

Мурин А.В. Лысиков В.Н.

«Генетические основы создания исходного материала гладиолусов»

с одобрения Мурина А.В. представлена

На сайте www.mirgladiolus.ru Мир гладиолусов



**А. В. МУРИН
В. Н. ЛЫСИКОВ**

**ГЕНЕТИЧЕСКИЕ
ОСНОВЫ
СОЗДАНИЯ
ИСХОДНОГО
МАТЕРИАЛА
ГЛАДИОЛУСА**

ББК 42.374
М91

удк 575.24:631.52

В монографии представлены результаты использования генетических методов, в том числе экспериментального мутагенеза и рекомбиногенеза, для создания оригинального исходного материала, позволившего выделить новые направления в селекции гладиолуса. Обобщены литературные сведения по биологическим и генетическим особенностям культуры, по этапам развития селекции на основе гибридизации и с использованием мутагенеза. Приведены данные по индуцированной генетической изменчивости на различных этапах жизненного цикла, по химерности и методам расхищивания. Показана перспективность сочетания мутационной и рекомбинационной изменчивости при скрещивании мутантов с мутантами, с экологически отдаленными формами, видами, родами. Представлено описание новых форм гладиолуса, методов их создания и улучшения, выявлены пути развития некоторых признаков в эволюционном плане.

Для биологов, генетиков, селекционеров, цветоводов.

Рецензенты:

С. Н. Маслюброд, кандидат биологических наук; А.

Я. Зейтлин, кандидат биологических наук

Утверждено к изданию

Научно-издательским советом АН МССР



5704031000-197
М 131-89
М755(Ю)-89

ISBN 5-376-00162-8

© А. \ В. Мулин,
В. Н. Лысикрв, 1989 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Одним из перспективных методов создания нового разнообразного исходного материала в селекции растений является экспериментальный мутагенез, который хорошо зарекомендовал себя на сельскохозяйственных и некоторых декоративно-цветочных растениях. Однако, в селекции гладиолуса его использовали крайне недостаточно, несмотря на то, что она ведётся в разных странах в довольно широких масштабах. Особенно развернута эта работа в Северной Америке, Канаде, Нидерландах, где фирмы выпускают на рынок по несколько десятков сортов. Здесь организуются выставки, конкурсы, издаются ежегодники, классификационные листы. В Америке даже создана система обще американской селекции гладиолуса, когда выведению нового сорта и оценка его поведения в различных зонах принимают участие до 30 опытных участков, расположенных во многих штатах. И сорту, успешно прошедшему испытание присваивается название *сорт обще американской селекции* (All America Gladiolus selection).

Селекционная работа проводится и в СССР, Польше, Чехословакии, Румынии, Австралии, Англии, Франции и других государствах. Основной метод создания исходного материала для селекции - гибридизация с индивидуальным отбором и клоновый отбор. Выведение выставочных коммерческих сортов, когда в погоне за декоративностью оригинаторы упускают из виду другие весьма важные признаки: жизнеспособность, коэффициент размножения, устойчивость к болезням. Зачастую они проводят близкородственные скрещивания, что ухудшает жизнеспособность клона (например, сорта фиолетовой окраски).

Однотипные скрещивания поставили селекцию как бы на конвейер. Появились даже свои штампы по направлению селекции: Европейский и американский экотипы. Европейский экотип - сорта с ровными или волнистыми долями околоцветника, американский - с гофрированными.

Общая тенденция к скрещиванию между собой наиболее

лее выдающихся сортов, которых не так уж много, приводит к близкородственным скрещиваниям, увеличению гомозиготности по аллелям роста и фотосинтеза, снижению разнообразия в потомстве, снижению генетической изменчивости.

Таким образом, возникла необходимость создания нового исходного материала на базе новых генисточников. Привлечение в селекцию видового разнообразия, безусловно, должно повысить генетическую изменчивость, но это отбросит назад достигнутые результаты в декоративном отношении, так как дикие признаки доминируют, и понадобятся многие годы, чтобы выйти по данному признаку на достигнутый уровень. Тем более что попытки в указанном направлении уже были, но они не привели к желаемому результату. Не оправдали надежд и межродовые скрещивания, за исключением полученного гибрида между ацидантерой и гладиолусом. Однако у него слабый аромат, и он очень далек от гладиолуса по декоративным признакам.

По этим причинам и возникла необходимость использования экспериментального мутагенеза на гладиолусе, чтобы на данном уровне декоративности вызвать мощный формообразовательный процесс, значительно повысить генетическое разнообразие в потомстве и на его основе создать новый исходный материал для селекции. Именно к такому выводу пришли авторы после нескольких лет работы по гибридизации гладиолуса на основе межсортowych скрещиваний и анализа литературы.

На первых этапах селекционного процесса при обработке различных органов гладиолуса использовали химические мутагены и гамма-радиацию, что позволило значительно усилить разнообразие в потомстве. Затем для усиления формообразовательного процесса стали использовать повторные обработки и сочетание двух-трех мутагенных агентов с различным спектром мутаций. Обработку проводили на разных этапах органогенеза в фазе начала меристематической деятельности конусов нарастания. Такие обработки увеличивали выход мутаций, т. е. усиливали формообразовательный процесс и расширяли их спектр. Это дало новое направление в исследованиях, в результате чего были получены оригинальные группы растений: ароматные, махровые, муаровые (пестроцветные), ремонтантные, голубые, синие, черные, устойчивые к болезни и т. д. Все выделенные мутанты были включены в скрещивания, что позволило освободить их от нежела-

ных признаков и придать высокие декоративные качества.

Созданный для селекции исходный материал при апробации на специализированных выставках в Москве (1978—1988 гг.) заслужил положительную оценку и вызвал большой интерес специалистов и любителей.

В данной книге подведены итоги работы в области экспериментального мутагенеза гладиолуса (исследования начаты с 1968 г.). В ней отражены также успехи, достигнутые в этой области на некоторых цветочно-декоративных растениях, особенно вегетативного способа размножения, и представлены отдельные методики, имеющие непосредственное отношение и к гладиолусу.

Впервые по гладиолусу приведен материал по генетическим особенностям, в котором обобщены литературные данные. Таких сведений очень мало, ибо с культурой гладиолуса трудно проводить подобные исследования из-за длительного периода жизненного цикла, вегетативного способа размножения, тетраплоидного набора хромосом и повышенной гетерозиготности.

Мы довольно подробно представили разработанные методики, показали изменчивость гладиолуса, много внимания уделили химерности и способам расхиMERивания. Мы придавали большое значение работе не только по выделению мутантов и рекомбинантов, а и по их доработке в последующих поколениях, по доведению их до сортов.

Большое внимание в монографии уделено и вопросам наиболее перспективных направлений работы с гладиолусом, в частности, по созданию ароматных, махровых, ремонтантных форм; эффектам, полученным от применения мутагенных агентов и имеющим значение в селекции; рассмотрению мутаций в морфолого-эволюционном плане путей развития отдельных признаков и их значения для создания новых форм гладиолуса.

БОТАНИЧЕСКИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГЛАДИОЛУСА

Род Гладиолус (*Gladiolus* L.) — от латинского слова *меч* — относится к классу однодольных и принадлежит к семейству Касатиковых, или Ирисовых (*Iridaceae* Juss.), порядка *Iridales* Bessey. В это обширное семейство многолетников с корневищем, клубнелуковицей, клубнеобразным корневищем кроме гладиолуса входят и такие роды, как ацидантера (*Acidanthera* Hochst.), ирис (*Iris* L.), крокус (*Crocus* L.), иксия (*Ixia* L.), монбреция (*Montbretia* D. C.) и т. д., — всего около 60 родов, произрастающих главным образом в тропиках и субтропиках. Наиболее распространены в Южной Африке на мысе Доброй Надежды (Капская провинция). В основном они энтомофильные перекрестники, хотя некоторые склонны к самоопылению.

Наиболее близка к гладиолусу ацидантера. В этот род входит около 40 видов, распространенных в тропической Африке. Название рода происходит от греческого *ацид* — острый, *антер* — цветок. Ацидантера двуцветная (*A. bicolor* Hochst.), введенная в культуру, настолько близка к гладиолусу, что ее называют душистым гладиолусом (синоним *G. callianthus*). В 1885 г. она была известна как гладиолус Муриели (*G. murielii*), и ее стали называть *A. bicolor* var. *murielii* (синоним *G. callianthus* Murielae). Одна из разновидностей ацидантеры получила название *A. bicolor* var. *murielae* Perry. Ацидантера с увеличенными в размере цветками названа *A. tubergenii* hort.

У ацидантеры двуцветной (*A. bicolor* Hochst.) небольшие редкие соцветия из 2-3 мелких белых душистых цветков с красновато-коричневыми пятнами и с длинной, до 10 см, изогнутой трубкой околоцветника. Клубнелуковица крупная, до 3 см, гладкая. При скрещивании с гладиолусом передает потомству слабый колос, мелкие цветки и длинную трубку околоцветника.

Род гладиолус делится на четыре секции: *Gladiolus*, *Hebea*, *Schweigeria* и *Homoglossum*. Почти все виды относятся к первой секции, в том числе и виды, распростра-

ненные в СССР. Около 100 видов приходится на долю Южной и тропической Африки и острова Мадагаскар. В Европе и Азии насчитывается 15 видов, в СССР — 9, в Америке и Австралии дикие виды не обнаружены.

Дикорастущие виды представляют интерес в декоративном отношении разнообразной яркой расцветкой, у них короткий колос (хотя и встречаются виды с количеством цветков в колосе 30—40), размеры цветка небольшие, в среднем 5—6 см. Виды, произрастающие в СССР, не так интересны в декоративном отношении: они мелкоцветны и однородны по окраске — преобладают фиолетовые тона. Но у них повышенная зимостойкость и устойчивость к болезням.

Культурные гладиолусы подразделяются на две группы: с зимне-весенним (*G.x colvillei*, *G.x nanus*, *G.x tubergenii*, *G.x haarlemensis*) и летним (*G.x primulinus*, *G.x hybridus* hort.) ритмом развития. Имеется небольшое количество сортов первой группы, которые выращивают в теплицах. Все они в основном диплоиды $2n=30$, *G.x tubergenii* — триплоиды $2n=45$. Сорта *G.x haarlemensis* цветут в открытом грунте в начале лета и являются самыми ранними. Сорта гибридного вида *G.x primulinus* в настоящее время встречаются крайне редко.

Весь асортимент гладиолуса — свыше 8 тысяч сортов — относится к гибриднему виду *G.x hybridus* hort. Созданы межродовые и межвидовые гибриды *Gladanthera* и *Homoglad*.

Гладиолус принадлежит к весьма своеобразной группе геофитов, у которых почки возобновления находятся под землей, т. е. реакция растений этого типа на сезон покоя такова, что неблагоприятный период времени года они переносят под землей в виде измененного клубнестебля. Форма выработана как приспособление к засушливому летнему периоду Южной Африки. Дикие виды более северных широт неблагоприятный зимний период переносят в виде клубнелуковицы под землей и с наступлением положительных температур активно прорастают.

Культурный гладиолус обязан своим происхождением африканским видам, в условиях более северных широт требует более благоприятного периода покоя в зимнее время из-за слабой зимостойкости. Поэтому клубнелуковицы осенью выкапывают и укладывают на хранение, а весной высаживают вновь.

По фотопериодической реакции гладиолус относится к нейтральным растениям из-за своего происхождения (мно-

гие растения тропической флоры фотопериодически нейтральны) и из-за большого количества питательных веществ в клубнелуковицах. Он может цвести в условиях нейтрального освещения, сокращенного до 8—10 ч фотопериода, и даже формировать соцветие в полной темноте. Применение дополнительной инфракрасной радиации в сочетании с достаточно длинным фотопериодом может ускорить цветение, при этом имеет значение сортовая специфичность (Седова, 1967).

Морфологические особенности

Гладиолус — многолетнее клубнелуковичное травянистое растение, ежегодно в весенне-летний период образует надземную (листья, стебель, соцветие, семена) и подземную (клубнелуковицы, клубнечки и корневая система) вегетативную массу (рис. 1). Ежегодное отрастание надземного побега в благоприятных условиях происходит из почки, сформировавшейся на клубнелуковиче прошлого сезона (материнская), которая отмирает, израсходовав запасы питательных веществ, и на ее месте образуется новая (дочерняя) клубнелуковица.

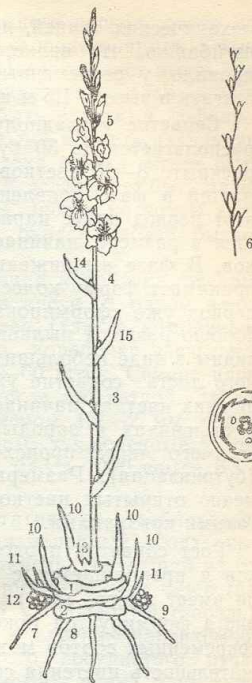
Листовой аппарат осуществляет фотосинтез, т. е. вырабатывает пластические вещества, идущие на жизнедеятельность растений и откладывающиеся в клубнелуковиче в запас. Гладиолус образует три типа листьев: низовые (влагалищные), клубнелуковичные и стеблевые.

Низовые листья (2—4) служат для защиты деятельности точек роста зоны образования клубнечек и корней и прокладывают путь в толще почвы для роста остальных листьев побега. Они открыто-трубчатые, имеют параллельное жилкование, без развитой пластинки. Размеры небольшие. Только верхняя часть последнего листа выступает на 3—5 см над почвой. Нижняя часть листьев значительно расширена. Прикрепляются они у будущего дольца вновь образуемой клубнелуковичи. Первые листья со временем разрушаются. Третий и четвертый образуют наружный покров, покрывающий молодую клубнелуковичу.

Клубнелуковичные листья служат для отложения питательных веществ в клубнелуковичу, образуя ее за счет утолщения в нижней части, для формирования пазушных почек и их защиты. Количество (4—6 и более) зависит от сортовых особенностей. Основание у них трубчатое, клубнеобъемлющее; влагалище разделенное, переходящее в

Рис. 1. Схема строения гладиолуса:

1 — дочерняя клубнелуковица; 2 — материнская клубнелуковица; 3 — стебель; 4 — цветонос; 5 — соцветие; 6 — семенные коробочки; 7 — корни второго яруса; 8 — корни первого яруса; 9 — корень-высиритель; 10 — клубнелуковичные листья; 11 — влагалищные листья; 12 — клубнечки; 13 — латеральная почка возобновления; 14 — пазушная стеблевая почка; 15 — стеблевые листья



мечевидную пластинку. Окраска зеленая. По анатомическому строению лист гладиолуса изолатеральный. Под эпидермисом с той и другой стороны располагаются клетки столбчатой паренхимы. Проводящие пучки выдаются над поверхностью листа. Устьица имеются с обеих сторон листа, окраска их зеленая.

Стеблевые листья (4—5) прикреплены к стеблю. Они выполняют роль активной зоны фотосинтетической и гормональной деятельности (так как менее всего поражены) и способствуют образованию генеративных органов, цветению, образованию и созреванию семян. Они также предохраняют пазушные почки от повреждения.

Такая специализация клубневых и стеблевых листьев подтверждается тем, что растение, оставленное на семена, образует вполне хорошую клубнелуковичу и детку. Однако эта специализация является относительной, так как организм единое целое. Их основание не имеет трубчатости, по форме они ланцетовидные, несколько меньших размеров, чем клубневые. Время появления листа связано обычно с этапами органогенеза.

Стебель служит в качестве опоры для соцветия и выполняет функции транспорта органических и минеральных питательных веществ. Собственно стебель — это участок побега от клубнелуковичи до места прикрепления последнего листа. Отрезок от последнего листа до начала соцветия — цветонос. Прочность стебля зависит от количества

механических тканей, недостаток которых приводит к его изгибанию, что является дефектом сорта. Стебель, как правило, у современных сортов одиночный и может достигать в высоту 1,5 м и более.

Соцветие у гладиолуса — простой колос, на котором располагается до 30 бутонов. Одновременно может быть раскрыто 8—10 цветков. Дифференциация соцветия начинается в фазе появления третьего клубневого листа. В этот период конус нарастания вытягивается и увеличивается в размере, начинается формирование зачатков цветков. В фазе выдвижения пятого листа зачаток соцветия принимает форму колоса. В нижних цветках в указанный период уже сформированы зачатки всех органов цветка. Хорошо развиты пыльники и завязь. Доли околоцветника видны в виде небольших зубчатых выступов. В фазе седьмого листа соцветие уже достигает 15 см в длину. В нижних цветках начинается образование пылевых зерен в пыльниках и зародышевых мешках в завязи. В фазе восьмого листа происходит выдвижение бутона наружу (бутонизация). Размеры соцветия, количество одновременно открытых цветков, форма соцветия являются сортовыми признаками.

Рост соцветия продолжается по мере раскрытия цветков и прекращается с раскрытием последнего. Соцветие не имеет листа, так как в пазухе последнего стеблевого листа формируется боковая почка замещения, которая у современных сортов может развиваться в соцветие. Продолжительность цветения соцветия составляет около двух недель. Продолжительность цветения цветка — два-три дня, зависит от погодных условий и сортовых особенностей.

Цветок у гладиолуса обоеполый, зигоморфный, с размерами от 5 до 15 см и больше. Околоцветник простой, ворончатый, состоит из шести долей, расположенных в два яруса (внешний и внутренний), у основания доли сросшиеся, переходят в изогнутую трубку. Тычинок три, с изогнутыми нитями, прикрепленными к расширенной части трубочки, с цилиндрическими пыльниками, до 2 см в длину. Пыльцевые зерна округлые или слегка овальные, оболочка шероховатая. Пестик состоит из нижней трехгнездной завязи, столбика и трехлопастного рыльца с выростами, где задерживается пыльца. Завязь состоит из трех сросшихся плодolistиков. В каждом гнезде расположены два ряда семязачек, прикрепленных к центральному связнику.

Форма цветка зависит от взаимного расположения долей околоцветника внешнего и внутреннего яруса. Обычно доли внешнего яруса крупнее. Цветок может иметь трехугольную (прямую и обратную), округлую, овальную, прямоугольную формы. Доли могут быть гладкими, гофрированными, складчатыми, бахромчатыми и иметь различную плотность (фактуру) тканей. Окраска цветка может быть одно-, двух-, трехцветная и более. В зеве может быть пятнилой окраски различных размеров, иногда по краям доли наблюдается светлая кайма или окраска долей бывает штриховатая.

Плод и семя. Плод — трехгранная коробочка, раскрывающаяся при созревании на три части. В одном плоде может быть до 200 семян и более (так, в комбинации Олимпус 500 × Найтингейл 500 в коробочке насчитывалось до 250 семян), в среднем 50—60 штук. Семена плотные, с коричнево-розовой окраской и крылаткой. Зрелое семя продолговато-округлое, размером 1,5—2 мм, содержит большой зародыш и эндосперм, заключенные в толстую гемицеллюлозную оболочку, масса 1000 семян 6,5—6,9 г.

Клубнелуковица. Органом вегетативного возобновления является клубнелуковица — видоизмененный подземный стебель, по сути дела, — клубнестебель, состоящий из сосудистого пучка для обеспечения питательными веществами растущих побегов (собственно укороченный стебель) и запасных питательных веществ в клетках parenхимной ткани, расположенной вокруг этого сосудистого пучка (клубень). От стержневого сосудистого пучка идут тяжкие почкам, расположенным в верхней части клубнелуковицы. Сходство с луковичей придает округлая форма клубня наличие листовых чешуй и почек в их пазухах. Внизу клубнелуковица имеет опробковевшее донце, окруженное зоной образования корней. Снаружи она покрыта двумя тремя сухими продольно волокнистыми чешуями, образующимися из низовых листьев. При снятии чешуй на клубнелуковице видны концентрические следы прикрепления клубневых листьев с их сухими остатками и почки, образованные в пазухах этих листьев; для защиты почки прикрыты плотным трехслойным чехликом.

Молодая ювенильная клубнелуковица округлой формы, высота обычно больше ширины, с одной терминальной почкой и небольшим опробковевшим донцем. Взрослая клубнелуковица имеет несколько латеральных почек более крупное донце и в верхней части опробковевшее

место прикрепления надземного побега. Диаметр обычно больше высоты, т. е. она становится более плоской, покровные чешуи более плотные.

Образование клубнелуковицы начинается вместе с ростом побега. Уже в фазе первого настоящего листа у основания побега появляется утолщение, которое быстро увеличивается в размере, образуя клубнелуковицу, тесно связанную с материнской. При выкапывании (обычно через 30—40 дней после цветения) у растения имеется усохшая материнская клубнелуковица, тесно связанная с вновь образованной, заполненной запасными питательными веществами дочерней клубнелуковицей, с листьями и побегом. Окраска чешуй просушенных клубнелуковиц является сортовым признаком: у темноокрашенных (красные, черно-красные) она темная, у светлоокрашенных — более светлая.

У молодых клубнелуковиц более выражено апикальное доминирование вследствие лучшего обеспечения в процессе вегетации питательными и биологически активными веществами самой верхней почки, поэтому образуется в основном одна замещающая клубнелуковица. У старых клубнелуковиц апикальное доминирование затухает, вследствие чего в рост могут идти сразу несколько почек, и образуются несколько замещающих (дочерних) клубнелуковиц. У разных сортов способность к прорастанию нескольких почек различна.

Клубнепочки выполняют функции органов вегетативного размножения. Они представляют собой сосудистый пучок, окруженный паренхимной тканью с питательными веществами и покрытый плотной оболочкой. Размеры клубнепочки 0,1—2,0 см. Одно растение может дать 50—100 клубнепочек и более.

Латеральные почки, из которых формируются клубнепочки, закладываются в пазухах низовых листьев почки возобновления в период внутрипочечного развития побега, и в следующий вегетационный период развиваются в органы вегетативного размножения. Клубнепочки начинают расти из зон меристематической деятельности, конусов нарастания, которые вытягиваются, и постепенно в них происходит дифференциация зачатков клубнепочек и их рост.

Клубнепочечные ветви с клубнепочками располагаются диаметрально противоположно плоскости заложения пазушных почек клубня и боковых почек побега. Начало этого процесса совпадает со временем выдвижения из поч-

вы четвертого низового листа и первого клубневого, когда начинаются фотосинтетическая деятельность и отложение питательных веществ в нижнюю часть листьев. Но наиболее активно он протекает в фазе начала выдвижения третьего клубневого листа, когда развивается корневая система второго яруса. На первых этапах вытянувшийся конус нарастания напоминает мешкообразный вырост, заполненный клубнепочками разной степени развития, которые прочно прикреплены к столонам, служащим для подвода к клубнепочкам запасных питательных веществ. Столоны обычно объединены в одну клубнепочечную ветвь. Наиболее развиты центральные, несущие наиболее крупные клубнепочки и начавшие развиваться несколько раньше. Боковые столоны более тонкие и несут мелкие клубнепочки, хуже обеспечиваются запасными питательными веществами. Разница в их развитии после высадки в грунт до цветения составляет один год. Если из крупной клубнепочки можно получить цветущее растение в первый год, то из мелкой — только на второй. Растения из них получаются более слабые, клубнелуковицы значительно меньше. Сортвые признаки лучше проявляются у растений, выросших из крупных клубнепочек. В этом заключается разнокачественность. При размножении мелкие клубнепочки обычно отсеивают. При созревании клубнелуковиц и клубнепочек в местах прикрепления образуется разделительный слой и происходит их отторжение вместе с корнями второго яруса и материнской клубнелуковицей. Клубнепочки уже достаточно накопили питательных веществ, корневая система утратила свою функцию, а материнская клубнелуковица — все свои питательные вещества. Происходит также и отторжение стебля. В местах отторжения впоследствии образуется пробковый слой для защиты подземного стебля (клубнелуковицы) от проникновения возбудителей болезни.

Корневая система служит для подачи в растение воды и минеральных солей, а также для закрепления растения в почве. У гладиолуса она состоит из двух ярусов. Корни первого яруса обеспечивают жизнедеятельность растения на первых этапах возобновления. Появляются они из конусов нарастания корнеродной зоны клубнелуковицы, они почти не ветвятся, шнуровидны, располагаются пучками, их количество достигает 30—40 штук и более. Они осваивают слой почвы глубиной 30—40 см. Лучше развиваются при более низких положительных температурах, обгоняя рост побегов. С появлением второго яруса корней рост и

жизнедеятельность первых затихает, и к моменту бутонизации они отмирают.

Корни второго яруса появляются в фазе третьего клубневого листа из зоны меристематической деятельности пазух низовых листьев дочерней клубнелуковицы. Эти корни мясистые, веретенообразные, их количество составляет 5—10 штук, в начале роста — без разветвлений, затем разветвляются, достигают в длину 15—25 см. Кроме того, в большом количестве образуются тонкие, мочковидные корни. Первые служат для закрепления растений и втягивания дочерней клубнелуковицы на глубину материнской, вторые — главным образом для подачи воды и минеральных веществ в растение. Располагаются они в основном пучками с двух диаметрально противоположных сторон клубнелуковицы вне зон образования клубнепочек.

Корни второго яруса постепенно полностью заменяют корневую систему первого яруса. Биологический смысл образования корней второго яруса заключается в следующем:

1. Обеспечение возросшей потребности растений в питательных веществах в этот весьма важный период, связанный с дифференциацией, развитием генеративной системы.

2. Освоение более питательного, богатого гумусом, хорошо аэрируемого верхнего слоя. Как известно, в период цветения растение требует притока к корневой системе большого количества кислорода.

3. Лучшее закрепление растений в субстрате перед цветением, так как соцветие обладает большой парусностью.

Размножение. Гладиолус размножается вегетативным и генеративным способами. Основной способ размножения в природе — генеративный, в культуре — вегетативный. Вегетативный способ размножения дает возможность сохранить сортовые качества клона, его генотип. При семенном размножении в потомстве происходит изменение генотипа и фенотипа и появляется большое количество различных форм. Данное разнообразие у гладиолуса обусловлено его гетерозиготностью. Семенное размножение используют для выведения новых сортов, которые затем переводят на вегетативное размножение. При этом используют два способа размножения: клубнепочками и делением клубнелуковиц.

Наиболее быстрый способ размножения — клубнепочками, дающими омоложенный и оздоровленный посадочный материал (коэффициент размножения 1:30—1:50).

Лучшие клубнелуковицы (1-2-го разборов) получают уже в первый год после посева наиболее крупных (6—10 мм) клубнепочек. Так как оболочка клубнепочек содержит ингибиторы, перед посевом их вымачивают в течение 1—2 суток в теплой воде, куда можно добавить стимуляторы (гуматы), микроэлементы или перманганат калия (для протравления против болезней).

Если сорта дают небольшое количество клубнепочек, используют способ деления клубнелуковиц, который может быть проведен тремя путями:

1. Расчленение клубнелуковицы ножом на части по количеству почек (2—3 части) с обработкой их фунгицидом.

2. Посадка клубнелуковицы на бочок.

3. Посадка клубнелуковицы вверх донцем.

Второй и третий путь создают условия для одновременного прорастания нескольких почек и образования нескольких дочерних клубнелуковиц. Недостатком данного способа является невысокий коэффициент размножения (1:2—1:3) и ухудшение цветения на следующий сезон из-за уменьшения запасных питательных веществ в клубнелуковицах. Кроме того, посадка механическим делением дает большой отпад из-за поражения посадочного материала болезнями.

Для увеличения коэффициента размножения делением клубнелуковиц испытан способ обработки клубнелуковиц перед закладкой на хранение гамма-радиацией. Обработанные клубнелуковицы первого разбора сортов Оскар, Файер Флем в дозе 10, 30, 50 Гр. Известно, что в период покоя (хранения) у гладиолуса проходит подготовка (дифференциация) точек роста, конусов нарастания к вегетативному развитию, что является биологическим содержанием названного периода. В верхней почке возобновления образуются зачатки 7—8 листьев, в боковых — 2—5. Дифференциация генеративных органов идет уже после посадки клубнелуковицы в грунт, в фазе второго клубневого листа. Дифференциации конусов нарастания в период покоя подчинены все остальные процессы. Сначала дифференциация протекает медленными темпами (вынужденный покой), а затем в конце хранения — быстро. Происходят анатомические изменения, заключающиеся в увеличении размеров конуса нарастания. Биохимические изменения в точках роста по мере перехода от состояния покоя к прорастанию связаны именно с указанным процессом, ибо прорастание — это развертывание наследственной про-

граммы, заложенной в структуре ДНК. С его началом в точках роста увеличивается содержание ДНК (так как увеличивается количество клеток), резко усиливается синтез ДНК, ответственной за перенос наследственной информации и построение белков. Увеличивается содержание общего азота, возрастает интенсивность окислительно-восстановительных процессов, интенсивность дыхания.

Для различного рода преобразований точек роста пластический материал и энергию дают parenхимные ткани клубнелуковиц. В силу апикального доминирования пластическими и биологически активными веществами в первую очередь снабжается верхняя точка роста (почка), развивающаяся более быстрыми темпами.

С помощью облучения клубнелуковиц удалось снять апикальное доминирование и перераспределить питательные вещества на остальные почки, в результате чего после выкопки клубнелуковиц было обнаружено повышение коэффициента размножения при дозе облучения 30 Гр в два раза, при дозе 50 Гр — в три.

Размножение семенами. Семена гладиолуса способны прорасти сразу же после их созревания. Для ускорения цветения сеянцев клубнелуковицы растений, предназначенных для гибридизации, высаживали в грунт в самые ранние сроки. Цветение было в середине июля. Семена созрели в конце июля. Посев в ящики производили в начале августа, выкопку — в ноябре. Получили клубнелуковицы размером с горошину. На следующий год такие клубнелуковицы были способны цвести.

В чашках Петри при оптимальной температуре 20—25°C семена прорастают через 8—12 дней. Всхожесть их в среднем составляет 70—80%. В полевых условиях при заделке в почву на глубину 3 см семена прорастают на 18—25 день в зависимости от температуры и влажности. Семена дикорастущих европейских видов требуют стратификации при температуре 1—2°C в течение 30 дней.

Прорастание семян у гладиолуса подземное. Семядольная трубка — *шильце* — представляет собой единственный низовой лист, прелетающие листья клубневые. Корень обычно один, веретенообразной формы (корень-внедритель), служит для подачи элементов питания и воды, при вызревании клубнелуковицы он, усыхая, тягивает ее на глубину. Вслед за ростом корня-внедрителя идет образование тонких корней длиной 15—25 см. В первый год после посева образуется клубнелуковица с единственной терминальной почкой возобновления.

Циклы развития гладиолуса

Как все растения, гладиолус в своем развитии проходит 12 этапов органогенеза. Это — последовательно идущие, качественно различные периоды индивидуального развития, характеризующиеся образованием новых органов или их новым функциональным состоянием (цит. по: Курперман, 1952).

I этап — конус нарастания недифференцирован, но идут физиолого-биохимические процессы. У основания конуса при увеличении видны зародышевые листья.

II этап — проходит дифференциация конуса на узлы и междоузлия зачаточного стебля, формируются листовые зачатки.

III этап — конус нарастания вытягивается и делится на сегменты зачаточной оси соцветия.

IV этап — формируются лопасти соцветия, зачаточные веточки соцветия и колосовые бугорки.

V этап — происходит формирование цветков, определяется число цветочных бугорков в каждом колосе.

VI этап — формируются пыльцевые мешки и завязи пестика. Проходит макро- и микроспорогенез.

VII этап — в зародышовой мешке формируется яйцевой аппарат, растут соцветие и покровные органы цветка. Проходит макро- и микрогаметогенез.

VIII этап — цветки раскрываются, из пыльников высвобождается сформировавшаяся пыльца.

IX этап — цветение, образование зигот, плодоношение.

X этап — рост плода, дифференциация органов семян.

XI этап — превращение питательных веществ в плодах и семенах.

XII этап — завершение созревания семян.

Как у всех растений, у гладиолуса существуют три периода жизни: ювенильный, зрелости, старости.

В *ювенильный период* происходит развитие от семени или клубнепочки до плодоношения. Ежегодное возобновление в этом периоде происходит путем формирования и последующего развития терминальной (центральной, основной) почки возобновления путем моноподиального нарастания. В почке заложены и частично дифференцированы почти все элементы вегетативного побега будущего года (листовые зачатки, зачатки узлов и междоузлий). Продолжительность жизни вегетативного побега ювенильного растения от его заложения в виде почки до полного отмирания надземных и подземных органов охватывает три

вегетационных периода: первый год — внутривеушечное развитие, второй год — вегетирующий побег, третий год — клубнелуковица, сформированная этим побегом, до полного отмирания по мере развития на ней нового побега. В течение ювенильного периода гладиолус находится на II этапе органогенеза. В условиях Молдавии указанный период длится 1—2 года.

В период внутривеушечного развития побега в пазухах нижних листьев закладываются латеральные почки, и вегетационный период при образовании клубнелуковицы они развиваются в органы вегетативного размножения — клубнепочки. В пазухах клубневых листьев закладываются пазушные латеральные почки клубнелуковицы в акропетальном направлении, у ювенильных растений они не развиваются в побеги и отличаются друг от друга числом листовых зачатков. Разнокачественность таких почек зависит от интенсивности ростовых процессов листа.

Период зрелости. Клубнелуковицы, цветущие впервые при посадке, имеют терминальную почку возобновления клубнелуковицы в период плодоношения при посадке имеют латеральную почку возобновления. В данный период монопоидальное нарастание побега сменяется симподиальным ветвлением. Ежегодное возобновление происходит за счет верхней на клубнелуковице латеральной почки. Последняя закладываются в предшествующий вегетационный период, как и терминальная почка, из которой развивается побег в первый год цветения. Весь процесс дифференциации генеративной сферы побега проходит в течение одного вегетационного периода. В это время растение находится на III—XII этапах органогенеза.

Продолжительность жизни побега составляет три вегетационных периода, как и у ювенильных растений, т. е. почка—побег—клубнелуковица. Латеральные почки на побеге в морфофизиологическом отношении разнокачественны: чем выше на побеге почка, тем короче сроки ее развития. Разница во времени между развитием до цветения из самой нижней латеральной почки-детки и самой верхней за последним листом, предшествующим соцветию составляет более года. Разнокачественность латеральных почек создается различиями в интенсивности роста кроющих листьев. Так, в ювенильном возрасте в первый год жизни растения из семени или клубнепочки обычно развивается один лист, и его пазушная почка оказывается самой развитой (прямая зависимость как от длины кроющего листа, так и от ее возраста). В последующие годы

когда на побеге развивается большое количество листьев, причем каждый последующий из них длиннее предыдущего, связь между степенью развитости пазушных почек и их собственным возрастом становится обратной: более молодые почки становятся более развитыми. В генеративной сфере ведущим фактором развития латеральной почки становится не рост кроющего листа, а ее местоположение на побеге.

Разнокачественность латеральных почек имеет важное биологическое значение. Она обеспечивает ежегодное цветение взрослого растения из наиболее развитой латеральной почки на клубнелуковице и дает возможность клону существовать более длительное время за счет клубнепочек, наиболее омоложенных (наименее продвинутых в развитии) латеральных почек.

Годичный цикл развития растений имеет много общего как в ювенильном возрасте, так и в период зрелости, но есть некоторые особенности в переходный период (при первом цветении). Процесс генеративного развития идет за счет фотосинтетической деятельности листовой поверхности, запасные вещества маточной клубнелуковицы расходуются до начала дифференциации соцветия и идут на образование корневой системы, листьев, замещающей клубнелуковицы. Масса маточной клубнелуковицы к началу дифференциации соцветия (переход к III—IV этапам органогенеза) составляет всего около 5% от общей массы растения, замещающая клубнелуковица достигает окончательного удельного веса, листовой аппарат хорошо развит.

В этот же период органогенеза у зрелых растений маточная клубнелуковица имеет массу около 50% от общей массы растения, замещающая только начинает развиваться, листья слабо развиты, т. е. переход у взрослых растений к III—IV этапам органогенеза и цветению по времени осуществляется значительно раньше.

Переход к последующим этапам органогенеза у молодых растений идет на фоне полного истощения маточной клубнелуковицы, у зрелых растений вплоть до VII этапа еще сохраняется до 10% запаса питательных веществ в маточной клубнелуковице.

Таким образом, цветение растений в переходный период полностью базируется на фотосинтетической деятельности листовой поверхности, у взрослых растений цветение осуществляется в значительной степени за счет питательных веществ клубнелуковицы. Следовательно, для хоро-

Классификация гладиолуса по размерам

| Шифр | Группа | Величина цветка, см |
|------|-----------------|---------------------|
| 100 | Миниатюрные | Менее 6,5 |
| 200 | Мелкоцветковые | 6,5—9,0 |
| 300 | Среднецветковые | 9,1—11,5 |
| 400 | Крупноцветковые | 11,6—14,0 |
| 500 | Гигантские | Более 14 |

шего цветения нужно выращивать посадочный материал с большим запасом питательных веществ.

Период старости. После перехода на ежегодное цветение клубнелуковицу можно использовать в течение 4—5 лет, затем начинается постепенное старение, отмирание растения. Значительно снижается коэффициент размножения клубнепочками, но вследствие снятия апикального доминирования из-за снижения активности биохимических процессов усиливается деление клубнелуковицы. Рост корневой и надземной части растений ухудшается. Декоративность соцветий и цветков снижается. Клубнелуковица возобновления не накапливает достаточного количества запасных питательных веществ и становится плоской, с широким донцем и расширенным местом отторжения стебля. Вместе со снижением биохимической активности процессов снижается и устойчивость растений к патогенам. Способность образовывать защитную покровную (раневая перидерма) и пробковую ткань значительно ослабевает или исчезает совсем. В результате патогены поражают клубнелуковицу, и она гибнет в период хранения или после посадки в грунт. Ввиду этого требуется постоянное обновление посадочного материала клубнелуковицами, выращенными из клубнепочек.

Классификация гладиолуса

Гладиолус отличается большим разнообразием признаков, из которых складываются сортовые особенности. Основные из них можно объединить в две группы: декоративные и хозяйственные. К первой группе относятся размер, окраска цветка, его форма, форма соцветия, его длина, количество бутонов и одновременно открытых цветков; ко второй — высота растения, время цветения, коэффициент размножения, устойчивость к неблагоприятным условиям, транспортабельность. Наиболее важными признаками являются декоративные, поскольку возделывание низкодекоративных сортов с хорошими хозяйственными признаками нецелесообразно. Именно признаки декоративности взяты за основу при разработке системы классификации гладиолуса Североамериканским советом гладиолусоводов, ежегодно издающим классификационные листы, включающие лучшие сорта мировой селекции.

Классификация нашла широкое признание, ею пользуются и в Советском Союзе. Весьма удобно то, что раз-

меры цветка и его окраска в данной классификации представлены в виде шифра, состоящего из трех цифр. Первая цифра обозначает размеры цветка, вторая — окраску, третья — тональность. По размеру цветка гладиолусы подразделены на пять групп: миниатюрные, мелкоцветковые, среднецветковые, крупноцветковые, гигантские (табл. 1).

По окраске цветка гладиолусы подразделяются на 10 основных классов от белой до фиолетовой. Внутри класса выделяют бледную, светлую, среднюю, темную тональности. Шифр каждого класса (вторая цифра) начинается с новой десятки, тональность обозначается от 0 до 6 (третья цифра), тональность очень темной окраски («черная») у красных, малиново-розовых, розово-сиреневых обозначается цифрой 8. Введены также три класса со смешанной окраской (каштановая, дымчатая, коричневая) (табл. 2).

Пятно в зеве или кайма по краю околоцветника обозначается нечетной последней цифрой. Таким образом, сорт Белый аист 500 расшифровывается так: чисто-белый гигант с размерами цветка свыше 14 см; Венец 557 — темно-красный гигант с белой каймой по краям долей околоцветника; Пятый Океан 584 — фиолетово-голубоватый гигант; Кристина 401 — белый, крупноцветковый, с красным пятном в зеве; Молдавский Сувенир 511 — бледно-желтый гигант с красным пятном в зеве; Молдова 558 — черно-красный гигант.

По срокам цветения выделено семь групп: очень ранние (ОР), ранние (Р), среднеранние (СР), средние (С), поздние (П), очень поздние (ОП), обозначающих период в количестве дней от посадки клубнелуковицы до начала цветения (табл. 3).

Благодаря такой классификации появилась возможность сжатого описания сорта. Так, в классификационном листе она делается в следующем виде: на первом месте

| Шифр | Класс окраски | Шифр | Класс окраски |
|------|-------------------------|------|--|
| 00 | <i>Белый</i> | 56 | Темно-красный |
| | <i>Зеленый</i> | 58 | Черно-красный |
| 02 | Светло-зеленый | | <i>Малиново-розовый</i> |
| 04 | Зеленый | 60 | Бледно-малиново-розовый |
| | <i>Желтый</i> | 62 | Светло-малиново-розовый |
| 10 | Бледно-желтый, кремовый | 64 | Малиновый |
| 12 | Светло-желтый | 66 | Темно-малиновый |
| 14 | Желтый | 68 | Черно-малиновый |
| 16 | Темно-желтый | | <i>Розовато-сиреневый</i> |
| | <i>Оранжевый</i> | 70 | Бледно-розовато-сиреневый |
| 20 | Бледно-оранжевый | 72 | Светло-розовато-сиреневый |
| 22 | Светло-оранжевый | 74 | Сиреневый |
| 24 | Оранжевый | 76 | Темно-сиреневый |
| 26 | Темно-оранжевый | 73 | Пурпурный |
| | <i>Лососевый</i> | | <i>Голубовато-сиреневый</i> <i>и фиолетовый</i> |
| 30 | Бледно-лососевый | 80 | Бледно-голубовато-фиолетовый |
| 32 | Светло-лососевый | 82 | Светло-фиолетовый |
| 34 | Лососевый | 84 | Фиолетово-голубоватый |
| 36 | Темно-лососевый | 86 | Темно-фиолетовый |
| | <i>Лососево-розовый</i> | | <i>Каштановый</i> |
| 40 | Бледно-лососево-розовый | 90 | |
| 42 | Светло-лососево-розовый | | <i>Дымчатый</i> |
| 44 | Лососево-розовый | 92 | Светло-дымчатый |
| 46 | Темно-лососево-розовый | 94 | Дымчатый |
| | <i>Красный</i> | 96 | Темно-дымчатый |
| 50 | Бледно-красный | | <i>Коричневый</i> |
| 52 | Светло-красный | 93 | Коричневый |
| 54 | Красный | | |

шифр сорта, на втором — фамилия оригинатора, на третьем — год интродукции, на четвертом — время цветения. Например, сорт всеамериканской селекции Зе Куин описывается так: *442, Зе Куин, Фишер, 81 С (звездочкой обозначена принадлежность к сортам всеамериканской селекции).

По форме цветков гладиолуса может быть треугольным, обратнотреугольным, квадратным, прямоугольным, круглым, эллипсовидным, бутонообразным (доли внешнего круга отогнуты, внутреннего — в полуроспуске), открытым, воронковидным.

По количеству элементов цветка: махровый, немахровый.

Форма долей: узкие, широкие, удлиненные, округлые.

| Шифр | Группа | Продолжительность от посадки до цветения, дн. |
|------|---------------|---|
| ОР | Очень ранние | До 70 |
| Р | Ранние | 70—74 |
| СР | Среднеранние | 75—79 |
| С | Средние | 80—84 |
| СП | Среднепоздние | 85—90 |
| П | Поздние | 91—99 |
| ОП | Очень поздние | 100 и более |

Форма краев долей: гладкие, гофрированные, складчатые, бахромчатые.

Фактура долей: плотная, слабая.

Длина трубки цветка: короткая, длинная.

Соцветие может быть регулярным и нерегулярным. Регулярные соцветия подразделяются на однорядные, двухрядные и очередные. В однорядном соцветии цветки располагаются в один ряд один над другим; в двухрядном — два ряда, соприкасаясь друг с другом долями околоцветника; в очередном — соцветие более разрежено. Нерегулярное соцветие встречается у диких форм и селекционно отработанных сортов, в декоративном отношении они не представляют интереса.

По прикреплению цветков соцветия могут быть с рыхлой и плотной укладкой. Наибольший интерес вызывают соцветия с плотной укладкой как наиболее декоративные и транспортабельные. Цветки могут располагаться параллельно стеблю и вверх под углом к нему. Расположение под углом вниз считается дефектом.

По длине соцветие может быть длинным (70—90 см), средним (60—70 см) и коротким (до 60 см). У миниатюрных допускаются меньшие величины.

По количеству бутонов: современные сорта должны иметь не менее 20 бутонов, из них 8—10 одновременно открытых и 4—5 окрашенных.

По величине растений гладиолус подразделяют на четыре группы: очень высокие (свыше 150 см), высокие (120—150 см), средние (100—120 см), низкие (70—100 см).

По коэффициенту размножения: низкий (до 10 деток а одну клубнелуковицу), средний (11—30), высокий (свыше 30).

Клубнелуковицы гладиолуса подразделяют в зависимости от размера на разборы 1-й (клубнелуковицы диаметром 3 см и более), 2-й (2—2,9 см), 3-й (1,5—1,9 см). Могут еще выделять 4-й (1,0—1,5 см) и 5-й (до 1,0 см) разборы.

Клубнепочки целесообразно подразделять на три категории: к первой относятся клубнепочки с диаметром более 7 мм, ко второй — 5,1—7, к третьей — 3—5 мм. Клубнепочки первой категории могут образовать клубнелуковицу 2-го разбора и выше, второй категории — 3-го разбора и выше, третьей — 4—5-го разбора. В производственных условиях клубнепочки третьей категории отсеивают, так как, во-первых, нерентабельно выращивать клубнелуковицу два года; во-вторых, из клубнепочек третьей категории возможно появление соматических мутаций.

Устойчивость к болезням у растений может быть низкой (до 60%), средняя (61—80%) и высокая (81—100%). Критерием ее является количество сохранившихся клубнелуковиц после хранения и растений в конце вегетации.

Транспортальность может быть хорошей и плохой. Хорошая транспортальность обеспечивается плотной фактурой долей околоцветника, хорошей укладкой соцветия, короткой трубкой цветка с прочным прикреплением стебля, прочным стеблем, способностью цветка сохранять тургор длительное время.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГЛАДИОЛУСА

Род Гладиолус состоит из видов, имеющих различные соматические числа хромосом от $2n=30$ до $2n=120$. Из 53 изученных видов половина имеет соматические числа $2n=30$ и является диплоидами (27 видов), остальные — полиплоиды: триплоиды ($2n=45$) — 3, тетраплоиды ($2n=60$) — 5, пентаплоиды ($2n=75$) — 2, гексаплоиды ($2n=90$) — 1, октоплоиды ($2n=120$) — 2. Имеются виды с внутривидовой полиплоидией и разными числами (табл. 4). Гаплоидное число хромосом $n=15$. Наиболее оптимальным уровнем плоидности для гладиолуса является диплоидный, затем идут тетраплоиды (Волховских, Гриф, Захарьева, Матвеева, 1969).

Существует определенная закономерность в распределении хромосомных чисел в зависимости от ареала распространения (табл. 5). Так, южноафриканские виды являются диплоидами; центральноафриканские — тетра- и гексаплоидами, евразийские — гекса- и октоплоидами (Тамберг, Максимов, Чесноков, 1978).

Садовые формы гладиолуса в основном тетраплоиды (Vamford, 1935), а именно: автотетраплоиды. Однако род Гладиолус с цитогенетической точки зрения еще недостаточно изучен. Из более чем 180 видов изучено всего 53, т. е. меньше половины.

Южноафриканские виды — родоначальники всех остальных, которые, по-видимому, возникли при участии естественного отбора и стали как бы единицами приспособления рода к различным условиям обитания.

Виды гладиолуса могут скрещиваться между собой, давая вполне жизнеспособное потомство. Как видно, половая изоляция видов у гладиолуса выражена недостаточно четко, что подтверждается также совместимостью внутривидовых форм.

На заре селекции гладиолуса проводили скрещивания между южноафриканскими видами в Англии (1807 г.), в 1823 г. получены гибриды от скрещивания гладиолуса печального (*G. tristis* L. var. *concolor*) $2n=30$ с гладиолу-

Соматические хромосомные числа у некоторых видов гладиолуса (*Gladiolus* L.)

| Вид | 2n | Вид | 2n |
|--------------------------------|---------|--------------------------------------|------------|
| <i>G. alatus</i> L. | 30 | <i>G. namaguensis</i> Ker-Gawl. | 30 |
| <i>G. atolicus</i> Van Tub. | 120 | <i>G. nanceianus</i> hort. | 60 |
| <i>G. angustus</i> L. | 30 | <i>G. nanus</i> hort. | 30, 45, 60 |
| <i>G. atroviolaceus</i> Boiss. | 90 | <i>G. odoratus</i> L. Bolus | 30, 40, 60 |
| <i>G. blandus</i> Ait. | 30 | <i>G. oppositiflorus</i> Herb. | 30, 46 |
| <i>G. brevifolius</i> Jacq. | 30 | <i>G. orchidiflorus</i> Andr. | 45 |
| <i>G. byzantinus</i> Mill. | 60, 90 | <i>G. papilio</i> Baker | 75 |
| <i>G. callistus</i> L. Bolus | 30 | <i>G. pappi</i> Baker | 30 |
| <i>G. cardinalis</i> Curt. | 30 | <i>G. permeabilis</i> De la Roche | 30 |
| <i>G. carmineus</i> Wright | 30 | <i>G. plattiphyllus</i> Baker | 60 |
| <i>G. coccineus</i> L. Bolus | 60 | <i>G. primulinus</i> Baker | 60 |
| <i>G. collvillei</i> Sweet | 30 | <i>G. psittacinus</i> Hook. | 75, 90 |
| <i>G. communis</i> L. | 90, 180 | <i>G. quartianus</i> A. Rich. | 75 |
| <i>G. crassifolius</i> Baker | 30 | <i>G. ramosus</i> Paxt. | 46 |
| <i>G. cuspidatus</i> Jacq. | 30 | <i>G. recurvus</i> L. | 30 |
| <i>G. lebilis</i> Ker-Gawl. | 30 | <i>G. saundersii</i> Hook. | 30, 45 |
| <i>G. delicatissimus</i> hort. | 30 | <i>G. segetum</i> Ker-Gawl. | 30 |
| <i>G. dracocephalus</i> Hook. | 75, 80 | <i>G. splendens</i> Baker | 30 |
| <i>G. formosus</i> Klatt. | 45 | <i>G. trichonemifolius</i> Ker-Cawl. | 30 |
| <i>G. gandavensis</i> Houtte | 60 | <i>G. tristis</i> L. | 30 |
| <i>G. gracilis</i> Jacq. | 30 | <i>G. tuberginii</i> hort. | 45 |
| <i>G. grandis</i> Thunb. | 30 | <i>G. undulatus</i> Jacq. | 30 |
| <i>G. hirsutus</i> Jacq. | 30 | <i>G. villosus</i> Ker-Gawl. | 30 |
| <i>G. illyricus</i> Koch | 69, 90 | <i>G. watermeyeri</i> L. Bolus | 30 |
| <i>G. imbricatus</i> L. | 14, 60 | <i>G. watsonius</i> Thunb. | 30, 66 |
| <i>G. lemoini</i> hort. | 60 | | |
| <i>G. maculatus</i> Sweet | 30 | | |
| <i>G. martleyi</i> L. Bolus | 30 | | |

сом кардинальским (*G. cardinalis* Curt.) $2n=30$. Гибриды были тоже диплоиды с мелкими цветками, цвели зимой. Как исходные виды они получили название гладиолусы Колвилла и были широко распространены в Европе в 30—40-е гг. XIX в. Тогда было известно уже около 20 видов, привезенных из Африки с мыса Доброй Надежды, и созданы многочисленные гибриды между ними.

Наибольший успех выпал на долю бельгийского оригинатора Г. Ж. Бедингауза, который, скрестив *G. psittacinus* Hook. (синоним *G. natalensis* (Eckl) Reinw.) x *G. cardinalis* Curt., первый — гексаплоид, второй — диплоид летнецветущий, выделил тетраплоидный гибрид, получивший распространение под названием гладиолуса гентского (*G. gandavensis* Van Houte) по имени садовода, его распространившего. Он является родоначальником крупноцветковых летнецветущих гладиолусов.

