

На правах рукописи

Ханбабаева Ольга Евгеньевна

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ И ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ
СЕЛЕКЦИИ ДЕКОРАТИВНЫХ ТРАВЯНИСТЫХ ОДНОЛЕТНИХ РАСТЕНИЙ
ПОРЯДКА ЯСНОТКОЦВЕТНЫЕ (*LAMIALES* BROMHEAD)**

Специальность: 06.01.05 - Селекция и семеноводство
сельскохозяйственных растений

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени
доктора сельскохозяйственных наук

Москва, 2022

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева» (ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева), институте садоводства и ландшафтной архитектуры, кафедре ландшафтной архитектуры

Научные консультанты **Исачкин Александр Викторович**, доктор сельскохозяйственных наук, профессор
Леунов Владимир Иванович, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева, профессор кафедры овощеводства.

Официальные оппоненты: **Васильева Ольга Юрьевна**, доктор биологических наук, доцент, заведующая лабораторией интродукции декоративных растений ФГБУН Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Левко Геннадий Дмитриевич, доктор сельскохозяйственных наук, научный консультант сектора селекции и семеноводства цветочных культур лаборатории селекции и семеноводства зеленных, пряно-вкусовых и цветочных культур ФГБНУ «Федеральный научный центр овощеводства»
Годин Владимир Николаевич, доктор биологических наук, доцент, профессор кафедры ботаники ФГБОУ ВО «Московский педагогический государственный университет»

Ведущая организация Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН».

Защита состоится «31» мая 2022 года в 13-00 на заседании диссертационного совета Д 220.043.01 на базе ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева», по адресу: 127434, г. Москва, ул. Прянишникова, д. 19, тел/факс: 8 (499) 976-21-84.

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке имени Н.И. Железнова ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева» и на сайте Университета www.timacad.ru.

Автореферат разослан «24» марта 2022 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат сельскохозяйственных наук, доцент

А.В. Константинович

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. Декоративные растения, важный компонент сельского хозяйства, а именно садоводства, имеют большое значение для украшения и улучшения среды обитания человека, воспитания чувства прекрасного и способствуют структурным преобразованиям в сельскохозяйственной отрасли. Увеличение ассортимента, селекция новых форм и усовершенствование методов выращивания декоративных растений возможна благодаря прикладным исследованиям в области биологии, генетики, цитогенетики и физиологии.

Работа посвящена совершенствованию методов селекционной работы и оптимизации селекционно-технологических и технологических процессов выращивания декоративных однолетних растений порядка Ясноткоцветные (*Lamiales* Bromhead). Большинство однолетних цветочных культур данного порядка широко применяются в озеленении городов, декоративном садоводстве, флористике и фитодизайне.

Семеноводство ведущих цветочных культур порядка *Lamiales* ведется в основном за рубежом, частично в России. Семеноводством некоторых изучаемых культур занимаются такие компании как «Гавриш», «Поиск», «НК Русский огород», Воронежская овощная опытная станция, частные хозяйства юга России.

Данная работа выполнена на 20 видах порядка *Lamiales*. Изучены механизмы несовместимости при опылении, создании самонесовместимых инбредных родительских линий и F₁ гибридов и проведена комплексная оценка полученного селекционного материала. Оценка хозяйственно ценных признаков у цветочных культур имеет свои особенности, так как большая часть признаков, относится к качественным, а именно: окраска и форма цветка, листа, аромат, махровость.

В работе получены новые знания по биологии цветения, механизмам опыления, типу и степени самонесовместимости, завязываемости семян у родительских линий, хранению пыльцы, преодолению нескрещиваемости из-за различий в сроках цветения, с учетом гибридизации. В результате был создан уникальный селекционный материал, включающий 55 родительских линий у 13 видов, 12 родов декоративных представителей порядка *Lamiales*. Более того, проведены исследования по технологии выращивания инбредных родительских линий: подбор оптимальных по составу субстратов для выращивания, прищипка и другие приёмы выращивания.

