особенности топинамбура // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1973. Т. 50, вып. 2. С. 102–122).
- Pas'ko N. M.* The biology of Jerusalem artichoke flowering // Scientific works of the Maikop experimental station of the All-Russian Research Institute of Plant Industry. 1974, vol. 8, pp. 235–250).
- Pas'ko N. M.* Biologiya cveteniya topinambura // Nauchnye trudy Majkopskoj opytnoj stancii VNIИ rastenievodstva. 1974, iss. 8, pp. 235–250 [in Russian] (*Пасько Н. М.* Биология цветения топинамбура // Научные труды Майкопской опытной станции ВНИИ растениеводства. 1974. Вып. 8. С. 235–250).
- Pas'ko N. M.* *Helianthus tuberosus* L. (morphology, classification, biology, initial material for breeding): doctoral thesis of agricultural sciences, L., 1989, 454 p.
- Pas'ko N. M.* *Helianthus tuberosus* L. (morfologiya, klassifikaciya, biologiya, iskhodnyj material dlya selekcii): diss... dokt. s.-h. nauk. Leningrad, 1989. 454 p. [in Russian] (*Пасько Н. М.* *Helianthus tuberosus* L. (морфология, классификация, биология, исходный материал для селекции): дисс. ... докт. с.-х. наук. Л., 1989. 454 с.).
- Pas'ko N. M.* Jerusalem artichoke – biotechnological potential for food, medical, technical, feed and ecological purposes // http://ww.agroyug.ru/page/item/_id-2476/. Appeal date 28.08.2018.
- Pas'ko N. M.* Topinambur – biotekhnologicheskij potencial dlya pishchevyh, lechebnyh, tekhnicheskikh, kormovyh i ekologicheskikh celej// http://www.agroyug.ru/page/item/_id-2476/ Data obrashcheniya 28.08.2018 [in Russian] (*Пасько Н. М.* Топинамбур – биотехнологический потенциал для пищевых, лечебных, технических, кормовых и экологических целей. http://www.agroyug.ru/page/item/_id-2476/. Дата обращения 28.08.2018).
- Puttha R., Jogloy S., Suriharn B., Wangsomnuk P. P., Kesmala T., Patanothai A.* Variations in morphological and agronomic traits among Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) accessions / Genet. Resour. Crop Evol., 2013, 60 (2): 731–746. DOI: 10.1007/s10722-012-9870-2).
- Rawate P. D., Hill R. M.* Extraction of a high-protein isolate from Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) tops and evaluation of its nutrition potential. // J. Agric. Food Chem., 1985.33 (1), pp. 29–31.

- Shchibrya N. A.* Selection of Jerusalem artichoke // In the book: Theoretical bases of plant breeding, Moscow; Leningrad, 1937, vol. 3, pp. 162–175
- Shchibrya N. A.* Selekcija topinambura // In : Teoreticheskie osnovy selekcii rastenij. Moscow ; Leningrad, 1937, vol. 3, pp. 162–175 [in Russian] (*Щибря Н. А.* Селекция топинамбура // В кн. : Теоретические основы селекции растений. М. ; Л., 1937. Т. 3. С. 162–175).
- Swanton C. J.* (1986). Ecological Aspects of Growth and Development of Jerusalem Artichoke (*Helianthus tuberosus* L.): Ph. D. thesis, University of Western Ontario, London, 124 p.
- Ustimenko G. V.* Jerusalem Artichoke (Zemlynaya grusha). Moscow : Gos. izdatel'stvo sel'skohozyajstvennoj literatury, 1960, 100 p. [in Russian] (*Устименко Г. В.* Земляная груша. М. : Гос. издательство сельскохозяйственной литературы, 1960. 100 с.).