Соматические хромосомные числа у некоторых видов гладиолуса (*Gladiolus* L.) в зависимости от ареала распространения

| Вид | 2n | Вид | 2n |
|-----------------------------------|--------|-----------------------------------|---------|
| <i>Южноафриканские виды</i> | | <i>Центральноафриканские виды</i> | |
| <i>G. alatus</i> L. | 30 | <i>G. coccineus</i> L. Bolus | 60 |
| <i>G. angustus</i> L. | 30 | <i>G. dracocephalus</i> Hook. | 60 |
| <i>G. blandus</i> Ait. | 30 | <i>G. plattiphyllus</i> Baker | 60 |
| <i>G. cardinalis</i> Curt. | 30 | <i>G. primulinus</i> Baker | 60 |
| <i>G. carmineus</i> Wright | 30 | <i>G. psittacinus</i> Hook. | 90 |
| <i>G. cuspidatus</i> Jacq. | 30 | <i>G. quartianus</i> A. Rich. | 75 |
| <i>G. gracilis</i> Jacq. | 30 | | |
| <i>G. hirsutus</i> Jacq. | 30 | <i>Евразийские виды</i> | |
| <i>G. odoratus</i> L. Bolus | 30 | <i>G. atroviolaceus</i> Boiss. | 90 |
| <i>G. oppositiflorus</i> Herb. | 30 | <i>G. byzantinus</i> Mill. | 60, 90 |
| <i>G. permeabilis</i> De la Roche | 30 | <i>G. communis</i> L. | 90, 180 |
| <i>G. recurvus</i> L. | 30 | <i>G. illyricus</i> C. Koch | 60—90 |
| <i>G. saundersii</i> Hook. | 30, 45 | <i>G. italicus</i> Mill. | 120 |
| <i>G. tristis</i> L. | 30 | | |

Позднее было установлено, что первый родитель гладиолуса, вероятнее всего, — гладиолус супротивноцветковый *G. oppositiflorus* Herb. ($2n=30$). Хотя, если исходить из генетических предпосылок, тетраплоиды, по-видимому, можно получить при комбинации *G. psittacinus* Hook. x *G. gandavensis* Curt. Первый при редукционном делении дает 45 хромосом, второй — 15, при объединении гамет получается тетраплоидное потомство $2n=60$. При комбинации *G. oppositiflorus* Herb. x *G. cardinalis* Curt. (оба диплоиды) потомство должно быть также диплоидным, а тетраплоид мог получиться в результате полиплоидии — удвоения соматических хромосомных наборов диплоидов.

Гладиолус гентский обладал всеми признаками современного гладиолуса. Он цвел в летние месяцы. Из-за слабой зимостойкости посадку его можно было вести только весной. Он хорошо размножался (давал большое количество клубнечек), был высоко декоративным (в соцветии 17—20 цветков), сильнорослым, киноварно-красной окраски, с трехцветным пятном желтых, пурпурных и зеленых тонов.

Затем появляются и другие гибриды. В 1846 г. англичанин В. Hooker создал гибриды (*G. carneus* x *G. dalenii*) (летний срок цветения), назвав их *G. brenchleyensis*. В 1848 г. Carolus получил гибриды *G. x leopoldii*, скрестив

G. carneus x G. ramosus. В 1850 г. англичанин Cole скрестил G. x gandavensis с G. carneus и назвал гибриды G. wilmorecanus. В 1875 г. появились гибриды G. Lemoinei, которые V. Lemoinei (Франция) получил от скрещивания G. papilio Baker (G. purpureoauratus Hook.) (2n=75) с G. gandavensis (2n=60) и гладиолуса нантского G. nanpceanus (2n=30) с G. Lemoinei x G. saundersii Hook. (2n=30, 2n=45).

Немецкий оригинатор М. Leichtlin в 1877 г. создал гибриды G. Leichtlinii (G. saundersii x G. gandavensis). В 1893 г. американец J. L. Childs около 150 культурных гибридов V. Lemoinei представил в Америке как G. childsii.

Очень важный этап в селекции — вовлечение в скрещивание с полученными гибридами гладиолуса первоцветного G. grimpulinus Baser (2n=60), от которого передавались потомству хорошее размножение, устойчивость к неблагоприятным условиям и чистота окраски. Тадиолуса происходят, как у всех однодольных. Пыльцевые появились форма гибридных примулинусов. Первые гибриды между примулинусами и культурными сортами появились в 1906 г.

Дальнейшая работа по селекции приняла большой размах и заключалась в скрещивании между собой культурных форм и сортов. Дикорастущие почти не применялись. Стерлись грани между садовыми формами, появились промежуточные. В настоящее время все сортовые гладиолусы скрещиваются к гибриднему садовому виду *Gladiolus hybridus* (2n=60).

Происхождение культурных форм гладиолуса с тием дикорастущих видов можно выразить схемой. В указаны основные периоды (их четыре) и виды гладиолуса, используемые в селекции.

1 период — 1800—1850 г. Скрещивание между дикорастущих видов, которое дало гибридные виды вилла, рамосус, гентского.

2 период — 1851—1900 г. Скрещивание гибридов с дикими видами, давшее новые формы гладиолуса: нантского, Лемуана, Чайлдса.

3 период — 1901—1950 г. Скрещивание форм с первоцветным гладиолусом.

4 период — с 50-х годов XX века по сегодняшний день. Скрещивание между собой культурных форм и сортов.

Довольно большим событием в селекции было выведение в США оригинатором А. Н. Кундером в 1907 сортов с гофрированными долями околоцветника. Эта форма

нашла широкое распространение, и в настоящее время американские фирмы выпускают в основном сорта гладиолуса с гофрированными и складчатыми цветками.

Таким образом, гибридный гладиолус как перекрестно-терозиготным. При скрещивании уже в F₁ экспериментаторы получают большое разнообразие, где и проводят отбор. F₂ обычно не используют, поскольку степень варьирования признаков в нем снижается. Так, Т. Г. Тамберг (1985) установила в F₂ снижение вариабельности по высоте растений и величине цветка, обосновав этим необходимость отбора в F₁. Такое поведение у гладиолуса в F₁ автор объясняет высокой гетерозиготностью, а в F₂ — влиянием инцухта.

Спорогенез, гаметогенез и образование зигот у гладиолуса происходят, как у всех однодольных. Пыльцевые содержат по 30 гомологичных хромосом, при объединении образующих зиготу 2n=60. Жизненный цикл гладиолуса представлен на рис. 2.

Завязь у гладиолуса трехгнездная, с многочисленными семязпочками. Семязпочка имеет два покрова (интегумента), длинное микропиле, хорошо развитый нуцеллус и одноклеточную яйцеклетку женского археспория. Зародышевый мешок после оплодотворения яйцеклетки происходит ряд поперечных делений, затем образуется пятиклеточный проэмбрио. Многочисленные клеточные деления приводят к образованию эндосперма, зародыш удлиняется, и на 12 день обособляется точка роста будущего побег.

Перекрестное опыление у гладиолуса осуществляется с помощью. Для предотвращения самоопыления у гладиолуса выработаны системы несовместимости, являющиеся генетически управляемым механизмом. Их основная функция — предупреждение инбридинга между родственными особями и содействие ауткроссингу — между неродственными.

Гетероморфная несовместимость заключается в различии длине тычиночных и пестичных нитей. Так, у гладиолуса к моменту созревания пыльца пыльники отогнуты книзу, и пыльца, высыпаясь, не попадает на рыльце пестика. При дихогамной протандрической несовместимости пыльники созревают раньше пестика на 1—2 дня. Гаметофитная несовместимость связана с серией S-аллелей в диплоидной пыльце и тетраплоидном столбике. У гла-

Завязываемость семян гладиолуса в различных комбинациях скрещивания (в среднем на 8 коробочек)

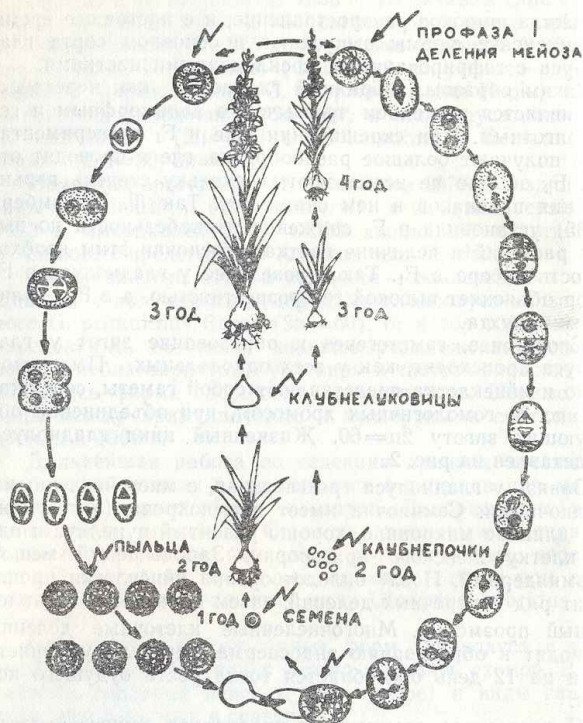


Рис. 2. Жизненный цикл гладиолуса. Стрелками обозначены фазы воздействия гамма-радиацией

диолуса вследствие конкурентного взаимодействия S-аллелей в пыльцевом зерне система самонесовместимости может быть нарушена, и растения становятся самосовместимыми. Так, дуплекс $S_{1.1.2.2}$ с аллелями в пыльцевом зерне $S_{1.2}$ самосовместим. При этом конкретное взаимодействие осуществляется лишь тогда, когда пыльцевые зерна содержат два различных аллеля; гетероаллельные зерна полностью совместимы независимо от того, один или два аллеля находятся в столбике. В случаях, если аллели одинаковы, или при доминировании пыльцевые зерна не прорастают. Гладиолусу свойственна также и перекрест

| Комбинация скрещивания | Масса 1000 семян, г | Количество семян в коробочке |
|-------------------------------------|---------------------|------------------------------|
| Джо Энн × Джо Энн | 0 | 0 |
| Душистая Звезда × Душистая Звезда | 5,5 | 12 |
| Душистая Звезда × Джо Энн | 7,6 | 28 |
| Джо Энн × Душистая Звезда | 7,2 | 23 |
| Лебединая Песня × Лебединая Песня | 0 | 0 |
| Инкомпараль × Инкомпараль | 5,7 | 8 |
| Инкомпараль × Лебединая Песня | 6,9 | 70 |
| Лебединая Песня × Инкомпараль | 5,4 | 59 |
| Парти Лоок × Парти Лоок | 0 | 0 |
| Парти Лоок × Инкомпараль | 0 | 0 |
| Инкомпараль × Парти Лоок | 6,0 | 10 |
| Молдова × Молдова | 5,9 | 15 |
| Эйдж оф Найт × Эйдж оф Найт | 5,6 | 30 |
| Эйдж оф Найт × Молдова | 7,2 | 42 |
| Молдова × Эйдж оф Найт | 7,5 | 50 |
| Набат × Набат | 0 | 0 |
| Парад × Парад | 0 | 0 |
| Набат × Парад | 0 | 0 |
| Парад × Набат | 0 | 0 |
| Посейдон × Посейдон | 0 | 0 |
| Соната × Соната | 6,0 | 20 |
| Посейдон × Соната | 5,7 | 12 |
| Соната × Посейдон | 6,9 | 40 |
| Блэк Айс × Блэк Айс | 5,7 | 10 |
| Душистый Табачок × Душистый Табачок | 0 | 0 |
| Душистый Табачок × Блэк Айс | 6,0 | 15 |
| Блэк Айс × Душистый Табачок | 7,2 | 59 |

ная несовместимость, зависящая от степени родства различных сортов.

Кроме систем несовместимости гладиолусы различаются стерильностью сортов и форм, зависящих от хромосомных аномалий, неравномерным расхождением хромосом в мейозе, физиологическими расстройствами, влияющими на образование гамет или развитие зародыша. Перечисленные факторы приводят к разному уровню фертильности сортов и различной степени перекрестного и самооплодотворения (табл. 6). Так, сорт Парти Лоок не завязывает семена при опылении пыльцой сортов Инкомпараль и Лебединая Песня. В то же время в комбинации Инкомпараль × Лебединая Песня завязываемость семян очень высокая. Сорт Набат не завязывает семян при опылении любой пыльцой. А у такого сорта, как Эйдж оф

Теоретически ожидаемое хромосомное расщепление аутотетраплоидов

| Генотип | AAAA | AAAa | AAaa | Aaaa | aaaa |
|---------|---------------|---------------|---------------|---------------|----------------|
| AAAA | $\infty A:0a$ | $\infty A:0a$ | $\infty A:0a$ | $\infty A:0a$ | $\infty A:0a$ |
| AAAa | $\infty A:0a$ | $\infty A:0a$ | $\infty A:0a$ | $\infty A:0a$ | $\infty A:0a$ |
| AAaa | $\infty A:0a$ | $\infty A:0a$ | 35A:1a | 11A:1a | 5A:1a |
| Aaaa | $\infty A:0a$ | $\infty A:0a$ | 11A:1a | 3A:1a | 1A:1a |
| aaaa | $\infty A:0a$ | $\infty A:0a$ | 5A:1a | 1A:1a | 0A: ∞a |

Найт, высокая фертильность при опылении собственной пыльцой и т. д.

При свободном опылении не у всех сортов одинаковая степень фертильности. Многие совсем не образуют коробочек или образуют щуплые коробочки с недоразвитыми семенами. Таким образом, этот целый комплекс несовместимости и приводит к разному уровню фертильности и различной степени перекрестного опыления и самоопыления у разных сортов.

Степень фертильности сортов имеет большое значение в селекционной практике и при изучении генетических особенностей признаков. Генетика признаков гладиолуса изучена крайне слабо. Довольно обстоятельно наследование отдельных признаков гладиолуса показано в работе Т. Г. Тамберг, В. А. Максимова, К. А. Чеснокова (1978).

Так как гладиолус в силу сложной гибридной структуры является растением гетерозиготным по многим признакам, то при гибридизации уже в F_1 получается сильное расщепление. Многие признаки рецессивные, к ним обычно относятся те, которые были выявлены в результате селекционной работы на более поздних этапах: гофрированность, плотность фактуры, большие размеры цветка, длинный колос, большое количество бутонов и одновременно раскрытых цветков, отсутствие окраски. И наоборот, гладкие доли околоцветника, мелкие цветки, короткий колос, небольшое количество раскрытых цветков, окраска — доминантные признаки, присущие более древним, диким видам.

Рецессивный признак (аллель) обозначается строчной буквой, доминантный — прописной. Если неокрашенный цветок обозначить буквой «а», то окрашенный будет «А». Механизм наследования у гладиолуса гибридного, так как он тетраплоид, сильно усложнен, увеличено количество хромосом (четыре гаплоидных набора по 15 хромосом) генов, контролирующих различные признаки, и во многом по-иному проявляется их взаимодействие.

У тетраплоидов существует пять генотипов: AAAA — квадруплекс, или гомозиготный доминант; AAAa — триплекс; AAaa — дуплекс; Aaaa — симплекс; aaaa — нуллиплекс или полный рецессив. При условии полного доминирования первые четыре группы фенотипически не отличаются друг от друга, хотя генетически они различны.

Теоретически ожидаемое потомство гетерозигот при скрещивании тетраплоидов друг с другом в F_1 при самоопылении в F_2 , а также при скрещивании с полным ре-

цессивом (анализирующее скрещивание для установления конституции генотипа) представлено в табл. 7. Выщепление полных рецессивов возможно только в том случае, если в скрещивании используются генотипы с двумя и более рецессивными генами. Во всех остальных случаях полные рецессивы при хромосомном расщеплении получить нельзя.

Однако в опыте расщепление гетерозигот сильно отличается от теоретически ожидаемого, что связано с рядом факторов. У аутотетраплоидов наблюдается неправильное расхождение хромосом. Сильное влияние на фенотип оказывает неполное доминирование, доза гена. Так, у триплекса проявление одного рецессивного гена может быть подавлено тремя доминантными, и по фенотипу квадруплекс и триплекс могут почти не отличаться; в то же время у симплекса три рецессива могут заслонить проявление доминантного гена, и по фенотипу полный рецессив слабо отличается от симплекса.

Если у диплоида, гетерозиготного по одной паре аллелей Аа (окрашенный цветок), образуется два типа гамет «А» и «а» и в F_2 идет расщепление 3:1 (три части окрашенных и одна неокрашенная), то у тетраплоида (с двумя доминантными и двумя рецессивными генами), гетерозиготного по тому же аллелю, образуются три типа гамет в соотношении 1AA:4Aa:1aa. В F_2 расщепление идет в соотношении 35:1, т. е. 35 частей растений будет с окрашенными цветками и одна часть — с неокрашенными.

Характер расщепления в F_2 у тетраплоида, гетерозиготного по одной паре аллелей AAaa, хорошо виден из решетки Пеннета:

| | 1AA | 4Aa | 1aa |
|-----|-------|--------|-------|
| AA | 1AAAA | 4AAAa | 1AAaa |
| 4Aa | 4AAAA | 16AAaa | 4Aaaa |
| 1aa | 1AAaa | 4Aaaa | 1aaaa |

Если взять две пары аллелей, то у диплоидов расщепление идет в соотношении 9:3:3:1, у тетраплоидов — 1225:35:35:1. У тетраплоидов во втором и последующих поколениях сохраняется более высокий уровень гетерозиготности. Кроме того, у тетраплоидов возможно неправильное расхождение хромосом, что иногда приводит к снижению плодovitости. Стерильность в данном случае более выражена у пыльцы, чем у яйцеклеток. Это объясняется тем, что четыре гомологичные хромосомы у гладиолуса при конъюгации могут образовывать тривалентные (группы из трех конъюгирующих хромосом), тетравалентные (группы из четырех хромосом), биваленты (из двух хромосом) и униваленты (из одной хромосомы). Так, в мейозе происходит расхождение хромосом в отношении 3:1 и 4:0 и образование гамет необычного типа AAa и a, Aaa и A, AAaa и O. В указанном случае закон чистоты гамет по Менделю неприменим, так как во многие гаметы попадает не один, а оба гена данной аллельной пары, и их сочетание приводит в большинстве случаев к нежизнеспособным зиготам.

Таким образом, сложная гетерозиготная природа тетраплоидов, усложненная система взаимоотношения генов, нарушения в ходе мейоза, в ряде случаев неполное доминирование не позволяют установить у гладиолуса четкой закономерности в расщеплении признаков. И о доминировании признака говорят, если большинство растений в потомстве сохраняет этот признак (Тамберг, Максимов, Чесноков, 1978).

Доминирующие признаки у гладиолуса выявлены на правленными скрещиваниями. При скрещивании сортов с гладкими долями околоцветника с сортами, имеющими гофрированные доли, большинство семян в потомстве получается с гладкими долями. Так, в комбинации Оскар×Ширлей Коль 95% семян были с гладкими долями и лишь 5% — с гофрированными. Причем гофрированность

семян была значительно слабее, чем у сорта Ширлей Коль. Следовательно, чтобы получить в потомстве большое количество гофрированных семян, необходимо скрещивать между собой гофрированные сорта, т. е. сорта, гофрированные по названному признаку. Это относится и к другим признакам гладиолуса.

На основании литературных данных и серии проведенных скрещиваний можно сделать вывод, что доминирующими признаками у гладиолуса являются мелкий цветок, низкорослость, тонкий стебель, короткий колос, небольшое количество одновременно открытых цветков, нерегулярность соцветия, слабая фактура долей околоцветника, гладкие доли околоцветника, интенсивная окраска (красная, пурпурная, вишневая), пятно в зеве цветка, отсутствие махровости, т. е. те признаки, которые имеются у диких видов (древние признаки).

При гибридизации целесообразно не использовать сорта с доминирующими признаками. Так, Олимпус 500 обладает мощным ростом и крупным цветком, но имеет короткий колос. В комбинации Олимпус 500×Веддинг Белз 500 большинство семян (80%) было с коротким колосом; Олимпус 500×Муншайн 510 — 70% с коротким колосом, т. е. процент растений в данной комбинации с более длинным колосом несколько больше, так как у сорта Муншайн колос был длиннее. Такая закономерность проявлялась и в других скрещиваниях.

Очень важным признаком в декоративном отношении является окраска цветка. При скрещивании белоцветковых форм, отличающихся по рецессивным аллелям, большинство семян белоцветковые, хотя отдельные сорта дают большое количество окрашенных форм. К ним можно отнести Олимпус, у которого в потомстве кроме белых появляются сиренево-розовые и сиреневые семена. В комбинациях Олимпус×Веддинг Белз, Олимпус×Винтер Фури до 30% семян светло-сиреневой окраски. При скрещивании белоцветковых с окрашенными большинство семян в потомстве также окрашены: Си Фоум 500×Джой Белз 574, Олимпус 500×Джой Белз 574.

Одни белые — гомозиготные по рецессивным аллелям, другие — гетерозиготные. У гетерозигот маркерным признаком являются окрашенные тычинки или наличие окрашенных точек в местах срастания долей околоцветника. Окраска — полигенный признак, она связана с пигментами и обусловлена обычно несколькими антоцианидинами, что усложняет картину расщепления. Если взять пигмент

антоциан, то в схеме его производных выявлено доминирование окисленных форм над менее окисленными.

Несомненно, генетика этого признака весьма сложна, так как разные этапы синтеза пигмента находятся под самостоятельным генетическим контролем. Характер и интенсивность окраски связаны со способностью и степенью гидроксильирования, метаксилирования гликозидации ее молекулы, степенью окисления рН клеточного сока и другими детерминированными процессами — этапами синтеза антоциана.

Таким образом, для селекции гладиолуса с определенной окраской необходимо подбирать одинаково окрашенные родительские пары. Скрещивание сортов с разной окраской ведет к получению семян с грязными дымчатыми тонами (комбинации Оскар 556 × Нью Таймс 578, Оскар 556 × Пилигрин 388). При скрещивании же сортов с одинаковой чистой окраской 90% семян было такой же окраски, но несколько разной тональности (Оскар 556 × Ширлей Коль 556, Оскар 556 × Файер Флем 454), и только 10% — с малиновой, каштановой и лососево-розовой окраской.

Не менее важное значение имеют и размеры цветка. Мелкий цветок — доминирующий признак, крупный — рецессивный. При скрещивании мелкоцветковых гладиолусов с крупноцветковыми 80% семян мелкоцветковые или среднецветковые (Гимн Космонавтам 554 × Антарес 356). При скрещивании крупноцветковых между собой 70% семян получают крупноцветковыми и 30% мелкоцветковыми (Факел 555 × Огненное Кружево 554). Среди крупноцветкового потомства до 5% растений по размеру цветка превышают размеры исходных родителей.

Очень важный декоративный признак — форма цветка. Здесь дикая форма *капюшон* характерна для примулинов. Прижатые доли околоцветника доминируют над широко открытым цветком, как более поздней формой.

По срокам цветения наследование промежуточное. При скрещивании позднецветущих сортов с раннецветущими 65% семян имели средний срок цветения, 20% — ранний и 15% — более поздний (Америка 411 × Винтер Фури 500); при скрещивании раннецветущих сортов 95% семян в потомстве цвели рано (Америка 411 × Брайерклиф 401).

Наличие сигнального пятна, присущего диким видам, — доминирующий признак. В скрещивании Америка 411 × Винтер Фури 500 70% семян было с пятном, хотя и менее выраженным. В комбинации Америка 411 × Брайер

клиф 401 100% семян были с пятнами, причем они были очень четкими. С красивыми пятнами выделены растения в комбинации сорта с мутантом: Америка 411 × ×34—130(433). В этой комбинации также не было растений без пятен.

Наличие различного аромата у гладиолуса — признак доминантный, полигенный, он зависит, по-видимому, от разных сочетаний компонентов эфирных масел. Существует несколько сортов, так называемых ароматных, с едва ощутимым ароматом, что связано, вероятно, со спонтанными доминантными мутациями гена *i*. Но поскольку данные мутации вызвали, по всей видимости, незначительную активацию гена, а следовательно, и слабое увеличение количества синтезируемого под его контролем эфирного масла, доминантная мутация как бы подавлялась у тетраплоида тремя рецессивными генами, и аромат проявлялся весьма слабо. При скрещивании таких сортов с неароматными он в потомстве исчезал совсем. При скрещивании между собой ароматных в потомстве появлялось небольшое количество ароматных (10—20%) с едва ощутимым ароматом. Практически работа в этом направлении оказалась неперспективной. Усилить аромат у культурных сортов оказалось невозможным.

Бесконечные попытки скрещивания диплоидных диких южноафриканских видов, *G. tristis*, пахнущего по ночам, с видом *G. recurvus*, пахнущим днем, давало ароматное, но слабое, тепличное потомство, которое погибало. Использование *G. tristis* при скрещивании с другими видами продуцировало неароматное потомство типа Colville и Nanus. Скрещивание ароматных гибридов *G. tristis* × *G. recurvus* с тетраплоидами, например с сортом Пикарди, давало триплоидное неароматное нежизнеспособное потомство. Интересная работа была проведена при скрещивании гибридов *G. recurvus* × *G. tristis* с культурными гладиолусами. Пыльцу указанных семян затем использовали для опыления осеннецветущих душистых диплоидных видов. Потомство от названных скрещиваний имело сильный аромат, но работу по неизвестным причинам не закончили. Таким образом, аромат южноафриканских диплоидных видов передать культурным тетраплоидным гладиолусам не удалось. Отсутствие же аромата у культурных гладиолусов J. Wright (1967) объясняет тем, что из 8—9 видов, использовавшихся при их выведении, ни один не имел аромата. Так, гладиолус гентский, являющийся родоначальником летнецветущих тетраплоидов, получен при скрещи-

вани неароматных видов *G. psittacinus* Hook. x *G. sandanalis* Curt. Однако есть предположение, что вид *G. pulvinus* мог нести гены аромата, хотя они и не проявились. Не дали положительного результата и межродовые скрещивания с ирисом из-за различного набора хромосом.

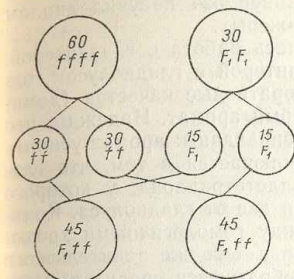
У ириса из 241 изученного вида только у двух $2n=30$, т. е. число хромосом кратно 15, у остальных же хромосомные наборы полиплоидного ряда довольно-таки разнообразны и сильно отличаются от таковых у гладиолуса. По-видимому, если перечисленные два вида, имеющие $2n=30$, подвергнуть колхицированию, будет возможность получить полиплоиды с числом хромосом 60, как у культурного гладиолуса.

Не дают положительного результата и скрещивания ацидантерой (*Acidanthera* L.), являющейся диплоидом $2n=30$, хотя от опыления ее пылью гладиолуса можно получить гибридное потомство, лишенное аромата. Получение тетраплоидов ацидантеры путем колхицирования возможно, дало бы положительные результаты в скрещиваниях с гладиолусом.

После долгих неудач выведение гладантеры (Wright 1967) — гибрида между гладиолусом и ацидантерой — вслило некоторую надежду на успех в селекции ароматных гладиолусов. Гладантера (*Filigree* x *Acidanthera bicolor* var. *mirielae*) оказалась тетраплоидом ($2n=60$) и имела вполне ощутимый аромат, как у ацидантеры. Размеры ее были несколько больше, но видовые признаки ацидантеры сохранились.

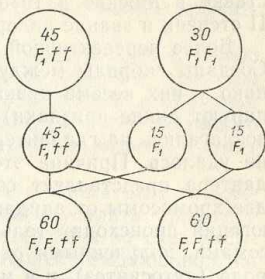
Сорт гладиолуса Филигри — тетраплоид, Ацидантера — диплоид. Гладантера оказалась тетраплоидом, другие ароматные сеянцы данной комбинации — триплоидами, недешистые — тетраплоидами. Триплоиды были самоопылены и скрещены с гладиолусом. В потомстве от самоопыления триплоидов сеянцы имели от 60 до 75 хромосом, что доказывало неравномерность расхождения хромосом. Триплоидная пыльца привносила 30 хромосом, и от 30 до 45 хромосом потомство получило от матери. При скрещивании триплоидов с гладиолусом в потомстве оказалось от 70 до 75 хромосом, т. е. 30 хромосом от гладиолуса и 40-45 — от триплоида. Последний передает полностью свой хромосомный набор без редуцирования. У растений с хорошим ароматом было 75 хромосом, с более слабым — 70. Однако усиления аромата не произошло. Скрещивание триплоидов с пентаплоидами ($2n=75$), как и их самоопыление, не дало усиления аромата у сеянцев, и наибольшее

Гладиолус x Ацидантера



F₂ Триплоиды

Триплоид x Ацидантера



Тетраплоиды

Рис. 3. Схема создания гладантеры

пот, у большинства из них он был утерян. По-видимому, сеянцы в этих комбинациях получают гаметы по 30 хромосом от гладиолуса, в то время как 15 хромосом от ацидантеры элиминируются.

Итак, наиболее ароматными оставались триплоиды, которые могли передавать потомкам все 45 хромосом. Необходим был ароматный диплоид с гаплоидным набором 15 хромосом. Таким партнером могла быть только ацидантера. Скрещивание триплоидов с ацидантерой дало тетраплоидное ароматное потомство (рис. 3). Они хорошо скрещивались с гладиолусом, передавали аромат и в качестве матери, и в качестве отца, и были названы гладантерой.

В наших опытах ацидантера завязывала семена только в комбинации с гладиолусом. Было изучено около 500 сеянцев этих комбинаций, но мы не выделили ни одного с ароматом или хотя бы относительно декоративного. Признаки ацидантеры доминировали. При обратной комбинации семена почти не завязывались, во всяком случае здоровых сеянцев получить не удалось. Не дало положительного результата и применение колхицина: полиплоидов ацидантеры не выделили. Довольно декоративные сеянцы (но без аромата) получены при использовании в качестве ментора летальных доз облученной пыльцы ацидантеры. Так, был получен Лайнер 524 в комбинации ацидантера x Оскар + ацидантера 2000 Гр. У него одновременно от-

ИСТОРИЯ ИНДУЦИРОВАННОЙ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЦВЕТОЧНЫХ РАСТЕНИЙ

Применение мутагенных факторов на декоративных растениях значительно расширяет спектр генетической изменчивости (Iank, 1957; Тамразян, 1968; Broertjes, 1968). Известны естественные мутационные изменения признаков цветков и соцветий. Так, R. Punnet (1927) описывает естественные рецессивные мутации типа *grandiflora* у белого горошка. Мутационная форма отличается от обычной крупным цветком и волнистым венчиком. Волнистость обусловлена рецессивным геном. Описаны изменения окраски у левкоя и установлено, что для образования различной окраски у этого растения требуется различное сочетание генов — носителей окраски (Correns, 1900; Sanders, 1928; Tschermak, 1929). С. Waddington (1929) показал, что простой и махровый цветки определяются соответствующими генами. R. S. Rana (1965), изучая одлетние хризантемы, сделал вывод, что махровость у них видов — доминантный признак, у других — рецессивный.

Первые мутагенные факторы у цветочно-декоративных растений были испытаны на львином зеве (Bauer, 1932). Bauer, Stubbe, 1932). Авторы в первый же год зафиксировали столько же изменений, сколько их до этого было обнаружено у львиного зева в течение 12 лет. H. Stubbe (1932) отмечал, что наиболее стабильны гены органов цветка (его форма), наиболее часто мутирующими являются гены вегетативных органов.

Позднее многие исследователи установили большую изменчивость под влиянием мутагенных факторов органов и окраски цветка. Так, R. S. Rana (1964, 1965) с помощью рентгенооблучения семян космеи (*Cosmos Sulphureus* Sal) получил мутанты с крупными махровыми соцветиями. Облучение семян однолетних хризантем позволило ему выделить в M_2 четыре типа мутантов: 1) с расщепленными язычковыми цветками; 2) с длинными трубчатыми цветками; 3) с короткими язычковыми цветками; 4) без язычковых цветков. Автор показал, что все перечисленные мутации — результат изменения одного гена и что они определяются серией аллелей.

На однолетних же хризантемах в опытах H. K. Jain et al. (1957, 1962), A. K. Sign et al. (1961) в X_2 и X_3 были получены рентгеномутации числа рядков язычковых цветков (от 3 до 8). H. Breider, A. Reichard (1955) от рентгенооблучения семян цикламена получили махровые формы. Об изменении окраски цветков петунии в результате облучения сообщали С. N. Moore, С. P. Haskins (1935). Изучение окраски цветков в результате облучения семян наблюдали на колеусе S. E. Love, B. B. Malone (1967), на гвоздике — P. Dommergues, L. Gillet, C. Martin (1967).

Исследователи отмечали, что все изменения обусловлены количественным и качественным изменениями пигментов. Они подчеркивали перспективность использования излучения для изменения пигментных систем растений. К. Д. Колмовец (1964) установил, что облучение тормозит синтез хлорофилла и активизирует синтез каротиноидов.

Природа мутационных изменений пигментных систем на примере антоцианов показана в работе W. J. Lawrence, R. Scott-Moncrieff, V. C. Sturgess (1939). Авторы определили, что за изменение антоциановой окраски у стрептокарпуса несут ответственность соответствующие гены. Так, антоциановая окраска развивается только тогда, когда в локусе А присутствует доминантный аллель, если же присутствует рецессивный аллель а, то цветки имеют цвет слоновой кости. Красные и синие антоцианы в растениях образуются путем гликозидации определяющих окраску молекул антоцианидинов.

Степень покраснения или посинения антоцианидов, например пеларгонидина и дельфинидина, обуславливается химическими изменениями в молекуле — гидроксильрование фенольного кольца изменяет окраску от алой через красную к синей, усиление синей окраски вызывает также гликозидация; метаксильрование же уменьшает синюю окраску.

Многие исследователи на большом материале показали перспективность применения мутагенных факторов при обработке семян цветочно-декоративных растений. Санто Кнёси (1966) изучал действие гамма-радиации на сухих семенах 49 видов, включавших более 100 сортов цветочно-декоративных растений. Автор выявил различную радиочувствительность растений, а также выделил мутанты с фасцированными стеблями и измененной окраской цветков.

При облучении семян астры сорта Югенд В. Stekardt (1961) получил широкий спектр мутаций. Из 68 клонов, выделенных в X_2 , в X_3 , 37 оказались мутациями, среди которых отмечены хлорофильные и физиологические изменения длины стебля, формы цветка, окраски. Частота мутаций при 40 Гр достигала 14,5%.

В результате облучения семян однолетних хризантем получены обоеполые язычковые цветки (Rapa, 1965). Заметно реверсивная мутация указывает на происхождение язычковых цветков из трубчатых, т. е. на эволюцию развития язычкового цветка. У бархатцев получены радиомутанты, стерильные по пыльце (Reimann-Philip, 1964). Такие формы перспективны при селекции на гетерозис. G. Вильямс (1961) определил для бархатцев (*Tagetes patula*) оптимальные дозы рентгеновских лучей (90—120 Гр), а также выделил мутанты с изменениями роста (карлики и высунувшиеся) и сексуализации, а также с хлорофильными дефектами.

При сравнении действия гамма-облучения и этилметилселенита (ЭМС) на бархатцах установлено, что ЭМС более эффективен в индуцировании мутаций (Heslot, 1966). Автор рассматривает метод экспериментального тагенеза как новый перспективный метод получения существенных изменений у цветочно-декоративных растений.

Увеличение количества мутаций пурпурных, красных и других с увеличением дозы облучения в результате обработки семян бальзамина отмечали R. E. Alston, A. H. Sprow (1962). М. А. Михайлов, Э. А. Курбанов (1970) при гамма-облучении семян бальзамина во всех вариантах доз и в M_2 большое количество широколепестных и колечестных, низкорослых и высокорослых, а также с измененной окраской цветка мутантов.

Довольно сильный формообразовательный процесс вызван при обработке семян однолетних растений (календулы, tagetes, бальзамин) радиацией в комбинации с различными химическими мутагенами: было получено до 20 типов мутаций, особенно широкий спектр их отмечен календулы. Мутировали стебель, листья, соцветия, цветки. Наиболее характерны изменения окраски цветков, усиленные ветвления, ремонтантность, махровость, карликовость, гигантизм (Мурин, 1970—1972, 1974, 1975).

Весьма интересны и перспективны опыты по применению высокоактивных химических мутагенов этиленimina (ЭИ) и диметилсульфата (ДЭС) на львином зеве и некоторых

видах рудбекии (Тамразян, 1965, 1967). В результате обработки семян перечисленных растений получен широкий спектр как физиологических, так и морфологических мутаций. Варьирующими признаками являлись форма и окраска цветка и соцветия. Интересен опыт с некоторыми видами рудбекии, в котором Е. Е. Тамразян удалось сочетание семенного размножения измененных форм с вегетативным, причем в вегетативном потомстве также происходил процесс формообразования.

При воздействии мутагенными факторами на семена, особенно вегетативно размножаемых цветочно-декоративных растений, можно уже в M_1 ожидать генетическую опенчивость. Так, И. В. Дрягина (1963, 1969), И. В. Дрягина, Г. Е. Казаринов (1966) отмечали, что у гибридных семян гладиолусов, выросших из облученных семян, уже в M_1 наблюдалось значительно большее разнообразие по окраске и форме цветков, соцветий, высоте, чем в контроле. Авторы выявили и более быстрое цветение сеянцев ЭМС под влиянием мутагенных факторов, что значительно ускоряет селекционный процесс.

Не менее интересны работы по экспериментальному мутагенезу вегетативно размножаемых растений. Как известно, у этой группы растений, особенно у тех, которые утрачивают способность к половому размножению, клоновая селекция, базирующаяся на использовании соматических мутаций, является основным источником получения новых сортов. Так, из 2236 сортов чайно-гибридных роз 411 (29%) являются сортами. Очень много спортивных уклонений и у гвоздики, например, у сорта William Sim было уже более 50 почковых вариаций (Wacher, 1956). У новой группы гибридных дарвиновских тюльпанов, утративших способность к половому размножению, более 1/3 сортов являются сортами-клонами, возникшими в результате соматических мутаций (Петрова, Силина, 1966).

Основными предпосылками высокой естественной мутационности растений, размножаемых вегетативно, являются длительное возделывание при бесполом размножении и повышенная гетерозиготность, вызванная межродовыми скрещиваниями (Атабекова, 1901; Лусс, 1935; Дарвинов, 1951). Возникновение соматических мутаций иногда вызывают с хромосомными aberrациями (Sharma, 1956). K. Sharma, A. Sharma (1957) показали, что число хромосом в вегетативных тканях варьирует, а точка роста представляет собой мозаику, в которой клетки с нормальным количеством хромосом встречаются наиболее часто, а

появление клеток с перестройками генетически контролируется. Причиной образования аберрантных клеток автосомы считают аномалии в митозе.

Источниками изменения числа хромосом и появления хромосомных аберраций в пределах одного растения, согласно G. J. Dowrick, A. E. Raupn (1966), бывают нарушения митоза: нерасхождение, отставание и сдвиг хромосом, приводящие к генетическим химерам. По мнению S. Sand, A. Sparrow, H. Smith (1960), большинство индуцированных соматических изменений — результат грубых цитологических нарушений с фенотипическим эффектом (транслокации, дупликации, делеции и потере хромосом).

Широкое распространение соматических мутаций в природе предполагало их искусственное получение в результате воздействия мутагенными факторами на вегетативные органы (черенки, почки, клубни, луковицы, клубнепочки, клубнепочки). Экспериментальные работы в этом направлении показали, что, как правило, в результате обработки вегетативных органов мутагенными агентами возникают генетические химеры. Они получены у пеллангии, герберы, роз и хризантем (Shapiro, 1961), у дедом черенкования обнаружены соматические мутации у ративных плющей (Broertjes, 1962). Такие генетические химеры необходимо расхимеривать, т. е. отделять соматическую мутацию от немутантных тканей, органов.

Выявлено также, что наряду с мутагенным действием применяемых мутагенных агентов имеет место разрушение тех или иных тканей, которое может привести к появлению новых тканей и органов (Dommergues, 1966). G. J. Dowrick et al. (1966) при облучении хризантем получили формы с измененной окраской. Авторы это связывают с изменением возможной химерной структуры в результате разрушения одного из слоев с образованием хромосомных химер новой структуры, а также с изменением кариотипа.

В результате воздействия рентгеновскими лучами пестролистную пеларгонию, имеющую трихимерное строение листьев, получено девять новых клонов пеларгонии (Bergann, 1967).

При облучении гвоздики сорта William Sim (красный), White William Sim (белый) и Pink Sim (розовый) установлено, что эти сорта — периклиналинные химеры, как от красного можно было получить белый и розовый, так от белого — розовый и красный, от розового — белый и красный (Sagawa, Mehlguist, 1957).

У трихимерного сорта хризантем Indianapolis Pink наружный слой ткани обуславливает красную окраску, средний — белую, внутренний — желтую. После облучения появились спорты с белой, кремовой, желтой и бронзовой окраской (Weaver, 1963). Для выявления соматических мутаций (расхимеривания), в частности у клубней, К. Клопц (1967) использовал регенерацию, облучение и семенную размножение. По первому методу у клубней удаляли почки или стимулируют рост адвентивных почек корней, также междоузлий. Благодаря данному методу удается выделить внутренний слой. По второму — при облучении изменяется структура и характер роста верхушки побегов, иногда наступает полное или частичное нарушение меристематической ткани, что способствует быстрому росту молодых клеток других слоев. При семенном размножении удается установить второй слой, из которого формируются клетки мега- и микроспор.

Методика R. W. Kaplan (1953) и M. Zwintscher (1955) предусматривает расхимеривание, многократную обрезку перепрививку, при использовании которой выявлены мутации у роз (Nakajima, 1965). При многократной перепрививке, при использовании которой выявлены мутации у георгин, роз и хризантем (Shapiro, 1961), у дедом черенкования обнаружены соматические мутации у ративных плющей (Broertjes, 1962). Такие генетические химеры необходимо расхимеривать, т. е. отделять соматическую мутацию от немутантных тканей, органов.

Для разделения химерных слоев у пеларгонии ее стебли разрезали на черенки (2—3 см) и укладывали горизонтально на песок для проращивания. Из спящих почек были получены разнообразные формы (Щербаков, 1965). Broertjes (1968) облучал клубни георгинов вскоре после уборки. Из укорененных черенков, взятых от этих клубней, получены соматические мутации, четыре из которых дали коммерческими сортами.

H. Jank (1957) для получения соматических мутаций хризантем (*Chrysanthemum indicum*) после окоренения черенков удалял у них верхушки и при появлении пазушных почек проводил облучение. Такая методика дала ему возможность получить большое количество соматических мутаций по форме и окраске соцветий.

В опытах по облучению хризантем гамма-лучами J. J. Bowen, P. A. Cawse, M. I. Dick (1962) из нехимерных сортов получали химерные растения, при облучении химерных сортов — химеры вторичного порядка. За один год в результате облучения сорта Sweetheart и его спортов исследователи выявили 11 новых спортов. Наиболее стабильными оказались спорты с розовой и бледно-ро-

зовой окраской. Меньше всего получено отклонений спорта с желтой окраской.

Соматические мутации окраски, длины язычков цветков, длины трубчатых цветков и их количества получили в своих опытах по облучению черенков хризантем Н. Ruprecht (1961), С. Broertjes (1964).

У гвоздики William Sim, обычно с мужской стерильностью, при гамма-облучении черенков получены фертильные формы с полумахровыми цветками, которые сохраняют свои признаки при вегетативном размножении (Sagawa, Mehlquist, 1959). О получении соматических мутаций в результате облучения укорененных черенков гвоздики сообщали G. A. L. Mehlquist, J. Sagawa (1962), M. Vittori, R. Ragazzini, T. D'Amato (1965).

Большое количество почковых мутаций (14%) было получено у азалий после облучения черенков рентгеновскими лучами. Отмечено, что наиболее мутабельными признаками являются форма и окраска цветка (Streitberger, 1966, 1967).

Получению соматических мутаций у роз в результате облучения посвящен ряд работ (Shapiro, 1961; Nakajima, 1965; Schaffer, 1965; Chan, 1966; Dommergues, Neslot, 1967; Schaffer, 1968). Исследователи выделили мутантов, отличающихся формой и размером цветков, цветом, изменением цветения и габитусом куста. В Нидерландах получена роза с розовой окраской (Dommergues, Neslot, 1966), от кремового сорта Гей Дей — мутант, имеющий светло-красные полосы на кремовом фоне лепестка (Schaffer, 1965).

На ирисах при облучении получены формы с расширенными долями околоцветника, махровые, с ускоренным цветением (Bower, Phie, 1956; Дрягина, Казаринов, 1966).

Обширные работы по экспериментальному мутагенезу на таких важнейших промышленных клубнелуковичных культурах, как тюльпаны, лилии, гладиолусы, в результате облучения лукович репентными лучами получены формы с различной расцветкой долей околоцветника, с химерными полосами, попугаинового типа, а также формы, лишенные долей околоцветника (De Mol, 1944, 1953, 1954, 1956; Tengberg, De Mol, 1936). Большинство изменений оказались модификациями и лишь небольшое количество — мутациями. Авторы проводили облучение лукович сразу после выкопки (июль) и перед посадкой (сентябрь). Наилучший результат получен при сентябрьском облучении.

Разнообразные модификации и мутации, часть которых были ранее неизвестны, описали Нэдзу Мицую (1964), Эдзу Мицую, Обата Сохэй (1964), Нэдзу Мицую, Катаиси Тадаси, Кида Кэндзи (1965). Оригинаторы рекомендуют облучать луковицы в период, когда боковая почка еще так велика, что имеет центральный бугорок и боковые зачатки. При облучении луковиц на этой стадии от их деток получено до 58% измененных растений. Изменения окраски и формы цветков в результате облучения луковиц тюльпанов установил также Нэдзу Мицую (1968).

Весьма разнообразные мутации получены при облучении гамма-радиацией деток тюльпанов и семян. Среди изменений следует отметить появление депигментированных секторов на долях околоцветника, махровость, сужение долей, карликовость и гигантизм, изменение окраски базы цветка, появление стеблевых луковичек (Мурин, 1970).

У лилий под влиянием облучения лукович происходит ускорение роста и цветения (Sparrow, Christensen, 1953). В результате обработки семян появляются аномалии в форме цветков и изменении окраски (Iizuka, Ikeda, 1963).

Комбинированная обработка семян некоторых цветочных культур радиацией и химическими мутагенами приводит к образованию махровых форм, карликов и гигантов, к изменению окраски в виде секторов и полностью, всего цветка, изменяет в большом диапазоне аромат, усиливает коэффициент размножения стеблевыми луковичками (Мурин, 1972б).

У гладиолусов под влиянием облучения клубнелукович наблюдали более раннее цветение и повышенное количество цветков в колосе (Sax, 1955; Spenser, 1955), дефекты цветения и цветочных стрелок (Sheehan, Sagawa, 1961); при облучении клубнелукович — изменение окраски цветка в виде секторов (Buiatti, Ragazzini, D'Amato, 1965; Buiatti, Ragazzini, Tognini, 1965).

А. Моес (1966) облучал и обрабатывал ЭМС клубнелуковицы тетраплоидного сорта Гаваи (красный). Облучение вызвало появление цветков с химерной окраской, при этом отдельные секторы имели белую, розовую, маково-красную или киноварную окраску. В В₂ (второе вегетативное поколение) появились растения с целыми соцветиями мутантных колеров. ЭМС при обработке клубнелукович оказался неэффективным.

Изменение окраски под влиянием облучения наблюдается также у триплоидных сортов Оскар, Мансур, Иоганн Штраус, Сан-Суси, причем у Оскара окраска из красной

изменялась до фиолетовой, а также становилась более интенсивной (Buiatti, Molino, Tesi, 1967).

И. В. Дрягина (1961, 1968), И. В. Дрягина, Г. Е. Заринов (1966) при облучении клубнелуковиц и клубнечек гладиолусов получили большое количество изменений в строении листьев, цветочных колосьев, в форме раске и строении цветков.

Все успехи по получению соматических мутаций у вегетативно размножаемых растений связаны с обработкой вегетативных органов ионизирующей радиацией, обладающей высокой проникающей способностью, а также способностью индуцировать хромосомные aberrации. Но и химические мутагены могут вызывать у этой группы растений большую изменчивость. Так, Д. Б. Кудрявец (1968), работая черенки хризантем химическими мутагенами НЭМ и ЭИ, получила также довольно широкий спектр мутаций.

Весьма большой диапазон изменчивости получен при комбинированной обработке семян, клубнечек и клубнелуковиц гладиолуса. А. В. Муриным в 1970—1988 гг. выделена большая группа ароматных, махровых, ремонтантных, муаровых форм и некоторых других. В результате исследований в области экспериментального мутагенеза цветочно-декоративных растений появились сортовые полученные с помощью данного метода, что подтверждает перспективность и высокую эффективность его использования в селекции цветочно-декоративных вегетативно размножаемых растений, в частности гладиолуса.

МЕТОДИКА

Гладиолус является культурой, удобной для работы с индуцированной генетической изменчивости с использованием мутагенных факторов в целях создания нового исходного материала. У него высокий коэффициент генеративного (с одного растения можно получить до 500 крупных семян и более) и вегетативного (одно растение может дать до 500 клубнечек и более) размножения. Относительно мелкие органы вегетативного размножения (клубнечки) удобны для различных обработок в больших количествах. Есть возможность изучать на одной культуре и генеративную индуцированную изменчивость, соматическую.

Для расширения спектра изменчивости гладиолуса можно сочетать индуцированную генетическую и высокую комбинативную изменчивость. Для выявления генетической изменчивости на вегетативно-размножаемых культурах весьма важно обладать надежными способами расширения. У данной культуры таким способом является размножение клубнечками — основной и наиболее простой и эффективный способ вегетативного размножения. У него в следующем: мутация, возникшая в начале систематической деятельности конуса нарастания (при обработке семян, клубнелуковиц, клубнечек) в силу диплоидного отбора остается на побеге в виде сектора в базальной части дочерней клубнелуковицы в зоне образования клубнечек.

В то же время гладиолус как тетраплоид является редкой культурой для генетических исследований, поскольку у него сильно усложнен генализ, нет генетических карт, нет генетических маркеров и т. д. Но поскольку в основном интересовало расширение спектра генетической изменчивости, а у тетраплоидов при воздействии мутагенных факторов он шире, чем у диплоидов, то и полнота нам подходила. Тем более что мы в опыте специально использовали гибридный материал, полученный при экологически отдаленных и межвидовых скрещи-

ваниях, а при обработке широко использовали гибриды семян и бутоны в фазе мейоза — все это дало нам возможность за счет рекомбинаций значительно расширили спектр генетической изменчивости. Поскольку мы работали с гибридным материалом, все это сочеталось с бинативной изменчивостью. По всем вариантам контраста четко позволял выявлять в опытных вариантах мутации и рекомбинации. Так как мутации практически невозможно отличить от рекомбинаций (это в основном касалось мейотических рекомбинаций), то выделенный материал относили к генетической изменчивости. В то же время соматической генетической изменчивости, в частности пигментам, удалось найти тесты на соматические рекомбинации. Впоследствии оказалось, что пигменты можно использовать как маркеры различных генетических фектов.

Итак, по гладиолусу была поставлена задача добиться максимального разнообразия в потомстве (генеративном и вегетативном) с целью выделения новых форм с оригинальными признаками при использовании большого количества мутагенных факторов (химические, физические и комбинированное сочетание). Нас чрезвычайно интересовало получение ароматных, махровых, ремонтантных, лубых, черных, с тройной и более сложной окраской лей околоцветника, с яркими эффектными пятнами в центре, с каймой и штрихами форм гладиолуса.

В качестве исходного материала на первом этапе использовали высокопродуктивные, хорошо зарекомендовавшие себя в условиях Молдавии сорта иностранной селекции, такие как Элегия 458, Оскар 556, Джек оф Слафде 458, Блу Вейл 484, Грин Айс 404, Чайна Блу 585, Олимпия 500 и другие, перспективный сорт местной селекции лейной 500 и ряд сеянцев, полученных в процессе селекционной работы с гладиолусом. В дальнейшем были привлечены экологически отдаленные сорта и формы новейшей зарубежной и советской селекции, другие виды, ды, как, например, ацидантера, гладантера и другие, всего около 1000 сортов и гибридов.

Родительские формы иностранной и советской селекции (экологически отдаленные) взяты в опыт с целью усиления формообразовательного процесса, как бы подготовительного этапа, способствующего более широкому применению мутагенных агентов. Мутагенные агенты выбрали такие, которые уже широко проявили себя по другим культурам.

Для работы с гладиолусом использовали химические мутагены: нитрозометилмочевину (НММ), нитрозоэтилмочевину (НЭМ), этиленимин (ЭИ), 1,4-бисдиазоацетилбутан (ДАБ), диметилсульфат (ДМС), диэтилсульфат (ДЭС), этилметансульфонат (ЭМС) и некоторые другие; физические — гамма-лучи радиоактивного кобальта (^{60}Co) и рентгеновские лучи.

Для расширения спектра мутаций за счет почковых и соматических применяли комбинированное воздействие химическими мутагенами и гамма-лучами. При этом мутагенами обрабатывали как до воздействия химическими мутагенами, так и после него. Обработке подвергали пыльцу, семена, клубнелочки и клубнелуковицы: пыльцу и клубнелуковицы только облучали, а семена и клубнелочки облучали, и обрабатывали химическими мутагенами. Все работы в лаборатории и поле проводили по методикам, разработанным Н. Н. Зоз (1968) для химического мутагенеза и С. А. Валевой (1967) — для радиационного. Как правило, материал обрабатывали непосредственно перед посевом (посадкой).