Степень разработанности темы. Биологические и морфологические особенности строения однолетних цветочных культур, разнообразие жизненных форм порядка *Lamiales* подробно изучены в работах: Жуковского П.М. (1964); Хржановского В.Г. (1976); Вакуленко В.В., Зайцевой Е.Н., Клевенской Т.М. (1996); Аксёновой Е.С. (1997); Колесниковой Е.Г. (1998); Левко Г.Д. (2001, 2003, 2005); Ващенко М.А. (2004); Киселёвой К.В. (2010); Берёзкиной И.В., Ханбабаевой О.Е. (2018); Година В.Н. (2018, 2020); Васильевой О.Ю. (2021). Особенности строения цветка и механизм опыления у

декоративных цветочных культур описаны в трудах: Дрягиной И.В., Кудрявец Д.Б. (1980, 1986); Ковалёвой Л.В. (1993, 2000); Колесниковой Е.Г. (1998); Захаровой Е.Г. (1999, 2002).

Из всех представителей порядка *Lamiales* достаточно подробно изучен лишь один вид – антирринум большой (львиный зев) (*Antirrhinum majus* L.). Поскольку данный вид много лет является модельным генетическим объектом, поэтому для него разработаны генетические карты и изучено наследование биологических признаков (Болховских, 1969; Захаров, 1979; Ефремова, 1999; Ханбабаева, 2008; Stubbe, 1966; Harte, 1974; Harrison, Carpenter, Tsianis, 1999; Schroeder, 1999; Martin, 2003; Sanieewska, 2004), наследование окраски цветка (Ратькин, 1979; Евдокимова, 1999; Левко, Мамонов, Орлова, 2003; Пшеницын, 2003), а также предложены селекционно-технологические приёмы выращивания для целей озеленения и на срез (Колесникова, 1998; Острякова, 1979; Левко, 2001). Современному сортименту однолетних цветочных культур, агротехнике, селекции и семеноводству антирринума большого посвящены исследования Китаевой Л.Н. (1983); Приходько С.Н. (1985); Iwata R.Y. (1979); Glover B.J., Martin C. (1998); Kretschmer M. (1989); Otto S. (2000); Nakayama T. (2002); Albach D. (2009).

В связи с тем, что большинство гетерозисных гибридов у ведущих сельскохозяйственных культур получено при помощи основных методов селекции – отбора, гибридизации, полиплоидии и мутагенеза, то изучение данного вопроса актуально и для декоративных цветочных культур (Муцениеце, Рашаль, Дишлер, 1978; Щербаков, 1982; Китаева, 1983; Петренко, 1983; Крючков, Монахос, 1983).

Гибридное семеноводство антирринума, в основном проводится за рубежом, а в России сорта получают методом отбора (Дрягина, Кудрявец, 1986; Орлова, Мамонов, Левко, 2001). Большинство старых сортов антирринума оказались не устойчивыми к фузариозному увяданию, в связи с этим выращивание данной культуры в промышленных масштабах было сильно сокращено (Шаврова, Милина, 1990; Удалова, 2006; Трейвас, 2007; Соколова, 2011).

Гибридизация, создание родительских линий, оценка их комбинационной способности при получении F_1 гибридов описаны в трудах: Жужжаловой Т.П., (1983); Крючкова А.В. (1983, 1986, 2005); Жмылевой П.Ю., Карпухиной Е.А. (1993); Евдокимовой Л.И., Ратькина А.В. (1999); Гудковой Т.И. (2000); Сытова Б.А. (2000); Алёхина А.А. (2006); Бухаровой А.Р. (2008); Коцаревой Н.В. (2012); Монахоса С.Г. (2014); Година В.Н. (2017); Бохана А.И. (2019); Бухарова А.Ф. (2020); Hageman R. (1967); Zhang Xiaofang, Yue Hua (1990); Negre F. (2003); Kish C.M. (2003).