- Vinogradova Yu. K., Majorov S. R., Horun L. V.* Sunflower tuberiferous, Jerusalem Artichoke // Black Book of Central Russia Flora. Alien plant species in the ecosystems of Central Russia / RAN; GBS RAN im. N. N. Cicina. Moscow : GEOS, 2009, pp. 188–194
- Vinogradova Yu. K., Majorov S. R., Horun L. V.* Podsolnechnik klubnenosnyj, Topinambur // Chyornaya kniga flory Srednej Rossii (Chuzherodnye vidy rastenij v ekosistemah Srednej Rossii) / RAN; GBS RAN im. N. N. Cicina. Moscow : GEOS, 2009, pp. 188–194 (494 p.) [in Russian] (*Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В.* Подсолнечник клубненосный, топинамбур // Черная книга флоры Средней России. Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России) / РА ГБС РАН им. Н. Н. Цицина. М. : ГЕОС, 2009. С. 188–194 (494 с.).
- Yaroshevich M. I., Vecher N. N., Gorny A. V.* Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) – promising culture // Theoretical and applied aspects of plant introduction as a promising direction for the development of science and national economy. Materials of the International Scientific Conference dedicated to the 75th anniversary of the founding of CBS NAN Belarusi/ NAN Belarusi, CBS. Minsk : EditVV, 2007, vol. 1, pp. 323–325
- Yaroshevich M. I., Vecher N. N., Gorny A. V.* Topinambur (*Helianthus tuberosus* L.) – perspective culture // Teoreticheskie i prikladnye aspekty introdukcii rastenij kak perspektivnogo napravleniya razvitiya nauki i narodnogo hozyajstva: /Materialy Mezhdunarodnoj nauchnoj konferencii, posvyashchennoj 75-letiyu so dnya obrazovaniya CBS NAN Belarusi/ NAN Belarusi, CBS. Minsk : EditVV, 2007, vol. 1, pp. 323–325 [in Russian] (*Ярошевич М. И., Вечер Н. Н., Горный А. В.* Топинамбур (*Helianthus tuberosus* L.) – перспективная культура // Теоретические и прикладные аспекты интродукции растений как перспективного направления развития науки и народного хозяйства. Материалы Международной научной конференции, посвященной 75-летию со дня образования ЦБС НАН Беларуси / НАН Беларуси, ЦБС. Минск : Эдит ВВ, 2007. Т. 1. С. 323–325).
- Zelenkov V. N.* Topinambur (*Helianthus tuberosus* L.). Report 1. Biological aspects of plant development in nature and in Russia (literature review) // Bulletin of the Russian Academy of Natural Sciences, 2017, vol. 2, pp. 71–78
- Zelenkov V. N.* Topinambur (*Helianthus tuberosus* L.). Soobshchenie 1. Biologicheskie aspekty razvitiya rasteniya v prirode i na territorii Rossii (obzor literatury), 2017/2. Vestnik Rossiyskoj Akademii estestvennyh nauk, 74 (biologiya), pp. 71–78 [in Russian] (*Зеленков В. Н.* Топинамбур (*Helianthus tuberosus* L.). Сообщение 1. Биологические аспекты развития растения в природе и на территории России (обзор литературы), 2017/2 // Вестник Российской Академии Естественных Наук, 74 (Биология). С. 71–78).
- Zhukovskij P. M.* Jerusalem artichoke // In : Cultivated plants and their relatives, Leningrad : Kolos, 1971, pp. 293–295
- Zhukovskij P. M.* Topinambur // In : Kul'turnye rasteniya i ih sorodichi. Leningrad : Kolos, 1971, pp. 293–295 [in Russian] (*Жуковский П. М.* Топинамбур // В кн. : Культурные растения и их сородичи. Л. Колос, 1971. С. 293–295).
- <https://ru.wikipedia.org/wiki/Топинамбур>, дата обращения 04.09.2018.
- http://geolike.ru/page/gl_214.htm, дата обращения 04.09.2018.
- <https://www.topinambour.ru/information/170928214313.html>, дата обращения 04.09.2018.
- <https://www.syl.ru/article/95682/topinambur-poleznyie-svoystva>, дата обращения 04.09.2018.