После вымачивания в растворенных в дистиллированной воде мутагенах в течение 18—24 ч семена тщательно промывали в водопроводной воде 20—30 мин и высевали. Особенностью обработки семян клубнелочек химическими мутагенами является то, что семена перед замочкой освобождали от крылаток, а клубнелочки — от наружных покровов. Это способствовало более быстрому проникновению мутагенных агентов к генному материалу клеток. В сельдешных опытах семена и клубнелочки замачивали в воде при температуре 25°C в течение 1—3 суток, а затем подвергали обработке мутагеном, что активизировало деятельность апикальной меристемы, на которую воздействовали затем мутагенами. Так как химические мутагены обычно токсичны и многие из них канцерогены, обработку проводили в вытяжных шкафах, применяя строгие меры предосторожности.

Пыльники гладиолуса собирали утром у цветков в пору распускания и сразу же облучали. Затем расстилали тонким слоем на пергаментной бумаге. К вечеру при температуре 20—25°C пыльца высыпалась из пыльников и ее использовали для гибридизации. Если пыльца к вечеру еще была готова, то ее использовали на следующее утро. За один-два дня до гибридизации проводили кастрацию цветков перед их распусканием. На каждом соцветии оставляли по восемь цветков, и все соцветие изолировали

марлевым изолятором. Каждый цветок опыляли двукратно через день.

Весьма результативной явилась обработка семян в начале меристематической деятельности в конусе растения проростка семени. Клубнелуковицы облучали непосредственно перед посадкой в марте—апреле в начале прорастания и выживания почек. Оптимальная доза облучения 50 Гр при мощности дозы 5 Гр/мин. Доза не дает сильного угнетения и в то же время способна индуцировать мутации. В отдельных опытах перед облучением клубнелуковицы после хранения выдерживали при температуре 20°C в течение 5 суток и затем облучали, что давало возможность активизировать зоны меристематической деятельности точек роста. Семена и клубнечки облучали или в сухом состоянии, или после активизационных процессов. Во втором случае величину дозы облучения жали более чем наполовину, так как чувствительность семян и клубнечек к радиации сильно возрастала.

Для увеличения частоты мутаций применяли мутационную обработку на различных этапах органогенеза. Так, при гибридизации обрабатывали пыльцу, затем — пыльцу и клубнелуковицы, затем — клубнелуковицы и клубнечки. В данном случае происходило накопление мутаций, которые потом выявляли в течение нескольких вегетативных поколений.

При комбинированной обработке использовали сочетание мутагенных агентов НММ, НЭМ или ЭИ с радиацией. Это усиливало воздействие и расширяло спектр мутационных агентов. Так как химические мутагены и радиация обладают различной специфичностью. Для накопления мутаций использовали многократную обработку на разных этапах органогенеза с учетом оптимальной дозы воздействия в период начала деятельности апикальной меристемы. Если в первый год обрабатывали семена, то на второй год — клубнелуковицы с клубнечками, полученные из этих семян.

В качестве примера такой обработки, которая приводит к появлению ароматных мутантов, можно привести мутации, вызванные воздействием мутагенными факторами на семена клубнелуковицы. Перед обработкой семена замачивали в дистиллированной воде в течение суток, затем проращивали в течение пяти суток в чашках Петри при температуре 25°C. Обрабатывали НЭМ или НММ при концентрации 0,01% и экспозиции 24 ч. На второй год клубнелуковицы, образовавшиеся из этих семян, подвергали

комбинированной обработке этиленмином в концентрации 0,01% при экспозиции 24 ч и гамма-радиацией в дозе 30 Гр. Перед обработкой клубнелуковицы выдерживали в течение 10 суток при температуре 20°C. Таким образом, сочетание мутагенов НЭМ, ЭИ и гамма-лучей, применяемое в наиболее ответственные периоды развития на различных этапах органогенеза, значительно расширяло спектр мутаций (перечисленные мутагены обладают различной специфичностью), а многократные обработки привели к накоплению мутантных секторов. Расщепление мутантов вели с помощью разномутации клубнечками. Так получен, например, ароматный мутант 34-130(433) от скрещивания сортов Юбилейный × Оскар, ставший родоначальником многих новых форм.

В отдельных вариантах семена подвергали комбинированной обработке химическими мутагенами и радиацией, а затем клубнелуковицы обрабатывали оптимальной дозой радиации. При первой обработке доза химических мутагенов была оптимальной, радиация — стимулирующей. При однократной комбинированной обработке материал обрабатывали оптимальной мутагенной дозой химических мутагенов, затем — невысокой дозой радиации или оптимальной мутагенной радиации и далее — оптимальной мутагенной дозой химических мутагенов. После обработки материал высаживали (высевали) в поле, где вели учет и фенологические наблюдения и отборы.

При размножении семенами первое поколение после обработки обозначали M_1 , второе — M_2 , третье — M_3 . При переводе на вегетативное размножение обозначение состояло из двух букв: M_v . Первая буква показывала, в каком поколении проведен отбор для перевода на вегетативное размножение, вторая — год вегетативного размножения (вегетативное поколение). Например, M_1v_2 означает, что отбор проведен в первом генеративном поколении после обработки мутагенами, клон размножается вегетативно два года (второе вегетативное поколение).

При комбинированной обработке семян и клубнелуковиц обозначение состояло из трех букв: MV_v . Первая буква показывала, в каком генеративном поколении проведен отбор для перевода на вегетативное размножение, вторая — в каком вегетативном поколении после отбора проведена повторная обработка мутагенами органов вегетативного размножения, третья буква обозначала год вегетативного размножения (вегетативное поколение). Так, $M_1V_1v_3$ расшифровывается следующим образом: отбор проведен в

Рис. 4. Схема облучения клубнепочек

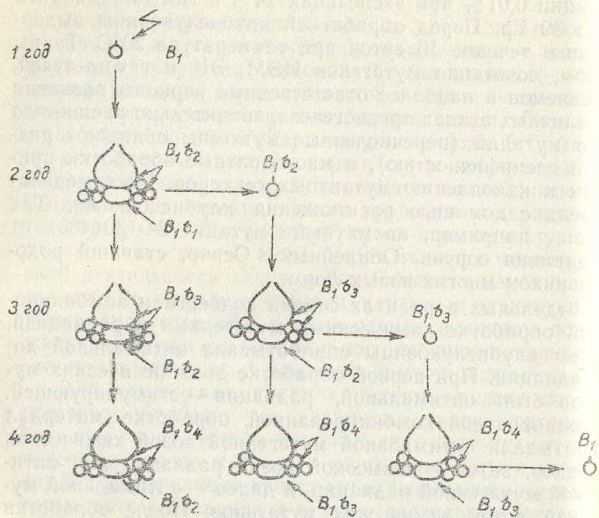
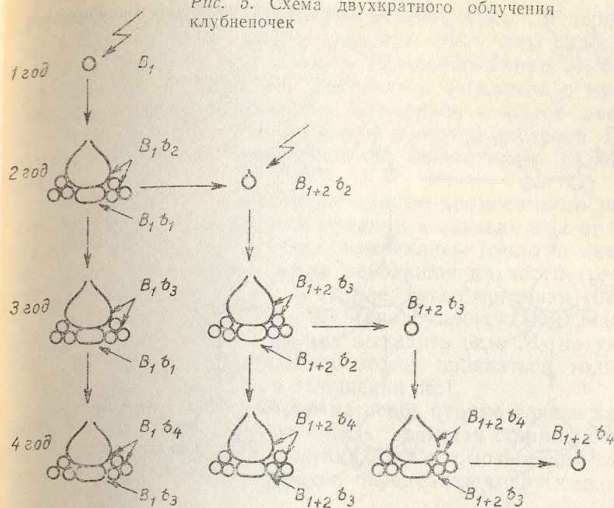


Рис. 5. Схема двукратного облучения клубнепочек



первом генеративном поколении, повторная обработка се-
лана в первом вегетативном поколении, год вегетативного
размножения — третий (третье вегетативное поколение).
При многократной обработке органов вегетативного ре-
множения в индексах указывается, в каких поколениях
проведена обработка. Например, B_{1+2} — обработки про-
ведены в первом и втором поколениях.

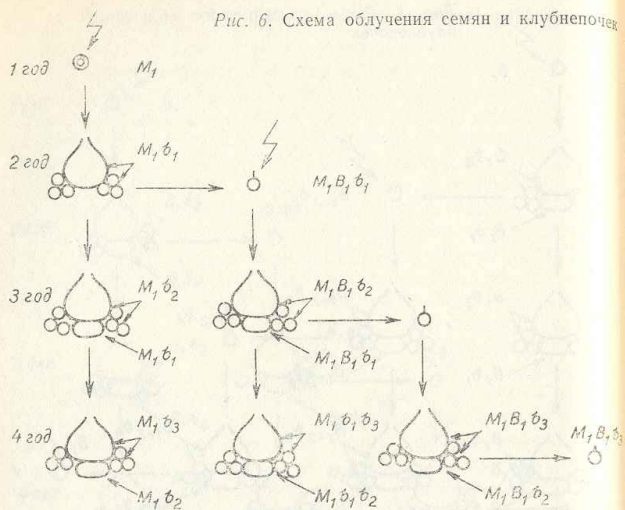
Мы приводим схемы размножения гладиолуса в зави-
мости от вариантов обработки. На схемах обозначены
материнская и дочерняя клубнелуковица и клубнепочка.
Дочерняя клубнелуковица и клубнепочки представляют
собой последующее вегетативное поколение по сравнению
с материнской (рис. 4—6).

Основные опыты проведены с первоначальной обра-
ткой гибридных семян. Обработанные семена (M_1) вы-
сеивали в поле, где вели учет всхожести и выживаемости ра-
стений, их роста и развития, причем при одной гибридной
комбинации составляли различные варианты опыта, включая
контроль без обработки. В одном варианте опыта было
не менее 50 растений.

Первое поколение (M_1). Уже в первом поколении про-
водили индивидуальный отбор выделившихся форм с пе-
реводом их на вегетативное размножение и последующее
расхимеривание. При генетическом анализе учитывали, что
у гладиолуса как у растения тетраплоидного, признак оп-
ределяется двумя парами генов. Они могут находиться в
гетерозиготном или гомозиготном состоянии. При обра-
ботке мутагенами семян возможна мутация самого гена
или выпадение участка хромосомы, несущего аллельный
ген (нехватка). Может возникнуть также одновременное
сочетание мутации гена с нехваткой. Аллельный ген в ре-
зультате воздействия мутагена может мутировать из до-
минантного в рецессивный или из рецессивного в доми-
нантный. При этом фенотип мутанта в M_1 проявится в
случаях мутации рецессивного гена в доминантный, в ос-
тальных случаях фенотипически может проявиться толь-
ко в M_2 .

Так как точка роста имеет несколько инициальных кле-
ток, а мутировать может только одна, растение в M_1
обычно бывает химерным (состоящим из генетически раз-
нокачественных тканей). Мутация проявляется в виде
отдельных участков (пятна на долях околоцветника, бес-

Рис. 6. Схема облучения семян и клубнелуковиц



цветные полосы на листьях, слабый аромат и т. д.). Полностью измененное растение может быть только тогда, когда мутантная ткань находится в верхушечной части растения.

В связи с тем, что комбинативная изменчивость у гладиолуса довольно высокая, а сочетание комбинативной мутационной еще более усиливает разнообразие, отбор начинали в M_1 , затем растения расхимеривали с помощью размножения клубнелуковками.

Второе поколение (M_2). Соцветия отобранных растений M_1 помещали под изолятор и проводили самоопыление пылью, собранной со всех цветков экземпляра. На следующий год посев проводили семьями. Несмотря на большой объем проводимых работ по самоопылению растений M_1 (200 экземпляров), семена удалось собрать только с 80 растений, остальные не завязали коробочек совсем. Если одна коробочка в среднем образует до 30—40 семян, то при самоопылении растений M_1 завязываемость составила до 8—10 семян на одну коробочку. При опылении 8 цветков в среднем на семью получалось 40—80 растений с учетом снижения всхожести 20—40 растений.

Для повышения всхожести семена посевом высевали в специально подготовленные ящики с субстратом, бо-

тым гумусом. Полив производили ежедневно. В первый год были выращены клубнелуковицы до 3—4-го разбора, которые на второй год зацвели. Всхожесть семян M_2 составляла 60% от контроля. Растения в вариантах с мутационными дозами развивались медленнее и слабо цвели на второй год. Мутанты отбирали в период цветения. Все отобранные формы переводили на вегетативное размножение.

При анализе M_2 учитывали данные хромосомного расщепления. При рецессивной мутации в зависимости от генотипа все растения в семье изменялись (генотип симплекса) или изменялась только небольшая их часть (генотип дуплекса и триплекса). В случае, когда организм гомозиготен по доминантному гену (квадруплекс), при рецессивной мутации одного из них выделить ее в M_2 не удастся. Мутация фенотипически может проявиться только в M_3 при генотипе ААаа в отношении 35:1.

Нехватка генов оказывает на особь отрицательное влияние, снижая ее жизнеспособность, повышая стерильность. Особенно это относится к организмам в гомозиготном состоянии. Признак при нехватке определяется другими генами.

Таким образом, можно сделать вывод, насколько сложнее механизм наследования у тетраплоидов по сравнению с диплоидами и насколько велика гетерозиготность у части растений в M_2 , а следовательно, для выявления мутаций необходимы M_3 и M_4 .

Мы рассмотрели простейший случай, когда взяты две пары аллельных генов без учета взаимодействия других неаллельных генов. На практике же у гладиолусов подобные числовые соотношения получить не удалось: здесь сказывается и взаимодействие генов, и элиминация зигот вследствие неправильного расхождения хромосом в мейозе и хромосомных aberrаций.

Выделение в M_2 мутаций закрепляли вегетативным путем с помощью размножения клубнелуковками. До M_3 растения из-за их стерильности довести не удалось.

Облучение клубнелуковиц и клубнелуковок имеет некоторые преимущества перед обработкой семян без перевода в M_1 на вегетативное размножение:

1. Мутация без дальнейшего расщепления передается потомству.
2. Потомству передаются не только точечные мутации, но и крупные aberrации хромосом, которые обычно при размножении семенами элиминируются в мейозе. В силу

этого длительно размножаемые вегетативные растения одновременно раскрытыми крупными цветками. Большое внимание уделяли прочной фактуре долей околоцветника.

Принцип работы по повышению мутаций в том, чтобы выделенные мутантные формы переводили на вегетативное размножение, где проводили дальнейший отбор. В первом вегетативном поколении делали негативный или позитивный отбор в зависимости от изменчивости клона, а в дальнейшем — негативный. Такая работа с многократным отбором приводила к быстрой стабилизации клона, однако во многих случаях одного отбора было явно недостаточно, ибо в силу плейотропного действия мутантного гена (способность гена изменять сразу несколько признаков) или мутирования сразу нескольких генов появляются отсутствующие измененные признаки, во многих случаях нежелательные, которые удается иногда отделить с помощью гибридизации.

1. Использование клубнепочек для вегетативного размножения. Данный метод наиболее перспективен для гладиолуса, так как они в большом количестве образуются в базальной части клубнелуковицы. Особое внимание уделяли самым мелким клубнепочкам, образуемым в базальной части клубнепочечной ветви.

2. Стимуляция развития нижележащих латеральных почек на клубнелуковице удалением 1—2 верхних.

3. Снятие апикального доминирования с помощью обработки мутации можно ожидать в последующих поколениях дальнейших изменений и выщеплений мутантов, что дает прекрасный материал для отбора.

4. Посадка клубнелуковиц вверх донцем. Методика выявления рекомбинаций заключалась в следующем.

Выделение мутаций проводили в соответствии с классификацией: морфологические, биохимические, физиологические. Мутации устойчивости выявляли на инфекционном фоне. В частности, для отбора мутантов с адаптивной реакцией к бактериальной парше заранее готовили участок, где несколько лет подряд выращивали клубнелуковицы, пораженные паршой, с закапыванием в почву наиболее больных.

Поскольку обработка невысокими дозами мутагенов может вызвать эффект мутационного гетерозиса, то в работе широко использовали сочетание комбинативного гетерозиса с мутационным, для чего в скрещивании отбирали наиболее сильнорослые сорта из географически отдельных зон, и полученные гибридные семена обрабатывали химическими мутагенами. Гетерозис особенно проявлялся при обработке семян НММ и БДБ.

Так как обычно для полного выявления декоративных признаков гладиолус требует улучшенного агрофона, т. является культурой интенсивного типа, то и отбор мутантов интенсивного типа проводили на улучшенном агрофоне с повышенной дозой органоминеральных удобрений и нормой полива. Отбору подвергали растения с мощной корневой системой, с хорошим листовым аппаратом, прочным стеблем, длинным двухрядным соцветием с 8—10

I. По мейотическим рекомбинациям:

— при разрыве сцепленных признаков. У гладиолусов многие признаки сцеплены и при гибридизации достаются вместе (например, махровость и короткий колок рекомбинациям, поскольку гены, контролирующие махровость и короткий колос, расположены настолько близко, что их разъединение возможно только при генетическом перекресте;

— при сочетании нескольких признаков, ранее не имевших места (например, аромат и махровость, раннеспелость с мощным развитием надземной части и др.);

— при облучении бутонов в фазе мейоза (пахитена) наиболее необычным формам, сочетающим ряд интересных признаков.

II. По соматическим рекомбинациям согласно разработанным тестам по пигментам, если у клонов появились особи с более сильным и менее сильным выражением признака. Так, по пигментам — более яркий и менее яркий, по аромату — более сильный и менее сильный.

Все полученные мутанты и рекомбинанты как исходный материал широко использовали в гибридизации. Это

позволяло значительно улучшить полученный материал следующим образом:

1. Освободиться от нежелательных сопутствующих признаков. Так, многие мутанты вместе с положительным признаком имели деформированные доли околоцветника. Для освобождения от указанного признака их скрещивали с сортами, имеющими красивые доли околоцветника с плохой фактурой. Мутанты с нерегулярным соцветием скрещивали с сортами, обладающими классической формой колоса.

2. Усилить и совместить интересующие признаки. Так скрещивание между собой ароматных мутантов приводило к усилению аромата, скрещивание мутантов с различным ароматом приводило к появлению форм с промежуточными характеристиками. Н. И. Вавилов указывал, что успех селекционной работы зависит прежде всего от исходного материала. Исходный материал — это разнообразие форм (виды, формы с легким ароматом, такие, как Кентавр 455.

3. Создать новые комбинации взаимодействия генов. Мутантный ген в новой генетической среде может проявлять новое, совершенно необычное выражение. В результате взаимодействия генов может быть суммирование эффектов, что очень ценно для селекционера. Так, удалось создать формы гладиолуса с усиленной махровостью: Глория 400, Хоровод 400, Мистерия 400. Скрещивание мутантов с лучшими сортами мировой селекции приводило к созданию новых вспышек изменчивости, представляя отличный материал для отбора.

4. Улучшить имеющиеся сорта. Для этого скрещивали мутанты, выделенные от одних и тех же сортов, или мутант с исходным сортом, что позволяло улучшить сорт и получить мутант, не затрагивая ценного комплекса других признаков сорта.

5. Модифицировать сорта и формы, особенно при обработке органов вегетативного размножения, улучшив их приспособленность к условиям произрастания, улучшив их устойчивость к болезням и вредителям, а также к неблагоприятным условиям окружающей среды.

6. Расширить спектр изменчивости за счет рекомбинации генов и отобрать нужные формы.

Таким образом, экспериментальный мутагенез и рекомбинация генов, отбор и гибридизация послужили важными методами в создании оригинального исходного материала гладиолуса.

ИСХОДНЫЙ МАТЕРИАЛ

Понятие исходного материала

В основе понятия исходного материала для селекции лежит теория Н. И. Вавилова (1935) о центрах происхождения видового разнообразия и параллелизме в изменчивости. Н. И. Вавилов указывал, что успех селекционной работы зависит прежде всего от исходного материала. Исходный материал — это разнообразие форм (виды, формы, имеющиеся в природе и созданные искусственным путем — гибридизацией, индуцированным мутагенезом и рекомбинацией генов), применяемых для выведения новых сортов.

В связи с поставленной задачей создания нового оригинального исходного материала гладиолуса были намечены пути и этапы ее реализации с преимущественным использованием для расширения спектра генетической изменчивости методов индуцированного мутагенеза и рекомбинации генов. Важнейшим в создании исходного материала является генофонд, включающий генисточники и доноры декоративных, хозяйственно полезных признаков и биологических свойств, а также сорта-реципиенты.

Дикорастущие виды гладиолуса

Дикорастущие виды гладиолуса недостаточно используются в селекции, хотя многие из них могут быть генисточниками весьма ценных признаков. Африканские виды произрастают во влажных местах с теплым морским климатом, цветут в основном в зимний период и могут применяться для создания сортов, цветущих под стеклом, что особенно выгодно в сочетании с летнецветущими гладиолусами. Интересны для создания обсадочных сортов низкорослые формы, достигающие высоты 15 см.

Нами создана группа короткостебельных форм с длиной стебля 20—25 см (238-86 (443), 230-87 (443)).

Большой интерес представляет вид *G. guenzii*, образующий вечнозеленые заросли на дюнах в Южной Африке.

Он может стать генисточником создания многолетних растений для закрытого грунта. Есть виды — хамелеоны (*G. Hiascaeus*), изменяющие окраску от кремово-желтой в утреннюю ясную погоду до розовато-лиловой в сумерки. При введении их генов в современные гладиолусы можно было бы получить цветы, изменяющие окраску в вазе. В данном исходном материале имеются некоторые формы, изменяющие окраску в онтогенезе от белой до розовой (Фрегат 500), от розовой до пурпурной (Хамелеон 44).

Клубнелуковицы одного из видов (*G. edulis*) давно употребляют в пищу. Этот вид может быть генисточником для создания универсальных гладиолусов, используемых как декоративная и продовольственная культура.

Африканские виды — диплоиды, со слабой зимостойкостью, но по мере продвижения гладиолуса на север зимостойкость его увеличивается. Увеличивается и зимостойкость. Наиболее зимостойким из видов средней полосы является *G. bizantinus*. Он хорошо перезимовывает при посадке в грунт осенью. Он перезимовывает и в средней полосе, но с укрытием. Перечисленные виды могут быть использованы в качестве генисточников зимостойких форм гладиолуса с посадкой клубнелуковиц осенью, что исключает затраты на хранение клубнелуковиц в данный период.

Есть виды соле- и влагоустойчивые (например, *G. Philus Boise et Heldr.*), которые могут быть генисточниками создания солеустойчивых форм. Они могут произрастать на солончаках и засоленных поливных землях, влагоустойчивые и зимостойкие (*G. palustris* и др.).

У многих видов оригинальная окраска цветков — однотонная или многоцветная с красивыми мазками и пятнами в зеве (*G. levesiae*, *G. orchidiflorus*, *G. papilio*, *G. termeyeri*). Могут представлять интерес и виды с большим количеством бутонов в соцветии. Так, у вида *G. sece-villosus* Hook. их до 30, а у *G. oppositiflorus* — до 40. В нашем исходном материале уже имеются высокодекоративные формы с количеством бутонов в соцветии более 30 (табл. 8).

Некоторые виды являются генисточниками устойчивыми ко многим болезням гладиолуса, например *G. reginalis* Baker. К сожалению, большое количество видов находится на грани вымирания и занесено в перечень исчезающих растений.

Доноры и генисточники декоративных и хозяйственно ценных признаков нового исходного материала гладиолуса

| Признак | Донор | Генисточник |
|---|---|--|
| 1 | 2 | 3 |
| Длинное соцветие (80—90 см) | Красная Гвардия 456, Вождь Краснокожих 556, Стрела Амура 535 | Гулливёр 554, Ваша Светлость 534, Ансамбль 570, Эшелон 433, Снежный Вихрь 500 |
| Большое количество одновременно раскрытых цветков (12—18) | Плеяда 471, Аполлон 500 | Эшелон 433, Ваша Светлость 534, Патрия 574, Ансамбль 570, Зеркало Венеры 575, Блик 570, Золотой Эшелон 530 (рис. 7, вкл.), Караван 400, Аполлон Бельведерский 500, Царская Невеста 564, Молдавский Напев 458, Клеопатра 510, Гимнастика 410, Золотой Эшелон 530, Красная Птица 554, Поэма 532, Амур 354, Танцовщица 463 (рис. 8, вкл.) |
| Плотная фактура долей околоцветника | Млечный Путь 400, Эшелон 433, Коралловый Риф 535, Мелодия 545, Белое Море 553 | Жар-птица 554, Поэма 532, Нежность 462, Увертюра 533, Ледяной Дом 501, Коралловый Риф 535, Красный Сарфан 455, Стрелец 455, Карнавал 533 |
| Гофрированность | Клеопатра 510, Самбо 536, Улан 535 | Тарантелла 433, Экзот 474 |
| Бахромчатость | Бахрома 533 | Гулливёр 554, Эшелон 433, Ваша Светлость 534, Ансамбль 570, Титаник 570 (рис. 9, вкл.), Золотой Эшелон 530 |
| Большое количество бутонов (28—35) | Красная линия 556 | Тихий Океан 582, Антей 554, Царица 560 |
| Крупные размеры цветка (до 20 см) | Буревестник 500, Патрия 574 | Араб 558, Арабеска 458, Стикс 458, Ночка 558, Африка 558, Антрацит 558, Цыган 558 |
| Окраска черно-красная | Молдова 558, Мавр 558, Молдавский Напев 458 | Тихий Океан 582, Голубая Лента 481, Голубой Карбункул 584, Синий Пик 587, Голубой Влюб 485, Голубены 585, Синеглазка 585 |
| голубая и синяя | Южная Ночь 558, Тихий Океан 584, Океан 584, Нистру 486, Посейдон 585 | Зеленый Оазис 443, Контраст 463, Золотой Принс 577, Красное и Белое 555, Гротеск 501, Красная Бабочка 501, Несси 599, Золотое Кольцо 457 (рис. 11, вкл.), Лампас 557 (рис. 12, вкл.), Гусар 593, Фрумос 533, |
| многоцветная | Триптих 401, Марсианка 571 (рис. 10, вкл.), Кристинушка 401 | |

| | 1 | 2 | 3 |
|--|--|---|--|
| | | | Аэлита 571, Золотое Руно Белое Море 553 |
| Аромат | | | |
| кофейный | Кофейный Аромат 525, Душистый Край 533 | | Душистое Облако 425 |
| цветочный | Полевой Аромат 533, Ароматный Волшебник 435, Королева Аромата 534, Нимфа 535 | | Элексир 563, Ароматный Пикеток 463, Ароматная Новь 534, Душистое Облако 425, Степь 554, Гвоздичный Аромат 525, Черный Принц 554, Душистый Табачок 578, Звездный Путь 554 |
| фруктовый | Фруктовый Аромат 510 | | Дикий Мед 433 |
| медовый | | | |
| Ремонтантность | Мустанг 558, Марафон 511, Букет 554 | | Молдавский Сувенир 511, Скерцо 443, Ралли 443, Аэрбика 443, Гимнастика 401 |
| Муаровость | Рамзес 495, Венец 557 | | К звездам 557, Пурпурный Муар 579 (рис. 13, вкл.), Среневый Штрих 575, Абрис (рис. 14, вкл.), Клио 455, Дракона 565 |
| Махровость | Изморозь 444, МДД 500, Снеговик 400 | | Снежная Фантазия 400, Хорват 400, Аврора 500 |
| Короткостебельность | | | Короткостебельный 1-433, Короткостебельный 2-433, Короткостебельный 3-433 |
| Высокая всхожесть клубнепочек | Гранатовый Браслет 554, Ароматная Девушка 566 | | Шалфейный Аромат 434, Дракона 565 |
| Высокий коэффициент размножения | Рамзес 595, Ароматная Девушка 566 | | Раунд 575, Год Дракона 565 |
| Образование клубнелуковиц вместо клубнепочек | Рамзес 595 | | |
| Лежкость клубнелуковиц при хранении | Утес 500 | | |
| Раннеспелость | Ранняя Птица 453, Старинный Водень 511, Гранатовый Браслет 556 | | Весенний Аромат 554, Чайка 400, Ранний Гость 410 (85 дней), Пламень 554 |

Межвидовые и отдаленные гибриды

К межвидовым относятся культурные гибридные виды зимне-весенним ритмом развития (*G.x colvillei*, *G.x papus*, *G.x haarlemensis*, *G.x tubergenii*), к отдаленным гибридам — *Homoglag*. Их ценные признаки — зимне-весенний ритм развития и устойчивость к болезням.

Другие виды и роды

Наиболее перспективным родом в селекции является цидантера, а также гибриды, созданные с ее участием. На донор цветочного аромата и устойчивости к болезням, близок к гладиолусу в этом отношении *Homoglossum giori*, который можно скрещивать с видами гладиолуса, который может быть генисточником создания сортов, вступивших в ноябрь—декабрь.

G. primum Baker и гибриды, созданные с его участием, могут служить генисточником устойчивости к болезням и раннего цветения.

G. hybridum hort. включает в себя все разнообразие сортов современного сортамента. Наибольшее значение для современных сортов приобретает декоративность. Доработками высокой декоративности (гофрированность, плотная фактура долей околоцветника, длинное соцветие, большое количество одновременно раскрытых цветков) являются сорта североамериканской селекции. Многие из них по декоративным признакам могут быть сортами-реципиентами (их недостаток — слабая устойчивость к болезням).

Более устойчивы к болезням голландские сорта, но у них в основном гладкие доли околоцветника.

Создание исходного материала на современном этапе мировой селекции гладиолуса проводится в основном методом межсортовой гибридизации, что снижает генетический потенциал растений и их устойчивость к болезням. Отдаленная гибридизация применяется крайне редко (Былов, Гринкевич, 1978; Адамович, 1983), однако из-за оминирования диких признаков по декоративности исходный материал значительно уступает созданному с помощью межсортовой гибридизации и не имеет практического значения.

В связи с поставленной нами задачей создания нового оригинального исходного материала были намечены пути ее реализации.

I. этап. Создание генофонда. Собрана коллекция ременных сортов, включающая свыше 500 сортов из различных районов мира с учетом принципа экологической отдаленности (США, Канада, Австралия, Голландия, Чехословакия и т. д.), а также из СССР — Прибалтика, центральная и южная часть СССР. Подбор материала проводится по признакам, представляющим интерес для селекции. Это ранние формы, гофрированные с длинными соцветиями, с большим количеством одновременно распускающихся цветков, с различной окраской, плотной фактурой лепестков и др. Имеются виды и межвидовые гибриды (свыше 20 образцов), другие роды и их гибриды (ацидантера двухцветная и ее разновидности — Ацидантера Красавица с красными клубнечками, гладиолусы Лаки Стар и ее гибриды). Ежегодно коллекция пополняется 50—100 образцами, столько же из нее выводится.

Работа с современным материалом позволяет получать формы, не уступающие зарубежным, а по многим признакам и превосходящие их. Здесь же идет изучение материала, выделение генисточников, реципиентов.

II этап. Гибридизация. Подбирали исходные пары скрещивания с учетом экологической отдаленности, высокой жизнеспособности, высокого коэффициента размножения, обладающие повышенной декоративностью и оригинальностью. Пары подбирали по следующим принципам:

1. Лучшие взаимодополняющие сорта, отличающиеся комплексом декоративных, хозяйственно ценных признаков и биологических свойств. Отбор проводили на основе родительских признаков (например, гофрированности и длинном колосе).

2. Скрещивание с использованием сортов-реципиента и форм, обладающих хотя бы одним сильно выраженным признаком, которого не достает сорту-реципиенту. Скрещивали с учетом признаков сорта-реципиента и исходных форм. На этом же этапе проводили отдаленную гибридизацию с отбором необходимых генисточников.

III этап. Индуцированный мутагенез и рекомбинация. Проводили обработку мутагенными факторами отдаленного на первых этапах материала — клубнелуковиц, клубнечек, пыльцы, семян, гибридных семян F_1 , бутонов на стадии мейоза. Отбор вели по признакам, заданным программой.

IV этап. Использование мутантов и рекомбинантов в поэтапных скрещиваниях для усиления и последовательного закрепления желаемых признаков.

1. Скрещивание тантов между собой для усиления селектуемого признака. Например, ароматных мутантов, что привело к созданию форм с очень сильным ароматом.

2. Скрещивание мутантов и форм, полученных на их основе, по признакам сорта-реципиента и мутанта с максимальным выражением. Например, скрещивание высокодекоративных сортов североамериканской селекции с ароматными мутантами, что дало возможность значительно повысить декоративность ароматных форм.

3. Скрещивание форм, полученных на основе мутантов, с отдаленными гибридами для создания исходного материала на разнообразной генетической основе (рис. 15, д.). Использование непосредственно диких видов на

этом этапе нецелесообразно, поскольку это значительно снижает от желаемого результата. Такие сложноступенчатые скрещивания позволяют присоединять признаки дикорастущих форм к признакам дикарей. Отбор проводится

с выделением исходного материала с максимальной выраженностью желаемых признаков. Так была получена серия высокодекоративных ароматных, устойчивых к болезням форм. Например, Душистый Табачок 578, Нимфетта 535, Ароматный Эюд 563 и другие, ставшие чемпионами различных выставок.

Всего за 1970—1988 гг. было выделено свыше 3500 перспективных форм из более чем 100 тысяч проанализированных растений. Около 1500 было выбраковано на первых этапах сортоизучения. В настоящее время в изучении находится свыше 2000 номеров. В экспериментальном

использовано 40 тысяч растений, выделено 40 мутантов и 900 номеров на основе гибридизации с новыми формами. Многие из форм являются генисточниками и донорами ценных признаков, многие используются в качестве реципиентов. Наиболее ценные доноры, генисточки показаны на табл. 8.

Характерными чертами нового исходного материала являются следующие:

1. Он позволяет выделить новые направления селекционной работы: ароматные, ремонтантные, махровые, мутовчатые, короткостебельные (обсадочные).

2. Созданы новые сорта-реципиенты, доноры и генисточки.

Модель промышленного сорта гладиолуса

По декоративным признакам: форма цветка, долей цветочника, длина и форма соцветия; окраска — пестрые, черные, синие, голубые, с различной окраской долей цветка и внутреннего круга, двухцветные с неожиданной окраской (розовая с зеленым пятном в зеве, белые с желтым желтым и зеленым пятном, пурпурные с желтым пятном, красные и коричневые с золотистым кантом, голубые с синим кантом, розовые с красным кантом, сиреневые с темным кантом, красные и черные с широким белым и пепельным кантом, многоцветные с различной окраской и др.).

По хозяйственно ценным признакам: раннеспелые, позднеспелые; транспортабельные, с плотной фактурой, короткой трубкой цветков и плотным их прикреплением, с длительным сроком хранения среза и быстрой восстановлением тургора после перевозки, со способностью бутонов быстро распускаться после среза соцветия; с ним распустившимся цветком; с высоким коэффициентом размножения.

Перечисленные черты нового исходного материала позволили создать модель промышленного сорта гладиолуса (табл. 9). Наиболее важным для промышленного сорта является высокая декоративность, складывающаяся из ряда признаков: окраски и формы цветка, длины и формы соцветия. Окраска современных сортов должна быть достаточно яркой, преимущественно однотонной, возможны и многоцветность, необычные сочетания цветов. Из однотонных наиболее перспективны красные, сиреневые, розовые, белые; из многоцветных — с кантом различных расцветок и оригинальные сочетания по окраске пятно и основной фон (например, у белых, пурпурных, фиолетовых — зеленое пятно на цветке).

Доли околоцветника должны быть плотной фактуры, искрящейся или бархатистой по поверхности различной степенью выраженности гофрировки по всей доле. Бахрома должна располагаться поперек в виде разрезов или игольчатых выступов. Цветок должен быть открыт (отогнутыми назад долями округлой формы), с короткой трубкой и плотным прикреплением к стеблю, расположен под углом 45—90° к цветоносу. Это все для него и транспортабельным, поскольку при таких качествах он меньше повреждается при перевозке.

Так как гладиолусы с крупными цветками пользуются повышенным спросом, то в модели сорта приведены

| Признак | Характеристика признака |
|---|---|
| <i>Декоративные:</i> Форма долей околоцветника | Гофрированные или бахромчатые с плотной фактурой |
| Форма цветка | Широко открытый, округлый, с укороченной трубкой |
| Расположение цветка | Под углом 45—90° к цветоносу |
| Величина цветка | 12—16 см |
| Длина соцветия | 75—90 см |
| Форма соцветия | Двухрядное с плотной укладкой цветков |
| Количество бутонов | 25—30 шт. |
| Количество одноцветных раскрытых цветков | 10—16 шт. |
| Окраска | Яркая однотонная (белая, лососевая, розовая, красная, черно-красная, розово-малиновая, темно-малиновая, сиреневая, пурпурная, голубая, синяя); яркая многоцветная оригинального сочетания, с каймой различных расцветок |
| Высота растения | 140—180 см |
| <i>Хозяйственно полезные:</i> Устойчивость к болезням (фузариоз, бактериоз, гнили) | Средняя и высокая — 3—4 балла |
| Устойчивость к неблагоприятным условиям внешней среды | Не блекнут под дождем, не выгорают при высоких температурах |
| Устойчивость к размножению: | |
| Клубнелуковиц с одного растения | 2—3 шт. |
| Крупных клубнелуковиц | 50—100 шт. |
| Схожесть клубнелуковиц | Не менее 70% |
| Урожай клубнелуковиц из клубнелуковиц | Не менее второго разбора за один сезон |
| Бразование товарных цветочных клубнелуковиц при размножении | Из мелких клубнелуковиц 3—4-го разбора |
| Прикрепление клубнелуковиц к клубнелуковичной ветви | Хорошая. Отпад не более 10% |
| Устойчивость в срезе | Прочное, позволяющее сократить период клубнелуковиц при выкопке |
| Транспортабельность | Длительная (не менее 5 дней) |
| Бетонос | Высокая. Интенсивность окраски цветков при перевозке не теряется. Цветки быстро восстанавливают тургор и форму. Бутоны способны распускаться после среза соцветия с 1—2 цветками |
| Роки цветения | Прочный, с большим количеством механических тканей |
| | Ранние сорта — 55—65 дней |
| | Средние сорта — 66—96 дней |

мальные размеры крупного цветка, способного образовывать изящное соцветие. Длина соцветия современного гладиолуса должна быть достаточно большой, чтобы содержать 26—30 бутонов, из которых половина должны быть раскрыты. Большое количество бутонов и одновременно раскрытых цветков в колосе способствуют поддержанию сокоя декоративности даже при удалении 6—10 нижних отцветших цветков, что особенно важно при транспортировке цветов. Высота растения при таком длинном соцветии должна быть достаточно большой для обеспечения пропорциональности всего растения, а стебель достаточно длинный при срезе (40—50 см) и для того, чтобы его вала еще надземная часть с 4—5 листьями. Если соцветие будет равно половине высоты, то высота растения должна составлять 140—150 см.

К наиболее важным хозяйственно ценным признакам относятся устойчивость к болезням и неблагоприятным условиям среды, а также лежкость клубнелуковиц. Современные сорта гладиолуса сильно поражаются болезнями, из которых наибольший ущерб наносит фузариоз. Поэтому сорт должен быть устойчив к фузариозу и по данному признаку должен превосходить районированные сорта. Большое значение имеет лежкость клубнелуковиц, поскольку отход при хранении составляет по некоторым сортам 30—50%. Лежкость приобретает особенно большое значение в неблагоприятных условиях хранения посадочного материала. Сорт в период цветения должен быть устойчив к влиянию повышенной влажности (дождь, роса), повышенной температуры. Повышенная влажность устойчивых сортов вызывает отмирание тканей долей цветоветника, при росе появляются белые пятна; повышенная температура дает искривление стебля и колоса, а также, особенно у темных сортов, подгорают с краев и теряют окраску (выгорают), что снижает их декоративность.

При размножении важными признаками являются высокий коэффициент размножения, повышенная всхожесть и возможность получения товарных клубнелуковиц за один сезон. У большинства сортов коэффициент размножения невысокий, клубнепочки имеют низкую всхожесть — до 50% и ниже — и за сезон образуют, как правило, клубнелуковицы 3—4-го, реже 2-го разбора. Большое значение имеет способность гладиолуса образовывать товарные соцветия из мелких клубнелуковиц (3—4-го разбора) и крупных клубнепочек. К сожалению, в современ-

Одежда сорта будущего

| Признак | Характеристика признака |
|--------------------------|--|
| Устойчивость к болезням | Получение за сезон до трех срезов с 1 стебля и до трех стеблей с 1 клубнелуковицы |
| Устойчивость к фузариозу | Получение за сезон 3—4 замещающих клубнелуковиц, 4—6 клубнелуковиц вместо клубнепочек и до 100 крупных клубнепочек |
| Устойчивость к фузариозу | Четкий приятный аромат 50—60 дней |
| Устойчивость к фузариозу | Яркая, праздничная, чистая или многоцветная; чисто голубая, синяя, черная, с широким кантом — голубым, красным, золотистым, серебристым, пепельным. Различная окраска долей внешнего и внутреннего круга |
| Устойчивость к фузариозу | К вредителям и болезням 4—5 баллов. Высокая — к вирусам |
| Устойчивость к фузариозу | Короткая трубка, сохранность окраски, быстрое восстановление тургора, хорошее распускание из бутонов при срезе с 1—2 раскрытыми цветками |

ном ассортименте лишь небольшая часть сортов обладает такой способностью.

Транспортability сорта зависит от многих факторов, а именно: прочности фактуры цветка и прикрепления его к цветоносу, способности быстро восстанавливать тургор и форму после транспортировки, способности бутонов распускаться после срезе с 1—2 раскрытыми цветками, способности сорта не изменять окраски после длительной транспортировки. Следует отметить также и сохранность соцветия в срезе. При современных масштабах промышленного цветоводства не всегда бывает возможность сразу реализовать всю продукцию, в данном случае сохранность в срезе приобретает особое значение. Важна длительная сохранность цветов в вазе.

Для сортов гладиолуса в условиях, когда сроки цветения можно регулировать временем посадки клубнелуковиц, большое значение имеют ранние и средние сорта, которые возможно культивировать во всех зонах земледелия. Поздние сорта в основном пригодны для юга. В связи с этим при селекции главное внимание нужно уделять созданию ранних и средних сортов. Предложенная модель гладиолуса отражает параметры лучших сортов новейшего ассортимента.

Созданный исходный материал позволяет разработать модель сорта будущего (табл. 10). Основное внимание уделяется повышению продуктивности — это и высокий урожай соцветия за счет ремонтантности, и повышенный урожай посадочного материала за счет увеличения коэффициента размножения, и устойчивость к болезням. В условно, сорта будущего должны быть ароматными, с яркой разнообразной окраской и обладать высокой транспортабельностью с длительным сроком хранения в среднем.

Весь созданный исходный материал позволил перейти непосредственно к созданию новых сортов. На Всесоюзном конкурсе СССР 50 сортов уже получили высокие оценки и готовы к передаче в государственное сортоиспытание.

ГИБРИДИЗАЦИЯ (типы скрещивания)

Инбридинг. Самоопыление у гладиолуса проводили с целью определения самофертильности сортов, расщепления и степени депрессии в результате инбридинга. Самоопыление, по сути, является вторым генеративным поколением, поскольку сортоклон обычно получают методом межсортовой гибридизации и выделяют в F_1 .

Установлено, что самофертильность у гладиолуса очень низкая: из 100 проанализированных сортов лишь 30 завязывали семена, которые были шуплыми, со значительно меньшей массой. Так, если у гибридных семян масса 1000 семян была 7,5 г, то у семян от самоопыления — 5,5—6,0 г. Сильного снижения жизнеспособности от самоопыления не обнаружено, так как и после самоопыления в потомстве сохранялась высокая гетерозиготность. В среднем снижалась высота растений, уменьшался коэффициент размножения, ухудшалась декоративность (табл. 11).

При самоопылении по всем сортам высота растений в потомстве снижается, в то время как при межсортовом скрещивании она может превышать среднее (первый случай), приближаться к более сильнорослому партнеру (второй случай) или превосходить родительские пары (третий случай). При самоопылении потомство получается более выравненным, чем при межсортовом скрещивании, что видно по коэффициенту вариации. Так, в первом варианте при межсортовом скрещивании коэффициент вариации равен 11,4, а при инбридинге — 8,5. При инбридинге появляется депрессия (до 19,1% во втором варианте), в то время как при межсортовом скрещивании — частичное доминирование (первый, второй вариант) или гетерозис (третий вариант). Следует отметить, что в третьем варианте скрещивания проводили с участием форм, созданных на основе отдаленной гибридизации (эстафета), что и повлекло за собой гетерозис.

Однако в потомстве от самоопыления встречаются отдельные экземпляры, значительно превосходящие по определенному признаку родительские сорта. Так, в потомстве

Изменение высоты растений гладиолуса при инбридинге и межсортовых скрещиваниях

Таблица 11

| Вариант | Тип опыления | Количество цветков на шт. | Средняя высота, см | | Характеристика потомства | | | | | |
|------------------------------------|--------------|---------------------------|--------------------|-------|--------------------------|----------|------|---------------|--------------|--------------|
| | | | мать | отец | высота, см | σ | св | доминирование | гетерозис, % | депрессия, % |
| 1. Костер 554 × Костер 554 | | 37 | 133,3 | 133,3 | 120,0 ± 1,70 | 10,2 | 8,5 | — | — | 12,7 |
| Костер 554 × Вожль-Краснокожих 556 | | 50 | 133,3 | 140,3 | 137,3 ± 2,24 | 15,7 | 11,4 | 0,3 | — | — |
| 2. Соната 484 × Соната 484 | | 51 | 125,3 | 125,3 | 105,2 ± 1,61 | 11,3 | 10,5 | — | — | 19,1 |
| Соната 484 × Пятый Океан 585 | | 65 | 125,3 | 170,3 | 150,7 ± 2,56 | 20,5 | 13,6 | 0,1 | — | — |
| 3. Эстафета 554 × Эстафета 554 | | 35 | 142,2 | 142,2 | 125,1 ± 1,40 | 8,4 | 6,7 | — | — | 13,6 |
| Эстафета 554 × Кофейный Аромат | | 80 | 142,2 | 140,0 | 145,5 ± 1,57 | 14,2 | 9,7 | 4,0 | 2,3 | — |

от самоопыления некоторых форм выделены такие мощные сеянцы, как Д-233-78 (34-130 × 34-130), 273-78 (Акация × Акация) и др.

Нами проведено самоопыление гладантеры с целью получения расщепления на ацидантерные и гладиолусные формы, но потомство в целом имело признаки гладантеры, только было более низкорослое и с цветками меньшего размера.

При самоопылении ряда ароматных форм появились сеянцы с усиленным ароматом по сравнению с исходной формой. Потомство от самоопыления по окраске дает формы, близкие к исходной. Так, от белых, если они гомозиготны, потомство получается белое. Если присутствуют доминантные гены, то в потомстве могут быть выделены слабоокрашенные формы.

При самоопылении сорта Юбилейный 500 соотношение слабоокрашенных (розовых) и белых было 2,6:1, что близко к теоретически ожидаемому при симплексе Аааа 3:1. В этом же потомстве был выделен бледно-розовый гетерозисный номер 60-156 (540), ставший родоначальником многих бледно-розовых и белых форм. У сорта Спринт 552 удалось установить в потомстве расщепление окрашенных (в основном светло-красных) и белых сеянцев в соотношении 34,3:1, что близко к расщеплению при самоопылении дуплекса ААаа 35:1. У других красных сортов белых сеянцев выделено не было, что указывает на конституцию их генотипа — триплекс (Ширлей Коль 554) или квадруплекс (Ретро 456).

Свободное опыление. Сеянцы, полученные от свободного опыления, значительно уступали по декоративности сортам, от которых они были получены. У них ухудшалась форма цветка, исчезала регулярность соцветия, доли околоцветника принимали заостренный вид, удлинялась трубка цветка. Отбор в потомстве от свободного опыления незначителен и носит случайный характер.

Межсортовые скрещивания — это основной тип скрещиваний, при котором получено все разнообразие современных сортов. Проведено изучение наследования ряда важных в декоративном отношении признаков, в том числе длины соцветия, количества бутонов, величины цветка в первом и втором поколениях (табл. 12). Эксперименты проводили на сортах с альтернативными признаками: по длине соцветия: Совран 500 — с длинным соцветием, Геркулес 500 — с коротким; по количеству бутонов: Афина 545 — с большим количеством, Лебединая Песня —

Таблица 12
Характеристика межсортовых гибридов гладиолуса в F₁ и F₂ по длине соцветия, количеству бутонов, величине цветка

| Гибридная комбинация | Среднее | | F ₁ | | | | F ₂ | | | | Де-прессия, % |
|--------------------------------|---------|------|---------------------------|-------------|------|------|---------------------------|-------------|------|------|---------------|
| | мать | отец | количес-тво се-янцев, шт. | M±m | σ | cv | количес-тво се-янцев, шт. | M±m | σ | cv | |
| | | | | | | | | | | | |
| <i>Длина соцветия, см</i> | | | | | | | | | | | |
| Соврин 500 × Геркулес 500 | 75,3 | 50,2 | 35 | 67,1 ± 1,00 | 9,5 | 14,2 | 30 | 60,2 ± 1,32 | 7,3 | 12,1 | 11,2 |
| Геркулес 500 × Соврин 500 | 50,2 | 75,3 | 70 | 55,5 ± 0,88 | 7,4 | 13,3 | 40 | 50,3 ± 0,98 | 6,2 | 12,1 | 13,3 |
| <i>Количество бутонов, шт.</i> | | | | | | | | | | | |
| Афина 545 × Лебедина Песня 433 | 25,2 | 15,1 | 30 | 19,5 ± 0,30 | 1,72 | 8,8 | 31 | 19,4 ± 0,23 | 1,30 | 6,5 | 0,5 |
| Лебедина Песня 433 × Афина 545 | 15,1 | 25,2 | 65 | 16,3 ± 0,20 | 1,61 | 9,7 | 42 | 15,5 ± 0,17 | 1,12 | 7,2 | 5,1 |

Величина цветка, см

| Факел 555 × Антарес 456 | Среднее | | F ₁ | | | | F ₂ | | | | Де-прессия, % |
|----------------------------|---------|------|---------------------------|-------------|------|------|---------------------------|-------------|------|-----|---------------|
| | мать | отец | количес-тво се-янцев, шт. | M±m | σ | cv | количес-тво се-янцев, шт. | M±m | σ | cv | |
| | | | | | | | | | | | |
| <i>Величина цветка, см</i> | | | | | | | | | | | |
| Факел 555 × Антарес 456 | 16,2 | 11,7 | 52 | 14,0 ± 0,21 | 1,52 | 10,8 | 32 | 12,1 ± 0,29 | 1,10 | 9,0 | 16,2 |

малым; по величине цветка: Факел — с гигантским цветком, Антарес — с крупным цветком. Скрещивания проведены реципрокно.

В F₁ по всем изучаемым признакам отмечено усреднение величин по сравнению с исходными парами, причем казывается материнский эффект, т. е. средняя величина признака F₁ приближается к материнской. В F₂ наблюдали снижение величины признака и приближение ее к родителю с меньшими величинами признака. По всем комбинациям в F₂ варибельность признака была значительно меньше и отмечена депрессия от 0,5 до 16,2%. Отбор перспективных сеянцев в F₁ и F₂ по наибольшей величине признака также выявил влияние материнского эффекта (табл. 13) и четко показал, что его необходимо вести в F₁, так как в F₂ у гладиолуса он мало результативен.

Анализирующие скрещивания. Проводили для идентификации генотипа. Известно, что их проводят при скрещивании искомой формы с полным рецессивом. Наиболее удобны маркерные признаком для этих целей являются пигменты. В качестве полного рецессива по данному предарительного опыта на расщепление при самоопылении зят белоцветковый сорт Моунт Эверест 500. Анализировали красноцветковые сорта различного тона — от светло-розового до темно-красного. Следует отметить, что эти сорта выбраны из более чем 15 проанализированных расцветковых сортов. При скрещивании полного рецессива с красными гладиолусами наблюдается как бы разделение окраски основного количества сеянцев, т. е. у расных сортов отмечено появление лососевых, оранжевых, светло-красных и даже малиновых, но основное количество приходится все же на долю красных со сдвигом более светлый тон. У некоторых сортов могут выщепиться белые (полные рецессивы). По соотношению количества окрашенных сеянцев к белым можно определить энотип анализируемого сорта.

Так, при анализирующем скрещивании сортов Нота 556 (темно-красный) × Моунт Эверест 500 соотношение было 2:0, т. е. белоцветковые формы не выщепились. Это свидетельствует о том, что Нота 556 может быть полным доминантом или триплексом (табл. 14). Комбинация сортов звездный Путь 552 (светло-красный) × Моунт Эверест 500 дала соотношение 5:1, т. е. Звездный Путь — дуплекс. Сорт Октотбрие 551 (бледно-красный) дал расщепление 4:1,0, что близко к теоретически ожидаемому при симплексе 1:1. Кроме решения теоретических вопросов, приве-

| Гибридная комбинация | F ₁ | | F ₂ | |
|--------------------------------|-----------------------|------|-----------------------|-----|
| | количество семян, шт. | % | количество семян, шт. | % |
| | отобрано семян | | отобранных семян | |
| | шт. | % | шт. | % |
| Соврин 500 × Геркулес 500 | 35 | 20,0 | 30 | 6,6 |
| Геркулес 500 × Соврин 500 | 70 | 10,0 | 0 | 0 |
| Афина 545 × Лебедина Песня 433 | 30 | 30,0 | 31 | 3,2 |
| Лебедина Песня 433 × Афина 545 | 65 | 15,3 | 42 | 0 |
| Факел 555 × Ангарес 456 | 52 | 22,2 | 32 | 9,3 |
| Ангарес 456 × Факел 555 | 61 | 20,3 | 50 | 8,0 |

Расщепление по окраске у гладиолуса при анализирующем скрещивании

| Гибридная комбинация | Распределение семян по окраске | | | | | | Соотношение окрашенных и белых | | | | | | |
|----------------------|--------------------------------|---|------------------|-----|-----------|------|--------------------------------|---------|---|-----------|----|---|------|
| | белая | | лососево-розовая | | оранжевая | | | красная | | малиновая | | | |
| | шт. | % | шт. | % | шт. | % | | шт. | % | шт. | % | | |
| Цота 556 × Моунт | 0 | 0 | 5 | 6,1 | 22 | 26,1 | 51 | 62,2 | 4 | 4,9 | 82 | 0 | 82,0 |
| Энерст 500 | | | | | | | | | | | | | |
| Звезда 500 | | | | | | | | | | | | | |
| Звезда 500 × Моунт | | | | | | | | | | | | | |

ИНДУЦИРОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ГЛАДИОЛУСА

Чувствительность гладиолуса к мутагенным факторам

Под чувствительностью, или резистентностью, понимают реакцию организма на воздействие мутагенами, поражающуюся в изменении обмена веществ, ферментативных процессов, митотической активности, клеточного деления. Небольшие дозы стимулируют перечисленные процессы, большие — угнетают и могут привести к летальному исходу. Существует четкая зависимость выхода мутаций и доз (Черный, 1966; Зоз, 1971). Для радиации доза складывается из мощности дозы и экспозиции, хранения семян (старение семян) (Навашин, 1933). С увеличением дозы количество мутаций возрастает определенного уровня, а затем падает за счет повреждения дающего действия мутагенных факторов. Следовательно, правильно определенной чувствительности, правильная выбранной дозы зависит успех мутационных исследований.

За критерий чувствительности при воздействии и химическими мутагенами принимают всхожесть и выживаемость растений, подавление темпов роста, стерильности и количество нарушений хромосом в митозе (Валева, 1969). В большинстве работ за критерий чувствительности принимается всхожесть и выживаемость растений в первом поколении M_1 после обработки (Преображенская, 1971). При этом за чувствительность к химическим мутагенам принимают лабораторные и полевую всхожесть (Зоз, 1971), изучают стимулирующие, мутагенные и летальные дозы. За мутагенные принимают дозы, при которых выживают до 30% (жесткие дозы) (Gaul, Mittelstenschad, 1960) или 50% растений (Stensgaard, 1961), но такие дозы вызывают повышенное количество стерильных форм со слабой жизнеспособностью. Их трудно использовать в селекции. Наиболее широко применяют средние дозы с выживаемостью 50—100% растений, при которых наблюдают наибольший выход хозяйственно ценных мутаций (Зоз, 1971; Шварников, Черный, 1961).

Чувствительность растений к радиации зависит от различных модифицирующих факторов. Большое влияние на чувствительность оказывает влажность. Так, при облучении с увеличением влажности семян количество хромосомных aberrаций увеличивается (Caldecott, 1958, Батыгин, Савин, 1966). Существенное влияние оказывает и фаза клеточного цикла. Наиболее чувствительна синтетическая стадия S (Сидоров, Соколов, 1966; Шевченко, 1966). Клетки данной стадии G_1 (период редупликации) и закан-

чивающие этот период клетки G_2 обнаружены в наклонившихся семенях (Беличенко, Нгуен Хью Нгиа, 1968). Таким образом, наклонившиеся семена более чувствительны к радиации, чем сухие.

На чувствительность оказывает влияние и температура, с повышением которой снижаются частота мутаций и хромосомных aberrаций (Sax, Enzman, 1939; Lea, 1955), кислородный эффект (Thoday, Read, 1947), период хранения семян (старение семян) (Навашин, 1933).

Существенное влияние на чувствительность оказывает стадия органогенеза (Дрягина, Мурин, Лысков, 1981). Например, пыльца гладиолуса (VIII этап органогенеза) устойчивее к радиации, чем клубнелуковичный этап органогенеза).

Большинство авторов, работающих с гладиолусом, обрабатывали клубнелуковички, и дозы отработаны в основном для них (Sax, 1955; Buiatti et al., 1965, 1969; Moes, 1966). Мы изучали чувствительность к радиации и химическим мутагенам семян, клубнелуковичек и клубнелуковиц. Выявлены стимулирующие, мутагенные и летальные дозы. За мутагенные приняты дозы с выживаемостью растений 70% (ЛД₃₀) и 50% (ЛД₅₀). До полевых опытов дозы испытывали в лабораторных условиях, при этом учитывали энергию прорастания и всхожесть. Особое внимание уделяли темпу роста первичного корешка, снижение которого указывало на токсичность дозы мутагенов, снижающих митотическую активность зоны деления клетки.

Чтобы определить математическую зависимость всхожести и роста корешка, находили коэффициент устойчивости семян (K) к мутагенам по формуле: $K_y = K_v \cdot K_n$, где K_v — коэффициент выживаемости, K_n — коэффициент подавления роста первичного корешка. K_v определяется по формуле: $K_v = \frac{BM}{VK}$, где VK — всхожесть контрольных семян, BM — всхожесть обработанных семян; K_n — по фор-

Таблица 16
Чувствительность гладиолуса на различных этапах органогенеза к гамма-излучению и химическим мутагенам

| Мутагенный фактор | Доза гамма-излучения (Гр), концентрация химических мутагенов (%) при экспозиции 18 ч | | | |
|----------------------------|--|------------------|------------------|------------------|
| | стимуляционная | ЛД ₅₀ | ЛД ₃₀ | ЛД ₁₀ |
| <i>I. Сухие семена</i> | | | | |
| Гамма-излучение | 10 | 200 | 300 | 400 |
| НММ | 0,01 | 0,1 | 0,25 | 0,4 |
| ЭИ | 0,01 | 0,1 | 0,25 | 0,5 |
| ДМС | 0,02 | 0,2 | 0,35 | 0,7 |
| ДАБ | 0,1 | 0,3 | 0,5 | 0,7 |
| <i>II. Клубнепочки</i> | | | | |
| Гамма-излучение | 5 | 40—50 | 80 | 100 |
| НММ | 0,01 | 0,1 | 0,2 | 0,3 |
| ЭИ | 0,01 | 0,1 | 0,2 | 0,3 |
| ДМС | 0,02 | 0,2 | 0,3 | 0,5 |
| ДАБ | 0,1 | 0,3 | 0,4 | 0,5 |
| <i>III. Клубнелуковицы</i> | | | | |
| Гамма-излучение | 5 | 80 | 120 | 150—180 |
| <i>IV. Пыльца</i> | | | | |
| Гамма-излучение | 20—50 | 100—500 | 150—200 | 250 |

муле: $K_n = \frac{DM}{DK}$, где ДМ — длина корешка, обработанного мутагеном, ДК — длина корешка в контроле.

Наиболее эффективны дозы по выходу мутаций при коэффициенте устойчивости 0,5—0,8, что соответствует всхожести и выживаемости в поле 60—90% растений. Коэффициент устойчивости ниже 0,5 указывает на сильную токсичность дозы, выше 1 — на стимуляцию.

Наименее чувствительными к радиации у гладиолуса являются семена, наиболее — клубнепочки. По возрастанию чувствительности различные этапы органогенеза полагаются в следующем порядке: I этап — сухие семена, VIII этап — пыльца, II этап — клубнелуковицы, клубнепочки (табл. 15).

При комбинированной обработке выбирали концентрацию химических мутагенов, дающую незначительное снижение выживаемости, и по ней испытывали различные дозы гамма-излучения (табл. 16). Характерно, что при получении влажных семян для сохранения одинаковой токсичности дозу гамма-излучения пришлось уменьшить в

Таблица 16
Чувствительность гладиолуса к комбинированной обработке семян и клубнепочек

| Мутагенный фактор | Доза гамма-излучения, концентрация химических мутагенов при экспозиции 18 ч | |
|---------------------------------------|---|-------------------|
| | ЛД ₅₀ | ЛД ₃₀ |
| <i>I. Семена</i> | | |
| Гамма-излучение + химические мутагены | 100 Гр + НММ 0,1% | 150 Гр + НММ 0,1% |
| | 100 Гр + ЭИ 0,1% | 150 Гр + ЭИ 0,1% |
| Химические мутагены + гамма-излучение | 100 Гр + ДМС 0,1% | 150 Гр + ДМС 0,1% |
| | НММ 0,1% + 50 Гр | НММ 0,1% + 100 Гр |
| | ЭИ 0,1% + 50 Гр | ЭИ 0,1% + 100 Гр |
| | ДМС 0,1% + 50 Гр | ДМС 0,1% + 100 Гр |
| <i>II. Клубнепочки</i> | | |
| Гамма-излучение + химические мутагены | 30 Гр + НММ 0,1% | 80 Гр + НММ 0,1% |
| | 30 Гр + ЭИ 0,1% | 80 Гр + ЭИ 0,1% |
| Химические мутагены + гамма-излучение | 30 Гр + ДМС 0,1% | 80 Гр + ДМС 0,1% |
| | НММ 0,1% + 10 Гр | НММ 0,1% + 30 Гр |
| | ЭИ 0,1% + 10 Гр | ЭИ 0,1% + 30 Гр |
| | ДМС 0,1% + 10 Гр | ДМС 0,1% + 30 Гр |

несколько раз. При обработке наклонувшихся семян или клубнепочек дозы приходилось снижать в несколько раз, что свидетельствует о том, что в переходный период онтогенеза от этапа к этапу растения более чувствительны, чем на завершеном этапе.

При облучении пыльцы за критерий чувствительности брали завязываемость семян и их всхожесть. При летальной дозе семян не образовалось совсем, пыльца была стерильной, хотя и образовывались небольшие коробочки. Летальные дозы использовали для облучения пыльцы, добавляемой в качестве ментора и используемой в гибридизации; стимулирующие — для получения семян на сортах, которые обычно их не завязывают.

Выявленная чувствительность гладиолуса на различных этапах и отработанные дозы успешно применялись в дальнейшей работе.

Стимуляция

Для выведения нового сорта требуется не менее 10 лет: гибридизация и получение семян — один год, обработка мутагенами, посев в исходный питомник и выращивание до цветения — три года; отбор, вегетативное раз-

Влияние мутагенных факторов на развитие семян Юбилейной 500 × Блу Вейл 486 в M_{1v_2} при обработке семян химическими мутагенами и радиацией

| Мутаген, доза | Растения | |
|-------------------|------------|-------------|
| | всего, шт. | цветущие, % |
| Контроль | 164 | 19,5±3,10 |
| НММ 0,15% | 120 | 53,3±4,52 |
| ЭИ 0,15% | 84 | 28,5±4,13 |
| ДМС 0,2% | 152 | 48,9±4,05 |
| 100 Гр + НММ 0,1% | 120 | 36,6±4,40 |
| 100 Гр + ЭИ 0,1% | 104 | 57,6±4,86 |
| 100 Гр + ДМС 0,1% | 116 | 48,2±4,66 |
| НММ 0,1% + 50 Гр | 96 | 31,5±4,73 |
| ЭИ 0,1% + 50 Гр | 98 | 12,5±3,33 |
| ДМС 0,1% + 50 Гр | 82 | 16,6±3,75 |
| 200 Гр | 132 | 38,8±4,25 |

множение клубнепочками до цветения — два года; от вегетативного поколения элитного растения и его размножение до 10—20 клубнелуковиц — два года; испытание в контрольном питомнике — три года. Если включить в селекционный процесс еще конкурсное испытание, то требуется 14—15 лет. Отсюда возникает необходимость сокращения селекционного процесса за счет ускорения роста и развития растений.

Например, с помощью радиации удалось повысить всхожесть семян на 10—15% (табл. 17). За счет повышения энергии прорастания основная их масса прорастала на два дня раньше контрольных. И в дальнейшем они росли и развивались лучше. Облучение гибридных семян стимуляционными дозами ~10—20 Гр увеличивало количество цветущих растений в 2—3 раза (табл. 18). Увеличение количества цветущих семян наблюдали не только при стимуляционных дозах, но и при мутагенных (табл. 19). Особенно много цветущих растений в M_{1v_2} было при обработке семян химическими мутагенами НММ и ДМС. Довольно много их было в вариантах «облучение + химические мутагены», в частности при сочетании гамма-облучения + ЭИ. В последнем случае химические мутагены играли роль протекторов. В обратных комбинациях обнаружено снижение количества цветущих семян, что вызывало на усиление повреждающего действия радиации примененной после химических мутагенов. Из них наибольший стимулирующий эффект был у НММ.

Сильный стимулирующий эффект наблюдали при обработке семян 1,4-бисдиазоацетилбутаном (БДБ) (табл. 20). При обработке семян БДБ в M_{1v_2} зацвели практически

Таблица 17
Всхожесть семян гладиолуса в зависимости от дозы гамма-облучения (обработывали 200 семян)

| Доза, Гр | Взошедшие растения | |
|----------|--------------------|-----|
| | шт. | % |
| Контроль | 160 | 106 |
| 5 | 180 | 113 |
| 10 | 185 | 118 |
| 20 | 190 | 118 |
| 30 | 169 | 105 |
| 50 | 160 | 100 |
| 100 | 140 | 87 |

Таблица 18
Стимуляция развития гибридных семян Оскар 556 × Элегия 458 в M_{1v_2} при гамма-облучении семян

| Доза, Гр | Растения | |
|----------|------------|----------|
| | всего, шт. | цветущие |
| Контроль | 145 | |
| 5 | 120 | |
| 10 | 160 | |
| 20 | 130 | |
| 30 | 150 | |
| 50 | 140 | |
| 100 | 100 | |

все семена, что ускоряло селекционный процесс на целый год. Растения при обработке БДБ были более мощными, луковицы крупнее, коэффициент размножения выше, кроме ускорения цветения, что дало повышенное количество сильнорослых семян с мощным колосом, крупными цветками, более продолжительным периодом цветения каждого цветка и всего растения в целом.

Стимулирующее действие мутагенных факторов наблюдали и при облучении клубнепочек второй категории сорта Оскар 556 гамма-лучами. Дозы облучения были выбраны от 2,5 до 40 Гр с небольшими интервалами. Учитывали массу клубнелуковиц и клубнепочек на одну клубнелуковицу (табл. 21). Стимуляцию наблюдали в диапазоне доз 5—10 Гр. Наилучшей стимулирующей дозой является 7,5 Гр: средняя масса клубнелуковицы увеличивается на 23%, т. е. на одну четверть, а средняя масса клубнепочек на 1 клубнелуковицу — на 137%. За счет этого возможно получение клубнелуковиц первого разбора из клубнепочек второй категории и второго разбора — из клубнепочек третьей категории, т. е. возможно ускорение селекционного процесса на один год. Таким образом, обрабатывая мутагенами семена, а затем клубнепочки, после отбора элитного растения селекционный процесс можно сократить на два года.

Стимуляционный эффект при облучении пыльцы получили в скрещиваниях Гладантера 310 × Джестер 417. Гладантера в качестве матери завязывает очень мало семян — в пределах 3—8 штук на одну коробочку (в зави-

| Мутаген, доза | Растения | |
|--|------------|-------------|
| | всего, шт. | цветущие, % |
| <i>Джек оф Спейдс 485 × Элегия 458</i> | | |
| Контроль | 100 | 12,0±3,32 |
| БДБ 0,2% | 130 | 84,5±3,17 |
| 100 Гр + НММ 0,1% | 125 | 21,6±3,68 |
| <i>Юбилейный 500 × Грин Айс 402</i> | | |
| Контроль | 100 | 25,0±4,32 |
| БДБ 0,2% | 290 | 93,2±1,47 |
| 100 Гр + НММ 0,1% | 580 | 32,7±2,09 |

симости от отцовской пары), причем из восьми опыленных цветков завязывается не более 50% коробочек. В разной комбинации завязываемость нормальная.

При облучении пыльцы в дозе 10 Гр фертильность Гладантеры удалось увеличить в 3 раза (табл. 22). При этом семена, получаемые после облучения пыльцы в стимулирующих дозах 5—10 Гр, были более крупные, образовывали после посева клубнелуковицы до 2—3 разбора, и растения зацветали раньше, чем в контроле. Так в М₁В₂ (гибрид Гладантера × Джестер, 10 Гр) было 82% цветущих сеянцев, в контроле — только 20,3%. С увеличением дозы от 50 до 150 Гр завязываемость снижалась. При 250 Гр семена не завязывались совсем, хотя и образовывались мелкие коробочки.

При проращивании облученной пыльцы на искусственных средах она сохраняет жизнеспособность при дозах 1000—1200 Гр, но образовывать семена такая пыльца

Влияние гамма-облучения клубнечек гладиолуса сорта Оскар на массу клубнелуковиц и клубнечек в В₁

Таблица 22

| Доза, Гр | Количество растений, шт. | Средняя масса | |
|----------|--------------------------|------------------|-------------------------------|
| | | клубнелуковиц, % | клубнечек на 1 клубнелуковицу |
| Контроль | 114 | 100 | 100 |
| 2,5 | 104 | 95 | 107 |
| 5 | 106 | 107 | 128 |
| 7,5 | 140 | 123 | 237 |
| 10 | 106 | 107 | 125 |
| 15 | 125 | 95 | 101 |
| 20 | 150 | 100 | 116 |
| 30 | 125 | 103 | 116 |
| 40 | 99 | 73 | 67 |

| Доза, Гр | Количество завязавшихся семян на 1 коробочку | Доза, Гр | Количество завязавшихся семян на 1 коробочку |
|----------|--|----------|--|
| | | | |
| Контроль | 5,2 | Контроль | 15,0 |
| 5 | 10,0 | 5 | 19,0 |
| 10 | 15,3 | 10 | 22,3 |
| 20 | 8,4 | 20 | 20,2 |
| 50 | 6,0 | 50 | 16,5 |
| 100 | 4,7 | 100 | 11,0 |
| 150 | 2,1 | 150 | 3,0 |
| 250 | 0 | 250 | 0 |

может. Как видно из нашего опыта, семена перестают образовываться при опылении облученной пыльцой в дозе 50 Гр.

Итак, наиболее точным критерием для определения различных доз при облучении пыльцы является завязываемость семян. Стимулирующее действие облучения пыльцы малыми дозами связано с увеличением интенсивности окислительных процессов, что повышает оплодотворяемость при гибридизации (Дрягина, Мурин, Лысков, 1981).

Таким образом, облучение семян, клубнечек, клубнелуковиц, пыльцы малыми дозами стимулирует рост и развитие растений, способствует увеличению завязываемости семян. С помощью этого эффекта можно значительно сократить сроки селекционного процесса.

Мутации

Мутации представляют собой прерывистые наследственные изменения генетического материала. Они служат источником естественного отбора в эволюции. Различают следующие типы мутаций: *генные* — наследственные изменения, ведущие к появлению новых аллелей; *хромосомные* — изменения структуры хромосом в результате разрывов; *геномные* — изменения числа целых хромосом или хромосомных наборов. По характеру происхождения мутации подразделяются на спонтанные и индуцированные. По генетическому проявлению они могут быть доминантными, проявляющимися в гетерозиготном состоянии уже в первом поколении, и рецессивными, которые могут быть выделены только в гомозиготном состоянии во втором поколении. Мутации могут быть генеративными, возникаю-

цими в гаметах и клетках, из которых образуются ты, и соматическими, образующимися в соматических клетках. В зависимости от характера признака, контролируемого мутантным геном, они могут быть морфологическими, физиологическими и биохимическими. В связи с тем, что изменения признака они подразделяются на крупные (макромутации) и малые (микромутации), часто их подразделяют на прямые и обратные: прямые — мутации дикого (доминантного) аллеля к новому состоянию, как правило, рецессивному; обратные — мутации рецессивного аллеля к дикому, как правило, доминантному.

У вегетативно размножаемых растений выделяются мутации (спорты), происходящие в клетках побега (в почках). Они связаны с химерностью. После химерирования они устойчиво сохраняются в вегетативных поколениях, давая начало новым сортам. Это тоже типические мутации.

Отдельные группы представляют изменения плазматических наследственных элементов (плазматические мутации) и изменения пластид (мутации пластидные). Наиболее часто образуются генные мутации. С ними связаны изменения морфологических, биохимических и физиологических признаков. Это малые, хорошо сохраняющиеся мутации, служащие основой для эволюционной пластичности и для создания исходного материала для селекции.

Большой интерес представляет классификация мутаций Г. Меллера (1928): *гиперморфные* — усиление действия гена за счет увеличения синтезируемого продукта; *гипоморфные* — ослабление действия гена за счет уменьшения продуцируемого продукта, контролируемого аллелем дикого типа; *неоморфные* — мутантные аллели, отличающиеся по образцу продукта от аллелей дикого типа; *аморфные* — отсутствие действия гена; *антиморфные* — противоположное по действию аллелям дикого типа.

В наших опытах рассматриваются индуцированные мутации, образующиеся в результате воздействия мутационными факторами на генеративные и вегетативные органы гладиолуса. Небольшое внимание уделяется модификациям (ненаследственным изменениям), поскольку они связаны с функциональными особенностями продуктов отдельных ветвующих генов, формирующих данные признаки с нормой реакции организмов на воздействие мутационными факторами, и в этом смысле они как бы являются керами формообразовательного процесса.

При обработке семян мутагенными агентами можно получить достаточно большое количество изменений, как модификационных, так и мутационных. В первом поколении учитывались только те изменения, которых не было в контроле и которые не встречаются в гибридных комбинациях без обработки мутагенами. Мы насчитывали 16 таких изменений (табл. 23). В спектре изменений M_1 преобладали различные аномалии (тераты) — деформации, фасцинации, бифуркации. Они являлись модификациями и в дальнейшем ни в генеративном, ни в вегетативном потомстве не наследовались. Укороченный колос, карликовость, гигантизм, махровость, ветвистость побега, пестрая окраска клубнелуковиц, изменение пигментов при вегетативном размножении отлично передавались потомству. Некоторые изменения (махровость, ветвистость, хлорофильная недостаточность, гигантизм, карликовость) передавались с расщеплением и в M_2 .

Наибольшее количество изменений индуцировала комбинированная обработка. Так, в варианте НММ 0,1% + 50 Гр выделено до 26,5% измененных растений, в то время как НММ 0,1% дала 10,4%, а гамма-облучение — 8,2%, т. е. комбинированная обработка дает усиление факторов, взятых в отдельности. При комбинированной обработке отмечено и увеличение количества типов мутаций (до 14 в варианте НММ 0,1% + 50 Гр), в то время как в варианте НММ 0,1% выделено 6—8 типов мутаций, т. е. спектр изменчивости от комбинированной обработки семян несколько выше.

При определении специфичности действия мутагенных агентов видно, что различные деформации вызывают те мутагены, которые способны в большом количестве давать хромосомные aberrации, — ДМС, гамма-излучения и комбинированная обработка. Перечисленные мутагенные факторы вызывали все типы деформации, тогда как НММ и ЭИ индуцировали их в два раза меньше. Карликовость в опыте вызывали все мутагены, но наибольшее количество карликовых растений выделено при обработке ЭИ и ДМС в комбинации с радиацией и отдельно радиацией. Гигантизм отмечен при обработке химическими мутагенами и при комбинированной — радиация + химические мутагены. Махровость, выразившаяся в незначительном увеличении количества тычинок и превращении их в лепестковидные образования, проявилась в вариантах с комбинированной обработкой и при воздействии радиации. Ветвистость по-

Спектр изменений у гладиолуса при обработке мутагенами семян сортов Юбилейный 500 × Блу Вейл 486 в М₁В₃ в М₁В₃, %

| Тип изменения | Конг- роль | НММ 0,15% | ЭИ 0,15% | ДМС 0,2% | 100 Гр+ НММ 0,1% | 100 Гр+ ЭИ 0,1% | 100 Гр+ ДМС 0,1% | НММ 0,1%+ +50 Гр | ЭИ 0,1%+ +50 Гр | ДМС 0,1%+ +50 Гр | 200 Гр |
|----------------------------------|------------|-----------|----------|----------|------------------|-----------------|------------------|------------------|-----------------|------------------|--------|
| | | | | | | | | | | | |
| Деформация листа | 1,5 | 1,3 | — | 1,2 | 2,1 | 2,3 | 2,5 | 2,7 | 1,5 | 2,3 | 1,0 |
| Деформация цветка | 1,0 | 1,6 | — | 1,5 | 1,8 | 0,7 | 2,2 | 2,7 | 1,3 | 1,4 | 1,1 |
| Деформация соцветия | 1,0 | — | 1,2 | 1,3 | 2,5 | 0,8 | 1,5 | 1,7 | 1,4 | 1,9 | 1,8 |
| Разноцветность побегов | — | — | 0,7 | 1,2 | 1,6 | 1,1 | 1,7 | 1,8 | 1,1 | 1,9 | 1,3 |
| Укороченный колос | 1,3 | — | — | 1,0 | — | — | 1,2 | 2,2 | 1,5 | 2,3 | 1,5 |
| Укороченные междоузлия | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Карликовость | — | 2,3 | 1,2 | 1,3 | 1,2 | — | 1,5 | 2,2 | 2,7 | 3,2 | 1,9 |
| Гигантизм | — | 2,4 | — | 2,5 | 1,2 | 3,2 | — | — | — | — | — |
| Махровость | — | 1,6 | — | — | 1,2 | — | — | 1,3 | 1,5 | — | 1,1 |
| Ветвистость побега | — | — | — | — | 1,3 | — | — | — | — | — | — |
| Хлорофильная недостаточность | — | 1,2 | 1,3 | 1,1 | 1,5 | — | 1,6 | 1,8 | 1,3 | 1,9 | 1,5 |
| Рассеянность долей околоцветника | — | — | — | — | — | — | 1,2 | — | — | — | — |
| Изменение пигментов | — | — | — | — | 1,3 | 1,5 | 1,8 | — | — | 1,5 | 1,1 |
| Ветвистость клубне-луковиц | — | — | — | — | — | — | — | 1,9 | 1,6 | 1,8 | 1,0 |
| Химеры по окраске клубне-луковиц | — | — | — | — | 1,2 | 1,1 | 1,5 | 2,1 | 1,8 | 2,3 | 1,8 |
| Многоцветность клубне-луковиц | — | — | — | — | 1,1 | 1,6 | 1,7 | 2,3 | 1,5 | 2,8 | 1,7 |
| — | — | — | — | — | 1,0 | 1,3 | 1,5 | 1,0 | 1,1 | 1,3 | 1,6 |

Количество измененных растений, %

| | |
|-----------------|------|
| Контроль | 3,8 |
| ММ 0,15% | 10,4 |
| ЭИ 0,15% | 6,4 |
| МС 0,2% | 11,1 |
| 0 Гр + НММ 0,1% | 17,8 |
| 0 Гр + ЭИ 0,1% | 20,0 |
| 0 Гр + ДМС 0,1% | 26,3 |
| ММ 0,1% + 50 Гр | 18,2 |
| ЭИ 0,1% + 50 Гр | 25,8 |
| МС 0,1% + 50 Гр | 18,2 |
| 0 Гр + 50 Гр | 18,2 |

егов вызывали отдельно НММ и НММ в комбинации с аднацией. Изменение пигментов в виде секторов на до- аях околоплодника индуцировала радиация как отдельно, и в комбинации с химическими мутагенами. Довольно итересные изменения — рассеянность краев долей око- цветника — обнаружены при обработке гамма-радиаци- с ДМС.

Необычные изменения получены на клубнелуковицах, есь, как и у надземного стебля, появилась ветвистость, е запасные питательные вещества четко локализовали- сь вокруг сосудистых пучков, ведущих к латеральным очкам. У некоторых клубнелуковиц была четко выра- жена многоярусность, что, вероятно, связано с изменением отосинтетической активности листового аппарата, что от- азилось на закладке питательных веществ в клубнелуко- щи, т. е. был изменен ритм закладки питательных ве- ществ. Пестрая окраска клубнелуковиц была связана с ерестройкой слоев первого и второго апекса побега. Из- естно, что энтермис и его окраску дает первый слой пекса побега. Появление бесцветных пятен, по-видимому, связано с перемещением клеток второго слоя (бесцветных я энтермиса) в первый в результате перфорации за чет гибели клеток первого слоя.

Все изменения клубнелуковицы индуцированы в вари- нтах с более сильной проникающей способностью, како- ыми являются радиация и комбинированное воздейст- е.

В М₁В₃, т. е. в период, когда все растения при веге- ативном размножении вступают в пору цветения, прове-

Таблица 24
Влияние мутагенных факторов на семена гладиолусов сортов Юби- лейный × Блу Вейл в третьем вегетативном поколении М₁В₃

| Мутаген, доза | Количество | | |
|-----------------|---------------|------------------------------|------------------|
| | растений, шт. | перспектив- ных сеян- цев, % | групп по окраске |
| Контроль | 160 | 7,7 | 4 |
| ММ 0,15% | 112 | 10,7 | 3 |
| ЭИ 0,15% | 80 | 8,2 | 4 |
| МС 0,2% | 150 | 9,1 | 4 |
| 0 Гр + НММ 0,1% | 119 | 15,2 | 5 |
| 0 Гр + ЭИ 0,1% | 100 | 11,8 | 5 |
| 0 Гр + ДМС 0,1% | 113 | 11,3 | 3 |
| ММ 0,1% + 50 Гр | 90 | 8,8 | 5 |
| ЭИ 0,1% + 50 Гр | 89 | 9,1 | 6 |
| МС 0,1% + 50 Гр | 80 | 7,9 | 4 |
| 0 Гр + 50 Гр | 115 | 11,5 | 4 |

нелуковицы в пазухах листьев — НММ и комбинированная обработка.

Наибольшее количество мутаций дал вариант обработки 100 Гр+НММ 0,1% — 15% мутантных семей от общего количества. И вообще варианты с комбинированной обработкой отличались повышенной продуктивностью селекционного процесса. Из химических мутагенов наиболее продуктивна НММ (10% мутантных семей). Гамма-излучения дали 7% таких семей. По спектру мутаций наш вариант дала комбинированная обработка радиацией и НММ (10 типов мутаций из 12). Среди химических мутагенов наиболее широким спектром обладает НММ (7 типов мутаций). Гамма-излучения индуцировали 5 типов мутаций.

Среди изученного материала не было ни одной семьи, где бы полностью все растения были мутантными, что говорит о том, что аллели генов находились в гетерозиготном состоянии. Как правило, в семье из 20—30 растений лишь одно было с мутацией.

При вегетативном размножении мутации сохраняются. В M_2 провели окончательный отбор мутаций и перенесли их в вегетативные формы с дальнейшим вегетативным размножением. При вегетативном размножении признаки, по которым отобран мутант, хорошо сохранялись. Попытка получить семена в M_3 не увенчалась успехом, так как они от опыления не завязывались из-за стерильности растений.

По декоративным признакам растения в M_2 заметно уступали первому поколению, в частности по длине колоса и по количеству бутонов в соцветии, а также по строению колоса. Это можно объяснить тем, что в результате многочисленных межсортовых скрещиваний глоссы многие сорта получали с использованием близких родственных скрещиваний, особенно в группе голубовато-лиловых (отсюда и плохая фертильность в M_2 и стерильность в M_3 ; снижение декоративных признаков во втором поколении по сравнению с первым).

Установлено, что количество отобранных перенесенных форм в M_2 не увеличивается по сравнению с отбором в M_1 (табл. 26). Хотя количество групп по окраске несколько большим и получены довольно ценные селекционные мутанты, потеря декоративных признаков (наличие данного недостатка необходимо было затратить много времени с помощью системы скрещиваний) заставила отказаться от M_2 и искать другие пути для повышения количества редких изменений в M_1 . Для этого через год после обработки семян применяли повторную обработку клубнелуковиц, выросших из тех семян.



Рис. 7. Эшелон 433



Рис. 8. Танцовщица 463



Рис. 9. Титаник 570



Рис. 12. Лампас 557

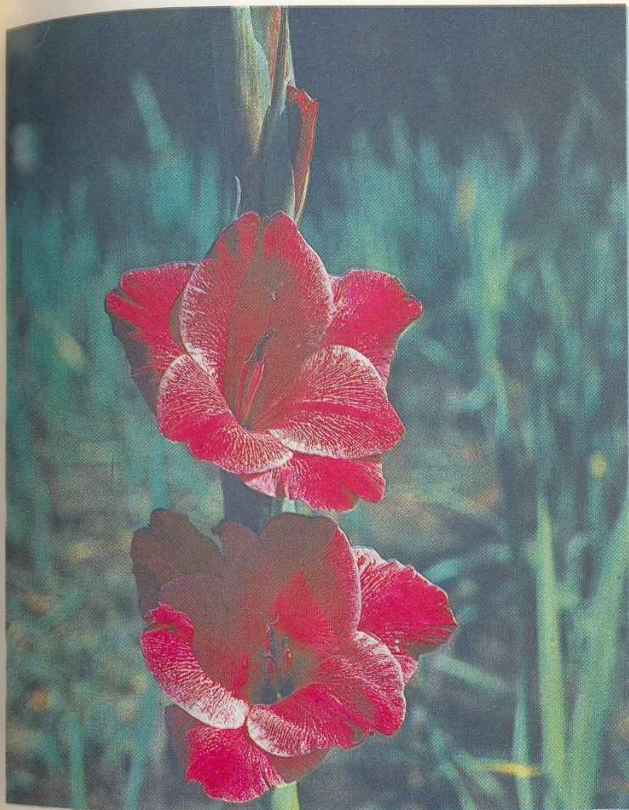


Рис. 13. Пурпурный Муар 479

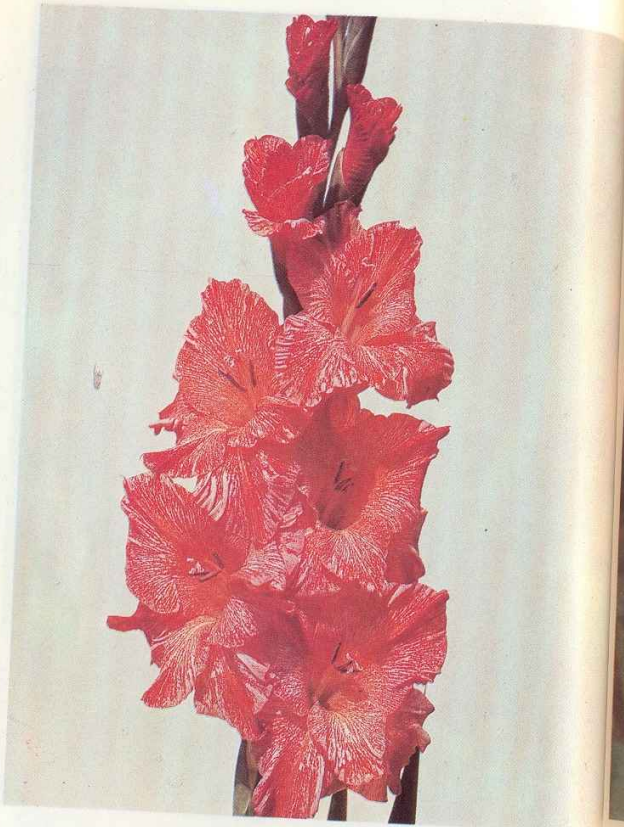


Рис. 14. Абрис 555



Рис. 15. Ароматные отдаленные гибриды на основе эцидантеры



а



б

Рис. 18. Двойное пятно с наружной (а) и внутренней (б) сторон доли околоцветника

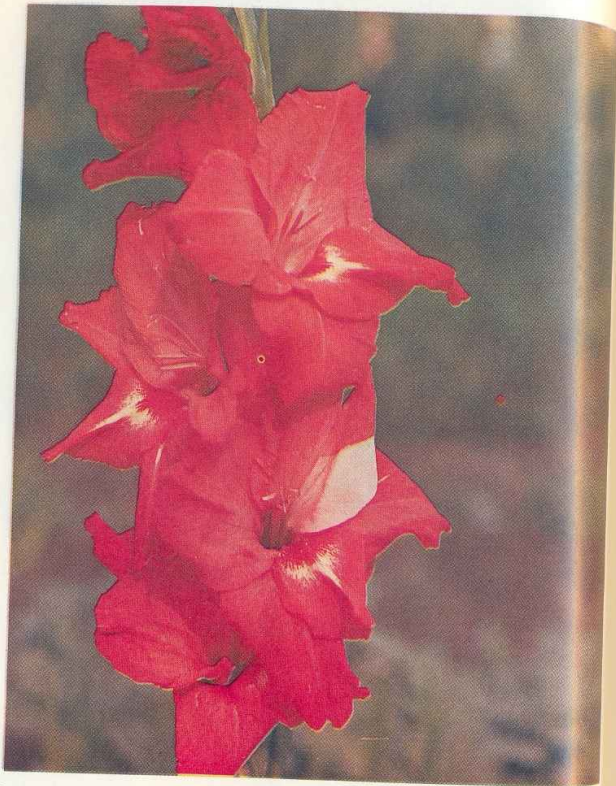


Рис. 22. Химерный по окраске цветок



Рис. 27. Химерное по окраске соцветие у темно-красного сорта Мустанг 558, образовались пурпурные (класс окраски 78) цветки и секторы

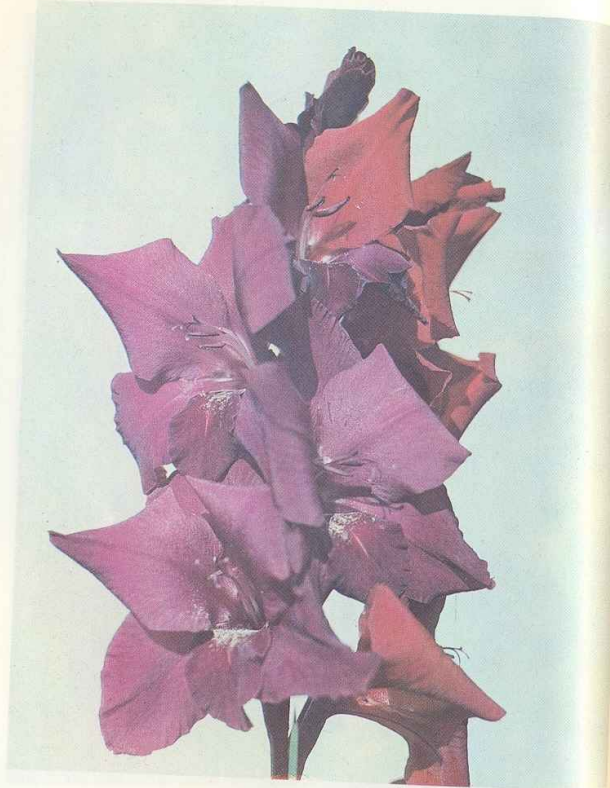


Рис. 28. Химерное строение соцветия у темно-красного сорта Мустанг образовались фиолетовые (88) цветки и секторы



Рис. 29. Голубая Фантазия 583



Рис. 30. Розовая Волна 545

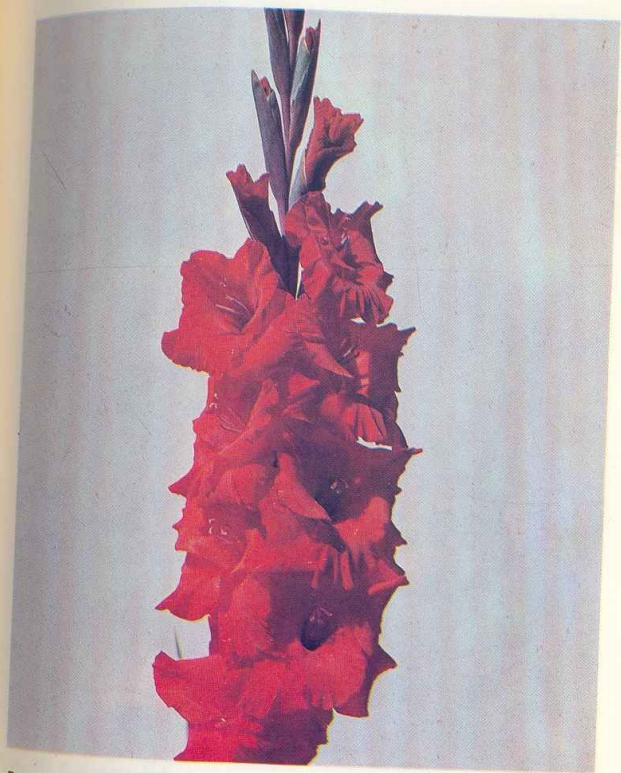


Рис. 31. Фараон 556

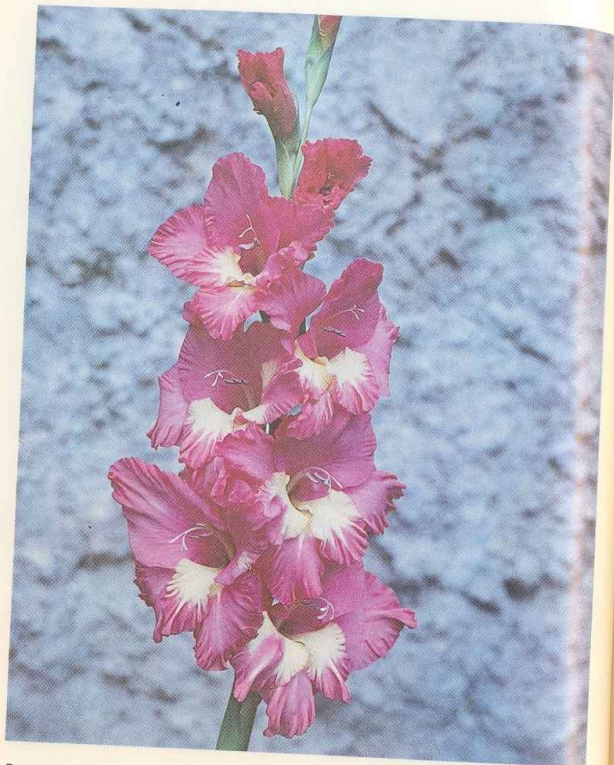


Рис. 36. Веселая Нота 577

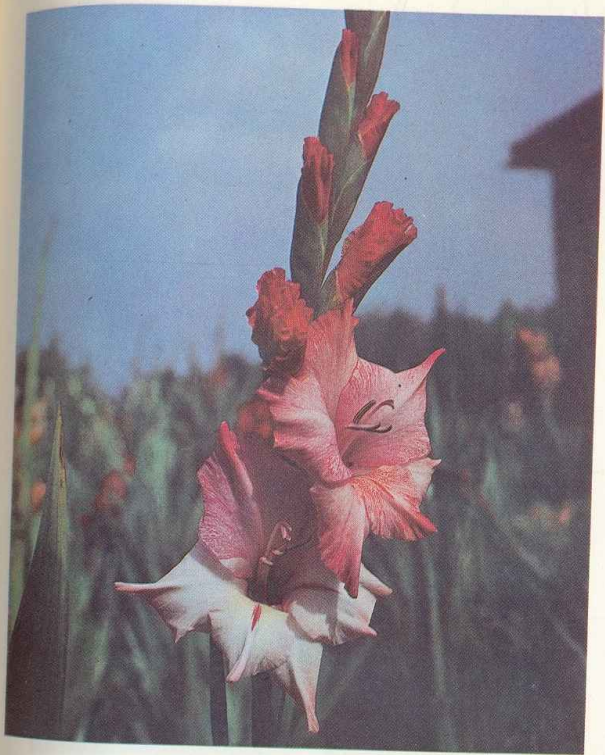


Рис. 37. Химерная окраска цветка

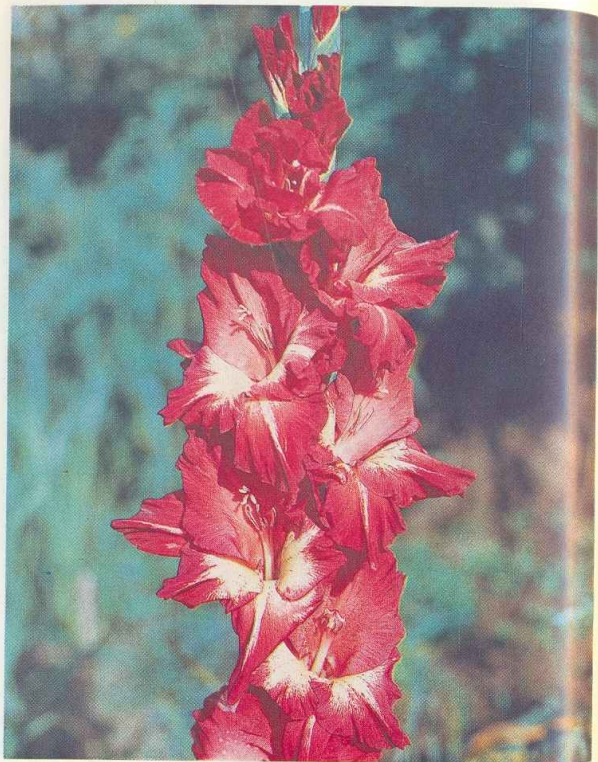


Рис. 38. Сюрприз 593



Рис. 39. Осенний Сон 511



Рис. 40. Золотой Прииск 401



Рис. 41. Золотая Метка 401

Рис. 42. Карнавал 435



Рис. 49. Фантазия 410



Рис. 51. Сага 563



Рис. 53. Силуэт 557



Рис. 52. Кайма 557

Рис. 54. Аура 467



Влияние мутагенных факторов на сеянцы гладиолуса в M_2V_3

| Мутаген, доза | Количество | | |
|-------------------|---------------|--------------------------|------------------|
| | растений, шт. | перспективных сеянцев, % | групп по окраске |
| Контроль | 300 | 5,2 | 5 |
| НММ 0,15% | 325 | 6,7 | 6 |
| ЭИ 0,15% | 415 | 7,7 | 6 |
| ДМС 0,2% | 313 | 11,3 | 5 |
| 100 Гр + НММ 0,1% | 330 | 12,7 | 7 |
| 100 Гр + ЭИ 0,1% | 370 | 14,8 | 4 |
| 100 Гр + ДМС 0,1% | 320 | 10,1 | 3 |
| НММ 0,1% + 100 Гр | 289 | 8,2 | 6 |
| ЭИ 0,1% + 100 Гр | 305 | 5,5 | 5 |
| ДМС 0,1% + 100 Гр | 250 | 4,8 | 4 |
| 200 Гр | 400 | 4,2 | 4 |



Рис. 55. Далекая Звезда 455



Рис. 57. Осенний Мотив 533

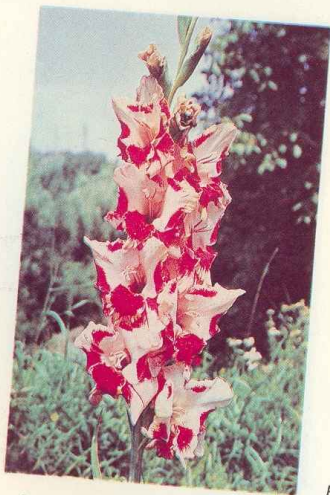


Рис. 58. Пауц 411

Для увеличения спектра мутаций в течение двух лет использовали два различных химических мутагена и гамма-радиацию. Разные мутагены, обладая различной специфичностью, должны были расширить спектр мутаций и повысить частоту. Для стимуляции роста и развития облучение проводили стимулирующими дозами. В опыте использовали 10 различных вариантов, два из них представлены в табл. 27. Отбор перспективных сеянцев в M_1V_3 довольно высок и составляет 12—13%, а в варианте с обработкой семян НЭМ 0,1% и клубнелуковиц гамма-излучениями 30 Гр±НММ 0,1% доходит до 40%, причем в вариантах с обработкой в 2—2,5 раза разнообразнее окраска гладиолуса. Появились дополнительные группы с дымчатой окраской и окраской различной интенсивности. В этих же вариантах выделены основные ароматные и махровые мутанты (см. табл. 27), которые послужили прекрасным исходным материалом в дальнейшей работе с использованном гибридной. Причем и у ароматных, и у махровых мутантов были довольно высокие декоративные качества.

Для увеличения разнообразия в потомстве и получения гетерозисных форм использовали также облучение пыльцы. С этой целью применяли дозы радиации от 20 до 50 Гр. Исходные пары были подобраны с учетом географической отдаленности (сорта местной селекции Юбилейный 500 и иностранной селекции Нью Таймс 578, Грин Айс 402, Доун Пинк 444, Вашингтон 540, Джестер). Перечисленным сортам свойственны мощный рост и хороший коэффициент размножения. Опыление облученной пыльцой увеличило завязываемость семян и их массу, способ-

| Родительские пары | M ₁ V ₂ | | M ₁ V ₂ | | M ₁ V ₂ | |
|--|-------------------------------|---------------|-------------------------------|------------------|-------------------------------|-------------------------------------|
| | количество растений, шт. | мутagen, доза | количество растений, шт. | мутagen, доза | растений, шт. | количество перспективных сеянцев, % |
| | | | | | | |
| Юбилейный × Оскар | 100 | Контроль | 98 | Контроль | 95 | 10,5 ± 3,14 |
| | 410 | НЭМ 0,1% | 105 | — | 100 | 12,0 ± 3,26 |
| | | | 50 | НММ 0,1% + 10 Гр | 45 | 8,8 ± 4,16 |
| | | | 50 | ЭИ 0,1% + 10 Гр | 46 | 13,0 ± 4,98 |
| | | | 50 | ДМС 0,1% + 10 Гр | 49 | 12,2 ± 4,68 |
| | | | 50 | 30 Гр + НММ 0,1% | 50 | 40,0 ± 6,95 |
| | | | 50 | 30 Гр + ЭИ 0,1% | 48 | 12,5 ± 4,79 |
| | | | 50 | 30 Гр + ДМС 0,1% | 50 | 12,0 ± 4,59 |
| | | | 56 | Контроль | 56 | 13,4 ± 4,68 |
| | | | 50 | 30 Гр | 47 | 6,4 ± 3,57 |
| Юбилейный × смесь пыльцы (Оскар, Джек оф Стайлс, Элегия) | 156 | Контроль | 56 | Контроль | 47 | — |
| | 162 | НММ 0,05% | 62 | — | 60 | 18,3 ± 5,00 |
| | | | 50 | 30 Гр | 45 | 13,4 ± 5,04 |
| | | | 50 | 50 Гр | 44 | 4,5 ± 2,95 |

Таблица 28
Влияние гамма-облучения пыльцы на рост и развитие сеянцев гладиолуса и повышение разнообразия в потомстве

| Исходная пара | Доза, Гр | Количество во семянах на коробочку, шт. | Масса 1000 семян, г | Количество | | |
|-----------------------|----------|---|---------------------|---------------|--|---|
| | | | | растений, шт. | цветущих сеянцев в M ₁ V ₂ , % | перспективных сеянцев в M ₁ V ₂ , % |
| Юбилейный × Нью Таймс | Контроль | 25 | 6,55 | 200 | 25 | 5 |
| | 20 | 30 | 6,90 | 240 | 76 | 15 |
| Юбилейный × Грин Айс | Контроль | 31 | 6,50 | 248 | 15 | 11 |
| | 20 | 45 | 6,87 | 360 | 65 | 31 |
| Доун Пинк × Вашингтон | Контроль | 15 | 6,61 | 120 | 12 | 7 |
| | 50 | 26 | 6,89 | 208 | 72 | 18 |
| Гладантера × Джестер | Контроль | 5 | 6,76 | 110 | 15 | 6 |
| | 50 | 10 | 6,80 | 115 | 65 | 10 |

ствало ускорению роста и развития, увеличению разнообразия в потомстве, за счет чего было отобрано в вариантах с облучением пыльцы в 2—3 раза больше перспективных форм, чем в контроле (табл. 28). Эти сеянцы отличались мощным ростом, удлиненным соцветием с повышенным количеством бутонов в колосе (количественные признаки). По качественным признакам удалось отобрать только четыре мутанта, в первом варианте ароматный Д-23 (518) с фруктовым ароматом, во втором — махровый М-25-221 (400), в третьем — ароматный 185-78 (442) с нежным ароматом фруктов и высокой устойчивостью к парше, в четвертом — ароматный Душистая Звезда 425 с ароматом душистого табака. У всех выделенных мутантов в вариантах с обработкой пыльцы гамма-радиацией были довольно четкие изменения, и их широко использовали в дальнейшей работе, особенно Д-23, М-125-221, Душистую Звезду.

Таким образом, применение облучения пыльцы вызывает в потомстве гладиолуса M₁V₂ изменение количественных признаков и индуцирует небольшое количество мутантов с четкими морфологическими изменениями.

В одном из опытов органы вегетативного размножения — клубнепочки, клубнелуковицы — обрабатывали только гамма-радиацией как мутagenным фактором, обладающим большой проникающей способностью. Материалом для обработок послужили клубнепочки и клубнелуковицы сортов Оскар 556, Юбилейный 500, Олимпус 500 (табл. 29). Частота мутаций при облучении вегетативных

Таблица 29
Влияние гамма-облучения органов вегетативного размножения гладиолусов (доза 50 Гр) на изменчивость в В;

| Сорт | Орган | Вариант | Количество | | |
|---------------|----------------|----------|---------------|-------------|------------|
| | | | растения, шт. | морфозов, % | мутаций, % |
| Оскар 556 | Клубнепочки | Контроль | 200 | 0 | 0 |
| | | Опыт | 300 | 6,6 | 2,0 |
| | Клубнелуковицы | Контроль | 145 | 0 | 0 |
| | | Опыт | 150 | 4,6 | 0,6 |
| Юбилейный 500 | Клубнепочки | Контроль | 200 | 0 | 0 |
| | | Опыт | 200 | 4,0 | 1,5 |
| | Клубнелуковицы | Контроль | 115 | 0 | 0 |
| | | Опыт | 120 | 3,6 | 1,2 |
| Олимпус 500 | Клубнепочки | Контроль | 400 | 0 | 0 |
| | | Опыт | 500 | 7,0 | 3,0 |
| | Клубнелуковицы | Контроль | 200 | 0 | 0 |
| | | Опыт | 170 | 4,1 | 1,7 |

органов невысокая и достигает в среднем 1%. Клубнепочки более мутабельные, количество мутаций у них в 1,5—2 раза больше, чем при облучении клубнелуковиц. Это можно объяснить меньшим количеством инициальных клеток в апексе побега клубнепочек по сравнению с таковым у клубнелуковиц, что уменьшает интенсивность диплоидного отбора.

Так как в спектре мутаций при облучении органов вегетативного размножения преобладали пигментные мутации (главным образом пигментные секторы на долях околоцветника), то более увеличенные размеры спектров свидетельствуют, вероятно, о меньшем количестве инициальных клеток в апексе клубнепочек.

Спектр морфозов у гладиолусов при облучении клубнепочек и клубнелуковиц состоял из различных деформаций листьев, побегов, соцветий, цветков. Спектр мутаций состоял в основном из изменений пигментов: однотонных — у сортов Юбилейный, Олимпус, пестрых — у сорта Оскар. При облучении клубнепочек происходило увеличение морфозов, чего не отмечали при облучении клубнелуковиц (вероятно, это связано с большей чувствительностью клубнепочек к облучению).

Отмечена зависимость продуктивности мутагенеза от сорта. Так, наиболее мутабельным в данном опыте является сорт Олимпус. Количество мутаций у него по клубнепочкам в 1,5—2 раза больше, чем у сорта Оскар и Юбилейный (возможно, зависит от его химерного строения).

При облучении клубнелуковиц сорта Юбилейный выделен один мутант 67-163 (500) с махровым околоцветником. В опыте четко проявляется зависимость количества мутаций и морфозов. Там, где больше морфозов, там больше и мутаций, т. е. морфозы как бы являются маркерами начавшегося формообразования.

Сравнивая между собой продуктивность воздействия мутагенных факторов по частоте мутаций и спектру на различные органы, можно расположить их по степени убывания в следующем порядке: семена — пыльца — клубнепочки — клубнелуковицы. Из факторов воздействия наиболее продуктивна комбинированная обработка из сочетания трех-четырёх различных по специфичности мутагенов, применяемых на различных этапах органогенеза, т. е. на семенах и клубнелуковицах.

Начавшийся формообразовательный процесс продолжался у некоторых мутантов и в последующих вегетативных поколениях. Так, у мутанта Набат 543, полученного в комбинации Вашингтон 540×Доун Пинк 446, при облучении пыльца в дозе 50 Гр в M_{1v4} выделен клон с шифром 542 (без пятна в зеве цветка). Пятно — доминантный признак, и получение клона без пятна говорит о рецессивной мутации. У семянца 111-77 (554), выделенного за гигантизм и чистую однотонную окраску в комбинации Оскар×Сольман Куин при облучении пыльца в дозе 50 Гр, в M_{1v5} получен красивый муаровый мутант 46-81 (555) с золотистыми штрихами и такой же каймой по краю долей околоцветника. Среди растений мутанта Д-95-78 (557) с большим пятном более темного тона на кремовой подкладке, полученного в комбинации 6-102 (558)×Ройялти 454, отобран в третьем вегетативном поколении клон с пятном иного тона без кремовой подкладки.

У некоторых мутантов выделено уже по два-три клона. Таким является, например, Кофейный аромат 425. Большинство же клонов после многократного отбора относительно стабильны. Нестабильность некоторых мутантов представляет отличный материал для селекции, способствует появлению новых форм без дополнительных обработок и скрещиваний, т. е. без дополнительных затрат. Мнение же, что нестабильность мутантов затрудняет семеноводство, справедливо, по-видимому, только для генеративного размножения. При вегетативном же в силу биологического засорения, которое при размножении сортов достигает значительно большего размера, чем появление

отдельных клонов у мутантов, по любому сорту приходится вести постоянную семеноводческую работу.

Иногда для изменения какого-то одного признака у мутанта необходимо сознательно создавать в вегетативном поколении нестабильность. Так было при работе с ароматным мутантом Д-125-77(556), обладающим высокой декоративностью и четким кофейным ароматом, но выгорающим на солнце. Выбраковывать его было жаль, поэтому была проведена дополнительная обработка клубнечек гамма-радиацией в дозе 50 Гр. Во втором вегетативном поколении после обработки при размножении клубнечками выделили мутант, сохраняющий все признаки исходного клона, но не выгорающий на солнце. Его назвали Степной Аромат 556.

Появление в вегетативном поколении новых форм мутантов связано, вероятно, с митотическим кроссинговером между гомологичными хромосомами соматических клеток, когда в результате соматической конъюгации расщепленных на хроматиды гомологичных хромосом у гетерозигот возникают клетки, гомозиготные по данным локусам, что ведет к образованию химерных тканей (гомозиготных и гетерозиготных). Гомозиготы выявляют затем при размножении клона в вегетативных поколениях. Причем, если истинный кроссинговер затрагивает при обмене гомологичные локусы обеих хроматид, то в результате воздействия мутагенными агентами может происходить обмен между локусами, близко расположенными на хроматидах, но не гомологичных, что увеличивает частоту появления новых форм (Herskovitz, 1956) и зачастую приводит к разрыву сцепленных признаков.

Так, у махровых форм признак махровости может быть сцеплен с коротким соцветием (Тамберг, 1981). В вегетативном потомстве махрового мутанта 232-78 удалось выделить клон с увеличенным на 4—5 бутонов соцветием. У нового клона Спутник 400 соцветие длиной 75 см, количество бутонов 22—23, из них одновременно открыто 10, фактура долей околоцветника очень плотная. Его махровость связана с увеличенным количеством тычинок в цветке (5 и более) и их частичной петиализацией. Данная мутация рецессивная и возникла, по-видимому, вследствие митотического кроссинговера между близко расположенными, но не гомологичными локусами, вызвавший разрыв сцепления признаков. Спутник 400 — один из лучших махровых мутантов и форм, созданных на их основе, и соответствует стандартам, предъявляемым к выставоч-

ным сортам. Это лишний раз подтверждает, как внимательно нужно подходить к анализу количественных признаков клонов на обработанном мутагенами материале.

Рекомбинации

Рекомбинации — это наследственные изменения организма, связанные с перекомбинацией генетического материала без качественного изменения самих генов. Выделяют мейотические рекомбинации, обусловленные мейотическим кроссинговером, и соматические, связанные с митотическим кроссинговером. Поскольку нам удалось выявить тесты на соматический кроссинговер гладиолуса и показать вклад в генетическую изменчивость вегетативно размножаемых растений соматических рекомбинаций, мы подробно остановимся именно на них.

Под соматической рекомбинацией понимают образование новых комбинаций генов в процессе митоза, что связано с митотическим кроссинговером между гомологичными хромосомами в соматических клетках. Это приводит к мозаичности, обусловленной возникновением гомозиготных клеток на фоне гетерозиготной ткани.

Существуют митотические и соматические рекомбинации (Дишлер, 1983). И те, и другие появляются в митозе, но к собственно соматическим, как частный случай, относятся рекомбинации в соматических клетках, а к митотическим — в клетках зародышевого пути. Различие состоит в том, что митотический кроссинговер, происходящий в клетках мейоцитов, определяет рекомбинацию признаков в потомстве как при мейотическом кроссинговере, т. е. расщепление идет в F_2 . При соматическом кроссинговере появляется мозаичность в F_1 .

От мейотических митотические (в том числе и соматические) рекомбинации отличаются отсутствием в митозе хиазм синалтономальных комплексов, зависимости от пола и др. (Klein, 1963). Соматическая конъюгация хромосом происходит в основном в метафазе, но может быть и в других фазах митоза (профаза, анафаза, телофаза, интерфаза). Отмечено, что контакты между гомологичными хромосомами возможны на всех стадиях жизненного цикла, но вероятность митотического кроссинговера увеличивается по мере развития растения в онтогенезе, так как усиливаются процессы сближения хромосом. Частота ми-

тотических рекомбинаций в 100 раз и более ниже по сравнению с мейотическими, что объясняют отсутствием сигнального комплекса, который обеспечивает конъюгацию хромосом. Так, на львином зеве, например, частота митотического кроссинговера составила $0,96 \cdot 10^{-5}$ (Harrison, Carpenter, 1977). Однако предполагается, что у вегетативно размножаемых растений механизм соматических рекомбинаций отработан довольно хорошо и их частота в доле генетической изменчивости относительно высока. Поэтому большие надежды возлагаются на клеточную селекцию. Известна высокая частота генетической изменчивости при микроклональном размножении растений (Жученко, 1980).

Частоту соматического кроссинговера можно повысить различными факторами, в том числе гамма-излучением (Olson, Zimmetman, 1978; Давронов, Захаров, 1985). В опытах И. Д. Давронова, И. А. Захарова (1985) частота соматических рекомбинаций на сое от применения гамма-излучений в дозе 30 Гр доходила до 4,98, в контроле — 0,06 пятен на лист.

Установлено, что в митотическом кроссинговере участвует всего лишь одна-две пары хромосом генома (Кущев, 1971). В основном митотический кроссинговер идет между гомологичными хромосомами, но обнаружены случаи конъюгации негомологичных хромосом (Boss, 1954).

К митотическим рекомбинациям в широком смысле слова можно отнести и такие перестройки хромосом, как транслокации и инверсии, поскольку они вызывают перекрест рекомбинацию генетического материала, а не качественные и количественные мутационные изменения. Общими событиями здесь являются разрывы и воссоединения хромосомных нитей, которые находятся под одинаковым генетическим контролем (McClintock, 1955).

К незаконной соматической рекомбинации можно отнести и перенос генетической информации с помощью транспозонов и инсерций.

Наиболее удобным объектом у высших растений для изучения соматических рекомбинаций является соя (Vig, 1974).

Соматические рекомбинации у гетерозигот возникают в виде двойных близнецовых пятен, состоящих из гомозиготных тканей по рецессивному и доминантному генам, в то время как мутация может состоять только в виде одиночного пятна или по рецессивному, или по доминантно-

му гену. Одновременное возникновение клеток всех типов в результате мутаций маловероятно.

С помощью культуры тканей выращены целые растения из близнецовых пятен листьев гетерозиготного табака и доказано, что они образовались в результате соматического кроссинговера. На листьях гомозиготных тетраплоидов хлопчатника, табака двойные пятна образуются в результате транслокации (Baggow et al., 1973; Dulieu, 1975). Близнецовые пятна обнаружены и на листьях других видов — томатов (Ross, Holm, 1959), львином зеве (Harrison, Carpenter, 1977). У традесканции изучены соматические рекомбинации по антоцианам (Christianson, 1975; Emmerling-Thompson, Nawarocky, 1980). В результате соматических рекомбинаций на гетерозиготных ворсинках тычинок, имеющих пурпурную окраску (результат одновременного действия двух генов: *D*, определяющего развитие дельфинидина — синей окраски; *E* — развитие цианидина — красной окраски), образуются двойные близнецовые пятна синей и красной окраски на фоне пурпурной.

Соматические рекомбинации выявлены в основном на диплоидах, где изменения дискретны. У тетраплоидов, к которым относится и гибридный гладиолус, две пары гомологичных хромосом. Изменчивость происходит плавно, с переходами. В частности, соматический кроссинговер возникает в основном между генами одной пары хромосом, гены другой пары несколько смягчают действие перекреста. Большое значение здесь имеют неполное доминирование и доза гена. Так, у гладиолуса обнаружены двойные близнецовые пятна на долях околоцветника, более и менее интенсивно окрашенные по сравнению с основной окраской долей.

Наличие окраски контролируется геном в локусе *a*. Доминантный ген способствует продуцированию антоциана, рецессивный — нет. Тон окраски (интенсивность) зависит от дозы доминантного или рецессивного гена в генотипе. Например, у симплекса доминантный ген почти не проявляется в генотипе. Окраска цветка белая. О гетерозиготе можно судить только по другой окраске тычинок или окрашенных точек в зеве цветка. Однако у триплекса полностью подавляется действие рецессивного гена.

У наиболее распространенного генотипа AAaa (дуплекс) при генетическом перекресте хроматид между центромерой и маркерными генами в хромосомах 2 и 3 в результате деления (митоза) образуются две сестринские

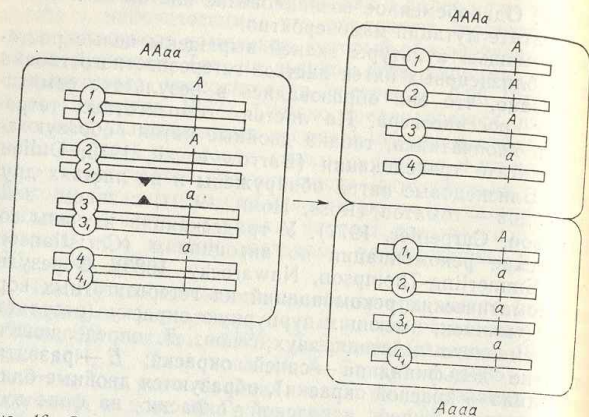


Рис. 16. Соматический кроссинговер в районе между центромерой и маркерным геном и его генетические последствия

клетки: одна — с генотипом $Aaaa$ (симплекс), другая — с генотипом $AAAa$ (триплекс), которые в свою очередь, делясь, образуют ткани (рис. 16).

Таким образом, на фоне основной окраски долей околоветника появляются двойные близнецовые пятна с менее интенсивной и более интенсивной окраской. В результате же мутации, например прямой, в хромосоме 2 из клетки с генотипом дуплекс образуются две сестринские клетки с генотипом симплекс, которые впоследствии дадут однородную ткань и одиночное пятно менее интенсивной окраски при прямой мутации и более интенсивной — при обратной.

При перекресте хроматид между центромерой и двумя маркерными генами (рис. 17), например геном C , контролирующим образование цианидина (красная окраска), и B — дельфинидина (синяя окраска), у гетерозиготы с генотипом дуплекс $BBbbCCcc$ пурпурная окраска, так как образуется примерно равное количество цианидина и дельфинидина, возникают два генотипа клеток $BBVvccC$ и $BvvvCCc$. В первой клетке производится больше дельфинидина по сравнению с цианидином (окраска более синяя по сравнению с основной), во второй клетке — больше цианидина, чем дельфинидина (окраска более

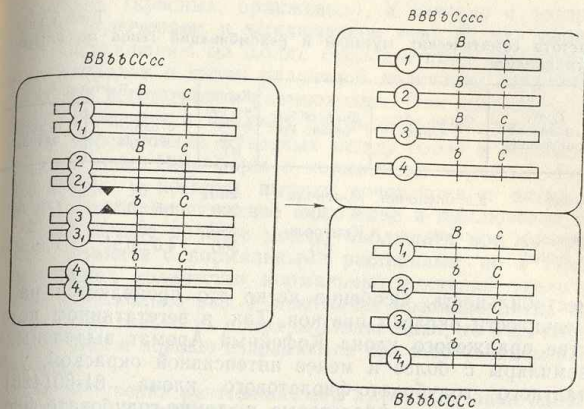


Рис. 17. Соматический кроссинговер в районе между центромерой и двумя маркерными генами и его генетические последствия

красная, чем основная). Таким образом, появляется двойное близнецовое пятно с более синей и более красной окраской по сравнению с основной пурпурной. Перекрест возможен и между генами B и C , но в этом случае интенсивность окраски двойного пятна будет менее выражена.

Очень четкие соматические рекомбинации получены при облучении клубнепочек сорта Тудор Роз 472. Двойные близнецовые пятна были сиреневого и бледно-сиреневого цвета на светло-сиреновом основном фоне (рис. 18, вкл.). Предполагается, что генотип этого сорта по пигментам является дуплексом $AAaa$. В результате перекреста образовались клетки триплекса $AAAa$ и симплекса $Aaaa$. При генотипе симплекс одно из близнецовых пятен было бы белое (полный рецессив), при генотипе триплекс одно из близнецовых пятен было бы темно-сиреневое (квадруплекс), другое — сиреневое (дуплекс). При квадруплексе и полном рецессиве рекомбинации не выявляются. Следовательно, по интенсивности окраски двойных пятен можно судить о генотипе сорта по пигментам.

Частота соматических рекомбинаций несколько ниже, чем мутаций. При облучении гибридных семян F_1 частота рекомбинаций несколько увеличивается (табл. 30). За счет соматических рекомбинаций до 6% мутантных клонов в последующих вегетативных поколениях проявляют

Частота соматических мутаций и рекомбинаций генов по пигментам у гладиолуса

Таблица 30

| Сорт, генеральная комбинация | Орган облучения | Доза облучения, Гр | Количество растений, шт. | Частота, % | |
|------------------------------|-----------------|--------------------|--------------------------|----------------|-----------------|
| | | | | с одним пятном | с двумя пятнами |
| Венец | Клубнепочки | Контроль | 250 | 0 | 0 |
| | | 50 | 200 | 1,5 ± 0,32 | 1,0 ± 0,21 |
| Рамзес × Венец | Семена | Контроль | 340 | 0 | 0 |
| | | 50 | 300 | 4,0 ± 0,91 | 1,3 ± 0,51 |

нестабильность. Особенно четко это проявляется на изменчивости окраски цветков. Так, в вегетативном потомстве оранжевого клона Кофейный Аромат выделены экземпляры с более и менее интенсивной окраской, у мутантного голубовато-фиолетового клона 81-80(485) — светло-голубовато-фиолетовые и темно-голубовато-фиолетовые формы. Здесь за счет перекреста между центромерой и маркерным геном в материнской клетке произошло увеличение дозы рецессивного гена в одной и доминантного гена в другой дочерней клетке, затем с помощью размножения клубнепочками — расхимирование рекомбинантов.

Нестабильность по окраске проявляется и за счет мигрирующих генетических элементов (МГЭ), которые впервые были открыты на кукурузе В. McClintok (1955). Одним из мигрирующих элементов является *Mr*, контролирующей возникновение нестабильных мутаций в гене *P*, ответственном за образование пеларгонидина. Встраиваясь в ген *P*, мигрирующий элемент вызывает его блокирование (пигмент не образуется). Выход *Mr* из гена *P* приводит к реверсии нестабильной мутации (образуется пигмент). Это дает мозаичные по окраске зерна.

Другим типом МГЭ является *Spm*-элемент (*Suppressor-mutator*). Встраиваясь в ген, контролирующий образование пигмента, он попеременно вызывает его включение и выключение, что также приводит к появлению пятнистых зерен. МГЭ, которые фенотипически проявляются в виде пятен на лепестках, обнаружены на ряде цветочных растений, в том числе на львином зеве.

Выделенная в исходном материале гладиолуса группа муаровых форм (мозаики по окраске), вероятно, также является результатом действия МГЭ типа *Mr* или *Spm*. Особенно часто это отмечается у форм, содержащих пе-

ларгонидин (красных, оранжевых), и связано с попеременным включением и выключением гена *P*, что приводит к образованию на долях околоцветника бесцветных полос, штрихов и пятен различной величины, сохраняющихся при вегетативном размножении. Они являются сортовым признаком и придают цветкам оригинальность.

При скрещивании муаровых между собой в потомстве выделяется до 10% форм с нормальной окраской. Есть экземпляры, у которых штрихи сочетаются с пятнами, т. е. возможно неритмичное включение и выключение гена. Аналогичное явление можно наблюдать при скрещивании мозаиков с нормальными растениями, но в таких комбинациях количество нормальных растений увеличивается в несколько раз. У некоторых мозаиков пятна появляются не только на долях околоцветника, но и на клубнелуковицах и хорошо сохраняются при вегетативном размножении.

При облучении рентгеновскими лучами бутонов одного из мозаиков (162-82(455)) в фазе мейоза были выделены экземпляры с двойным пятном — белым и сиреневым на красном фоне (рис. 19, вкл.). Появление сиреневого пятна (маркерный признак включения в работу гена *m*, контролирующего образование мальвидина и отстоящего от гена *r* на довольно большом расстоянии — через серию генов, контролирующих ступени замещения молекулы антоциана) у пеларгонидин-содержащих форм может быть связано с инверсией, в результате которой ген *m* переместился в зону действия МГЭ и был включен в работу.

Если идентификация соматических рекомбинаций по генам, контролирующим окраску цветка гладиолуса, оказалась возможной, то мейотические рекомбинации довольно сложно отличить от мутаций, хотя их доля в общей индуцированной генотипической изменчивости значительна.

Попытка как-то отличить мейотические рекомбинации от мутаций заключалась в изучении спектра изменчивости по пигментам в популяциях F_1 и F_2 после облучения гибридных семян. В качестве исходных пар в скрещиваниях использовали сорта голубовато-фиолетового класса окраски (от бледного до темного тона), имеющие различную дозу рецессивного гена — от полного рецессива до триплекса и квадруплекса (табл. 31). В каждой популяции изучали не менее 300 растений.

Для F_2 использовали семена F_1 с материнской конституцией генотипа (тоном окраски). По всем комбинациям

Таблица 30
 Распределение растений по группам окраски цветка при облучении гибридных семян, %

| Исходная пара | Популяция | Доза, Гр | Окраска цветков и генотип | | | | |
|----------------------------------|----------------|----------|---------------------------|---|---|----------------------------------|--|
| | | | белая (00), аааа | бледно-голубовато-фиолетовая (80), Аааа | светло-голубовато-фиолетовая (82), ААаа | голубовато-фиолетовая (84), АААа | темно-голубовато-фиолетовая (86), АААА |
| Аквамарин 580 × Чайна Блу 583 | F ₁ | Контроль | 12,6 | 40,3 | 37,7 | 9,4 | — |
| | F ₂ | | 20,4 | 54,6 | 25,0 | — | — |
| | M ₁ | 50 | 15,0 | 38,2 | 36,5 | 11,3 | — |
| Блу Рафлез 482 × Пятый Океан 585 | M ₂ | | 24,7 | 45,3 | 28,2 | 1,8 | — |
| | F ₁ | Контроль | — | 7,2 | 42,8 | 38,7 | 11,3 |
| | F ₂ | | 1,4 | 18,0 | 57,2 | 19,2 | 4,2 |
| Небосвод 584 × Нистру 487 | M ₁ | 50 | — | 10,3 | 40,1 | 41,6 | 8,0 |
| | M ₂ | | 4,6 | 24,4 | 46,0 | 23,0 | 2,0 |
| | F ₁ | Контроль | — | — | — | 57,7 | 48,3 |
| | F ₂ | | — | — | 21,3 | 58,0 | 21,7 |
| | M ₁ | 50 | — | — | 7,5 | 47,3 | 45,2 |
| | M ₂ | | 1,0 | 2,4 | 26,6 | 47,5 | 22,5 |

Примечание. Стрелками показано самоопыление растений соответствующего генотипа.

в M₂ по сравнению с F₂ наблюдали тенденцию к снижению количества семян с материнской окраской за счет увеличения их в группах с более светлым и более темным тоном, что можно объяснить генетическим перекрестом в районе между центромерой и маркерным геном в профазе первого деления мейоза при конъюгации хромосом с доминантным и рецессивным генами, что приводит к образованию рекомбинантных аллелей AA и aa.

При самоопылении, например, симплексов (сеянцев F₁ с бледно-голубовато-фиолетовой окраской в комбинации Аквамарин 580×Чайна Блу 583), рекомбинантные гаметы AA соединяются с гаметами aa и образуют увеличенное количество дуплексов или с гаметами Aa, дающими триплексы. Рекомбинантные гаметы aa дают соответственно повышенное количество полных рецессивов или симплексов.

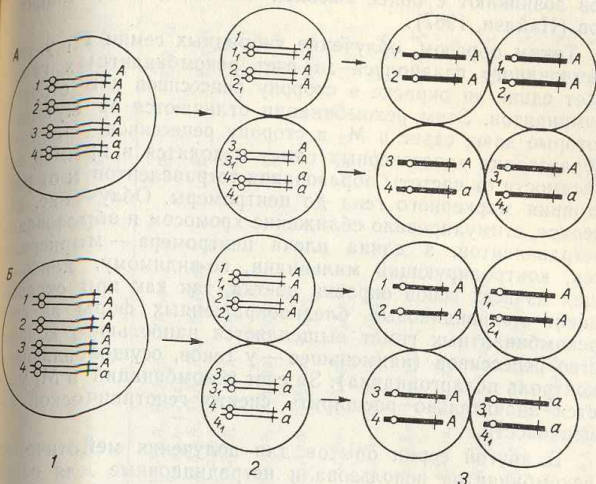


Рис. 20. Расхождение хромосом и хроматид у триплекса в мейозе I и II деления:

A — образование некрсоверных гамет AA и Aa; B — образование кроссоверных гамет Aa и Aa; 1 — профазы I деления мейоза (пахитена); 2 — образование диад (редукционное деление); 3 — образование тетрад, гамет после II деления мейоза

Аналогичное объяснение получает сдвиг в сторону рецессивов и доминантов в M₂ при самоопылении триплексов в комбинации Небосвод 584×Нистру 487. Здесь выщепились даже полные рецессивы с белой окраской, что можно объяснить соединением в результате самоопыления рекомбинантных гамет aa с такими же гаметами aa (образование рекомбинантных рецессивных гамет в процессе мейоза у триплекса показано на рис. 20).

Сдвиг в M₂ при самоопылении дуплексов (комбинация Блу Рафлед 482×Пятый Океан 585) идет в сторону рецессивов с образованием симплексов и нуллиплексов, а также в сторону доминантов с выщеплением триплексов и квадруплексов. Рецессивные же мутации дают сдвиг в M₂ в основном в сторону рецессивов. За счет этого в опытах несколько увеличивается доля растений с бледной окраской. Тенденция к увеличению доминантов в M₁ (триплексов в первой и второй комбинации) может быть объяснена доминантными мутациями, которые у полиплоид-

дов возникают с более высокой частотой, чем у диплоидов (Найлен, 1967).

Таким образом, облучение гибридных семян F_1 у тетраплоидного гладиолуса за счет рекомбинантных гамет дает сдвиг по окраске в сторону рецессивов и в сторону доминантов. Этим рекомбинации отличаются от мутаций, которые дают сдвиг в M_2 в сторону рецессивов. Частота образования кроссоверных гамет находится в прямой зависимости от частоты образования тетравалентов и от расстояния маркерного гена до центromеры. Облучение, наверное, стимулировало сближение хромосом и образование тетравалентов, а длина плеча центromера — маркерный ген, контролирующий мальвидин, по-видимому, наибольшая из всех генов окраски цветка, так как при скрещивании мальвидиновых бледноокрашенных форм за счет рекомбинантных гамет выщепляется наибольшее количество рецессивов (наименьшее — у генов, осуществляющих контроль пеларгонидина). За счет рекомбинаций в M_2 удается значительно расширить спектр генотипической изменчивости.

В другой серии опытов для получения мейотических рекомбинантов использовали нетрадиционные для современного садового гладиолуса типы скрещиваний, такие, как инбридинг, скрещивание экологически отдаленных сортов и форм, мутантов, отдаленная гибридизация. Это может привести к множественным обменам в геноме, разрыву тесно сцепленных генов, экспрессии молчащих зон генома, генетическому перекресту в нетрадиционных точках и, как следствие, — выщеплению оригинальных форм.

При инбридинге у тетраплоидов основная масса семян в потомстве F_2 имеет признаки родительской формы: по генотипу, например, 50%, при скрещиваниях же этот процент значительно снижается в пользу других генотипов, т. е. спектр изменчивости в F_2 по сравнению с F_1 снижается (табл. 32). Но в F_2 возможно выщепление ценных рекомбинантов. Примером является самоопыление триплекса, при котором удается получить полные рецессивы.

Так, при самоопылении ряда сортов и форм были выделены более гетерозисные растения по сравнению с исходными (высотой до 2 м по сравнению с 1,5 м в контроле), с укороченным на 15—20 дней периодом вегетации, низкорослые (до 50 см), с оригинальной окраской.

Интересные формы выделены и при скрещивании экологически отдаленных сортов. Установлено, что у исходного материала, создаваемого в разных экологических ус-

Таблица 32
Расщепление у аутогетероплоидов при инбридинге и перекрестном опылении

| Родители | Соотношение гамет | Потомство генотипов | Количество генотипов материнской формы, % | Соотношение фенотипов |
|------------------------------|--|---|---|-----------------------|
| $A_1A_2a_3 \times A_1A_2a_3$ | $A_1A_2:4A_1a_2:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3$ | $A_1A_2A_2A_2, 8A_1A_2A_2, 18A_1A_2A_2, 8A_2A_2A_2, 1A_2A_2A_2$ | 50 | $35A_1:A_2$ |
| $A_1A_2 \times A_1A_2A_2$ | $A_1A_2:4A_1a_2:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3$ | $3A_1A_2A_2, 15A_1A_2A_2, 15A_2A_2A_2, 3A_2A_2A_2$ | 41,7 | Все A_1 |
| $A_1A_2 \times A_1A_2A_2A_2$ | $A_1A_2:4A_1a_2:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3$ | $6A_1A_2A_2A_2, 24A_1A_2A_2A_2, 6A_2A_2A_2A_2$ | 17,9 | Все A_1 |
| $A_1A_2 \times a_2a_3a_3$ | $A_1A_2:4A_1a_2:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3:A_1a_2:A_2a_3$ | $6A_1A_2A_2, 24A_2A_2A_2, 6A_2A_2A_2$ | 17,9 | $5A_1:A_2$ |
| $A_1a_2 \times A_1a_2A_2$ | $A_1a_2:4A_1A_2:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3$ | $9A_1A_2A_2, 18A_2A_2A_2, 9A_2A_2A_2$ | 50 | $3A_1:A_2$ |
| $A_1a_2 \times A_1A_2A_2$ | $A_1a_2:4A_1A_2:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3$ | $3A_1A_2A_2, 15A_1A_2A_2, 15A_2A_2A_2, 3A_2A_2A_2$ | 41,7 | $11A_1:A_2$ |
| $A_1a_2 \times A_1A_2A_2A_2$ | $A_1a_2:4A_1A_2:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3$ | $9A_1A_2A_2, 18A_2A_2A_2, 9A_2A_2A_2$ | 23,7 | Все A_1 |
| $A_1a_2 \times A_1A_2A_2A_2$ | $A_1a_2:4A_1A_2:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3$ | $18A_2A_2A_2, 18A_2A_2A_2$ | 0 | Все A_1 |
| $A_1a_2 \times a_2a_3a_3$ | $A_1a_2:4A_1A_2:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3$ | $18A_2A_2A_2, 18A_2A_2A_2$ | 50 | $1A_1:A_2$ |
| $A_1A_2 \times A_1A_2A_2A_2$ | $A_1A_2:4A_1A_2:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3$ | $9A_1A_2A_2, 18A_2A_2A_2, 9A_2A_2A_2$ | 50 | Все A_1 |
| $A_1A_2 \times A_2a_3a_3$ | $A_1A_2:4A_1A_2:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3$ | $9A_1A_2A_2, 18A_2A_2A_2, 9A_2A_2A_2$ | 23,7 | Все A_1 |
| $A_1A_2 \times a_2a_3a_3$ | $A_1A_2:4A_1A_2:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3$ | $18A_2A_2A_2, 18A_2A_2A_2$ | 0 | Все A_1 |
| $A_1A_2 \times A_1A_2A_2A_2$ | $A_1A_2:4A_1A_2:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3:A_1A_2:A_2a_3$ | $18A_2A_2A_2, 18A_2A_2A_2$ | 50 | Все A_1 |

ловных, под влиянием резко отличающихся абиотических факторов по-разному проходит отбор рекомбинантов на этапах гаметогенеза, прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок, оплодотворения, развития зародыша, формирования и прорастания семян (Жученко, 1986). Такие формы отличаются различным адаптивным потенциалом и различным уровнем доступной генетической изменчивости. Их скрещивание дает потомство с широким спектром генетической изменчивости. Так, при гибридизации форм, полученных в Прибалтике, с материалом, созданным в Молдавии, наблюдали расширение спектра, и был выделен ряд оригинальных семян. Например, при скрещивании сорта Вива ля вида 433 с молдавскими сортами выделена серия короткостебельных сеянцев с длиной стебля до 30 см и с соцветием до 80 см, которые могут быть использованы как обсадочные сорта. В другой серии скрещиваний получены сверххранние формы с укороченным до 50 дней периодом от посадки до цветения. На этой же основе получены гетерозисные сеянцы интенсивного типа с высокой адаптацией к повышенным температурам (они не выгорали) и влажности (не выцветали, ткани цветков не отмирали).

Весьма перспективной для расширения спектра изменчивости явилась деканализация мейоза за счет использования в гибридизации мутантов, полиплоидов, отдаленных скрещиваний. Так, привлечение мутантов в сложноступенчатых скрещиваниях с межродовым гибридом — гладантерой — позволило создать новую группу растений, сочетающих целый ряд ценных хозяйственно полезных и декоративных признаков — высокую продуктивность с повышенной устойчивостью к болезням, высокую декоративность с четким ароматом.

Таким образом, рекомбинации внесли значительный вклад в создание нового оригинального исходного материала гладиолуса.

Химерность

Химерность — это наличие в одном организме генетически разнокачественных тканей. Она возникает в силу того, что точка роста состоит из нескольких инициальных клеток, а мутировать может только одна, которая и дает серию мутантных клеток — мутантную ткань. Клетки, не затронутые мутацией, обычно делятся более интенсивно, и вследствие дилпонтного отбора побег образуется из этих

клеток, а мутантная ткань в виде участка сектора остается в базальной части побега (рис. 21, 22, вкл.).

Известно, что цветок гладиолуса формируется из 6—24 инициальных клеток, а одна доля околоцветника — из 1—4 (Buiatti, Tesi, Molino, 1969; Buiatti, 1970). Наличие такого количества инициалей удалось установить по величине мутантного сектора на долях околоцветника. Если, к примеру, точка роста состоит из двух инициальных клеток, то в случае мутации одной из них мутантный сектор будет занимать 50%, если из четырех — 25% площади доли околоцветника.

Апекс побега представляет собой ростовой центр, обеспечивающий органогенез и гистогенез побега. Чтобы глубже понять механизм химерности растений в связи с возникновением мутаций, необходимо более подробно рассмотреть строение и работу точки роста.

Апекс побега — это меристематическая верхушка побега, включая самый молодой листовой зачаток (примордий) и связанные с ним ткани стержневой меристемы. Апекс побега регулярно образует на своей поверхности бугорки, представляющие собой зачатки листьев. В ходе выклинивания очередного примордия объем апекса уменьшается, затем опять увеличивается; при переходе побега в репродуктивную фазу в деятельности апекса происходят резкие физиологические и химические изменения: он становится вытянутым, начинается органогенез соцветия, цветков. Порядок расположения листовых примордиев на апексе побега гладиолуса подчиняется определенным закономерностям и выражается формулой $1/2$. Цифра в числителе показывает, что между смежными листьями одной стороны один оборот по спирали, в знаменателе число листьев в этом промежутке, включая начальный, — два. Точка роста состоит из туники и корпуса (Schmidt, 1924). Клетки туники, состоящей из трех слоев, делятся антиклинально (перпендикулярно поверхности), за счет чего идет поверхностный рост. Корпус состоит из крупных клеток, которые, делясь в разных направлениях, создают условия для объемного роста. Апоикальные меристемы боковых почек (латеральных) находятся в паузах листовых примордиев побега со стороны стебля. Они формируются позже, чем кроющие их листовые примордии. Боковые почки обычно не растут, пока не получают стимула к развитию.

Химерность растения связана со слоями апекса, с его гистогенезом, так как мутантная клетка, делясь, образует

секторы именно в слоях апекса, а затем и в органах растения. Слой апекса выполняют разные функции: наружный слой дает эпидермис, второй, или гиподермальный, служит началом ряда тканей, включая палисадную паренхиму листьев, генеративные ткани, а также клетки мегаспор и микроспор; третий слой образует все внутренние корковые ткани. В зависимости от распределения мутантных клеток в гистогенных слоях апекса предложена следующая классификация химер (Шевченко, Гриних, 1981):

1. *Миксохимеры* — мутантные клетки, расположенные в слоях апекса без всякой видимой системы.

2. *Мериклиналильные химеры* — мутантные клетки расположены в виде участка, сектора в одном и более слоях апекса.

3. *Периклиналильные химеры* — мутантные клетки охватывают полностью один и более слоев апекса. Периклиналильную химеру называют гаплохламидной, если изменен только один внешний слой, и диплохламидной — если два внешних слоя.

Термин секторальная химера, обозначающий мутантный сектор на долях околоцветника, подразумевает мериклиналильную химеру, так как мутация возникла во втором слое апекса.

В результате обработки мутагенными факторами апекса побега из-за гибели клеток некоторых слоев в нем возможно замещение их клетками другого слоя, т. е. возникает перестройка слоев (Bergann, 1967). При этом возможны следующие случаи.

1. *Редупликация* — клетки первого, второго или обоих слоев делятся периклиналильно и выталкивают клетки третьего слоя из гистогенной зоны.

2. *Перфорация* — участки первого или второго слоя из-за гибели отдельных клеток заполняются клетками третьего слоя.

3. *Транслокация* — обмен между клетками внешнего и внутреннего слоя.

С помощью облучения из периклиналильной химеры можно получить множество различных форм. Так, у картофеля после облучения выделены неокрашенные или пятнистые клубни из окрашенных (Howard, 1967). Гены, ответственные за окраску перидермы, находятся в первом слое. Второй и третий слой давал растения с неокрашенными клубнями. В данном случае произошло замещение клеток первого слоя клетками второго вследствие гибели первых в результате облучения. Облучение ведет не толь-

ко к перестройке периклиналильных химер, но и способствует стабилизации генетических изменений в виде химер, примером чему являются муаровые мутанты гладиолуса.

Мутантная клетка, возникшая в слое апекса и вследствие деления образовавшая клеточную линию в виде сектора, может передавать последующим поколениям (генеративным, вегетативным) любые мутации: генные, пластидные, геномные. Так, мутантные гены, возникшие во втором слое, передают генеративному потомству свою информацию через гаметы, образующиеся в нем, однако в генеративном потомстве в этом случае уже возможно расщепление признаков.

В результате облучения клубнелуковиц в дозе 40—60 Гр сорта Оскар 556 М. Buiatti et al. (1960, 1970) получили пигментные мутации в виде секторов на долях околоцветника и на основании размера мутантных секторов установили количество инициальных клеток в апексе побега покоящихся клубнелуковиц, формирующих один цветок и одну долю околоцветника. Исследователи отметили увеличение мутантного сектора с увеличением дозы, что объясняется гибелью некоторых инициальных клеток в результате облучения. Они выявили, что у верхних цветков меньшее количество инициальных клеток (по снижению частоты мутаций у них), а также сделали вывод о диплонтном отборе в соматических тканях. М. Buiatti et al. (1960, 1970) обнаружили, что в примордии соцветия покоящихся клубнелуковиц существуют отдельные меристемы для первых пяти и последующих цветков. Они выращивали растения в теплицах и наблюдали большую частоту мутаций и меньший размер пятна по сравнению с растениями, выращенными в поле, но указанные различия были только у первых пяти цветков. Авторы пришли к выводу, что быстрый рост растений в течение ранних стадий способствует увеличению частоты мутаций и уменьшению мутантного сектора. Это объясняется тем, что быстрый рост уменьшает элиминацию поврежденных облучением клеток, т. е. уменьшается давление диплонтного отбора против мутантной клетки, которое имеет большое значение для сохранения мутаций, связанных с крупными aberrациями хромосом.

При облучении клубнечек сорта Оскар 556 мы использовали большой набор доз — от 2,5 до 50 Гр. Начиная с дозы 15 Гр в вариантах появляются растения с хи-

мерной окраской, мутантная ткань располагается или в виде сектора на одной из долей околоцветника, или охватывает доли целиком. Количество таких растений с увеличением дозы до 30 Гр возрастает, достигая 7,2%. При дозах 30 и 40 Гр появляются растения с полностью измененной окраской (табл. 33). Окраска сектора у Оскара фиолетово-малиновая, лососево-розовая и пестрая. Окраска полностью измененных растений менее интенсивная, более интенсивная фиолетово-малиновая и штриховатая, т. е. окраска мутантных секторов и полностью измененных растений совпадает, что дает основание предположить, что в данном случае получены соматические мутанты и у полностью измененных растений. Пестроцветный мутант Этюд стал исходным в создании большой группы муаровых (с пестрой окраской долей околоцветника) гладиолусов, включающей около 50 номеров.

Наличие мутантных пятен на долях околоцветника указывает на то, что мутация возникла во втором слое алекса побега и химера классифицируется как мериклиналиная. Муаровый мутант возник, по-видимому, вследствие перемешивания мутантных и немутантных клеток во втором слое алекса. Изменение интенсивности окраски, по-видимому, зависит от активации тех или иных генов, продуцирующих пигменты.

Таким образом, опыт с облучением клубнепочек показал возможность получения соматических мутаций и их выявления при перегруппировке клеток различных слоев алекса в случае химерности растений.

Таблица 33
Влияние гамма-облучения клубнепочек гладиолуса сорта Оскар на изменение окраски

| Доза, Гр | Количество растений | | |
|----------|---------------------|---------------------|------------------------------------|
| | всего, шт. | химерной окраски, % | с полностью измененной окраской, % |
| Контроль | 114 | — | — |
| 2,5 | 104 | — | — |
| 5 | 106 | — | — |
| 7,5 | 140 | — | — |
| 10 | 106 | — | — |
| 15 | 125 | 4,0±1,85 | — |
| 20 | 150 | 6,6±2,01 | — |
| 30 | 125 | 7,2±2,32 | 2,2±1,33 |
| 40 | 99 | 5,0±2,19 | 1,7±1,30 |

Опыт, заложенный с сортом Олимпус 500, подтвердил широкие возможности облучения в качестве инструмента для перегруппировки клеток в различных слоях алекса. Известно, что сорт Олимпус 500 получили от светло-сиреневого сорта Аниверсари 572, являющегося спортивным уклоном. Вероятно, Олимпус — периклиналиная химера, у которой разные слои содержат клетки с различными генами (продуцирующими пигмент и ингибирующими его). В частности, у сорта Олимпус второй слой без пигмента, у Аниверсари — с пигментом. Спортивное уклонение произошло, вероятно, в результате транслокации клеток различных слоев. Для выяснения этого предположения проведено облучение клубнепочек после вымачивания в теплой воде в течение двух суток. Из 1000 облученных деток сорта Олимпус 500 было получено три растения с полностью сиреневыми долями околоцветника и два — с химерными (сиреневые секторы на белом фоне). Облучение клубнепочек сиреневых форм позволило выделить белые и химерные формы. При размножении химерных растений клубнепочками в вегетативном потомстве появились растения с белыми и сиреневыми цветками.

Скрещивание сорта Олимпус 500 с белоцветковыми сортами в генеративном потомстве давало до 30% семян с сиреневыми цветками разной степени насыщенности (комбинации Олимпус 500×Найтингейл 500, Олимпус 500×Винтер Фури 500, Олимпус 500×Веддинг Белз 500 в прямой и обратной комбинации). При скрещивании белоцветковых сортов между собой без участия Олимпуса получалось потомство с белыми цветками. Возможно, спорогенные клетки находятся и в более глубоких слоях, т. е. частично в третьем слое. В таком случае и клетки, продуцирующие пигмент, у сорта Олимпус расположены в третьем слое, у второго же слоя клетки без пигмента. У сорта Аниверсари второй слой алекса полностью замещен клетками третьего слоя.

Скрещивание растений с секторами на долях околоцветника с белоцветковыми сортами давало также в потомстве растения сиреневые и белые. Скрещивание таких растений с розово-сиреневым сортом Джой Белз производило до 95% сиреневых семян в потомстве. При скрещивании Джой Белз с другими белоцветковыми количества сиреневых уменьшилось до 30% (Веддинг Белз 500×Джой Белз). Из этих серий скрещиваний выделены та-

кие высокодекоративные формы, как Фемида 572, Атлант 570, Блик 570, Менузэт 578, Соната 574, Атлантида 576, Богема 577, Сезам 577, Витязь 575 и другие, отмеченные дипломами разной степени на выставках в Москве.

Таким образом, установлено следующее:

1. Сорт Олимпус 500 является моноклиamidной периклиальной химерой с расположением во втором слое клеток без пигмента, в третьем — с пигментом.

2. Окраска долей околоцветника определяется вторым слоем апекса.

3. Появление растений с секторами на долях околоцветника объясняется мутацией во втором слое или частичной заменой клеток второго слоя клетками третьего слоя; такие растения — периклиальные химеры.

4. Клетки спорогенной ткани формируются во втором слое и частично — в третьем.

5. Гамма-облучение дает возможность перегруппировывать клетки слоев апекса и выявить мутантные слои.

Сеянцы с мутантными секторами и полностью мутантными цветками выделены после мутагенной обработки семян. Повышенный процент их был в вариантах с комбинированной обработкой (табл. 34). Появление мутаций в M_1 (пятна лишены пигмента) связано, по-видимому, с блокированием работы гена. В M_2 были выделены растения с белой, фиолетовой и сиреневой окраской, т. е. произошло расщепление признаков. Лучшие формы, в том числе с более голубовато-синей окраской, чем у сорта Блу Вейд, были отобраны. При размножении химерных

Таблица 34
Влияние мутагенных факторов на сеянцы гладиолусов Юбилейный 580×Блу Вейд 480 в M_1 при обработке семян

| Мутаген, доза | Количество растений | |
|-------------------|---------------------|-------------------------|
| | всего, шт. | с секторами на долях, % |
| Контроль | 160 | — |
| НММ 0,15% | 112 | — |
| ЭИ 0,15% | 80 | — |
| ДМС 0,2% | 150 | — |
| 100 Гр + НММ 0,1% | 119 | 1 |
| 100 Гр + ЭИ 0,1% | 100 | — |
| 100 Гр + ДМС 0,1% | 113 | — |
| НММ 0,1% + 50 Гр | 90 | 3 |
| ЭИ 0,1% + 50 Гр | 89 | 2 |
| ДМС 0,1% + 50 Гр | 80 | 1 |
| 200 Гр | 115 | 2 |

Таблица 35

Расхимирование хлорофильных мутаций

| Номер сеянца | Мутаген, доза | Количество растений | | |
|-----------------|---------------|--------------------------------|------------------------------|--------|
| | | полученных от клубнепочек, шт. | с изменением хлорофилла, шт. | |
| | | | альбина | химера |
| 13-48 (зеленый) | Контроль | 60 | — | — |
| 16-41 (химера) | 30 Гр | 29 | 7 | 2 |
| 17-42 (химера) | НММ 0,2% | 16 | 6 | 1 |

растений M_1 клубнепочками среди фиолетовых форм отобраны и белые.

Обнаружено, что мутантные пятна появляются при более жестком воздействии (см. табл. 34). В частности, большое их количество выделено при обработке химическими мутагенами в комбинации с гамма-радиацией и при воздействии высокой дозой гамма-радиации (200 Гр).

При обработке семян радиацией и химическими мутагенами выделено несколько растений с бесхлорофильными полосами на листьях (хлорофильная мутация типа альбина) (табл. 35). Такие растения представляли собой мериклиальные химеры, поскольку мутация в виде отдельных мутантных клеток возникла во втором слое (первый слой листа — покровная ткань, второй — столбчатая паренхима с хлорофильными зернами). Мутантные секторы при росте листа образуют клеточные линии, проявляющиеся на листьях в виде полос. К таким химерам относились формы 16-41 и 17-42, у которых листья полностью лишены хлорофилла. Номер 16-41 получен от облучения семян в дозе 300 Гр, 17-42 — от обработки НММ при концентрации 0,2%. Расхимирование с помощью клубнепочек дало возможность выявить мутацию типа альбина, но она оказалась летальной, и растения погибли в первый же год. В качестве контроля был взят сеянец из этих же комбинаций, но с зелеными листьями. В результате расхимирования выделены растения, полностью лишены хлорофилла, и небольшое количество химерных по хлорофиллу форм. В контрольном варианте не выделено ни одного растения с изменением хлорофилла.

В другом опыте по расхимированию по окраске цветков было взято в опыт 300 клубнепочек сорта Оскар от

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ СОЗДАНИЯ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА

Аромат

Проблема создания ароматного гладиолуса волновала оригинаторов с самого начала введения его в культуру. Однако до сих пор не удалось получить ощутимых результатов. Поэтому была поставлена задача при использовании мутагенных факторов получить четкие мутации и рекомбинации генов, контролирующих данный признак, и затем на базе этих форм при использовании гибридной селекции создать новую группу ароматных гладиолусов.

Для индуцирования мутантов использовали комбинированную обработку гибридных семян сортов, не обладающих ароматом (Оскар, Джек оф Слайдс, Грин Айс, Элегия, Юбилейный и др.), и последующие повторные обработки клубнелуковиц и клубнепочек, что позволило выделить сравнительно небольшое число мутантов с разнообразным и хорошо различимым ароматом. Была предложена условная классификация таких мутантов по аромату: цветочный (гвоздичный, фиалки, душистого табака), кофейный, фруктовый.

Из 5000 растений выделили до 0,25% наиболее четких мутантов, основную массу которых отобрали в двух вариантах (табл. 36), что связано, по-видимому, с особенностями генотипов сортов Юбилейный и Оскар. Наиболее перспективные из них получили при обработке семян нитрозометилмочевинной или нитрозоэтилмочевинной при концентрации 0,01—0,05% и повторной обработке клубнелуковиц этиленмином в комбинации с гамма-облучением в дозе 30—50 Гр. Небольшую часть ароматных выделяли при облучении пыльцы и клубнелуковиц (табл. 37). Лучшие из номеров приведены ниже.

34-130 (443). Обладает четким кофейным ароматом и оригинальным красным пятном на нижних долях околоцветника. Получен от обработки гибридных семян сортов Юбилейный 500×Оскар 556 НЭМ и затем клубнелуковиц ЭИ совместно с гамма-лучами. При гибридизации с другими мутантами и сортами хорошо передает потомству

Таблица 36
Влияние комбинированной обработки мутагенами на выход ароматных мутантов

| Исходная пара | М.в.г. | | М.в.вг. | | М.в.вг. | |
|--|---------------------|------------------|-------------------------|------------------|---------------------|------------------|
| | Обработка семян | | Обработка клубнелуковиц | | Количество растений | |
| | количество растений | мутационная доза | количество растений | мутационная доза | всего, шт. | ароматных, шт. % |
| Юбилейный 500 × Оскар 556 | 100 | Контроль | 98 | Контроль | 95 | 0 0 |
| | 410 | НЭМ 0,1% | 105 | Без обработки | 100 | 0 0 |
| | | | 50 | НММ 0,1% + 10 Гр | 45 | 1 2,2 |
| | | | 50 | ЭИ 0,1% + 10 Гр | 46 | 2 4,5 |
| | | | 50 | ДМС 0,1% + 10 Гр | 49 | 0 0 |
| | | | 50 | 30 Гр + НММ 0,1% | 50 | 2 4,0 |
| | | | 50 | 30 Гр + ЭИ 0,1% | 48 | 1 2,1 |
| | | | 50 | 30 Гр + ДМС 0,1% | 50 | 1 2,0 |
| | | | 56 | Контроль | 56 | 0 0 |
| | | | 50 | 30 Гр | 47 | 0 0 |
| Юбилейный 500 × смесь пыльцы (Оскар, Пиддрина, Джек оф Слайдс, Элегия) | 50 | 50 Гр | 50 | 50 Гр | 47 | 0 0 |
| | 62 | — | 62 | — | 60 | 0 0 |
| | 162 | НММ 0,05% | 50 | 30 Гр | 45 | 3 6,6 |
| | | | 50 | 50 Гр | 44 | 0 0 |

аромат и пятно. С участием номера 34-130 получен ряд оригинальных форм гладиолуса (ремонтантные, многостебельные с клубнелуковицами на стебле).

308-324 (524). Обладает яблочным ароматом, гигантскими размерами цветка и красивой оранжевой окраской. Получен от обработки гибридных семян сортов Юбилейный 500×Оскар 556 НЭМ и затем клубнелуковиц гамма-лучами совместно с ЭИ. Многократно использовали в дальнейшей работе.

62-158 (464). Обладает тонким апельсиновым ароматом и красивой розовой окраской. Получен в результате обработки гибридных семян сорта Юбилейный 500×смесь пыльцы (Оскар 556, Пилигрин 388, Джек оф Слайде 458, Элегия 458) НММ в повышенной концентрации 0,05% и облучения клубнелуковиц гамма-лучами.

286-402 (564). Обладает нежным ароматом розы и красивым двухрядным соцветием. Получен от обработки гибридных семян сортов Юбилейный 500×Оскар 556 НЭМ и затем клубнелуковиц гамма-лучами в комбинации с НММ.

6-102 (558). Обладает четким кофейным ароматом, черно-красной окраской и гигантскими размерами цветка. Получен от обработки гибридных семян сорта Оскар×смесь пыльцы (Оскар 556, Юбилейный 500, Джек оф Слайде 458) НММ и клубнелуковиц гамма-лучами.

234-339 (524). Обладает приятным ароматом душистого табачка. Получен от обработки гибридных семян сорта Оскар 556×смесь пыльцы (Оскар 556, Пилигрин 388, Юбилейный 500, Джек оф Слайде 458) НЭМ в комбинации с гамма-лучами.

32-57 (556). Обладает четким гвоздичным ароматом и красивой темно-красной окраской гигантских цветков. Получен от обработки гибридных семян сорта Пилигрин 388×смесь пыльцы (Юбилейный 500, Оскар 556, Джек оф Слайде 458, Элегия 456) НЭМ в комбинации с гамма-лучами и обработкой клубнелуковиц гамма-лучами.

Мутанты обладают четким ароматом, который значительно усиливается в солнечную погоду. Особенно сильно ощущается аромат в фазе раскрытия бутона. Наличие аромата указывало на образование у мутантов эфирного масла, а различие в аромате подтверждало их мутационную природу, так как обычно культуре присущ только один какой-то аромат. Возможно, различие в запахе определяется вторичными мутациями, блокирующими продуцирование разных компонентов эфирных масел. Таким образом, была доказана возможность получения аромат-

ных гладиолусов из неароматных методом экспериментального мутагенеза.

В дальнейшем материал подвергли селекционной обработке, заключающейся в скрещивании полученных ароматных мутантов между собой, мутантов и их исходных форм, мутантов и других высокодекоративных сортов, мутантов и гладантеры. Для усиления аромата как самостоятельного признака использовали повторные обработки мутагенными факторами и многократные отборы.

Наиболее интересны следующие ароматные формы, которым присвоили названия как перспективным сортам:

Стенной Аромат 556. Селекционный номер 123-77. Обладает четким гвоздичным ароматом, красивым цветком с черно-красной окраской, блестящей поверхностью и хорошей фактурой долей околоцветника. Получен при гибридизации мутанта Д-32-57 (556) с сортом Файер Флем 452 иностранной селекции. Широко использовали в дальнейшей работе.

Ароматный Букет 410. Селекционный номер 21-489. Обладает четким кофейным ароматом и кремовой окраской хорошо гофрированных долей околоцветника. Получен от скрещивания мутантов 2-97 и 34-130. С его использованием создана серия перспективных ароматных форм.

Ассоль 535. Селекционный номер 26-494. Обладает сильным кофейно-фруктовым ароматом и красивой лососевой окраской. Получен от скрещивания сорта Акация 435, обладающего едва ощутимым ароматом, с мутантом 34-130.

Аромат 437. Селекционный номер 24-492. Выделен за сильный кофейный аромат и красивое темно-красное пятно в горле. Получен в результате скрещивания сорта Акация с мутантом 34-130.

Звездный Путь 455. Селекционный номер 103-78. Обладает сильным фруктовым ароматом. Получен в результате многоступенчатых скрещиваний с использованием ряда мутантов и сортов, в том числе 286-402, 34-130, Вашингтон.

Шаганэ 471. Селекционный номер 71-79. Обладает четким ароматом розы и красивым сиреневым цветом. Получен от скрещивания мутанта 62-158 и сорта Акация.

Вечерний Аромат 576. Селекционный номер 1114-77. Обладает нежным ароматом фиалки и чистым темно-сиреневым цветом. Получен от скрещивания мутанта номера 23 и пурпурного сорта Пэпл Бирма 578.

Кофейный Аромат 425. Селекционный номер 368-78.

Обладает сильным кофейным ароматом, красивой оранжевой окраской цветков, двухрядным регулярным соцветием. Получен в результате скрещивания номера 2-455 и мутанта 34-130.

Ароматная Долина 443. Селекционный номер 306-78. Обладает нежным четким фруктовым ароматом. Получен в результате гибридизации 2-455×34-130.

Гамма 473. Селекционный номер 217-77. Обладает четким фруктовым ароматом и красивыми пурпурными лучами в горле. Получен при скрещивании 2-97×34-130.

Душистый Сад 532. Селекционный номер 279-77. Обладает очень нежным яблочным ароматом, гигантскими размерами цветков и приятной лососевой окраской. Получен от скрещивания сорта Вашингтон с мутантом 34-130.

Селекционная проработка материала дала возможность усилить аромат, увеличить его разнообразие (получены с неидентифицированным ароматом и промежуточным смешанным букетом) и повысить декоративность.

Результаты работы по скрещиванию мутантов, когда оно приводило в одних случаях к усилению признака, в других — к смешиванию или появлению нового признака, дают основание предположить, что их генетическая система полигенна, связана с компонентным составом эфирного масла, и, по-видимому, каждый ген контролирует определенный компонент, включая или блокируя его продуцирование. Тот или иной аромат зависит от качественного и количественного состава компонентов эфирного масла.

Одним из перспективных направлений является работа по скрещиванию мутантов с гладантерой. Работа проводилась по следующей схеме:

1. Скрещивание гладантеры с ароматными мутантами.
2. Скрещивание гибридов F_1 между собой и с исходными формами.
3. Скрещивание гибридов F_1 с наиболее выдающимися ароматными мутантами.
4. Скрещивание гибридов F_1 с наиболее выдающимися сортами (для повышения декоративности семянцев) и затем гибридизация отобранных мутантов с исходными формами.

Скрещивание по первому варианту дало потомство с заметным усилением аромата и декоративных признаков. Увеличилось количество бутонов в колосе, количество од-

новременно открытых цветков, трубка цветка стала несколько короче. Однако форма цветка, размеры, пятно в зеве и аромат устойчиво передавались от гладантеры. У полученных гибридов заметно увеличилась устойчивость к патогенам, особенно к бактериальной парше. От этой серии скрещиваний получены перспективные мутантные формы Звездный Луч 421, Коралловая Звезда 337, Душистая Звезда 421, 317-78(425), 516-78(423), 70-80(467) и др.

Скрещивания гибридов F_1 между собой хотя и несколько усилили аромат, но дали весьма слабые в декоративном отношении семянцы со слабой жизнеспособностью. От этих комбинаций не было отобрано ни одного сеянца. Такой же эффект получили от возвратных скрещиваний, что можно объяснить повышением гомозиготности потомства.

Интересные результаты получены при скрещивании гибридов F_1 с такими наиболее выдающимися ароматными мутантами, как Степной Аромат 556, Звездный Путь 555 и другими, а также при сложных многоступенчатых скрещиваниях с участием ароматных мутантов и гладантеры. Гибридные семянцы от таких скрещиваний обладали уже вполне хорошей декоративностью, отличались мощным ростом (до 2 м и более), повышенной устойчивостью к патогенам и необычно сильным для гладиолуса ароматом. Хотя у большинства гибридов и преобладал аромат гладантеры, в потомстве отмечены формы со смешанным ароматом. Наиболее интересны из данной серии скрещиваний ароматные мутантные формы Фокусор 454 (3-82), Ароматная Девушка 578 (10-82), Эстафета 554 (11-82), Ароматный Дымок 494 (24-82), Душистый Табачок 578(28-82), Полевой Букет 578(20-83), Душистый Цветок (22-83), Ароматный Этюд 565 (39-83) и др.

Для усиления декоративных признаков ароматных мутантов проведены их скрещивания с такими наиболее декоративными сортами, как Парад 533, Розовый Бисер 544. В результате выделены высокодекоративные мутантные формы с ослабленным ароматом. Для усиления аромата проведены возвратные скрещивания гибридов первого поколения с исходными ароматными мутантами. Во втором поколении отобраны весьма декоративные с четким ароматом мутантные формы Гвоздичный Аромат 537(250-83), Ароматный Сувенир 510(251-83), Черный Консул 558(20-84), Ароматная Поляна 543(96-84), Восточный Аромат 426(149-84), Ароматная Ариадна 525(179-84),

| Исходная пара | Количество | | | | | | |
|--|---------------|-----------|------|--------|------|-------|------|
| | всего, шт. | ароматных | | | | слабо | |
| | | сильно | | средне | | | |
| | | шт. | % | шт. | % | шт. | % |
| Кофейный Аромат × Парад Полевой Аромат × Розовый Бисер | 232 | 0 | 0 | 28 | 12,5 | 53 | 22,5 |
| Кофейный Аромат × Поле- вой Аромат | 180 | 0 | 0 | 13 | 6,1 | 55 | 31 |
| | 125 | 24 | 19,2 | 40 | 32 | 33 | 26,4 |

Ароматная Волна 543(256-84). Аромат у них уже был явно смешанного характера.

Таким образом, благодаря проведенной селекционной проработке мутантов с использованием межродового гибрида гладантеры удалось значительно усилить аромат, повысить декоративные качества и устойчивость к патогенам.

К достижениям последних лет относится работа по скрещиванию между собой таких наиболее выдающихся ароматных форм, как Кофейный Аромат 525, Полевой Аромат 535, Душистый Табачок 578, Гвоздичный Аромат 525, Нимфа 545, Ароматный Поток 463 и др. Она дала целый ряд семян с очень четким ароматом и высокими декоративными и хозяйственно ценными качествами. К ним можно отнести Ароматный Волшебник 435, Душистое Облако 425, Фруктовый Аромат 425, Эликсир 563, Душистый Край 525, Ароматная Новелла 456, Ароматная Новь 533 и др.

Усиление аромата у данной группы семян связано с увеличением дозы доминантного гена, контролирующего образование эфирного масла. Так, анализирующие скрещивания ароматных форм Кофейный Аромат и Полевой Аромат с неароматными сортами полными рецессивами Парад и Розовый Бисер дали соотношение ароматных и неароматных семян, близкое к теоретическому ожидаемому 1:1, это указывает на то, что перечисленные ароматные формы имеют по одному доминантному гену, и их генотип по аромату является симплексом (табл. 38). Некоторое фактическое отклонение от теоретически ожидаемого связано с несовершенством органолептического метода определения аромата и особенностями гематогенеза тетраплоидов.

| семянцев неароматных | | Соотношение ароматных и неароматных | |
|-------------------------|------|---|-------------------------------------|
| шт. | % | факти- ческое | теорети- чески ожидае- мое |
| 151 | 65 | 1:1,8 | 1:1 |
| 112 | 62,2 | 1:1,6 | 1:1 |
| 28 | 22,4 | 3,4:1 | 3:1 |

При анализирующих скрещиваниях симплексных форм не было отобрано ни одного семца с сильным ароматом, так как доза доминантного гена у семян не увеличивалась (дуплексы при расщеплении не образуются), тогда как скрещивание симплекса с симплексом Кофейный Аромат × Полевой Аромат дало до 19,2% семян с сильным

ароматом, превышающим исходные формы за счет образования дуплексов (увеличения дозы доминантного гена в два раза). Соотношение расщепления, близкое 3:1, также свидетельствует о том, что в данном скрещивании исходные пары по генотипу — симплексы.

Созданный исходный материал ароматных гладиолусов (целая группа, включающая до 500 номеров с различным ароматом) представляет нечто новое в селекции гладиолуса и дает возможность значительно улучшить эту культуру, так как отсутствие аромата не создает полной гармонии в восприятии цветка. Придание аромата еще больше увеличит популярность гладиолуса, повысит спрос на цветочную продукцию и клубнелуковицы. Не случайно ароматные формы, проходившие апробацию на специализированных выставках в Москве, вызвали большой интерес у специалистов и любителей. Многие ароматные формы были удостоены почетных грамот и дипломов и стали широко известны среди гладиолусоводов.

Генетическая изменчивость пигментов

Наша работа была направлена на получение гладиолусов с редкой оригинальной окраской: синих, голубых, черных, коричневых, ярко-красных, чисто-белых с крупными пятнами в зеве цветка, с несколькими колерами (до четырех и более), с полосами и штрихами.

Известно, что окраску цветка определяют пигменты, находящиеся в клеточном соке долей околоцветника. Так, антоцианы определяют красную, розовую, фиолетовую, а антоксантин и флаванойды — желтую и кремовую. В цветках одновременно может быть по несколько пигментов,

и ту или иную окраску определяет их количественное соотношение. У розовых и красных сортов (Альфред Нобель, Гомер, Мадам Баттерфляй, Мандарин) обнаружен пигмент пеларгонидин. У ярко-красных сортов (Сан Сузи, Нью Еуроп) идентифицированы два пигмента: пеларгонидин и рафанузин. У темно-красных сортов выявлено по несколько антоцианов. Например, у вишневого сорта Сормата установлены пеларгонидин, петунидин, мальвидин (Grabowska, 1971), у темно-коричнево-красного сорта Гаваи — пять антоцианов: пеларгонидин, пеонидин, рафанузин, мальвидин, цианидин (Тамберг, 1981). Фиолетовые сорта (Равель) содержат в основном пигмент мальвидин (Гамильтон, 1963).

В наших опытах у гладиолуса выявлено шесть антоцианидинов: пеларгонидин (окраска в видимом свете оранжевая), цианидин (малиново-красная), пеонидин (розово-красная), дельфинидин (фиолетовая), мальвидин (пурпурная). Выделены следующие группы:

1. Сорта с оранжевой, лососевой, лососево-розовой, красной и дымчато-коричневой окраской, содержащие пеларгонидин.

2. Сорта с малиново-розовой окраской, содержащие пеларгонидин, цианидин и пеонидин.

3. Сорта с черно-красной окраской, содержащие дельфинидин, петунидин, мальвидин.

4. Сорта с фиолетовой и пурпурной окраской, содержащие петунидин, мальвидин.

У гладиолусов первой группы наибольшее количество пеларгонидина у оранжевых, красных и дымчато-коричневых сортов; у лососевых, лососево-розовых его содержание снижается. Среди красных окрасок наибольшее количество пеларгонидина у ярко-оранжевых, затем ярко-красных форм, у более тусклых его несколько меньше. У сортов второй группы малиновый тон определяет цианидин. В сочетании с оранжевыми пигментами он дает различные малиновые оттенки. Сорта третьей группы отличаются наличием двух-трех сильно окисленных пигментов, количественное содержание пигментов у них по убывающей степени распределяется в следующем порядке: мальвидин, петунидин, дельфинидин. У фиолетовых и пурпурных сортов отмечены мальвидин и петунидин, причем больше мальвидина.

Весьма интересным представляется то, что у голубовато-фиолетовых сортов выявлен лишь мальвидин, в то время как дельфинидин в составе с другими пигментами

обнаружен в черно-красных сортах (Эйдж оф Найт 568, Антрацит 558), у ацидантеры (в пурпурном пятне), у сиреневого сорта с пурпурным пятном Марсианка 571 (также в пятне) (Мурин, Вакуленко, Ратькин и др., 1987).

Кроме антоцианов выявлено три флавонола — кемпферол, кверцетин, мирицетин. Наиболее часто встречаются первые два. Флавонолы обнаружены в белых, кремовых и желтых цветках. Но в основном в цветках содержится смесь антоцианов и флавонолов. Наиболее часто встречается пеларгонидин и кемпферол (оранжевые сорта), в группах с темной окраской (черно-красные, малиновые, пурпурные) наравне с другими антоцианидинами обнаружены флавонолы, кверцетин и мирицетин. У сортов с черной окраской (Эйдж оф Найт 568, Южная Ночь 558) флавонолы отсутствуют или имеются лишь их следы.

Есть сорта лишь с одним пигментом: или пеларгонидином (Фокушор 454, Весенний Аромат 554), или мальвидином (Душистая Девушка 564). Сорта с фиолетово-голубой окраской кроме мальвидина имеют большое количество всех трех флавонолов (Мурин, Вакуленко, 1987).

Пигменты у гладиолуса могут быть удобной тест-системой для определения различных генетических эффектов:

1. Белые мутантные секторы на долях околоцветника указывают на прямую мутацию гена, контролирующего образование молекулы антоциана.

2. Более темные секторы на долях околоцветника свидетельствуют об обратной мутации гена.

3. Тестом на соматическую рекомбинацию являются двойные близнецовые пятна с более интенсивной и менее интенсивной окраской относительно исходной окраски цветка.

4. Тестом на мобильные генетические элементы по пигментам являются белые пятна на долях околоцветника, сохраняющиеся в вегетативных потомствах.

5. О перестройке слоев апекса побега можно судить по пятнам, возникающим на клубнелуковице после облучения. Метод позволяет изучать строение точки роста.

6. Величина мутантных секторов дает возможность установить количество инициальных клеток для цветка и доли околоцветника.

7. По количеству пятен и их размеру можно судить о мощности дозы и эффективности мутагенных факторов и т. д. (Мурин, Лысков, 1986).

Наследование окраски обнаружить очень трудно, поскольку она зависит от нескольких пигментов, которые в сочетании друг с другом в количественном и качественном отношении могут проявляться в фенотипе по-разному. Кроме того, на окраску могут оказывать влияние эндогенные и экзогенные факторы, например степень кислотности клеточного сока. На изменение окраски оказывают влияние и мутагенные факторы, вызывая мутации блокирования генов, продуцирующих определенные пигменты, или, наоборот, активизируя их, что изменяет количественные и качественные соотношения пигментов, проявляющиеся затем в фенотипе. Так, при обработке мутагенными агентами гибридных семян в потомстве увеличивается разнообразие сеянцев по окраске. Если при скрещивании сортов Юбилейный 500×Блу Вейл 486 в потомстве были четыре группы сеянцев, то при обработке мутагенными агентами семян количество групп по окраске увеличивалось до шести.

Изменение окраски в зависимости от изменения количественного содержания пигментов у мутантов показано также Б. Грабовской (1971).

Для получения редкой оригинальной окраски у гладиолуса нами широко использовалось сочетание мутационной и рекомбинационной изменчивости. Наиболее интересной работой в данном направлении явилось создание с помощью мутагенеза голубовато-фиолетовых сортов, отличающихся чистотой колера.

Голубые и синие гладиолусы. Первый голубой гладиолус сорта Жозеф Гюло был выведен в 1927 г. (Непорожный, 1950). Затем в течение нескольких десятилетий появляются сорта Блу Триумфатор, Блу Адмирал, Пелегрин, Блу Рояль, Блу Энджел, Блу Шонхайт, Блу Геральд, Равель и др. Они грязновато-сиренево-фиолетового тона с красными точками, штрихами и пятнами. В дальнейшем были выведены такие голубые и синие сорта, как Аббу Хасан, Блу Петер, Блу Конкерор, Блу Вейл, Блу Даймонд, Карабиен и др. В этих сортах селекционеры смогли избавиться от красных пятен и штрихов, но ни голубого, ни синего гладиолуса получить не удалось. И, наконец, уже в последнее время появились сорта Блу Мист, Блу Лайк, Чайна Блу, Блу Скай, Блу Айз, Блу Бирд, Блу Найт, Блу Рафлез, Блу Фрильз, Силент Найт, Блу Данубэ, Найт энд Дей Алоха, Мильстон, Азур Скай, Модру Программ. Среди них есть сорта всеамериканской селекции (Чайна Блу, Блу Бирд, Силент Найт, Найт энд

Дей Алоха). У многих из них окраска уже приближается к синей и голубой, но до сих пор голубой и синий гладиолус остается мечтой экспериментаторов.

Как видно, сортов гладиолусов в этом классе окрасок ограниченное количество, и все скрещивания проводятся с их участием, что приводит к близкородственным скрещиваниям. Особенно часто в комбинациях использовались такие сорта, как Аббу Хасан, Блу Конкерор, Карабиен, Чайна Блу, Блу Бирд, Блу Найт и др.

Кроме межсортовых скрещиваний активно применялись инбридинги и беккроссы в надежде создать гомозиготный материал, очистить и усилить голубую окраску у гладиолусов, но этого не произошло. Такие скрещивания только показали отрицательное влияние на жизнеспособность голубых гладиолусов, так как жизненно важные гены роста и фотосинтеза тоже оказались в гомозиготном состоянии. Иногда для получения гетерозисного эффекта пытались скрещивать голубые с сортами других колеров, устойчивых к неблагоприятным условиям и болезням, хорошо размножающихся, но такие скрещивания резко ухудшали голубую окраску, что в значительной степени удаляло селекционеров от заветной цели. Только американскому оригинатору Берману в 1960 г. удалось комбинация Инсенс (бледно-розовый)×Кэррибэн (фиолетовый), в результате которой было получено сразу три широко известных фиолетовых сорта: Блу Лайк 383, Блу Мист 380, Блу Риббон 380.

Не дали положительного результата и скрещивания между собой географически отдаленных голубых форм, поскольку у них так или иначе были общие родители.

Были также попытки, в том числе и в наших опытах, получить голубые гладиолусы, смешивая окраски желтых и фиолетовых тонов. В случае удачи здесь можно было бы получить еще и здоровое потомство, так как сорта с желтой окраской отличаются повышенной устойчивостью к заболеваниям и хорошо размножаются. Для этого были использованы и сорта зеленого колера, но потомство от данных скрещиваний отличалось «грязной» окраской, весьма далекой от голубой.

Тесная взаимозависимость между голубой окраской и слабой устойчивостью к заболеваниям (из полутора десятков сортов данного колера, проверенных в условиях Молдавии, не оказалось ни одного относительно устойчивого), вероятно, свидетельствует о существовании сцепленных признаков из-за близкого расположения соответ-



Рис. 23. Схема биосинтеза антоциановых пигментов

ствующих генов на хромосоме и у голубых сортов. Такая связь между устойчивостью и особенностью химического состава пигментов обнаружена у овощных растений. Итак, откуда неудачи с выведением голубых сортов? Из всех родов, принадлежащих к семейству Касатиковых, только в роде Ирисов можно найти чистый голубой и синий цвет, благодаря наличию в лепестках антоцианида-дельфинидина. В других родах (Крокус, Гладиолус) в лепестках содержится пигмент мальвидин, дающий сиреневато-фиолетовую окраску (Гамильтон, 1963). Следовательно, для получения голубых гладиолусов необходимо наличие у них дельфинидина.

В группу антоцианидинов кроме мальвидина и дельфинидина входят еще пеларгонидин, цианидин, пеонидин, петунидин. Наиболее полный обзор исследований в направлении изучения биосинтеза пигментов провели А. В. Ратькин, М. Н. Запрометов, В. С. Андреев, Л. И. Евдокимов (1980).

Установлено, что антоцианидины и флавоноиды входят в группу флавоноидных соединений, производных флавона. Они состоят из ароматических колец А и В и пиранового гетероцикла.

Биосинтез пигментов идет по гипотезе замещения (Robinson, 1936; Griesbah, 1968; Hess, 1968). При этом происходит сначала гидроксилирование кольца В в положении 3', 5', а затем метаксилирование. В положении 4' гидроксильная группа уже присутствует в исходной молекуле (рис. 23). Каждую ступень замещения через соответствующий фермент контролирует определенный ген, причем ступени замещения при гидроксилировании и метаксилации находятся под контролем разных генов. Генетический контроль окраски цветка представлен на рис. 24—26.

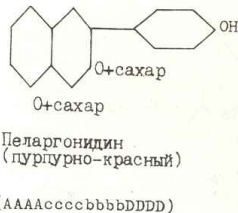
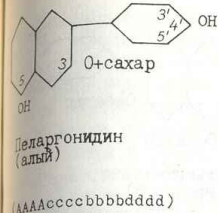


Рис. 24. Структурная формула молекулы пеларгонидина и генетический контроль ступеней замещения: доминантный аллель А контролирует образование молекулы антоциана, доминантный аллель D препятствует вторую молекулу сахара в положении 5, рецессивный аллель с препятствует гидроксильрованию в положении 3', рецессивный аллель в препятствует гидроксильрованию в положении 5'

Биосинтез антоцианов идет в направлении степени увеличения окисления кольца В: от одной гидроксильной группы у пеларгонидина (алая окраска), двух — у цианидина (красная) и до трех — у дельфинидина (синяя), т. е. гидроксилирование в положении 3', 5' кольца В вызывает посинение пигментов. Метаксилирование гидроксильной группы цианидина в положении 3' приводит к образованию пеонидина, который является производным цианидина. Метаксилирование дельфинидина в положении 3' дает петунидин, а в положении 3', 5' — мальвидин (сиреневато-фиолетовый), т. е. метаксилирование гидроксильных групп в положении 3', 5' ведет к покраснению пиг-

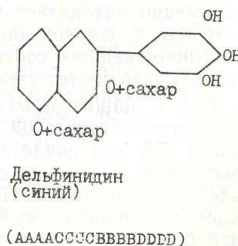
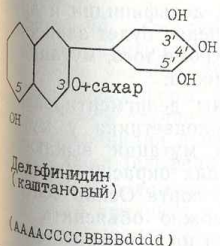
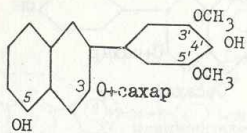
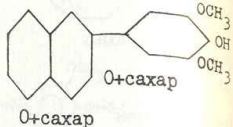


Рис. 25. Структурная формула молекулы дельфинидина и генетический контроль ступеней замещения: доминантный аллель А контролирует образование молекулы антоциана, доминантные аллели С и В способствуют присоединению гидроксильных групп в положении 3' и 5', доминантный аллель D контролирует гликозидацию в положении 5'



Мальвидин
(розовато-сиреневый)
(AAAAARRRRROOOodddd)



Мальвидин
(сиреневый)
(AAAARRRRROOOODDDD)

Рис. 26. Структурная формула молекулы мальвидина и генетический контроль ступеней замещения: доминантные аллели *R* и *O* способствуют метилированию в положении 3' и 5', доминантный аллель *A* контролирует образование молекулы, доминантный аллель *D* присоединяет вторую молекулу сахара в положении 5

ментов. Посинение вызывает также гликозидация антоцианидинов: дигликозиды более синие, чем моногликозиды.

Изучая спонтанно возникшие пигментные мутации, удалось установить следующее:

1. Спонтанный мутагенез идет в направлении образования малоокисленных форм, т. е. в направлении, обратном биосинтезу (Beale, 1941).

2. Мутации могут блокировать биосинтез соединения на каком-то определенном этапе, что позволяет выявлять продукты активности генов предшествующего этапа. Так, по мальвидину в случае мутации блокирования метаксилирования дельфинидина в составе пигментов могут одновременно находиться мальвидин, дельфинидин и другие пигменты, а покраснение или посинение будет зависеть от их количественного соотношения. Кроме того, мутации могут включать синтез какого-то пигмента.

Так, в наших опытах получены депигментированные мутантные секторы на долях околочветника у мутанта Факел 555, что свидетельствует о мутации выключения биосинтеза пигментов, определяющих окраску (красную) долей околочветника. Появление у сорта Оскар секторов, менее интенсивно окрашенных, можно объяснить мутацией блокирования одного из генов на определенном этапе. Образование пурпурных секторов у сорта Оскар может указывать на активацию генов конечных продуктов к дальнейшему окислению, что и вызывает посинение.

В опытах В. Grabowska (1971) мутанты отличались от исходных сортов (красных, розовых, вишневых) по кол-

ростенному содержанию пигментов, а у некоторых мутантов пигменты выключены совсем (например, у сорта Баттерфляй — пеларгонидин).

3. Несмотря на то, что основная масса изученных мутантов подтверждает направление спонтанного мутагенеза от более окисленных форм к менее окисленным, возможны, хотя и редки, обратные мутации. Так, у мака исходные растения содержали пеларгонидин, а среди мутантов обнаружены формы с цианидином (Monscrief, 1936). У шалфея были выделены мутации от пеларгонидина к дельфинидину (Beale, 1941).

Таким образом, кроме прямых возможны и обратные мутации, ведущие к появлению более окисленных форм, т. е. к посинению, что и было установлено нами на гладиолусе сорта Оскар 556. Следует отметить, что пигментная система у гладиолуса и процесс спонтанного мутагенеза являются исключением из общего правила. У подавляющего большинства растений не выявлены мутанты, содержащие одновременно пигменты с одной и двумя гидроксильными группами, что говорило бы о ненаправленности мутационного процесса. У сорта Пфитцер Сенсейшн с пурпурными цветками обнаружены мальвидин, цианидин и дельфинидин, у сорта Гавай (коричнево-красный) — пеларгонидин, пеонидин, рафанузин, мальвидин и цианидин (Тамберг, Максимов, Чесноков, 1978), что свидетельствует о возможности появления у гладиолуса экспериментальных обратных мутаций, ведущих к образованию форм с дельфинидином. Это подтверждается на сорте Пфитцер Сенсейшн.

Мутация, вероятно, будет заключаться в блокировании генов, контролирующих метаксилирование гидроксильных групп дельфинидина и его накопление в растении у фиолетовых форм, содержащих мальвидин. У растений M_1 в данном случае будут, по-видимому, формы, содержащие дельфинидин и мальвидин, у растений M_2 — мутации, содержащие дельфинидин.

Возможна доминантная мутация гена у цианидина как конечного продукта у красных, в результате которой произойдет гидроксילирование фенильного кольца в положении 5'. Хотя на большинстве растений таких мутаций не обнаружено, случай с пурпурными мутантными секторами у Оскара говорит о возможности таких.

Кроме того, в наших опытах выделены розовые и красные мутанты, имеющие красивые пурпурные и фиолетовые пятна в зеве цветка — 2-83(463), 37-83(465),

38-83 (425), 63-83 (435), 276-83 (557). Это также, по-видимому, связано с обратной мутацией от пеларгонидина к троллирующему образованию дельфинидина (рис. 27, 28, вкл.). Так, после облучения сорта Мустанг 558 (черно-красного), содержащего пеларгонидин, следы дельфинидина, пегунидин и мальвидин, выделены химеры с пурпурными и фиолетовыми секторами и цветками, а после расхимеривания — пурпурный 215-87 (578) и фиолетовый 216-87 (588) мутанты, отличающиеся повышенным содержанием дельфинидина, что и обусловило соответствующую окраску. В дальнейшем планируется использовать их как генисточки дельфинидина.

Теорию биосинтеза пигментов по Хессу подтверждает доминирование окисленных форм над менее окисленными у основной массы растений. Только у небольшой части растений наблюдается обратное. Так, у мака пеларгонидинсодержащие формы доминируют над цианидиновыми, у немезии цианидинсодержащие — над синтезирующими дельфинидин, у очного цвета и вербены доминируют формы, содержащие пеларгонидин, над формами с дельфинидином (Mongieff, 1936; Beale, 1941; Hess, 1969). В группе дельфинидина доминируют метакселированные формы. Так, мальвидин доминирует над дельфинидином. Отчасти поэтому и возникают трудности в получении синих гладиолусов. Вероятно, только экспериментальный мутагенез даст возможность получить формы с дельфинидином, у которых будут блокированы гены метакселирования. В экспериментальном материале, полученном после мутагенного воздействия на гибридные семена фиолетовых сортов Нью Хоп 486, Чайна Блу 585, Аквамарин 581, Блу Даймонд 483, Блу Найт 485, Силент Найт 483, обнаружено большое разнообразие по окраске в фиолетовом спектре. У многих форм была чистая окраска; она приближалась к голубой и синей. При облучении гибридных семян сортов Чайна Блу×Блу Найт 485 голубовато-фиолетового тона получено по окраске шесть групп сеянцев, в то время как без облучения — всего три. В опытном варианте выделено больше светло-голубых и темно-голубых, небольшое количество бледных и синих и даже белых, в то время как в контроле основная масса сеянцев по окраске была близкой к родительским формам (табл. 39).

Характерная особенность новых форм — высокая устойчивость к болезням. Они совершенно не поражались

Таблица 39
Изменчивость окраски в голубовато-фиолетовом спектре после облучения гибридных семян (исходная пара Чайна Блу 585×Блу Найт 485)

| Доза облучения, Гр | Количество сеянцев, шт. | Распределение сеянцев по окраске, % | | | | | синяя (88) |
|--------------------|-------------------------|-------------------------------------|---------------------|---------------------|--------------|--------------------|------------|
| | | белая (00) | бледно-голубая (80) | светло-голубая (82) | голубая (84) | темно-голубая (86) | |
| Контроль | 152 | 0 | 0 | 10,3 | 67,2 | 22,5 | 0 |
| 100 | 210 | 2,0 | 8,2 | 15,3 | 42,7 | 25,3 | 6,5 |

бактериальной паршой, а исходные формы не обладали такой устойчивостью. Это свидетельствует о разрыве сцепления признаков синей окраски и устойчивости.

У этих мутантов в период хранения почти не было отпада клубнелуковиц, в то время как у исходных форм он достигал 40—50%. Очень плохая устойчивость была у сортов Нью Хоп, Чайна Блу, Аквамарин, Силент Найт. Данное качество вместе с чистой окраской делает перекисленные формы особенно ценными как исходный материал для дальнейшей селекции.

После селекционной проработки мутантов выделено свыше тридцати номеров, отличающихся чистотой окраски синих и голубых колеров. Из синих наиболее перспективны Синий Платочек 487, Пируэт 587, Наяда 487, Неведа 487; из голубых — Вернисаж 485, Пятый Океан 585, Небосвод 585, Голубой Экспресс 585, 50-78 (585), Омут 481, Извораш 585, Посейдон 585. Из выведенных в последнее время представляют интерес Синий Пик 587, Океан 584, Голубая Лента 483, Голубой Карбункул 487, Голубая Фантазия 583 (рис. 29, вкл.), Тихий Океан 580 и др.

При селекционной проработке скрещивали в основном мутантные формы интенсивной окраски, поскольку они давали основную массу сеянцев, близких к исходным формам, т. е. яркой голубовато-фиолетовой окраски.

Скрещивание форм с бледной окраской давало потомство также бледно окрашенное, что выявлено из скрещивания таких сортов, как Блу Хорайзи 480×Аквамарин 580. В потомстве указанной комбинации было выделено примерно равное количество бледно-голубых и белых, т. е. соотношение было близкое к теоретически ожидаемому 1:1, что дает основание считать эти сорта симплексами. При скрещивании симплексов в потомстве появляются только симплексы и полные рецессивы, т. е. сеянцев с интенсивной окраской получить нельзя, в то время как при скрещивании дуплексов могут выплываться триплексы и

даже полные доминанты. Таким образом, для получения форм с яркой окраской нужно брать исходные формы с такой же окраской.

Розовые и красные. Так как гладиолус — растение энтомофильное, эволюция его продвигалась в направлении создания форм, отличающихся яркой окраской, хорошо заметных на фоне зеленой листвы (розовые, красные, желтые). В данном направлении шел спонтанный мутагенез, который приводил к появлению малоокисленных форм, т. е. к покраснению антоцианидинов (в противоположность биосинтезу, идущему в направлении их окисления и посинения). Это подтверждается тем, что у большинства южноафриканских видов в основном красная, розовая и желтая окраска. Как известно, Южная Африка — центр видového разнообразия, центр происхождения гладиолуса. У видов здесь оптимальный уровень плоидности $2n=30$. Отсюда берет истоки все разнообразие современного гибридного гладиолуса.

Как и у диких видов, у культурного гладиолуса в ассортименте преобладают сорта розового и красного цветов. У евроазиатских видов гладиолуса преобладает окраска пурпурных и фиолетовых тонов, что определяет наличие в пигментном составе мальвидина, являющегося промежуточной формой пигмента в схеме биосинтеза. Это свидетельствует о более позднем происхождении указанных видов, их более высоком уровне плоидности по сравнению с африканскими видами. Пеларгонидин же, обнаруженный у розовых и красных сортов, — крайняя, наименее окисленная форма антоцианидинов, к которой стремится спонтанный мутагенез.

Группа розовых настолько обширна, что при классификации гладиолуса по окраске выделили лососево-розовые, малиново-розовые, розовато-сиреневые классы окраски.

Наиболее интересный класс окраски у розовых — *лососево-розовый* (40-46). До сих пор отсутствуют сорта с чистой окраской, причиной чего может быть доминирование генов лососевой окраски над розовой. Чтобы сместить доминирование лососевой окраски в пользу розовой, применяли мутагенные факторы. В качестве исходных сортов использовали Вашингтон 530, 34-130, Пинк Парасоль 444, Доун Пинк 442, Велайр 533, Голиаф 534, Парад 536, Сальмон Куин 534, Пети Гай 445 и др.

В результате обработки семян химическими мутагенными агентами и пыльцы — радиацией в дальнейшей се-

лекционной проработке выделены лососево-розовые Набат 543, Афина 543, Юнона 544, Изида 544, Стелла 546, Натали 544, Муза 446, Славянка 545 и другие, являющиеся дипломантами Московских выставок, а Юнона 544 — лидером Московской выставки-82. Эти сорта от исходных отличаются исключительно чистой, оригинальных оттенков, окраска (Пинк), мощное соцветие, красивая форма цветка, плотная фактура долей околоцветника. Следует отметить, что в вариантах с обработкой мутагенами было выделено в 1,5 раза больше мутантов тона «пинк», чем в контроле. От селекционной проработки выделены перспективные в декоративном отношении лососево-розовые сеянцы Скерцо 443(36-81), Халиф 445(37-81), Гравюра 443(39-81), Госпожа 443(11-83), 12-83(341), 18-83(441), 95-83(443), Розовая Волна 545 (рис. 30, вкл.).

Сорта с красными цветками объединяет с розовыми наличие пигмента пеларгонидина, но у красных кроме него появляется еще несколько антоцианидинов: пионидин, рафанузин, петунидин, мальвидин, цианидин, причем у ярко-красных идентифицированы один-два пигмента, у более темных — свыше трех. Класс окраски красный (50-58) также довольно обширен, но в ассортименте преобладают сорта со светлыми тонами (50, 52, 54); окраска с шифром 56 встречается уже реже, а черно-красная (58) — весьма редко. Красные сорта пользуются большой популярностью, особенно с окраской темных тонов.

Много интересных красных гладиолусов вывела голландская фирма «Кониенбург и Марк». Это такие сорта, как Сан Сузи, Ред Пеппер, Оскар. Используются популярностью сорта Виктори, Кристмас Ред, Ред Торнадо, Тартариэн, Ширлей Коль, Винебаго Чиф, Файер Флем, Ред Ленс, Сесси Вилли, Редвуд, Файер Чиф, Ред Маджести, Ред Джинджер, Мен о Вар.

Наибольшее распространение получил сорт Оскар, являющийся триплоидом и обладающий очень мощным ростом, гигантскими размерами цветка, бархатистой фактурой долей околоцветника. К его недостаткам относятся слабая устойчивость к вирусным заболеваниям и отсутствие гофрированности долей околоцветника. Большой популярностью пользуется Ред Джинджер, полученный от Оскара. Однако Ред Джинджер имеет менее крупные цветки и не отличается таким мощным ростом, как Оскар. Многочисленные попытки улучшить этот сорт с помощью гибридизации не дали положительного результата. Сеянцы от него значительно уступали по декоративности, на-

следующую слабую устойчивость к вирусным заболеваниям и бактериальной парше и отсутствие гофрированности долей. Для улучшения сорта и создания на его основе высокопродуктивных форм необходим был экспериментальный мутагенез и прежде всего — сочетание комбинативной и мутационной изменчивости.

В опыт по созданию оригинальных устойчивых красных мутантов были включены такие сорта, как Оскар 556, Файер Флем 454, Ширлей Коль 554, Ред Джинджер 456, Ред Маджести 454, Файер Чиф 554, Ред Ленс 454, Сальмон Куин 535 и др. Проведены скрещивания Оскара с перечисленными сортами с обработкой гибридных семян мутагенными агентами. Для изменения у него отрицательных признаков широко использовали обработку органов вегетативного размножения (клубнепочек) гамма-радиацией. Выделено большое количество перспективных номеров красного класса окраски (от светло-красной до темно-красной).

Только от сорта Оскар в результате воздействия на клубнепочки гамма-радиацией удалось получить до шести мутантов различных тонов: светло-красных, красных, темно-красных, пурпурных, лососево-розовых, муаровых. Примечательно, что на одной доле околоцветника могут быть более светлый и более темный секторы, а также бесцветный или пестрый.

Проведенная гибридизация сорта Оскар с названными сортами с обработкой мутагенами позволила выделить ряд довольно перспективных номеров, которые могли передавать потомству положительные качества Оскара. Среди них наиболее интересным оказался Факел 555, полученный в комбинации Оскар×Сальмон Куин с обработкой пыльцы гамма-лучами в дозе 50 Гр. Он характеризуется мощным ростом, как у Оскара, имеет относительно высокую устойчивость к вирусным болезням и бактериальной парше. И эти качества хорошо передает гибридному потомству. При использовании его в гибридизации наблюдали довольно сильное расщепление в потомстве по пигментам. От него получены красные гладюлусы различных тонов, с пятном и без пятна, с каймой и без нее, розовые, дымчатые, коричневые, муаровые. В некоторых комбинациях Факела с другими сортами результативность отбора достигала 80—90%.

Наибольшей декоративностью отличались номера 24-81 (555), 44-81 (555), 67-82 (557), 77-83 (555), 112-83 (455). Так, при скрещивании сортов Факел 555 и Файер

Флем 454 и облучении гибридных семян F_1 выделен довольно большой спектр изменчивости по окраске (табл. 40). Наибольший спектр изменчивости отмечен в F_1 ; в F_2 при самоопылении сеянцев с классом окраски, как у исходных форм, у основной массы сеянцев была окраска родителей.

При облучении семян картина несколько меняется. Так, в M_1 и M_2 спектр изменчивости значительно расширяется. Заметна тенденция сдвига спектра в сторону более светлых форм, что связано с прямыми мутациями. Появляются также сеянцы с другой окраской, в частности пурпурной. В M_2 выявлены белые сеянцы. Следует отметить, что спектр изменчивости в M_2 значительно шире, чем в F_2 .

Работа с красными сортами дала весьма интересный и разнообразный по форме цветка, фактуре долей околоцветника, гофрировке, силе роста, мощности соцветия материал. От исходных сортов полученные формы отличаются повышенной устойчивостью к болезням, чистотой окраски и мощным ростом. Наиболее перспективные из них — Лайнер 524, Кумачовый Платочек 554, Юпитер 556, Сатурн 554, Меркурий 556, Спых 554, Союз 554, Викинг 554, Грегор 554, Марс 555, Прометей 554, Бард 555, Венец 557, Красный Конь 556, Сириус 554, Гулливер 556, Фараон 556 (рис. 31, вкл.), Трибун 556 (рис. 32, вкл.), Вспышка 555 (рис. 33, вкл.), Встреча 554 (рис. 34, вкл.) и др.

Сорта с черно-красной окраской (58) немногочисленны. Наиболее черным, по нашему мнению, был сорт Элегия, выведенный в 1936 г. У всех последующих сортов была более или менее выраженная черно-красная окраска. Правда, у некоторых из них в черный цвет были окрашены бутоны (Джек оф Спайдс 458, Блэк Волнат 458). Наиболее известные сорта этой окраски — Элегия, Мансур, Ассам, Нигро Бой, Джек оф Спайдс, Блэк Бьюти, Кинг оф Спайдс, Блэк Меджик, Даркест Хоур, Афтер Дарк, Эдж оф Найт, Блэк Джек.

В качестве исходных в работе использованы Элегия, Нигро Бой, Джек оф Спайдс, Даркест Хоур, Афтер Дарк, Эдж оф Найт. Непосредственной обработке мутагенами подвергали сорта Элегия, Нигро Бой, Джек оф Спайдс, а остальные привлечены для скрещиваний с мутантами.

Известно, что черного пигмента в природе не существует, а черно-красная окраска проявляется от сочетания нескольких пигментов, и, по-видимому, большое значение

| Доза облучения, Гр | Генеративное поколение | Количество сеянцев | Распределение сеянцев | | |
|--------------------|------------------------|--------------------|-----------------------|------------------|----------------|
| | | | белая | лососево-розовая | бледно-красная |
| Контроль | F ₁ | 185 | 0 | 8,2 | 7,3 |
| | F ₂ | 63 | 0 | 0 | 3,0 |
| 50 | M ₁ | 220 | 0 | 12,8 | 15,1 |
| | M ₂ | 75 | 1,2 | 3,1 | 12,7 |

имеет их количественное соотношение. Применяя мутагенные агенты, которые вызывают мутации блокирования генов, контролирующих пигменты на определенном этапе биосинтеза, что может привести к накоплению промежуточных продуктов и изменениям, ведущим к почернению окраски долей околоцветника, мы рассчитывали именно на указанный эффект. Экспериментировали только с сортами, у которых уже есть группы пигментов, дающих черно-красную окраску, хотя некоторые черно-красные получены от скрещивания черно-красных с розовыми, например, Мансур 458 выделен в потомстве от скрещивания, в котором один из родителей был лососево-розовый сорт Пикарди.

В наших опытах были отобраны номера более черной окраски. К таким мутантам можно отнести Блюз 558, выделенный в комбинации Джек оф Слайдс 458×Элегия 458 с обработкой семян БДБ 0,2%; 6-102(558), выделенный в результате опыления сорта Оскар смесью пыльцы с участием белого, фиолетового и черного сорта и комбинированной обработки семян (радиация и химические мутагены); 48-78(558), отобранный в комбинации 6-102×Элегия и отличающийся не только черной окраской, но и красивой бархатистой поверхностью долей околоцветника.

Не уступают по окраске иностранным сортам и такие мутанты, как Молдова 558, Кондор 558, Цыган 558, Ромэн 558, Черная Магия 558, Южная Ночь 558, Гайдук 458 и другие, но в то же время у них отмечаются сильный рост, мощное соцветие и устойчивость к заболеваниям.

Сиреневые. Выделена группа класса 70-76 (сиреневые) с исключительно чистой и яркой сиреневой окраской. Наиболее популярны Патрия 574, Соната 574, Зеркало Венеры 575, Вечерний Блюз 576, Юноша 574, Ансамбль 572, Сиреневый Туман 570, ставшие чемпионами, а также, как Раунд 575, Сиреневый Дымок 572, Вечерний Наряд 576. —

| по окраске, % | | | | | | |
|----------------|---------|---------------|-----------|------------|--------|--|
| светло-красная | красная | темно-красная | малиновая | каштановая | другая | |
| 12,5 | 52,3 | 13,9 | 4,8 | 2,0 | 0 | |
| 9,3 | 72,6 | 15,1 | 0 | 0 | 0 | |
| 19,7 | 31,4 | 7,5 | 6,9 | 3,1 | 1,5 | |
| 10,4 | 56,5 | 11,3 | 2,5 | 0 | 2,3 | |

лидерами различных выставок. Довольно перспективны Дойна 575 (рис. 35, вкл.), Веселая Нота 577 (рис. 36, вкл.).

Изучение пигментов у сиреневых показало, что они содержат флавонолы и мальвидин. Как правило, мальвидина у сиреневых (574) обнаружено несколько больше, чем у светло-сиреневых (572), что связано с различной дозой гена. Разница в дозе гена четко видна на примере сеянца 190-87(572), полученного при облучении семян в дозе 50 Гр. У него обнаружен мутантный сектор, захватывающий две доли околоцветника бледно-сиреневой окраски (рис. 37, вкл.). Изучение пигментов показало уменьшение количества мальвидина у мутантного сектора, что связано с рецессивной мутацией одного из аллельных генов у дуплекса, в результате чего образовался симплекс.

Чистоту сиреневой окраски, отличающейся отсутствием красноватых тонов и уклоняющейся в сторону голубовато-фиолетового спектра, у наших сеянцев можно объяснить доминантной мутацией в положении 5, в результате чего образовались дигликозиды, которые обычно более синие, чем соответствующие моногликозиды.

Белоцветковые. Белоцветковые гладиолусы пользуются большой популярностью. Их преподносят в букетах к торжественному случаю, в частности, они незаменимы на свадьбе. К сожалению, хороших чисто белых сортов, за исключением одного-двух, нет. В основной массе белые имеют дополнительные тона: бледно-кремовый, бледно-розовый, бледно-сиреневый и т. д.

На ранних этапах селекции у белоцветковых гладиолусов был очень низкий коэффициент размножения, чем и можно отчасти объяснить их небольшой удельный вес в ассортименте. Наиболее выдающимися являются Снежная Принцесса, Сноу Вельвет, Аляска, Уайт Фростинг, Айсикл, Моунт Эверест, Рафлед Силк, Симплисити, Силь-

вер Веддинг, Веддинг Белз, Пьюрити, Суперстар, Олимп, Сноу Байсин, Си Фоум, Найтингейл, Брайдест Букет, Айс Кэп. Однако из-за слабой устойчивости к болезням они не получили большого распространения. Из всех сортов только Снежная Принцесса 400, выведенная в 1930 г., обладает комплексной устойчивостью ко многим заболеваниям и сохранилась во многих хозяйствах до наших дней. Относительно устойчивым сортом в условиях Молдавии является сорт Олимпус 500, выведенный в 1973 г.

Для экспериментального мутагенеза использовали сорта Снежная Принцесса, Аляска, Моунт Эверест, Рафлед Силк, Веддинг Белз, Олимпус, Найтингейл. Обработке подвергали семена и клубнелуковицы. Из них отобраны наиболее перспективные мутанты.

А. В. Ратькин (1980) на душистом горошке показал, что белоцветковые формы содержат пигменты флавонол и кемпферол, кремовые — кемпферол и кверцетин.

Не исключена возможность, что у белоцветковых мутантов был блокирован синтез кверцетина или флавонолов вообще, что и определяло чисто-белую окраску. Полученные мутанты скрещивали с наиболее мощными устойчивыми и жизнеспособными сортами. Особенно часто в скрещиваниях использовали сорт Олимпус, который хорошо передает потомству свою мощь и устойчивость к болезням. Правда, этот сорт дает большинство семян с сиреневатой окраской, но выделенные белоцветковые формы, созданные с его участием, обладают весьма хорошей жизнеспособностью и мощным ростом.

Наиболее перспективными из белых являются Шлейф 500, Снежный Узор 500, Фата 500, Омега 500, Снегопад 500, Фрегат 500, Пантеон 500, Белый Анис 500, Караван 400, Усадьба 500, Аполлон 500, Анна 500, Геркулес 500, Лидер 400, Снежный Край 500, Свадебный Марш 500, Белая Чайка 500, Белая Ночь 500 и др. Из них особенно выделяется Аполлон 500, который на выставках в Москве был чемпионом в 1982 г. и лидером белых в 1983 г. Белая Ночь — чемпион Киевской выставки в 1983 г., Лидер 400 — лидер Московской выставки в 1978 г. Красивая гофрированность и плотная фактура долей околоцветника у Белой Чайки 500, Свадебного Марша 500, Белой Ночи 500, Фрегата 500, Каравана 400, Усадьбы 500, Геркулеса 500. Самый мощный из них с цветком до 20 см в диаметре — Геркулес. Перечисленные сорта выгодно отличаются от исходных сортов повышен-

ной жизнеспособностью, декоративностью и устойчивостью к болезням, в частности к бактериальной парше. Большинство из них награждены дипломами и грамотами.

При размножении клубнелуковицами у некоторых из белых выщеплялись соматические мутации по пигментам. Так, Олимпус давал клоны с сиреневыми цветками, что свидетельствует о наличии у него мериклиальных химер во втором слое. Весьма интересен мутант Фрегат 500, у которого после раскрытия 6—8 цветков соцветие начинает окрашиваться в бледно-розовый цвет, особенно края долей околоцветника, что указывает на то, что на каком-то этапе у мутанта был блокирован синтез какого-то антоцианидина, а затем он включился вновь.

Все белые представляют собой хороший исходный материал для дальнейшей селекции. Особенно большие надежды возлагаются на сорт Геркулес, который на выставках назван гладиолусом будущего. У него мощный рост, хороший колос, гигантский гофрированный цветок и хорошая фактура.

На базе полученных мутантов разрабатывается интересное направление — создание гладиолуса с крупными эффектными пятнами в зеве цветка, с широкой полосой по краю долей околоцветника, с разно окрашенными долями внутреннего и внешнего круга, с разной окраской (три и более).

Известно, что у большинства диких форм имеется пятно в зеве цветка, и, по-видимому, оно указывает на некоторым точные «координаты» нахождения пищи. Пятно в этом плане явилось результатом естественного отбора, так как растения с пятнами в зеве цветка более качественно опылялись.

На определенных этапах селекции оригинаторы стремились избавиться от пятен, считая их дикими признаками, и усилия были направлены на получение однотонных сортов, на улучшение чистоты окраски. Большинство сортов в современном ассортименте — однотонные, без пятен. Эта монотонность в последнее время начала нарушаться появлением сортов с пятнами (Полка Парти 411, Брайерклиф 401, Хот Липс 401, Матис Сирдц 401, Стросбери Джем 411, Америка 411, Ваин энд Розес 463, Карнавал Тайм 411, Сплеш 411 и др.). Наиболее крупное пятно у сорта всеамериканской селекции Америка, но из-за кремово-розовой окраски долей и несколько разорванного края пятна, что делает его размытым, он не пользуется большим спросом. У остальных сортов пятно неболь-

шого размера, к тому же у нижних цветков оно выцветает, принимая пурпурный оттенок.

Имеется несколько красных сортов с кремовым зевом. Наиболее распространены Диксиленд 455 и Драма 453. Из-за оригинальности сорт Диксиленд был весьма популярен, а сорт Драма входил в десятку лучших сортов мира в 1983 г.

Таким образом, яркие эффектные пятна придают гладиолусу оригинальность и новизну, но из-за ограниченного количества сортов с пятнами (к тому же многие из них не отличаются хорошей жизнеспособностью) селекционная работа с ними не развивается.

В наших опытах стояла задача создать большой исходный материал для селекции гладиолуса на пятно, применяя гибридизацию и экспериментальный мутагенез. Большое разнообразие по окраске дает введение мутантного гена в другую генотипическую среду. Для получения исходного материала по пятну использовали в основном два мутанта: 34-130(443) и Факел 555. Мутант 34-130 скрещивали с такими сортами, как Хот Липс, Матис Сирди, Америка; Факел — с сортом Диксиленд, имеющим пятно, и другими сортами без пятен — Ред Джинджер 456, Антарес 456. Эти два мутанта со многими сортами дают в потомстве исключительное разнообразие по пятну. Так, от 34-130 получены сеянцы с крупными эффектными пятнами в зеве цветка различных колеров: красные, коричневые, пурпурные, зеленые, желтые. Во многих случаях пятно почти полностью охватывало нижние доли околоцветника. Наиболее выдающиеся из них: 11-83(443) — с громадным темно-красным пятном, 12-82(341) — с пятном, почти полностью покрывающим нижние доли околоцветника. Улыбка Кристины 445 — с изящным светло-красным крупным пятном на кремовом подкладе, 30-83(461), 78-83(401), 100-83(401), Кристина 401, 114-83(401), Молдавия 401, 263-83(435), Кристинуска 401, Красная Бабочка 501, Сюрприз 593 (рис. 38, вкл.), Осенний сон 511 (рис. 39, вкл.), Золотой Принс 401 (рис. 40, вкл.), Золотая Метка 401 (рис. 41, вкл.) и др.

Контрольные скрещивания перечисленных сортов между собой не дали такого разнообразия пятен и такой их величины. К тому же сеянцы от этих скрещиваний были в основном слаброслыми, поскольку и родители не отличаются сильным ростом. 34-130 также является слаброслым, а при скрещивании с сортами, взятыми в опыт, дает потомство более сильное. В этом проявляется эффект вза-

имодействия мутантного гена в иной генотипической среде.

Выявлено также, что скрещивание данного мутанта с сортами, имеющими красные пятна, дает иногда сеянцы с желто-зелеными, кремово-зелеными (шартрез), желтыми пятнами в зеве, что довольно необычно и, вероятно, свидетельствует о наличии мутации активации генов, продуцирующих кемпферол и кверцетин, что и выражается в такой необычной окраске пятен. Наиболее интересные мутанты с желтыми и кремово-зелеными пятнами в зеве — Диадема 445, 36-82(435), 60-82(433) и др.

Анализ пигментов пятна и цветков показал наличие различных пигментов, что связано с действием различных групп генов. Так, у сорта Тритих основная окраска — белая (кемпферол), пятно состоит из желто-зеленого окаймления (кемпферол, кверцетин, мирецетин), окраска пятна — темно-красная с пурпурным оттенком (кемпферол, кверцетин, мирецетин, цианидин, пеонидин). У форм с кремово-желтым пятном, как правило, цветки имели антоцианы, а пятно — только флавонолы. Так, у сорта Мелодия 533 в цветках обнаружены кемпферол и пеларгонидин, в кремовом пятне — только кемпферол.

Таким образом, мутация генов, контролирующих образование мирецетина, цианидина и пеонидина у Тритиха, касаются только пятна и не затрагивают основной окраски цветка. У некоторых форм выделены соцветия, у которых часть цветков была без пятен, хотя основная окраска оставалась неизменной, или мутация в виде сектора распространялась только на основную окраску, не затрагивая пятна.

Другой мутант — Факел 555 — родоначальник большой группы красных гладиолусов различных тонов с кремовыми, кремово-зелеными, пурпурными, желтыми крупными пятнами в зеве цветка. Эти пятна подчеркивают чистоту основной окраски и всему цветку придают праздничный вид. Весьма перспективны из таких красных Зевс 555, 32-83(555), 45-83(425), 57-83(451), 58-83(555), 61-83(453), 76-83(455), 122-83(451), 218-82(455), Красное и Белое 555, Белое Море 553 и др.

От Факела 555 в комбинации Факел 555×Степной Аромат 556 получены красные сеянцы с пурпурным и фиолетовым пятном в зеве. Это довольно необычное сочетание пятна и основной окраски является, по-видимому, реверсивной мутацией к предковому типу (многие виды имеют такие пурпурные и фиолетовые пятна). Мутация обратная, идет в сторону образования более окисленных форм

пигментов. Значительный интерес представляют следующие номера: 38-83(425), 65-83(353), 214-83(455), 276-83(453) и др.

При селекционной проработке мутанта Факел выделены формы с красивой окантовкой долей околоцветника. Кант может быть белым, охватывающим полностью все доли (Венец 557, Кант 455, 89-81(455), 44-83(457), 113-83(455)), или только три нижних (112-83). Очень декоративна дымчатая окантовка долей, причем ширина канта достигает 0,5—1,0 см. Из таких форм наиболее интересны 244-83(455), 35-83(255) и др. Отобраны также формы с белыми (50-83(455), 57-83(455), 32-88(453)) или зелеными (216-83(456)) тычинками. Отличаются декоративностью красные с более красным пятном в зеве, охватывающим какую-то часть долей или полностью одну долю в виде языка (60-83(453), 115-83(355), 136-83(455), 239-78(553)). Факел также дал в потомстве большую группу сеянцев с каштановой и коричневой окраской с пятнами и без пятен (51-81(599), Вулкан 599, 103-83(590), 143-83(591), 163-83(590), 165-83(599), 168-83(599), 173-83(599)). Из них наиболее декоративен Вулкан 599 — мощный, чисто-коричневый с красным пятном в зеве, с плотной фактурой долей околоцветника; 168-83(599) — темно-коричневый, с бархатистой поверхностью долей и золотистым пятном в зеве цветка; 51-83 — с оригинальной каштановой окраской, красивой укладкой цветков в колосе и изящной гофрировкой долей. От скрещивания Факела с красными сортами выделено около десяти сеянцев с чистой малиново-розовой окраской класса 60-66, обладающих сильным ростом, например Когорта 566, 184-83(566), а также лососевых оттенков класса 34-36 (54-83(334), 61-83(435)). Такое разнообразие в потомстве указывает на мощный формообразовательный процесс по пигментам, возникающим в результате взаимодействия мутантного гена с другими генами при гибридизации.

Из многоцветных мутантов, полученных с участием 34-130, следует отметить следующие: Джоконда — красно-бело-розовый, Марафон — крмово-розовый с красным пятном и множеством розоватых оттенков, 152-83 — красно-бело-розовый, 154-83 — красно-желто-лососевый, 155-83 — красно-крмово-лососевый, Молдавский Сувенир — желто-зелено-розовый, Триптих 401 — бело-желто-красный и др. Кроме основных колеров, у многоцветных гладиолусов множество различных переходных, что делает их яркими и праздничными (рис. 42, вкл.).

К пигментным мутациям можно отнести и большую группу муаровых гладиолусов с различным рисунком, представляющих собой весьма оригинальную форму. Эту группу осветим в отдельном разделе.

Таким образом, индуцированные пигментные мутации являются очень обширной и весьма важной группой, улучшающей декоративные качества гладиолуса. Они настолько важны, что во многих случаях только одного изменения окраски у сорта, не затрагивая других признаков, достаточно для создания нового сорта. Так, от всемирно известного сорта Парад 533 выделен клон с крмовой окраской цветков Примэ Тайм 510, который сразу же вошел в десятку лучших сортов мира. С помощью экспериментального мутагенеза появляется возможность изменять окраску в широком диапазоне, создавая совершенно необычные по окраске формы с оригинальным сочетанием различных тонов, с эффектными пятнами, каймой, штрихами.

Махровость

Махровость — очень ценный признак в декоративном садоводстве. На ее основе созданы многочисленные сорта роз, примул, гвоздики, петунии, георгин, тюльпанов. Однако у гладиолусов она отсутствует, и в современном ассортименте махровых сортов гладиолусов нет.

Возникновение спонтанной махровости у растений связывают с воздействием измененными экзогенными факторами внешней среды (Тутаюк, 1972) и, возможно, в результате этого также и с перераспределением фитогормонов. Так, по данным А. И. Кузнецова (1982), обработка махрового мутанта мака гиббереллином уменьшала махровость, а кинетином — увеличивала.

Махровость выражается в увеличении количества лепестков и лепестковидных органов и может возникать в результате петализации тычинок, расщепления лепестков, фасциаций и пролифераций. Так как ткани тычинок и дололистиков формируются третьим слоем апекса цветка, то мутация, по-видимому, возникает именно в нем и проявляется затем фенотипически в виде увеличения количества органов цветка и их превращения в лепестковидные образования. Увеличение количества элементов цветка может быть связано с оживлением деятельности придаточных меристем как придаточных и спящих почек на по-

беге (цветок является видоизмененным побегом). И этому может способствовать перераспределение фитогормонов.

Из большой массы обработанного мутагенными агентами материала махровые мутанты (свыше 10) выделены главным образом в вариантах с применением несколько повышенных доз гамма-радиации в пределах 100—150 Гр, используемых при обработке гибридных семян как в комбинации с химическими мутагенами, так и самостоятельно. Причем наиболее сильная махровость была в вариантах с облучением сухих семян с последующей их обработкой нитрометилмочевинной. Возможно, именно такое сочетание мутагенов способствовало мутации соответствующего фитогормона, усиливая его продуцирование.

Нами предложены следующие типы махровости мутантов:

1. *Полная махровость* — все тычинки и плодolistики превращены в лепестковидные структуры. Растения стерильны.

2. *Неполная махровость* — в лепестковидные образования превращены только тычинки или их часть. Растения фертильны.

3. *Меристематическая махровость* — за счет деятельности придаточных меристем цветка, при этом может увеличиваться количество долей околоцветника, тычинок и плодolistиков. Фертильность сохраняется.

4. *Фасцированная махровость* — за счет фасциации соцветия. Растения фертильны.

В результате комбинированного воздействия на гибридные семена (Юбилейный×Грин Айс) радиации и нитрозометилмочевинны получены два мутанта с первым типом махровости — 28-452(404), 22-446(404), которые из-за слабой жизнеспособности вскоре погибли. Остальные мутанты, выделенные в результате менее жесткого воздействия мутагенами, были с другими типами махровости. Лучшими из них являются следующие:

M-10-106(530) — бледно-розовый с неполной махровостью, тип 2. Получен от обработки гибридных семян (Юбилейный×Оскар) нитрозозимилмочевинной и клубнелукович невысокой дозой гамма-радиации в комбинации с этиленинином.

M-1-425(400) — белый с неполной махровостью, тип 2. Получен при комбинированной обработке семян (Юбилейный×Юбилейный) радиацией и НММ.

M-57-153(572) — сиреневый махровый, тип 4. Получен

при обработке гибридных семян гамма-радиацией в дозе 100 Гр (Юбилейный×Блу Вейл).

M-125-221(400) — белый, тип 3. Наиболее жизнеспособный и перспективный, широко используется в работе. Получен в результате обработки пыльцы при скрещивании сортов Юбилейный×Грин Айс гамма-радиацией.

M-60-156(530) — бледно-розовый, тип 2. Получен при обработке пыльцы Юбилейный×Юбилейный гамма-радиацией.

M-10-463(520) — палевый, тип 2. При петализации тычинок в лепестковидные образования изменялись в основном тычиночные нити, а пыльники оставались неизменными. Лепестковидное образование возникло в виде паруса с одной стороны тычиночной нити; с двух сторон — как бы образуя два лепестка; с трех сторон — увеличивало эффект махровости (рис. 43, 44). Встречались превращения в лепестки тычиночной нити и пыльника, только пыльника или верхней его части. Очень редки превращения плодolistиков (у гладиолуса три сросшихся плодolistика), при этом происходило расчленение плодolistиков и образование лепестка с одной из их сторон, что видно на примере мутанта 82-81(452).

После селекционной проработки в элиту включено свыше 30 махровых высокодекоративных номеров с различной окраской цветков (белой, кремовой, розовой, сиреневой, черно-красной). Лучшие из них следующие:

Вега 410(M-992-77) — (M-10-106×125-22), второй тип махровости.

Млечный путь 410(M-1082-77) — (M-125-221×M-60-156), третий тип махровости.

Сиреневый туман 472(M-226-78) — M-57-153×M-125-221), третий тип махровости.

Хоровод 400(M-1115-77) — (M-125-221×M-60-156), третий тип махровости.

Мистерия 400(M-393-78) — (M-60-156×M-125-221). Третий тип махровости.

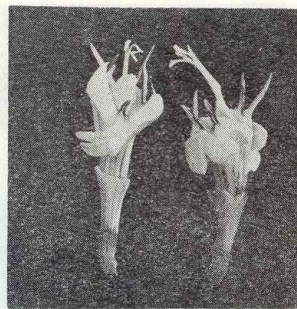


Рис. 43. Петализация тычинок

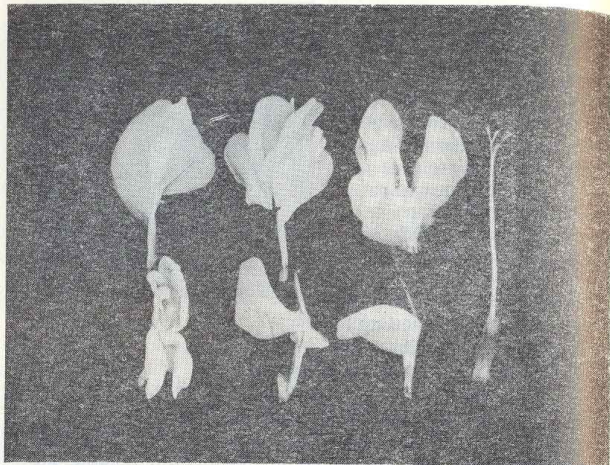


Рис. 44. Различные типы петализации тычинок

Пегас 400 (М-399-78) — (М-10-463×М-125-221), первый тип махровости.

Ревю 400 (М-167-79) — (М-125-221×М-1-425), третий тип махровости.

Черное кружево 458 (М-84-81) — (М-10-106×Блэк Сван), второй тип махровости.

Розовый махровый 400 (М-41-79) — (М-10-106×Доун Пинк 446), второй тип махровости.

Весьма перспективны Аврора 400 (рис. 45, 46) Метелица 400 (рис. 47, 48), Фантазия 410 (рис. 49, вкл.).

Все выделенные мутантные формы гладиолусов отработаны, они имеют прочный стебель, хороший колос и крупный цветок. Признак махровости стабилен и не зависит от условий выращивания и погоды. Махровость сохраняется во всех цветках соцветия. Многие махровые формы апробированы в Москве и широко известны специалистам.

Ремонтантность

Гладиолус относится к растениям с ярко выраженным апикальным доминированием, т. е. с преимущественным развитием и ростом центральной терминальной почки

клубнелуковицы, образующей стебель и одно соцветие. Это, по-видимому, можно объяснить локализацией фитогормонов, в частности гиббереллина, в зоне конуса нарастания центральной почки. Известно, что наиболее характерным действием гиббереллина является удлинение стебля (особенно у карликовых растений). Данный эффект связан со стимуляцией деления клеток и их растяжением. В основном гиббереллин действует стимулирующе на деление клеток верхушечных меристем (Полевой, 1982), с которыми связывают его образование и локализацию. Транспорт его происходит в основном в акропетальном направлении (Гамбург, 1964).

Так, нанесение гиббереллина на точку роста привело к вытягиванию стебля и подавлению бокового ветвления, тогда как опрыскивание всего растения обеспечивало более гармоничное развитие (Чайлахян, Кочанкова, 1961). В этих опытах при опрыскивании всего растения гиббереллин попадает на многие меристемы и стимулирует их рост, при нанесении же только на точку роста (верхушечную почку) он находится только в ней и не распространяется в другие почки.

При опрыскивании растений гиббереллином в разных концентрациях наблюдали различный эффект: низкие концентрации усиливали лишь рост главного стебля, тогда как при более высоких концентрациях трогались в рост и пазушные почки (Гамбург, 1957). Предполагается, что при низких концентрациях гиббереллина было достигнуто насыщение только одной верхушечной меристемы и весь полученный гиббереллин собирался в ней. При более высоких концентрациях избыток гиббереллина распределяется и в другие почки, вызывая их пробуждение и усиленный рост. Тот факт, что гиббереллин направляется в первую очередь в верхушку, объясняется ее активным состоя-

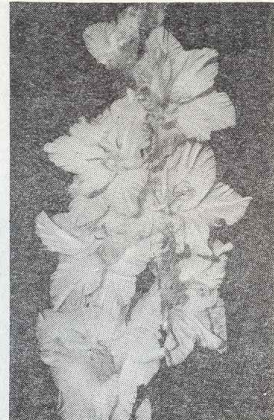


Рис. 45. Махровый сорт Аврора 400

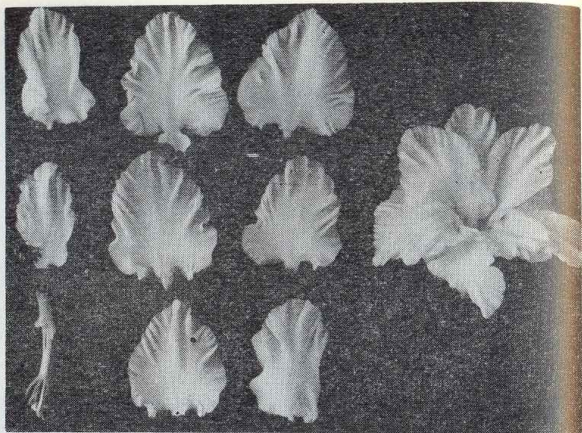


Рис. 46. Элементы цветка сорта Аврора 400

нием. Если же почки при введении гиббереллина находились в одинаковом состоянии, то гиббереллин в первую очередь действует на те почки, которые находятся ближе всего к месту его введения (Гамбург, 1961).

У гладиолуса из пяти спящих почек стебля самая верхняя может давать слабо развитый дополнительный колос почти одновременно с центральным. Остальные почки остаются в спящем состоянии даже после среза соцветия.

С помощью экспериментального мутагенеза были выделены мутанты с повторным цветением, позволяющие получать в условиях Молдавии до трех хороших урожаев соцветий за сезон. Это можно объяснить

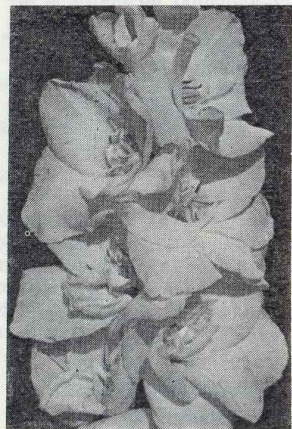


Рис. 47. Махровый сорт Метелица 400

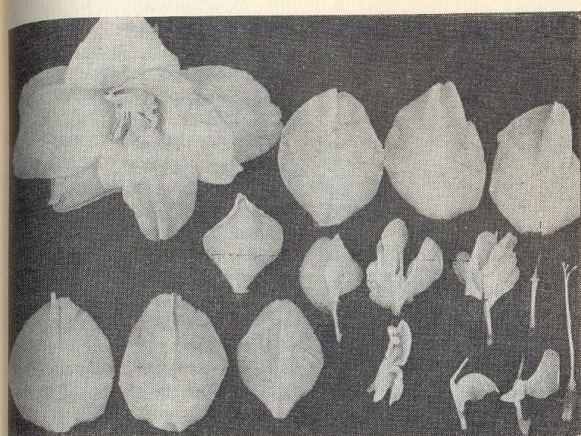


Рис. 48. Элементы цветка сорта Метелица 400

снятием апикального доминирования в результате перераспределения фитогормонов в центральной точке роста на боковые или увеличения в растении их концентрации.

Ремонтантные мутации подразделены на следующие типы: **стеблевой** — повторные соцветия формируются из спящих почек стебля после среза соцветия; **стебле-клубнелуковичный** — повторные соцветия образуются из спящей почки на стебле после среза первого соцветия и из терминальной почки дочерней клубнелуковицы, сформированной в текущем сезоне; **дочерне-клубнелуковичный** — повторные соцветия формируются из терминальной и латеральной почек дочерней клубнелуковицы, образованной в текущем сезоне; **клубнелуковичный** — повторные соцветия формируются за счет ускоренного роста и развития латеральных почек материнской клубнелуковицы.

Наиболее перспективны ремонтантные мутанты *Мустаг 558* (4-80), *Марафон 411* (46-81), *Гера 445* (931-77), *Обелиск 556* (967-77).

Мустаг 558 (4-80) относится к первому ремонтантному типу. Получен в результате скрещивания мутантов 6-102 (558) и 14-438 (458) и обработки семян НММ. После среза основного соцветия из верхней спящей почки появляется новый побег с хорошо развитым колосом, срез которого стимулирует из нижележащей спящей почки раз-

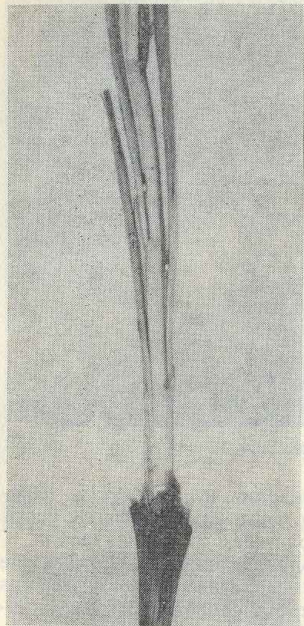


Рис. 50. Образование стеблевых побегов у многостебельного мутанта 206-78(433)

клубнелуковицы после среза предыдущего соцветия давать хорошие стебли и соцветия. В результате ветвистости в гнезде образуются в среднем три хороших стебля, позволяющих получить прекрасный срезочный материал. Цветение продолжается с июля до конца сентября. За это время с каждого гнезда делали по три срезки. Особенно декоративны соцветия в конце сентября, когда на участке гладиолусов уже нет цветущих растений. Обладает сильным сложным кофейно-фруктовым ароматом, гофрировкой и прекрасной лососево-розовой окраской с очень декоративным штриховатым пятном в горле.

Обелиск 556 (967-77). Получен в результате обработки гибридных семян 6-102 (558) × Файер Флем 454 гам-

вите третьего цветоноса. Так, в 1982 г. при посадке клубнелуковиц 20 апреля первый срез соцветий производили в середине июля, второй — в августе, третий — в середине сентября.

Марафон 411 (46-80) введен в результате скрещивания мутантов 34-130 и 2-455. Относится ко второму типу. Второе цветение происходит за счет спящей верхней почки, оставшейся на стебле, а третье — благодаря развитию терминальной почки дочерней клубнелуковицы, сформированной в текущем сезоне, причем новый стебель проходит внутри листовой трубки, рядом со старым. Обладает легким фруктовым ароматом.

Гера 445 (391-77). Сорт получен от скрещивания мутантов 2-455 и 34-130. Принадлежит к четвертому типу, повторное цветение идет за счет способности латеральных почек материнской

гамма-радиацией. Относится к третьему типу. Повторное цветение возможно за счет ускоренного развития терминальной и иногда латеральной почек дочерней клубнелуковицы. При этом один или два новых побега проходят внутри листовой трубки, рядом со старым. Повторное цветение более слабое. Может быть использован в дальнейшей работе для усиления признака.

Снятие апикального доминирования способствовало появлению кроме ремонтантных многостебельных мутантов с усиленной ветвистостью. У них наряду с нормальным ростом и развитием центрального побега из боковых почек формируются три-четыре дополнительных побега с хорошо развитыми соцветиями (рис. 50). Наиболее перспективны 206-79(435), 195-78(555), 123-79(435), Сага 563 (рис. 51, вкл.), выделенные в результате скрещивания между собой мутантов 31-130 и 6-102.

Данный эффект усиливает ветвление не только стебля, но и клубнелуковицы, в результате чего повышается коэффициент размножения за счет образования повышенного количества клубнелуковиц. В свою очередь дочерняя клубнелуковица уже бывает четко разделена на секторы, локализованные вокруг латеральных почек.

Для увеличения коэффициента размножения в семениводческих целях нами был заложен специальный опыт. Клубнелуковицы облучали средними дозами гамма-радиации перед укладкой на хранение, в результате чего удалось повысить коэффициент размножения в 1,5 раза.

Таким образом, с помощью мутагенных агентов на гладиолусе было снято апикальное доминирование, что дало возможность получить ремонтантные, многостебельные формы и повысить коэффициент размножения клубнелуковицами.

Муаровость

Группа гладиолусов с красивой штриховатой росписью по долям околоцветника создана на основе мериклиальной химеры сорта Оскар. Мутация возникла в результате обработки клубнелуковиц гамма-радиацией и, по-видимому, связана с изменением пигментов. Она проявилась у химерных растений в виде пестрых секторов на долях околоцветника. Это говорит о том, что мутация возникла во втором слое апекса. Именно здесь формируются генеративные органы.

При размножении клубнепочками в третьем вегетивном поколении удалось выделить одно растение 1-424 (557) с полностью пестрыми цветками. Одновременно при опылении Оскара облученной пылью сорта Сальмон Куин был отобран номер Факел 555 (5-429) — красный гигант с сеткой в горле. Скрещивание названных мутантов между собой дало целую серию пестроцветных сеянцев, обладающих мощным ростом и высокой декоративностью, а именно: Венец 555 (434-78) — красный с широкой полосой вокруг долей околоцветника и со штрихами у их основания, с легким кофейным ароматом, Акварель 555 (33-78), Зодиак 555 (6-80), Эстамп 555 (29-77), 31-81, Муар 555 (139-82), 59-83 (555), 67-83 (365), 90-83 (555), 97-83 (555), 102-83 (553), 109-83 (457), 140-82 (551), 157-83 (557) и др.

Возникновение пестроцветных растений, вероятно, связано с перестройками, возникающими во втором слое апекса в результате облучения. При этом имеют место все типы перестроек: перфорация, редупликация, трансплокация. Таким образом, мутантные и немутантные клетки перемешиваются и после стабилизации слоя начинают образовывать клеточные линии из мутантной и немутантной ткани, что проявляется в виде полос и штрихов на долях околоцветника. Возможно, данное явление связано с изменением направления клеточного деления во втором слое, где находится мутация. Обычно клетки в нем делятся антиклинально. При изменении антиклинального деления на периклинальное на доле околоцветника образуется полоса из мутантной ткани. При ритмических изменениях направлений деления клеток на долях будут возникать полосы из мутантной и немутантной ткани. Подобное объяснение предложено для традесканции, имеющей пестрые листья (Thielke, 1954, 1955), у которой мутация по хлорофиллу находится в первом слое, где обычно клетки делятся антиклинально. При изменении направления клеточного деления на периклинальное на листьях образуются секторы или полосы в зависимости от того, когда произошло деление. Параллельность полос связывают с супротивным расположением листьев и ориентированным делением клеток. Сменой направления деления клеток, вероятно, можно объяснить и возникновение широкой полосы, окаймляющей доли околоцветника у мутантов Венец 557, Кант 455, Кайма 557 (рис. 52, вкл.).

Силуэт 555 (рис. 53, вкл.), Аура 467 (рис. 54, вкл.), Далевая Звезда 455 (рис. 55, вкл.).

Интересная пестрая окраска появляется у клубнелуковичи, что связано с пигментными мутациями в первом слое из него формируются покровные ткани). Такие клубнелуковичи как бы состоят из отдельных кусков разного цвета. Появление подобной пестрой окраски у клубнелуковиц связано также с перестройками клеток различных слоев апекса.

У гладиолуса гены окраски клубнелуковицы находятся в клетках первого слоя. Второй и третий слои несут неокрашенные клетки. При облучении апекса побега вследствие гибели клеток первого слоя происходит частичное замещение их клетками второго слоя (перфорация). Возможно частичное замещение на отдельных участках, что делает клубнелуковицу пятнистой, или на одном из участков, что проявляется в виде бесцветного сектора, охватывающего различные части клубнелуковицы, или же полное замещение, выражающееся в обесцвечивании эпидермиса клубнелуковицы.

Мутантный бесцветный сектор вокруг донца на базальной части клубнелуковицы, имеющей темно-красную окраску, выявлен у номера 48-78 (558). Сектор устойчиво сохраняется у клубнелуковиц при вегетативном размножении и подтверждает теорию диплоидного отбора клеток.

В результате облучения гибридных семян выделена группа пестроцветных ароматных мутантов сиреневого колера. У гладиолусов этой группы широкие штрихи более темного тона разбросаны радиально по светлomu фону доли околоцветника: номера Д-12-78 (471), Леда (473), Д-13-78 (475) и др.

Устойчивость к болезням

В погоне за декоративностью гладиолуса, за выставочными сортами оригинаторы забывают об устойчивости растений к болезням. В результате подавляющее большинство сортов современного ассортимента в сильной степени подвержено различным заболеваниям (фузариоз, бактериальная парша, различные гнили), что снижает декоративные качества растений.

У гладиолуса большое значение имеет не только устойчивость к патогенным микроорганизмам, но и к механическим воздействиям и физиологическим расстройством,

связанным с нарушением обмена веществ при хранении. Устойчивость к патогенам и механическим воздействиям определяется строением и составом тканей, особенно покровных. Наиболее устойчивые сорта имеют прочные покровные ткани, содержащие большое количество клетчатки и прочные ткани паренхимы.

Имеется связь устойчивости с особенностями химического состава, например с высоким содержанием красящих веществ полифенольной природы в покровных тканях. Это объясняется тем, что многие фенольные соединения, особенно в окисленной форме (хиноны), обладают токсичностью к микроорганизмам.

Большое значение в сортовой устойчивости имеет способность клубнелуковицы в месте повреждения образовывать защитную ткань (ранеую перидерму). Одновременно образуется и накапливается суберин (пробкообразное вещество), т. е. происходит опробкование тканей, что препятствует проникновению патогенов. Вместе с этим суберин и другие фенольные соединения образуют также химический барьер.

Механизм взаимодействия растения и микроорганизмов определяется их особенностями. По отношению к облигатным паразитам, способным жить за счет живых клеток, у устойчивых объектов наблюдается реакция сверхчувствительности. Она заключается в том, что пораженные клетки отмирают, вызывая гибель микроорганизмов. Под действием токсинов микроорганизмов в них накапливаются соединения полифенольной природы и другие вещества, которые, окисляясь, нарушают обмен, вызывая денатурацию белков, в результате чего образуется ограниченное некротическое пятно. Предполагают также, что в пораженных тканях образуются ингибиторы (фитотоксины).

Мутации устойчивости у отдельных культур появляются довольно часто. Это связано с большим количеством генов, ответственных за устойчивость. Для некоторых культур описаны десятки генов, обуславливающих защиту от паразита. Паразит настолько приспосабливается к определенному субстрату, что даже небольшое изменение в биохимии растения вызывает его гибель. В большинстве случаев мутации устойчивости носят доминантный характер и возникают, не затрагивая других признаков (Валева, 1967).

В связи с невысокой устойчивостью гладиолуса к патогенам (у клубнелуковиц вследствие плохой лежкости в

период хранения наблюдают очень большую выбраковку — до 30% и выше) работа по повышению адаптации гладиолуса к болезням выдвигается на первый план. В целях решения данной задачи были выделены генисточники, характеризующиеся в условиях Молдавии комплексной устойчивостью к болезням и обладающие хорошей лежкостью: Снежная принцесса 400, Олимпус 500 и другие; проведена гибридизация и осуществлено воздействие мутагенными факторами; сделан многократный отбор на инфекционном фоне.

В элиту отобраны устойчивые высокодекоративные номера: 152-77 (400), Жрец 558 (149-77), ОД-66-78 (465), Вождь Краснокожих 557 (98-78), Муза 435 (0-212-76), Д-206-78 (425), Сюита 400 (314-78), Пантеон 500 (9-80), Белый Аист 500 (71-80), 5-81 (576) и др. Номера 152-77 (400) и Сюита 400 (314-78) получены при участии сорта Снежная Принцесса и воздействию на семена гамма-радиацией; Жрец 558 (149-77) и Вождь Краснокожих 557 (98-78) — на основе ароматного устойчивого мутанта 6-102 (558); ОД-66-78 (465), Муза 435 (Д-212-78), Д-208-78 (425) — от устойчивого ароматного мутанта 34-130; Пантеон 500 (9-80), Белый Аист 500 (21-80), 5-81 (576) — от сорта Олимпус после обработки семян химическими мутагенами.

С помощью мутагенных агентов была повышена устойчивость к патогенам, особенно к бактериальной парше у голубых и синих гладиолусов. Это связано, по-видимому, с изменениями в химическом составе пигментов. Более устойчивы Пятый Океан 584, Извораш 484, Посейдон 583.

Мутагенные факторы, изменяя тип обмена веществ или повышая прочность тканей, делают растение недосыгаемым для паразита. У форм, устойчивых к бактериальной парше, запасющие паренхимные ткани клубнелуковиц твердой прочной консистенции, они с трудом разрезаются даже ножом: Жрец 558 (149-77), Пантеон 500 (9-80). И, наоборот, сорта и формы с мягкими паренхимными тканями поражаются этой болезнью в сильной степени.

Полученный материал представляет большой интерес как исходный для селекции гладиолуса на устойчивость к болезням.

Реверсивные мутации стебля и клубнелуковицы

Формообразовательный процесс, индуцированный мутагенными факторами, затрагивает все органы и части гладиолуса, в том числе стебель и клубнелуковицу. Он настолько силен, что мутации продолжают появляться после обработки в довольно отдаленных вегетативных поколениях. Так, в седьмом вегетативном поколении мутанта 34-130 выделена мутация-метаморфоза надземного стебля в клубнелуковицу, подтверждающая стеблевое происхождение последней. На оставшемся после среза соцветия стебле из спящих почек междоузлий образуются не боковые побеги, а клубнелуковицы, достигающие 2—3 см в диаметре, т. е. надземная часть стебля начинает выполнять функции подземного органа вегетативного размножения. Мутация весьма полезна, так как оставшаяся часть стебля несет дополнительную нагрузку, давая прибавку к урожаю клубнелуковиц, что повышает коэффициент размножения и ускоряет размножение клона.

О возможности получения стеблевых клубнелуковиц сообщается в работе D. Durst (1975), который рекомендует обрабатывать для этого мутагенными агентами стеблевые спящие почки. Исследователь предполагает, что растения, выросшие из таких клубнелуковиц, могут нести и другие мутации, однако из-за небольшого объема работ он не смог их получить.

В. Х. Тутаяк (1949) объясняет такие метаморфозы полифункциональностью точек роста, т. е. каждая точка роста под действием тех или иных факторов может производить структуры, как бы находящиеся в потенции в наследственной природе меристематической ткани.

Очень ценная мутация с клубнелуковицами в количестве четырех-шести штук размером 1,5—2 см вместо клубнечек обнаружена у сорта Рамзес (рис. 56). Это на один год ускоряет выращивание посадочного материала. Мутация предположительно принадлежит к реверсивному типу, что указывает на вегетативное размножение гладиолуса с помощью клубнелуковиц на более ранних этапах филогенеза, поскольку размножение клубнечками, обеспечивающее лучшую выживаемость клона, возникло и закрепилось в силу естественного отбора на более поздних этапах.

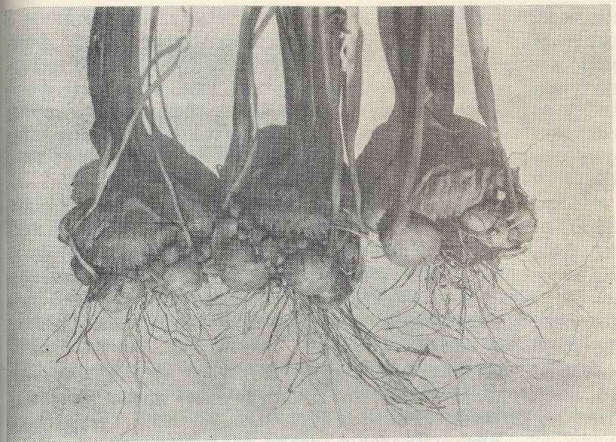


Рис. 56. Образование дополнительных клубнелуковиц у сорта Рамзес 495

Новые формы цветка и соцветия

Получена масса мутантов и рекомбинантов по соцветию, цветку, долям околоцветника. Большинство мутаций являются рецессивными. Генетическая изменчивость связана с увеличением дозы рецессивного гена в генотипе тетраплоида как непосредственно за счет прямых мутаций, так и за счет рекомбинаций. Так, по соцветию получен простой колос с двумя-тремя цветками. Все соцветие принимает вид букета. Оригинальность такого соцветия усиливается за счет махровости каждого цветка. Очень перспективно удлиненное соцветие с 30—35 бутонами (Ваша Светлость 544, Гуливер 554) и с большим количеством одновременно открытых цветков — до 18 (Эшелон 433). Совершенно необычен остистый колос, который образовался за счет превращения листочков обертки в настоящие листья. Мутация указывает на происхождение листочков обертки из настоящих листьев.

По цветку мутации могут влиять на скорость деления клеток меристем, отчего меняются тип и скорость роста меристем долей околоцветника, и они по-разному располагаются в пределах внешнего и внутреннего круга цвет-

ка, поэтому изменяется и его форма. Выделены мутанты с округлой, квадратной, эллипсоидной, треугольной формой. Кроме того, могут быть изменены доли только внешнего или только внутреннего круга. Так, выделены формы, у которых доли внутреннего круга гофрированы, доли внешнего — гладкие; доли внутреннего круга значительно укорочены по сравнению с внешними или доли внешнего круга отогнуты назад, внутреннего — в виде трубки.

Изменяются и сами доли, принимая округлую, ланцетную, рассеченную, бахромчатую форму с усиленной или ослабленной гофрированностью и фактурой (рис. 57, вкл.). На наружной стороне долей и основания могут появляться шипы, на внутренней — выступы в виде миндалин. В сочетании с оригинальной окраской такие формы принимают причудливый вид.

Очень декоративны цветки, которые кроме различия по форме долей внешнего и внутреннего круга различаются по окраске (110-85 (563)), наличию или отсутствию широкого канта (Далекая Звезда 445), громадного пятна в зеве цветка (Красная Бабочка 501) или муаровой росписи и т. д.

Большое разнообразие получено по размерам, форме и окраске пятна. Так, по размеру пятно, занимающее небольшую площадь основания нижних долей околоцветника исходных форм, трансформируется, охватывая полностью нижние доли, и переходит на верхние, превращаясь в основную окраску цветка (рис. 58, вкл.).

Форма пятна от округлой у исходных форм превращается в стрельчатую, ромбовидную, куполообразную сплошной, штриховатой или пятнистой окраски. Окраска цветка изменяется в широких пределах, становясь более или менее яркой, принимая совершенно другой цвет, сочетая несколько цветов и оттенков или располагаясь пятном на пятне (например, красное пятно на желтом у белого сорта Тринтих 401). Выделены формы с желтым, зеленым, коричневым или голубым пятном на фоне основной лососево-розовой или белой окраски.

Сочетание измененной формы с оригинальной окраской придает неповторимый вид цветкам, значительно улучшая декоративность и оригинальность этой культуры.

СХЕМА СЕЛЕКЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Созданный на базе экспериментального мутагенеза и рекомбиногенеза (рис. 59) материал подвергали серии отборов и скрещиваний. При отборах элитное растение, отобранное из материала, обработанного мутагенами, и передающее потомству (генеративному, вегетативному) свой фенотип, называли *мутантом*, его генеративное потомство — *мутантной линией*, вегетативное — *мутантным клоном*, а полученный в результате селекционной проработки прошедший испытание относительно стабильный клон — *мутантным сортом*. Все клоны до присвоения сортового названия называли номерами. Клоном считали вегетативное потомство одного растения, размноженного клубнепочками или делением клубнелуковиц. Схема индивидуального клонового отбора представлена на рис. 60.

В первый год из исходного питомника обработанного мутагенами материала в период цветения проводили клоновый отбор мутантов (элитных растений), которым присваивали определенные номера. Под этими номерами проводили посадку клубнелуковиц и отдельно клубнепочек от них в селекционный питомник, где в период цветения изучали наследуемость признаков и проводили выбраковку случайно отобранных номеров и их вегетативного потомства. В течение двух лет в питомнике подращивали клубнелуковицы из клубнепочек до величины первого разбора. На третий год клубнелуковицы каждого мутантного клона высаживали в контрольный питомник, где определяли наследуемость признака вегетативным потомством, его выровненность и делали выбраковку не оправдавших надежд клонов. Одновременно с этим проводили предварительное размножение посадочного материала клубнепочками из клубнелуковиц, оставшихся после выбраковки в селекционном питомнике.

Затем клубнелуковицы мутантного клона высаживали

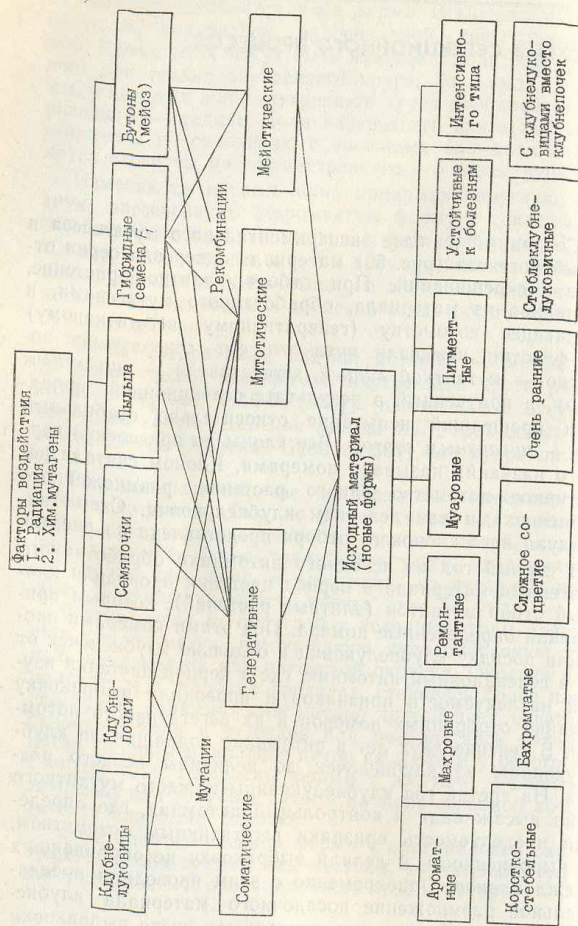


Рис. 59. Схема создания исходного материала гладиолуса

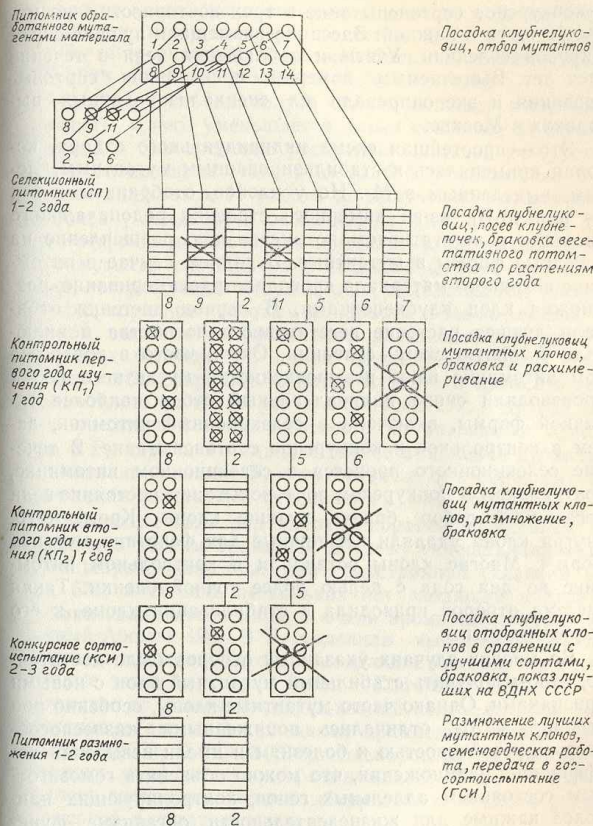


Рис. 60. Схема отбора мутантов

в конкурсное сортоиспытание в трех повторностях, не менее 10 штук в каждой. Здесь же размещали лучшие сорта мировой селекции. Учеты и наблюдения вели в течение трех лет. Выделяемым номерам присваивали торговые названия и экспонировали на специализированных выставках в Москве.

Это — простейшая схема индивидуального отбора, которая применялась к стабилизированным мутантным клонам, выделенным в M_2 . Но у клонов, отобранных в M_1 , V_1 или M_1V_1 , из-за химерного строения родоначального растения в вегетативном потомстве шло расщепление на исходные формы и мутантные. В данном случае в питомнике исходного материала проводили расхимеривание, размножая клон клубнечками. В период цветения отбирали лучшее растение вегетативного потомства и включали в общую схему селекции. Очень часто в контрольном питомнике из-за невыровненности мутантного клона производили снова индивидуальный отбор наиболее типичной формы, включали в селекционный питомник, затем в контрольное и конкурсное сортоиспытание. В течение селекционного процесса в селекционном питомнике, контрольном и конкурсном сортоиспытании постоянно вели негативный отбор, бракуя худшие клоны. Кроме того, внутри клона удаляли нетипичные для фенотипа мутанта формы. Многие клоны оставляли в контрольном питомнике по два года с целью более точной оценки. Такая система отборов приводила к стабилизации клона, к его выровненности.

Во многих случаях указанных отборов было достаточно, чтобы получить стабильный мутантный клон с новыми признаками. Однако часто мутантные клоны, особенно при отборах в M_2 , отличались пониженными жизнеспособностью, устойчивостью к болезням и имели невысокий коэффициент размножения, что можно объяснить гомозиготным состоянием аллельных генов, контролирующих наиболее важные для жизнедеятельности организма функции — фотосинтез и рост растений. Гомозиготность по перечисленным признакам у гладиолуса возникает из-за длительной многочисленной межсортной гибридизации, приводящей к близкородственным скрещиваниям, и из-за мутаций, вызывающих это состояние. При гетерозиготности по тем же признакам наблюдали моногибридный гетерозис (Сидорова, 1981). Е. М. East (1907) указывал, что

гетерозиготность по некоторым генам сама по себе дает организму известные преимущества. Для двух аллелей A_1 , A_2 гетерозигота A_1A_2 должна быть более жизнеспособной, чем любая из гомозигот A_1A_1 или A_2A_2 .

Слабый рост гладиолуса сильно снижает его декоративность: у него уменьшается длина соцветия, количество бутонов и одновременно раскрытых цветков, фактура долей околоцветника становится слабой, устойчивость к болезням снижается. И работа по получению гетерозисного эффекта у гладиолуса очень важна. Для получения данного эффекта использовали комбинативный гетерозис, для чего мутанты скрещивали с исходной формой или с сортами, географически отдаленными, обладающими мощным ростом, хорошим листовым аппаратом с темно-зеленой окраской, высоким коэффициентом размножения и устойчивостью к болезням. В одном случае этого было достаточно, чтобы сохранить фенотип мутанта и повысить гетерозиготность по генам роста и фотосинтеза; в другом случае, увеличивая гетерозиготность по названным признакам в F_1 , теряли мутацию, и для ее выявления проводили скрещивания семян F_1 с мутантом, т. е. в обоих случаях проводили возвратные скрещивания, или беккроссы.

Беккроссы дали ряд высокодекоративных семян, обладающих четким ароматом. В схему скрещивания включили широко известный сорт иностранной селекции Парад 534, в течение нескольких лет входящий в десятку лучших гладиолусов мира, и очень ароматный мутант Кофейный Аромат 425. В F_1 выделили высокодекоративные семена с мощным ростом, обладающие слабым ароматом, которые затем скрестили снова с Кофейным Ароматом. В потомстве от указанных скрещиваний получили такие перспективные высокодекоративные ароматные мутанты, как Д-267-83(573), Д-268-83(534), сильнорослые, устойчивые, с высоким коэффициентом размножения. Таким образом, удалось совместить мутантный признак с мощным ростом и высокой декоративностью.

Для усиления мутантного признака скрещивали мутанты между собой. По этой схеме провели работу с основной массой махровых и ароматных мутантов. Например, Кофейный Аромат 435 получили в результате скрещивания душистых мутантов 2-455(475) и 34-130(443). Махровый мутант Ревю 400 выделили в комбинации махровых мутантов М-125-22(400) и М-1-425(400), причем

мутантные признаки у них выражены более четко. Все они являются призерами московских выставок.

Для совмещения мутантных признаков скрещивали махровые мутанты с ароматными. Так удалось получить ароматный махровый мутант Кентавр 454 [Д-32-57 (556) × М-41-79 (449)] и др.

Степень активности мутантного гена оказывает влияние на фенотип растения. Она зависит от взаимодействия мутантного гена с другими генами, т. е. от генотипической среды, что очень четко показано на растительных объектах в работах некоторых исследователей (Hesemann, Gaul, 1967; Gaul, Lind, 1976; Сидорова, 1981). Ими установлено, что при введении мутантного гена в иную генотипическую среду изменялись признаки, входящие в плейотропный комплекс, — от сильной депрессии до максимума выражения.

При скрещивании мутанта с некоторыми сортами иностранной селекции мы наблюдали вспышку изменчивости, приводящую к усилению основного признака или ослаблению его в зависимости от среды. Так, при скрещивании мутанта 34-130(443) с небольшим пятном в зеве с сортами Хот Липс 401, Брайерклиф 401 удалось увеличить пятно до максимального размера. В то же время скрещивания данного мутанта с сортом Полка Парти 401 и другими не дали положительного результата.

У многих мутантов вместе с основным признаком изменялись и другие. У них часто было укорочено соцветие или деформированы доли околоцветника. Скрещивание их с различными сортами давало возможность устранить названные признаки, так как в различной генотипической среде плейотропное действие мутантного гена проявлялось по-разному. И затем при скрещивании с исходной формой или мутантом удавалось отбирать формы с усиленным мутантным признаком, без дефектов. Причем, если нужно было удлинить соцветие, то скрещивали с сортами, у которых этот признак выражался наиболее четко. По указанной схеме, например, работали с махровыми мутантами.

В некоторых случаях удавалось улучшить исходный сорт, освободив его от недостатков. Так, сорт Оскар 556 характеризуется чрезвычайно слабой устойчивостью к вирусным заболеваниям. Уже через несколько вегетативных поколений он почти полностью бывает поражен вирусом: на долях околоцветника появляются черные беспо-

рядочные штрихи и пятна и снижается жизнеспособность. Для повышения устойчивости сорт скрещивали с мутантами, полученными от него, устойчивыми к вирусу. В результате выделены ряд номеров, устойчивых к вирусу, с комплексом положительных качеств Оскара: 24-80 Юпитер 554, 39-80(554), 48-80(554).

Таким образом, данная схема отборов и скрещиваний способствовала стабилизации мутантных клонов и их улучшению. При использовании ее в течение 15 лет был создан разнообразный и ценный исходный материал для селекции (более 1000 номеров и сортов).

**ИНДУЦИРОВАННАЯ
ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
В ПЛАНЕ ЭВОЛЮЦИИ И ФОРМООБРАЗОВАНИЯ
(вместо заключения)**

В результате воздействия мутагенными агентами на растения у последних возникают наследственные или ненаследственные изменения, аномалии или тераты. Они очень важны при изучении вопросов ботаники, поскольку могут указывать на пути эволюции и формообразования растений. Наследственные тераты важны для целей селекции, особенно у цветочно-декоративных растений. Именно им принадлежит огромная роль в возникновении сортового разнообразия у этих культур.

Наследственные аномалии, если они представляют определенный интерес и не несут тяжелых повреждений, вызывающих летальный исход, могут быть закреплены искусственным отбором; ненаследственные аномалии исчезают, они как бы составляют тупиковую линию развития. Но и те, и другие могут или отражать путь филогении, если они атавистические, или указывать на перспективу развития, если они футуристические.

В первом случае аномальные уклонения в строении растительных организмов, рассматриваемые в морфолого-эволюционном плане, помогают понять путь возникновения тех или иных структурных особенностей различных органов растений. Так, Н. Hallier на основе терат водосбора построил свою гипотезу о происхождении цветка у семенных растений. Во втором случае возникновение каких-то аномалий помогает эволюционисту определить будущие пути формообразования растений, а селекционеру — конструировать новые формы. Селекционер А. М. Kunderd в 1905 г. впервые получил аномалию на гладиолусе — гофрированность цветка, которую он впоследствии усилил. Этот признак широко использовали в искусственном отборе, и у современного гладиолуса гофрированность (от волнистости до складчатости) прочно вошла в архитектуру цветка.

Таким образом, при возникновении футуристических аномальных уклонений оригинатору предоставляется воз-

можность использовать их для создания новых форм растений, сортов с новыми признаками и наметить пути дальнейшего развития указанных форм и признаков.

При выяснении путей формообразования определенных сортов еще более четко прослеживается, как те или иные уклонения в структуре растений становятся характерными для нового сорта. А. А. Федоров (1958) указывал на тератогенез как на важную линию возникновения сортов.

Предложен метод восстановления морфофилетических рядов по тератологическим уклонениям (Хохряков, 1975). Известно, что формы, кажущиеся тератами у одних видов, у других являются членами рядов обычной внутривидовой изменчивости, у третьих — представляют собой уже норму. Существование рядов терата (крайний член вариационного ряда — обычное уклонение — типичный признак) связано с тем, что в процессе эволюции таксонов, включающих эти ряды, могли иметь место закрепление и последующий отбор терат в качестве видовых признаков. Такие ряды занимают, с одной стороны, внутривидовые и тератовидные формы, а с другой — таксоны видового и надвидового порядка, и их предлагается именовать тератоксономическими (Хохряков, 1975). Используя эти ряды, А. А. Федоров (1958) показал, что таксоны люпиновых с махровым околоцветником происходят от предков с пяти-, шестичленным околоцветником.

Применяя данный метод, можно сказать, что эволюция на увеличение количества членов околоцветника имеется у розоцветных и некоторых других семейств. На тюльпанах, например, отчетливо видно, как тератологические уклонения в сторону увеличения количества членов околоцветника приводят к появлению махровых сортов, созданных в результате искусственного отбора от цветка с шестью долями околоцветника.

Увеличение количества элементов цветка привело в наших опытах к созданию групп сортов гладиолусов с махровыми цветками. Махровость настолько украшает гладиолус, придавая ему оригинальность, что, несомненно, махровые гладиолусы займут большое место в ассортименте и будут пользоваться повышенным спросом.

На необходимость изучения аномальных уклонений для целей систематики, филогении и других вопросов ботаники указывал еще Ч. Дарвин (1898). Эти же вопросы разрабатывали Н. П. Кренке (1928, 1936, 1960), В. Д. Рыжков (1939, 1941, 1954), А. Л. Тахтаджян (1943, 1954), А. А. Федоров (1947, 1949, 1950, 1951, 1954, 1955), а также

A. De Candolle (1827), A. Moguin-Tandon (1841), J. Velepovsky (1910), O. Penzing (1921—1922), W. Troll (1937), J. H. Harrison (1952). В связи с индуцированием большого количества структурных мутаций с помощью мутагенных агентов появились работы по изучению данных мутаций в аспекте тератологии (Слепян, 1971; Мурин, 1975).

Причиной возникновения аномальных уклонений у культурных растений А. А. Федоров (1958) считает возделывание их в аномальных (искусственно измененных) условиях среды, которые провоцируют возникновение различных аномалий (гипертрофия тканей, умножение числа покровов цветка, срастание осевых органов), а они, будучи наследственно закрепленными, приводят к образованию форм и сортов культурных растений.

Многие исследователи связывают возникновение аномалий с изменением условий питания в онтогенезе, с механическим повреждением тканей, с изменением нормального физиологического режима и т. д. (Rousseau, 1964; Зубов, 1965). В. И. Кефели (1975) возникновение патологических новообразований связывает с изменениями в гормональной системе. И. Н. Коновалов (1949) объясняет образование терат типа пролификации соцветий фотопериодической реакцией.

Поставлена серия опытов по искусственному получению аномальных уклонений при изменении водного режима (Нус, 1906), с помощью гормонов роста (Tutschova, 1937), но наибольший эффект в искусственном получении аномальных уклонений дало применение мутагенных факторов (Мурин, 1975).

В опытах по экспериментальному мутагенезу получены тератологические уклонения во всех органах и частях гладиолуса (цветок, стебель, клубнелуковица, пигментная система).

Многие авторы считают цветок консервативным органом, но в наших исследованиях на гладиолусе получен большой спектр его изменений, что можно отнести на счет воздействия мутагенных агентов. У различных культур наблюдали случаи превращения органов цветка в листья. В частности, у календулы в настоящие листья превращаются чашелистик и язычковые цветки (Дрягина, Мурин, Лысиков, 1981). У тюльпанов в наших опытах было отмечено взаимное превращение долей околоцветника в листья и, наоборот, первого листа — в долю околоцветника, что указывает на листовое происхождение органов цветка. Од-

нако такие случаи у гладиолуса не были известны. После обработки мутагенными агентами выделен мутант Остистый 500, у которого листочки обертки цветка превратились в настоящие листья. Соцветие гладиолуса у него напоминает остистый колос злаковых с удлиненными осями. У мутанта же 278-83 (375) стеблевой верхний лист редуцируется до размеров прицветников. Это взаимное превращение одного из органов цветка (листочка обертки) в настоящие листья может подтвердить их листовое происхождение.

В опыте не было ни одного случая превращения долей околоцветника в настоящие листья, что свидетельствует о том, что чем ближе расположен орган цветка к настоящим листьям, тем чаще у него возможны листовые превращения. С точки зрения селекции, данный признак мало перспективен, так как не улучшает декоративности цветка.

В экспериментальном материале выявлены также взаимные превращения пыльников в лепестковидные образования и возникновение пыльников на долях околоцветника. Имеются случаи превращения плодolistиков в лепестковидные образования, что указывает на близость происхождения названных органов. Превращение пыльников в лепестковидные образования связано с махровостью цветка, и если у других культур (например, тюльпан) она является нормой и многие исследователи объясняют ее появление стерилизацией цветка, то гладиолус в этом отношении настолько консервативен, что до сих пор в мировом ассортименте не имеется махровых сортов гладиолуса. С точки зрения селекции, признак весьма перспективен, он повышает оригинальность и декоративность цветка. Махровость возникла в эксперименте не только за счет петалOIDных образований, но и за счет увеличения количества органов цветка: тычинок, плодolistиков, долей околоцветника.

Подвержена изменению и форма цветка. Она зависит от различий во взаимном расположении долей околоцветника, внешнего и внутреннего круга. И если у диких форм цветок сжатый, с нависающей в виде капюшона верхней долей околоцветника, что было создано естественным отбором для защиты органов полового размножения от неблагоприятных условий, то у современных сортов гибридного гладиолуса широко открытый цветок, придающий высокую декоративность всему соцветию. Выделена форма

с очень открытым цветком, вывернутым в обратную сторону, с короткой трубкой. Такие цветки как бы охватывают стебель, плотно укладываясь вдоль него в соцветие (признак футуристичный). Данная аномалия заслуживает внимания селекционеров, так как она делает гладиолус более транспортабельным и изящным. Очень характерен в этом отношении мутант 20-83 (578), полученный в гибридной комбинации ароматных мутантов Степной Аромат 556 и Душистая Звезда (в результате гибридизации произошло значительное усиление признака).

Футуристичным признаком является также аномальное уклонение выростов в зеве цветка наподобие миндалин: оно, прикрывая зев цветка, делает его более плоским и изящным. У диких видов указанный признак отсутствует, так как препятствует посещению цветка насекомыми, и если когда-либо появлялся, то был отсеян естественным отбором. Очень характерен в этом отношении мутант Оригинал 570.

Весьма подвержены изменениям и доли околоцветника: они могут принимать узкую ланцетовидную форму или расширяться, значительно укорачиваясь. Края их могут иметь разрезы, выступы, оригинальную гофрированность или складчатость. Вероятно, признак разрезанности краев долей можно усилить и видоизменить, получив формы с бахромчатыми долями околоцветника. Такой признак у тюльпанов, например, стал нормой.

В перспективе формы долей околоцветника, на наш взгляд, должны быть округлыми и располагаться в цветке в отогнутом наружу положении. Весьма декоративен в нашем материале мутант Пантеон 500. Очень оригинальная форма цветка у мутанта 193-83 (554): доли наружного круга широко открыты назад, а внутреннего круга — сжаты, что создает впечатление двойного цветка (цветка в цветке). Видимо, эта форма может занять достойное место в совершенствовании цветка гладиолуса.

Довольно важен такой элемент, как трубка цветка. Она должна быть короткой, что создает прочность всему соцветию и повышает его транспортабельность. Транспортабельность зависит также от прочности долей околоцветника, их толщины. Получены мутанты с весьма прочной фактурой, толщина долей у которых превышает норму в 4—6 раз (13-82 (570)). Такие отклонения в строении различных органов цветка, особенно его центральной части, могут зависеть от воздействия мутагенными агентами на

зону делящихся клеток конуса нарастания, в которой находится центральная часть цветка. Они могут быть результатом изменения ритма деления клеток или их направления, а также результатом мутаций, возникающих во втором и третьем слое алекса.

С довольно большой частотой в наших опытах встречалась ветвистость — аномальное образование, заключающееся в том, что колосовидные соцветия заменяются разветвленными образованиями, которые имитируют метелку или кисть. А. А. Федоров (1958) рассматривает ветвистость как реверсии и отмечает, что причиной их образования является гипертрофия имеющихся структурных рудиментов в сочетании со скрытыми наследственными потенциями. Она выражается в расщеплении осевых органов, удвоении колосьев и разделении цветоноса. Во многих случаях ее причиной является дефасциация осевых органов.

Ветвистость у гладиолуса выражалась в дефасциации (т. е. раздвоении фасцированных побегов), возникновении дополнительных побегов из спящих почек стебля, усиленного деления клубнелуковиц в результате прорастания латеральных почек. Ветвистость, возникающую при дефасциации стебля, отметили в единичных случаях, она не имеет практического значения, поскольку не наследуется, к тому же дает два соцветия, которые всегда хуже, чем одно. Чрезвычайно важна ветвистость стебля и клубнелуковицы. Хотя данный признак и атавистичен, появление дополнительных соцветий на одном стебле и цветение нескольких побегов из одного гнезда имеет большое значение для зеленого строительства, поскольку растягивает период цветения одного растения и повышает коэффициент размножения. В экспериментальном материале отобраны мутанты, у которых прорастают все почки стебля, а клубнелуковицы дают в среднем четыре замещающих в одном гнезде.

Возникновение ветвистости связывают с перераспределением фитогормонов. С ней тесно связана ремонтантность, имеющая чрезвычайно большое значение для гладиолуса, поскольку дает по несколько хороших срезов в год от одного стебля или из одной посаженной клубнелуковицы. Получены весьма перспективные формы — Мустанг 558, Марафон 435. Указанный признак необходимо усилить для того, чтобы и последующие соцветия не уступали предыдущим по декоративности.

Рассмотрим работу конуса нарастания и таких терат,

как фасциации. Они возникают вследствие нарушения нормального ритма деления клеток, а также дифференциации тканей и выражаются в разрастании осевых органов стебля, соцветия и т. д. Наиболее четкая классификация фасциаций принадлежит И. С. Schoute (1936): 1) *линейная*, или *лентовидная*, фасциация выражается в одностороннем, латеральном разрастании фасцированного органа; 2) *радиальная* фасциация выражается в мощном разрастании и умножении гомологичных элементов с сохранением радиальной симметрии; 3) *кольцевая* фасциация выражается в резко воронковидном расширении фасцированной части по мере нарастания ткани.

Фасциация может носить наследственный характер. Так, фасциация стебля дала такое интересное декоративное растение, как *Cellosia cristata* L., она послужила основой для создания махровых форм левкоя *Mathiola incana* R. В. (Квасников, 1929; Артюшенко, 1952), махрового цветка *Campanula medium* L. и сорта маргаритки *Salman Ball*, у которой сросшиеся цветоножки образовали соцветие до 8 см в диаметре (Penzing, 1921—1922). G. Mendel (1901) в опытах по гибридному анализу гороха в числе наследственно изменяющихся признаков отмечал фасциацию стебля. В. В. Сабчук (1971) получил штамбовые мутанты гороха, которые считает обычными фасциациями. Е. Е. Тамразян (1968) индуцировала с помощью мутагенных факторов наследственные фасциации у львиного зева и рудбекии. Различные фасциации под влиянием мутагенов получены у календулы и тагетеса (Мурин, 1971а).

В наших опытах с гладиолусом была получена в основном радиальная фасциация. Кроме того, отмечены случаи различных искривлений побегов, скученности листьев. Такая фасциация стебля приводила к утолщению, увеличению длины цветочной стрелки и количества цветков на ней. В большинстве случаев нарушался ритм закладки цветков, и они располагались по стеблю мутовками (по 3—4 цветка в мутовке). В некоторых случаях на фасцированных стеблях были махровые цветки с удвоенным количеством элементов цветка. В вегетативном потомстве таких растений можно было также выделить экземпляры с радиальной фасциацией и махровыми цветками. (С точки зрения селекции для гладиолуса имеет значение только фасциация соцветия, приводящая к увеличению махровости цветков.)

Среди других аномальных уклонений, имеющих селекционную ценность, необходимо отметить карликовость и

гигантизм: низкорослость — атактистический признак, гигантизм — футуристический. Карликовость связана с перераспределением фитогормонов или их блокированием (в частности, гиббереллина), отчего междоузлия и стебель сильно укорачиваются. Как следствие, все растение приобретает карликовый вид. У отдельных экземпляров обнаружена скученность листьев, как у розеточных растений, однако соцветие развивается почти нормально. Такие аномальные уклонения могут иметь значение в озеленении, поскольку карлики меньше подвержены полеганию и не требуют специальной подвязки.

Гигантизм связан с удлинением междоузлий, в результате чего все растение приобретает гигантские размеры в высоту. Выделены отдельные экземпляры, имеющие длину стебля вместе с соцветием 2,5 м, а длину соцветия — 1 м (Гулливер 554). Карлики же имеют всего 50 см. Гигантские формы могут иметь значение для выращивания культуры на срез, но они требуют специальной подвязки. Большое значение имеют мутанты с гигантским (20—22 см) цветком (Снежный Великан 500, Исполни 500, 196-302(500)), у которых огромные размеры цветка хорошо вписываются в соцветие, не нарушая пропорциональности. Сорта гладиолусов с гигантскими цветками пользуются повышенным спросом, и необходимо дальнейшее усиление данного признака.

Интересной аномалией стебля является образование стеблевых клубнелуковиц, свидетельствующих о близости происхождения надземного и подземного стебля и подтверждающих стеблевое происхождение клубнелуковиц. Такое уклонение — норма у многих культур (например, у лилий). Оно получено нами у тюльпанов и закреплено отбором на мутанте Стриата (мутация реверсивного характера). Для селекции это уклонение чрезвычайно важно, так как значительно повышается коэффициент размножения, а надземному стеблю придается дополнительная функция органа вегетативного размножения. Стеблевые клубнелуковицы достигают размера второго-третьего разбора, хорошо вызревают и хранятся. Признак можно усилить и получать с одного стебля не одну-две клубнелуковицы, а две-три; из одной почки не одну, а несколько клубнелуковиц. По-видимому, можно добиться также образования на стеблевых клубнелуковицах и клубнечек.

Большое значение для культуры имеет физиологическая аномалия сроков цветения, особенно сдвиг в более раннюю сторону. Если в норме у очень ранних сортов гла-

диолуса в южной зоне от посадки до цветения проходит 70—77 дней (Тамберг, Максимов, Чесноков, 1978), то в наших опытах выявлены мутанты, у которых этот период равен 60—65 дням — 1-81 (554), 2-81 (500), 3-81 (571), 1-82 (433), 2-82 (590), 3-82 (454), 4-82 (554), 1-83 (434), 2-83 (465), 3-83 (455), 4-83 (554), 8-83 (453) и др. Указанный признак очень ценен для средних и северных районов возделывания гладиолуса, а также для получения более ранней срезки в грунте и под стеклом. Его причиной, наверное, является активация деления клеток в конусе нарастания под влиянием изменений в гормональной системе и повышения активности ферментов. Он весьма перспективен для дальнейшего развития.

Большую группу аномалий составляют мутации пигментной системы с атактичными и футуристичными признаками. Одним из атактичных признаков является появление пурпурных пятен у розовых и красных гладиолусов, футуристичным — черно-красная окраска долей околоцветника. Причина отклонений в окраске — мутации генов, контролирующих продуцирование пигментов.

Чрезвычайно важны и такие отклонения, как появление аромата. Аромат у некоторых видов гладиолуса — норма. И хотя, по мнению J. Wright (1967), эти виды не принимали участия в выведении гладиолуса гибридного, гены аромата у него, вероятно, должны быть, и они, возможно, находятся в неактивном состоянии. Это подтверждается тем, что есть случаи спонтанного появления чрезвычайно слабого аромата у ряда сортов. Поскольку у некоторых видов гладиолуса аромат является нормой, а у гибридного гладиолуса он иногда проявляется, восстанавливая тератотаксономический ряд, можно надеяться на доведение аромата и у гладиолуса гибридного до нормы.

В опытах с применением мутагенных агентов у сортов гладиолуса гибридного выделены мутанты с четким ароматом, что, по-видимому, связано с мутациями активации генов аромата, т. е. включения их в работу по продуцированию эфирных масел. Признак настолько перспективен, что заслуживает самого пристального внимания селекционеров для доведения его до нормы. Различный аромат у мутантов связан, вероятно, с различным количеством компонентов, и дальнейшая селекционная работа должна быть направлена на создание сортов гладиолусов с наиболее приятным ароматом. При селекционной проработке мутантов показаны большие возможности данного

направления, в частности мутации блокирования или разрывы сцепленных признаков.

Таким образом, мутагенные агенты являются мощным фактором получения аномальных уклонений у цветочно-декоративных растений, охватывающим морфологические, физиологические и биохимические признаки. В основе многих тератологических уклонений лежат нарушения в делении клеток конуса нарастания, алекса побега. Их причиной могут быть, по мнению М. Я. Школьника, Ю. С. Смирнова (1975), и уклонения в синтезе и связи комплекса ДНК-гистон, что ведет к утрате клеткой способности контролировать генетический аппарат, в результате чего нарушается специфика белковых синтезов, в том числе и синтез ферментов, катализирующих полимеризацию структурных белков протоплазмы и ядра. В основе наследственных аномальных уклонений лежат мутации генов.

Экспериментальный материал представляет определенную ценность для рассмотрения его в морфолого-эволюционном, сравнительно-тератологическом и селекционном плане. Изучение тератологических уклонений в этом направлении поможет определить пути возникновения и развития отдельных органов растений и появления сортов с новыми признаками в целом, установить тератотаксономические ряды и на базе новых футуристических уклонений прогнозировать пути дальнейшего развития указанных признаков. Такой подход к данной проблеме весьма важен и для целей ботаники и селекции.

СПИСОК ОСНОВНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Артошенко З. Т. Махровость у левкоя // Труды Ботанического института АН СССР. 1952. Сер. 4.
- Асеева Т. В. Вегетативные мутации у картофеля // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1931. Т. 27. № 4.
- Батыгин Н. Ф., Савин В. Н. Использование ионизирующих излучений в растениеводстве. Л., 1966.
- Беличенко Н. И., Неуен Хью Неиа. Влияние физического состояния семян на биологический эффект радиации // Генетика. 1968. Т. 4. № 3.
- Былов В. Н., Гриневич Н. Г. Использование отдаленной гибридизации в селекции гладиолусов // Интродукция и селекция цветочно-декоративных растений. М., 1978а.
- Былов В. Н., Гриневич Н. Г. О влиянии гамма-облучения воздушно-сухих семян на первые этапы роста и развития гладиолуса // Интродукция и селекция цветочно-декоративных растений. М., 1978б.
- Вакуленко С. М., Мурин А. В. Количественная характеристика пигментов в цветках гладиолуса // Научные основы озеленения городов и сел Молдавии. Кишинев, 1987.
- Валева С. А. Принципы и методы применения радиации в селекции растений. М., 1967.
- Валева С. А. Проблемы радиочувствительности растений // Современные проблемы радиационной генетики. М., 1969.
- Волховских З. В., Гриф В. Г., Захарьева О. И., Матвеева Т. С. Хромосомные числа цветковых растений. Л., 1969.
- Гамбург К. З. Физиология действия гиббереллина на вегетативный рост растений // Регуляторы роста и рост растений. М., 1964.
- Гужев Ю. Л. Действие гибберелловой кислоты на период покоя древесных растений // Изв. АН СССР. 1961. Сер. Биол. Т. 1.
- Давронов И. Д., Захаров И. А. Индукция митотического кроссинговера и соматических мутаций у сои при действии нейтронов (0,8 МэВ) в сравнении с гамма-облучением // Генетика. 1985. Т. 21. № 11.
- Дарвин Ч. Пангенезис. СПб, 1898.
- Дарвин Ч. Изменение животных и растений под влиянием одомашнивания // Собр. соч. Т. 4. М.; Л., 1951.
- Диллер В. Я. Индуцированный рекомбинацией у высушенных растений. Рига: Зинатне, 1983.
- Дрягина И. В. Влияние ионизирующей радиации на рост, развитие и морфогенез гладиолуса // Морфогенез растений. М., 1961. Т. 2.
- Дрягина И. В. Ионизирующая радиация и химические мутагены как факторы, увеличивающие генетическое разнообразие у гладиолусов // Изв. АН СССР. Сер. Биол. 1970. Т. 6.
- Дрягина И. В., Мурин А. В., Лысков В. Н. Экспериментальный мутагенез садовых растений. Кишинев, 1981.
- Дубинин Н. П. Проблемы радиационной генетики. М., 1961.
- Дубинин Н. П. Молекулярная генетика и действие излучений на наследственность. М., 1963.
- Дубинин Н. П. О некоторых узловых вопросах современной теории мутации // Генетика. 1966. Т. 7.
- Дубинин Н. П. Общая генетика. М., 1970.
- Жученко А. А. Экологическая генетика культурных растений (адаптация, рекомбиногенез, агрогенез). Кишинев, 1980.
- Жученко А. А. Адаптивный потенциал культурных растений (эколого-генетические основы). Кишинев, 1988.
- Жученко А. А., Король А. Б. Рекомбинация в эволюции и селекции М., 1985.
- Зоз Н. Н. Методика использования химических мутагенов в селекции сельскохозяйственных культур // Мутационная селекция. М., 1968.
- Зоз Н. Н. Исследование зависимости действия химических мутагенов от дозы // Химический мутагенез и селекция. М., 1971.
- Кефели В. И. Регуляция роста высших растений и гормональные системы у микроорганизмов — общее и специфичное в связи с явлениями патологического роста // Проблемы тератологии и онкологии растений. Л., 1975.
- Коломиец К. Д. Изменение пигментных систем в растениях в связи с действием ионизирующей радиации // Физиолого-биохимические особенности действия ядерных излучений на растения. Киев, 1964.
- Кузнецов А. И. Влияние фитогормонов на экспрессивность мутантных признаков цветка у мака сибирского // Тезисы докладов 4-го съезда ВОГИС им. Н. И. Вавилова. Кишинев, 1982.
- Куперман Ф. М. Морфофизиологические приемы исследования растений // Бюллетень МОИП. 1952. Т. 7. Вып. 6.
- Кушев В. В. Механизмы генетической рекомбинации. Л., 1971.
- Луис А. М. Вегетативные мутации // Теоретические основы селекции растений. М.; Л. 1935. Т. 1.
- Лысков В. Н., Мурин А. В. Выявление генетических рекомбинаций у ароматных гладиолусов // Адаптация и рекомбиногенез у культурных растений. Кишинев, 1982.
- Лысков В. Н., Мурин А. В. Рекомбинация сцепленных генов у гладиолуса // Экологическая генетика растений и животных. Кишинев, 1984а.
- Лысков В. Н., Мурин А. В. Методы диссоциации химер у гладиолуса // Тезисы докладов второй Всесоюзной конференции по сельскохозяйственной радиологии. Обнинск, 1984б.
- Микайлов М. А., Курбанов Э. А. Мутирование балъзамина под воздействием различных мутагенов // Докл. АН АзССР. 1970. Т. 26. № 9.
- Мурин А. В. Влияние ионизирующих излучений Co^{60} на декоративные растения // Материалы первой научно-практической конференции по применению изотопов и ионизирующих излучений в сельском хозяйстве. Кишинев, 1970.

- Муриц А. В. Применение мутагенных факторов в селекции декоративных растений // Опыт изучения интродуцированных растений в юго-западной зоне СССР. Кишинев, 1971а.
- Муриц А. В. Мутации у декоративных растений в M_2 и специфичность мутагенных факторов // Пути повышения урожайности плодов, винограда и овощей. Кишинев, 1971б.
- Муриц А. В. Экспериментальный мутагенез декоративных растений // Генетика и селекция в Молдавии. Кишинев, 1971в.
- Муриц А. В. Влияние гамма-облучения Co^{60} клубнепочек гладиолуса Оскар на продуктивность и изменчивость // Тезисы докладов Всесоюзной конференции по использованию радиационной техники в сельском хозяйстве. Кишинев, 1972а.
- Муриц А. В. Комбинированное использование радиации и химических мутагенов с целью получения мутаций у декоративных растений // Биохимические исследования селекции на гетерозис. Кишинев, 1972б.
- Муриц А. В. Влияние мутагенных факторов на изменчивость гладиолуса // Цветочно-декоративные растения в Молдавии. Кишинев, 1972в.
- Муриц А. В. Влияние мутагенных факторов на гладиолус // Спонтанный и индуцированный мутагенез в селекции садовых растений. М., 1974.
- Муриц А. В. Аномалии у цветочно-декоративных растений, индуцированные мутагенными агентами // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л., 1975.
- Муриц А. В. Использование метода гамма-радиации на цветочно-декоративных растениях для получения махровых форм // Использование биофизических методов в генетико-селекционном эксперименте. Кишинев, 1977.
- Муриц А. В. Выведение ароматных форм садового гладиолуса // Тезисы докладов IV делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества. Л., 1978.
- Муриц А. В. Создание исходного материала для селекции гладиолуса // Создание идентифицированных генофондов сельскохозяйственных растений. Кишинев, 1979.
- Муриц А. В. Селекция гладиолуса // Тезисы докладов IV съезда генетиков и селекционеров Молдавии. Кишинев, 1981.
- Муриц А. В. Селекция гладиолуса на аромат // Тезисы докладов IV съезда ВОГИС им. Н. И. Вавилова. Кишинев, 1982а.
- Муриц А. В. Новые мутантные формы цветочно-декоративных растений (лилия, тюльпан, гладиолус) для зеленого строительства // Научные основы озеленения городов и сел Молдавии. Кишинев, 1982б.
- Муриц А. В. Митотические рекомбинации генов, контролирующих образование пигментов у гладиолуса // Тезисы докладов V съезда ВОГИС им. Н. И. Вавилова. М., 1987.
- Муриц А. В. Каталог перспективных форм гладиолуса (генетические источники и доноры декоративных и хозяйственно ценных признаков). Кишинев, 1988.
- Муриц А. В., Вакулenco С. М., Лысиков В. Н. Влияние ионизирующей радиации на сигнальное пятно и околоцветник гладиолуса // Радиационная генетика — селекции. М., 1986.
- Муриц А. В., Вакулenco С. М., Ратькин А. В. и др. Антоциановые пигменты в цветках гладиолуса // Тезисы докладов V Всесоюзного симпозиума по фенольным соединениям. Таллин, 1987.
- Муриц А. В., Лысиков В. Н. Использование гамма-радиации при создании исходного материала для селекции вегетативно размножаемых растений // Теоретические и прикладные аспекты радиационно-биологической технологии. Кишинев, 1981.
- Муриц А. В., Лысиков В. Н. Атлас мутантов гладиолуса. Кишинев, 1984а.
- Муриц А. В., Лысиков В. Н. Активация генов, продуцирующих эфирные масла с помощью мутагенных агентов // Тезисы докладов II Всесоюзной конференции по сельскохозяйственной радиологии. Обнинск, 1984б.
- Муриц А. В., Лысиков В. Н. Экспериментальный мутагенез в селекции гладиолуса // Радиационный мутагенез вегетативно размножаемых растений. М., 1985.
- Муриц А. В., Лысиков В. Н. Пигментные соматические мутации и рекомбинации — тест-система генетических эффектов в мутагенезе гладиолуса // Чувствительность организмов к мутагенным факторам, возникновение мутаций — новые направления в мутагенезе растений. Вильнюс, 1986.
- Муриц А. В., Лысиков В. Н. Нестабильность мутантных клонов декоративных растений (гладиолус, лилия) за счет митотических рекомбинаций // Рекомбинантогенез и его значение в эволюции и селекции. Кишинев, 1986а.
- Муриц А. В., Лысиков В. Н. Особенности оплодотворения гладиолуса // Тезисы докладов 9-го Всесоюзного совещания по эмбриологии растений. Кишинев, 1986б.
- Муриц А. В., Лысиков В. Н. Расширение спектра рекомбинационной изменчивости при гибридизации межродового гибрида гландатеры с мутантами гладиолуса // Экологическая генетика растений и животных. Кишинев, 1987а.
- Муриц А. В., Лысиков В. Н. Формообразовательный процесс у гладиолуса, индуцированный мутагенными факторами // Генетические основы интродукции и селекции растений. Саранск, 1987б.
- Муриц А. В., Лысиков В. Н. Генетические особенности нового исходного материала для селекции гладиолуса // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1987в. № 5.
- Муриц А. В., Плопа М. К., Лысиков В. Н. Мерикалиальные химеры околоцветника гладиолуса, вызванные ионизирующей радиацией // Радиационная генетика — селекции. М., 1986.
- Муриц А. В., Шарова Н. Л. Мутационная изменчивость цветочно-декоративных растений // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. 1973. № 3.
- Преображенская Е. И. Радиоустойчивость семян растений. М., 1971.
- Рапопорт И. А. Алкилированные гены молекулы // ДАН СССР. 1948. Т. 59. № 6.
- Рапопорт И. А. Особенности и механизм действия супермутагенов // Супермутагены. М., 1966.
- Рапопорт И. А. Двойная генетическая стимуляция, индуцированная супермутагенами // Мутационная селекция. М., 1971.
- Рапопорт И. А., Зоз Н. Н. Химические мутации без нарушения целостности хромосом // Цитология. 1962. Т. 4. № 3.

Раткин А. В., Аркатов В. В., Андреев В. С. Генетический контроль формирования окраски цветков у душистого горошка (*Lathyrus odoratus* L.) // Генетика. 1976. Т. 12. № 8.

Рыжков В. Д. Позеленение цветка с точки зрения механики развития // Ботанический журнал. 1941. Т. 26. № 2—3.

Рыжков В. Д. Происхождение центральной плаенты в свете тератологических данных // Ботанический журнал. 1954. Т. 39. № 5.

Седейникова Л. Л., Зубкус Л. П. Гладиолусы в Западной Сибири. Новосибирск, 1987.

Седова Е. А. Морфологические особенности жизненного цикла гладиолуса *G. hybridus hort.* в условиях различных световых режимов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1967.

Сидоров В. Н., Соколов Н. И. Экспериментальное изучение радиочувствительности разных фаз митоза // Действие ионизирующих излучений на наследственность. М., 1966.

Сидорова К. К. Генетика мутантов гороха. Новосибирск, 1981.

Слепан Э. И. Структурные мутации у растений в аспекте тератологии // Теория химического мутагенеза. М., 1971.

Тамберг Т. Г. Разнообразие F₁ и F₂ гладиолуса по количественным признакам при междурядной гибридизации // Бюллетень ВИР им. Н. И. Вавилова. Л., 1985. № 147.

Тамберг Т. Г. Модель сорта гладиолуса для Нечерноземной зоны и исходный материал для селекции // Сортоизучение и размножение декоративных культур. М., 1986.

Тамберг Т. Г., Максимов В. А., Чесноков К. А. Гладиолус. Л., 1978.

Тамразян Е. Е. Использование химических мутагенов в селекции декоративных растений // Экспериментальный мутагенез животных, растений и микроорганизмов. Т. 2. Мутагенез высших растений. М., 1965.

Тамразян Е. Е. Индуцирование мутации у цветочных декоративных растений и возможность их использования в практике // Мутационная селекция. М., 1968.

Тахтаджян А. Л. Соотношения онтогенеза и филогенеза у высших растений // Труды Ереванского государственного университета. 1943. Т. 22.

Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954.

Тимофеев Н. Махровость у сложноцветных // Цветоводство. 1967. № 11.

Тугаюк В. Х. Эмбриология махровости покрытосемянных // Труды Ботанического института им. В. И. Комарова. 1949.

Тугаюк В. Х. Анатомия и морфология растений. М., 1972.

Уильямс У. Генетические основы и селекция растений. М., 1968.

Федоров А. А. Аномалии в строении соцветий у *Alnus kamtschatica* (call) kom. и возможное их толкование // Советская ботаника. 1947. Т. 15. № 2.

Федоров А. А. Случай аномалии у *Salix carpea* L. и вероятное его толкование // Ботанический журнал. 1949. Т. 34. № 3.

Федоров А. А. Аномалии у некоторых сложноцветных и их значение для понимания путей формирования соцветий сем. Compositae // Ботанический журнал. 1950. Т. 35. № 2.

Федоров А. А. К познанию явлений ветвистости початков у кукурузы // Ботанический журнал. 1951. Т. 36. № 2.

Федоров А. А. О связи и взаимосвязи некоторых аномальных структур у растений (на примере *Companula medium* L.) // Ботанический журнал. 1954. Т. 39. № 4.

Федоров А. А. О некоторых аномалиях у тюльпанов и о значении этих аномалий для познания морфологической структуры рода *Tulipa* // Ботанический журнал. 1955. Т. 15. № 5.

Федоров А. А. Тератология и формообразование у растений. М., Л., 1958.

Хохряков А. П. Нормальная изменчивость и тератогенез в эволюции типов цветков // Проблемы тератологии и онкологии растений. Л., 1975.

Чайдахян М. Х., Ложникова В. И., Хлопенкова Л. П. и др. Реакция карликовых мутантов гороха на действие гиббереллина и природных ингибиторов // Изв. АН СССР. Сер. Биол. 1977. № 4.

Шевченко В. В. Сравнительный анализ цитогенетического эффекта рентгеновских лучей, протонов высоких энергий и быстрых нейтронов на хромосомы // Влияние ионизирующих излучений на наследственность. М., 1966.

Шевченко В. В., Гринух Л. И. Химерность у растений. М., 1981.

Шкварников П. К., Черный И. В. Экспериментальные мутации у яровых пшениц и их значение для селекции // Радиобиология. 1961. № 1.

Школьник М. Я., Смирнов Ю. С. Физиологические механизмы тератологических изменений у растений // Проблемы тератологии и онкологии растений. Л., 1975.

Щербаков В. К. Растительные химеры // Цветоводство. 1965. № 3.

Alston R. E., Sparrow A. H. Somatic mutation rates in double and triple heterozygotes of *impatiens balsamina* following chronic gamma irradiation // Rad. Bot. 1962. Vol. 1. N 3.

Asseyeva T. Bud mutations in the potato and their chimerical nature // J. Genet. 1927. Vol. 19. N 1.

Barrow J. R., Chandhari A., Dunford M. P. Twin spots on leaves of homozygous cotton plants // J. Heredity. 1973. Vol. 64.

Bateson W. Root-cuttings chimeras and „sports“ // J. Genet. 1916. Vol. 6. N 2.

Bauer E. Artumgrenzung und Artildung in der gattung *Antirrhinum* seet *Antirrhina astrum* // Leitschrift für Induc. Abst. und Vererbungslehre. 1932. Bd 63.

Bauer E., Stubbe H. Einführung in die Vererbungslehre // Aufl. Berlin, 1930.

Bergann A. The Relative Instability of Chimeral clones — the basis for Further Breeding // Induzierte Mutationen und ihre Nutzung. Berlin, 1967.

Bolz G. Genetisch Züchterische Untersuchungen zur Feststanzzücht // Z. Pflanzzüchte. 1961. Bd 45. N 1.

Bowen H. I., Cawese P. A., Dick M. I. The induction of sports in *chrysanthemum* by gamma radiation // Rad. Botany. 1962. Vol. 1. N 4.

Breider H., Reichardt A. Neue Wege in der Pflanzzüchtung mittels Röntgenstrahlen // Strahlentherapie. 1955. Bd 97. N 1.

- Broerjtes C.* Mutation breeding in vegetatively propagated crops // Mutations Plant Breeding. Vienna, 1968. Vol. 2.
- Broerjtes C., Ballego J. M.* Mutation breeding of *Dahlia variabilis* // Euphytica. 1967. Vol. 16. N 2.
- Buiatti M., Baroncelli S., Tesi R., Boscaroli P.* The effect of environment on diploic selection in irradiated *gladiolus* corms // Rad. Bot. 1970. Vol. 10. N 6.
- Buiatti M., Molino M., Tesi R.* Prove di miglioramento genetica mediante radiazioni ionisante in una pianta da fiore propagazione vegetativa (*gladiolo*) // Riv. Ortoflora fruticolt. 1967. Vol. 51. N 6.
- Buiatti M., Ragazzini R., D'Amato F.* Somatic mutation in the carnation induced by gamma radiation. The use of induced mutations in plant breeding // Rad. Bot. 1965. Vol. 5.
- Buiatti M., Ragazzini R., Tognoni F.* Effects of gamma irradiation on *Gladiolus* // Rad. Bot. 1965. Vol. 5. N 2.
- Buiatti M., Tesi R., Molino M.* A development study of induced somatic mutations in *gladiolus* // Rad. Bot. 1969. Vol. 9. N 1.
- Caldecott R. S.* Post-irradiation modification of injury in barley. Its basic and applied significance // Proceed. of the atomic energy 27. United Nations. New York, 1958.
- Chan A. P.* *Chrysanthemum* and rose mutations induced by X-rays // Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 1966. Vol. 88.
- Christianson M. L.* Mitotic crossing-over as an important mechanism of floral sectoring in *Tradescantia* // Mut. Res. 1975. Vol. 28. N 3.
- Correns C.* Ueber Levkojenbastarde zur Kenntnis der grunzen der Menschenischen Regen // Bot. Zbl. 1900. Bd 84.
- De Candolle A.* Organographie végétale ou description raisonnée des organes des plantes pour de suite et de développement à la théorie élémentaire ... etc. Paris, 1827.
- Dommergues P., Gillot L., Martin C.* Mutagenèse chez l'oeillet de semis (D. Caryophyllus). Analyse biochimique des pigments floraux // Abhandl. Dtsch. Akad. Berlin Klin. Med. 1967. N 2.
- Dulieu H. L.* Somatic variations of a yellow mutant in *Nicotiana tabacum* L. ($a_1 + a_2, a_3 + a_4$) 2: reciprocal genetic events occurring in leaf cells // Mut. Res. 1975. Vol. 28.
- East E. M.* Inbreeding in corn // Rept. Con. Agric. Sta. for. 1907.
- Emmerling-Thompson M., Nawrocky M. M.* Genetic basis for using *Tradescantia* clone 4430 as an environmental monitor of mutagens // J. Heredity. 1980. Vol. 71. N 4.
- Gaul H., Lind V.* Variation of pleiotropy in a changed genetic background, demonstrated with barley mutants // Induced mutations in Cross-Breeding. Vienna, 1976.
- Grabowska B., Saniewski M., Rudniewi R.* Analisa antocyjanidyn w niektyrch odmianach mierzokow — *gladiolus* hybr. hort. oraz wiew mutantach // Biol. Inst. Rad. i atulim. Zosl. 1971. N 3—4.
- Griesbach H.* Chemistry and Biochemistry of Plant Pigments // N. Y., Acad. Press, 1965.
- Hallier H.* Provisional scheme of the natural (phylogenetic) system of flowering plants // The New Phytologist. 1905. Vol. 6.
- Harrison B. J., Carpenter R.* Somatic crossing-over in *Antirrhinum majus* // Heredity. 1977. Vol. 38.
- Hesemann C. U., Gaul H.* Lücherische Bedeutung von Grossmutantationen II. Beispiel für die unabhängige Variation von Teilmerkmalen einer Sommergersten — Mutante im Veränderten genetischen Hintergrund // Z. Pflanzenzücht. 1967. Bd 58.
- Heslot H.* L'induction expérimentale des mutations chez les plantes cultivées // C. R. Acad. Agr. Fr. 1961. Vol. 47. N 13.
- Heslot H.* Induction des mutations par des agents mutagènes physiques et chimiques // Mutations in plant breeding. Vienna, 1966.
- Hess D. L.* Pflanzenphysiol. 1968. Bd 56.
- Hess D. L.* // Pflanzenphysiol. 1969. Bd 60.
- Hus H.* Fascination in *Oxalis ereneta* and experimental promotion of komhu camsation // Amer. Nat. 1906. Vol. 42.
- Jain H. K., Majumder P.* Some cytological and phenotypic effects of X-irradiation in annual *Chrysanthemum* // Indian J. Hortic. 1957. Vol. 14. N 3.
- Jank H.* Experimentelle Mutationen auslösung durch Röntgenstrahlung *Chrysanthemum indicum* // Züchter. 1957. Bd 27.
- Iizuka M., Ikeda A.* Effects of X-ray irradiation of *Lilium formosum* // Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 1963. Vol. 82.
- Kanna B.* Genetic studies in *Impatiens balsamina* // L. Jour. Coll. Agric. Tokyo Imp. Univ. 1934. Vol. 12. N 3.
- Kaplan R. W.* Über möglichkeiten der Mutationenauslösung in der F. Pflanzenzüchtung // Zeitschr. Pflanzenzüchtung. 1953. Bd 32. N 2.
- Klein G.* Genetics of somatic cells // Methodology in mammalian genetics. San Francisco, Holden—Day, 1963.
- Lawrence W. I., Scott. Monerijff R., Sturgess V. C.* Studies on *Streptocarpus*. I. Genetics and chemistry of flower colour in the garden strains // Genetics. 1939. Vol. 38. N 1—2.
- Love I. E., Malone B. B.* Anthocyanin pigments in mutant and non-mutant colens plants // Rad. Bot. 1967. Vol. 7. N 6.
- McClintok B.* Internuclear system controlling gene action and mutation // Brookhaven Symp. Biol. 1955. Vol. 8.
- Mehlquist G. A. L., Sagawa Y.* The effect of gamma radiation on carnations // Proc. 16-th Intern. Hort. Congr. 1962. Vol. 1.
- Mendel G.* Versuche über Pflanzenhybriden // Flora. 1901. Bd 89.
- Moguin-Tandon A.* Eléments de tératologie végétale. Paris, 1841.
- Moes A.* Mutations induced in *gladiolus* // Bull. Res. Agr. Gembloux. 1966. Vol. 1.
- Mol De W. E.* Dreizehn Jahre (1928—1940) Röntgenbestrahlung bei Tulpen und Hyacinthen zum Erzeugung von somatischen Mutation // Zeitschr. Pflanzen Züchtung. 1944. Bd 26.
- Mol De W. E.* Modification and Mutation bei Tulpen durch Behandlung mit Neutronen // Vierteljahrscher—Naturforsch. Ges. Zürich, 1956. Bd 101.
- Moore C. N., Haskins C. P.* X-ray induced modifications of flower colour in the *Petunia* // J. Hered. 1935. Vol. 26. N 9.
- Murin A. V.* Creation of new *Gladiolus* selection material // North American *Gladiolus* Council, Bulletin. 1988. N 175.
- Murin A. V., Lysikov V. N.* Evolution of *Gladiolus* Mutations with Novel Characters for the cultivar, such as Fragrance Doubling Re-

- montantness Ruffling and Short Caulicleness // Experimental Mutagenesis in plants. Plowdiv, 1987.
- Nakajama K.* Introduction of sports in roses by Gamma ray irradiation // Gamma Foeld Symp. 1965. Vol. 4.
- Nezu M., Katagishi T., Kida K.* Studies on the production of bud sports in tulips by ionizing radiations // Japan J. Breed. 1965. Vol. 15. N 2.
- Niehira I.* Mutations of tulips induced by Gamma-irradiation // Proc. XII. Intern. Congr. Genet. Japan. 1968.
- Penzing O.* // Pflanzen-Teratologie. Berlin, 1921—1922. Bd I—III.
- Punnett R. C.* Linkage groups and chromosome number in Lathyrus // Proc. Roy. Soc. 1927. Vol. 102.
- Rana R. S.* A radiation induced epimera in annual chrysanthemum // Naturwissenschaften. 1964. Vol. 51. N 24.
- Rana R. S.* A radiation induced useful mutant of annual chrysanthemum // Current Science. 1965. Vol. 34. N 2.
- Reimann-Philipp R.* Entwicklungsarbeiten zur Züchtung von F-Hybriden bei Polumen // Z. Pflanzenzücht. 1964. Bd 51. N 4.
- Ross J. B., Holm G.* Somatic segregation in tomato // Hereditas. 1959. Vol. 46.
- Rousseau J.* Formations tératologiques induites par l'acide de L-4-dichlorophenoxy-acétique sur quelques plantes des pelouses // Bull. Pharm. Bordeaux, 1964. Vol. 103. N 1.
- Sagawa I., Mehlgust A. L.* Some X-ray induced mutants in the carnation *Dianthus caryophyllus* // J. Heredity. 1959. Vol. 50. N 2.
- Satina S., Blakeslee A. F., Avery A. G.* Demonstration of the three germ layers in the chootapex of *Datura* by means of induced polyploidy in periclinalchimeras // Amer. J. Bot. 1940. Vol. 27. N 9.
- Sign H. K., Jain A. K., Bose K. et al.* Mutation studies in annual chrysanthemum. I. Radiation induced variation in flower form // Indian. J. Genetics and Plant Breeding. 1961. Vol. 21. N 1.
- Schaffer H. G.* Gamma and X-ray irradiation for non-flower varieties // Gardeners Chron. 1965. Vol. 157. N 7.
- Schoute I. C.* Fasciation and dichotomic // Rec. Trav. Bot. Neerl. 1936. Vol. 33.
- Shapiro S.* Radiation mutations in plant improvement // Horticulture. 1961. Vol. 39. N 1.
- Sharma A. K., Sharma A.* A theory regarding the stability of chromosome complement in a species // Naturwissenschaften. 1957. Vol. 44. N 1.
- Stubbe H.* Untersuchungen über experimentelle Auslösung von Mutationen bei *Anthirinum majus* // Z. i. ind Abstam U. Vererbungse, 1932. Bd 60.
- Sparrow A. H., Christensen E.* Tolerance of certain higher plants to chronic exposure to Gamma radiation from cobalt-60 // Science. 1953. Vol. 113. N 3075.
- Spenser I.* The effect of X. radiation on the flowering of certain cultivated bulbs and cornus // Amer. J. Bot. 1955. Vol. 42. N 10.
- Stenckardt R.* Mutations Versuche mit Sommerstern (*Gallistephus chinensis* 7) // Arch. Gartenbau. 1961. Bd 9. N 2.
- Streiberg H.* Production of economically valuable variations in roses and asalaes by means of X-irradiation // Induzierte mutationen und Nutzung. Berlin, 1967. Bd. 2.
- Tengbergen I., Mol de W. E.* Röntgenbestrahlung von Tulpen, Hyazinthen // USW Strahlentherapie. 1936. Bd 56.
- Thoday I., Reed I.* Effect of oxygen on the frequency of chromosome aberrations produced by X-rays // Nature. 1947. Vol. 160.
- Troll W.* Vergleichende Morphologie der nöheren // Pflanzen. 1937. Bd 12.
- Tschermak E.* Über der gegenwärtigen stand der Gemüsenzüchtung // Zeitschr. A. Zücht. 1929. Bd 4.
- Vig B. K.* Somatic crossing-over in *Glycine max* (L.) Merrill. differential regg response to ^3H -emitted β -particles and ^{60}Co —emitted γ -rays // Rad. Bot. 1974. Vol. 14. N 2.
- Waddington C. H.* Pollen germination in stocks and the possibility of applying a lethal factor hypothesis to the interpretation of their breeding // J. Genet. 1929. Vol. 21.
- Weaver G.* The effect of cesium 137 Gamma radiation on plant growth and flower colour of green house chrysanthemum varieties // Canad. J. Genet. Cytol. 1963. Vol. 5. N 1.
- Wright J.* Gladanther — forerunner of fragrant gladiolus // New England Gladiolus Society. The Gladiolus. 1967. Vol. 42.
- Zwintzsch M.* Die Auslösung von Mutationen als Methode der Obstzüchtung // Züchter. 1955. Vol. 25. N 10.

| | |
|---|-----|
| Предисловие | 3 |
| Ботанические и биологические особенности гладиолуса | 6 |
| Морфологические особенности | 8 |
| Циклы развития гладиолуса | 17 |
| Классификация гладиолуса | 20 |
| Генетические особенности гладиолуса | 25 |
| История индуцированной генетической изменчивости цветочных растений | 42 |
| Методика | 51 |
| Исходный материал | 63 |
| Понятие исходного материала | 63 |
| Дикорастущие виды гладиолуса | 63 |
| Межвидовые и отдаленные гибриды | 67 |
| Другие виды и роды | 67 |
| Гибридизация (типы скрещивания) | 75 |
| Индуцирование генетической изменчивости гладиолуса | 83 |
| Чувствительность гладиолуса к мутагенным факторам | 83 |
| Стимуляция | 86 |
| Мутации | 90 |
| Рекомбинации | 104 |
| Химерность | 115 |
| Основные направления создания исходного материала | 121 |
| Аромат | 124 |
| Генетическая изменчивость пигментов | 133 |
| Махровость | 155 |
| Ремонтантность | 158 |
| Муаровость | 163 |
| Устойчивость к болезням | 165 |
| Реверсивные мутации стебля и клубнелуковицы | 163 |
| Новые формы цветка и соцветия | 169 |
| Схема селекционного процесса | 171 |
| Индуцированная генетическая изменчивость в плане эволюции и формообразования (вместо заключения) | 177 |
| Список основной литературы | 187 |

МОНОГРАФИЯ

Мурин Анатолий Васильевич
Лысков Валерий Николаевич

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ
СОЗДАНИЯ
ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА
ГЛАДИОЛУСА

Редактор *Т. Зайцева*
Младший редактор *Л. Потова*
Художник *В. Погольша*
Художественный редактор *Г. Петров*
Технический редактор *В. Мериакре*
Корректоры *М. Попова, Л. Петрика*

ИБ № 3961

Сдано в набор 20.04.89.

Подписано к печати 09.10.89.

Формат 84×108¹/₃₂. Бумага типогр. № 1.

Литературная гарнитура.

Печать высокая.

Усл. печ. л. 10,5+1,68 вкл. Усл. кр.-отт. 17,7.

Уч.-изд. л. 10,92+1,19 вкл.

Тираж 3505. Заказ 139. Цена 2 р. 50 к.

Издательство «Штиинца».

277028, Кишинев, ул. Академика Я. С. Гросула, 3

Типография издательства «Штиинца».

277004, Кишинев, ул. Берзарина, 8