Изучению несовместимости у цветковых растений посвящены работы (Мамонов, 1976; Жужжалова, 1983; Крючков, Гутизрес, 1986; Суриков, Вишнякова, 1988; Ковалёва, Комарова, 1993; Горенштейн, 1993; Ефремова, 1999; Захарова, Ковалёва, Ракитин, 1999; Безбородова, Захарова, 2002; Фисенко, 2003; Мамонов, Ханбабаева, 2006, 2007, 2008, 2011; Buivitis, 1992; Patil, 1994; Secerow-Fiser, 1998).

Совершенствование существующих методов селекции, разработка схем селекционного процесса на основе самонесовместимости, получение устойчивых и высокодекоративных новых сортов и гибридов является малоработанной тематикой для цветочных культур порядка *Lamiales*.

Цель исследования. Совершенствование методов селекции, селекционно-технологического и технологического процессов при создании новых сортов и гибридов у некоторых представителей порядка *Lamiales*, обладающих продолжительным и обильным цветением, устойчивостью к вредителям и болезням, имеющим высокий декоративный эффект для применения в цветоводстве, озеленении городов и частных садов в условиях средней полосы России.

Задачи исследования:

1. Оценить современное состояние биологических и селекционных исследований у декоративных представителей порядка *Lamiales*.

2. Изучить биологические, хозяйственно ценные, декоративные признаки, и их взаимосвязь у наиболее перспективных родов и видов порядка *Lamiales*.

3. Исследовать фертильность, способы и сроки хранения пыльцы, рост пыльцевых трубок на питательной среде и в тканях пестика, для разработки способов повышения фертильности, продления сроков опыления в связи с установлением типа самонесовместимости и отдаленной гибридизацией.

4. Разработать на основе гаметофитной самонесовместимости схемы селекционного процесса создания сортов и гибридов у изученных видов порядка *Lamiales*.

5. Оценить использование следующих методов: отбора, инбридинга, гибридизации, полиплоидии, отдалённой гибридизации для последующего селекционного процесса при создании сортов и гибридов у изучаемых представителей порядка *Lamiales*.

6. Оптимизировать селекционно-технологический процесс поддержания и размножения инбредных самонесовместимых линий в защищённом грунте.

7. Дать комплексную оценку декоративных качеств исходного материала, сортов, инбредных линий, гибридов и выявить наиболее перспективные, обладающие комплексом декоративных признаков, пригодные для выращивания в средней полосе России в промышленных масштабах.

Научная новизна. На основании многолетних исследований с 2001 по 2020 годы в условиях средней полосы впервые изучены количественные, хозяйственные и декоративные признаки у 20 видов из 4 семейств, представляющих порядок *Lamiales*, а также их взаимосвязь между собой для оптимизации селекционного процесса при подборе родительских пар.

Впервые на уровне порядка разработаны селекционные приемы получения новых сортов и гибридов у декоративных цветочных культур. Разработана схема селекционного процесса создания гибридов на основе гаметофитной самонесовместимости. Установлен и подтвержден, описанный ранее только для семейства Норичниковые (*Scrophulariaceae* Juss.) тип самонесовместимости. Подробно изучен механизм гаметофитной самонесовместимости у декоративных представителей порядка *Lamiales*.

Предложены пути решения поддержания и размножения инбредных самонесовместимых линий, с целью последующей гибридизации. Проведена комплексная оценка хозяйственных и декоративных признаков с учётом методики Госсортоиспытания, выделены наиболее перспективные высокодекоративные виды и сорта, как исходный материал для создания родительских линий.

Разработаны селекционно-технологические приемы при проведении инбридинга и гибридизации, запатентованы способ опыления растений на основе гаметофитной самонесовместимости и способ размножения родительских линий.

Теоретическая и практическая значимость. Отражена в научно-теоретических разработках: 2 монографиях, 5 учебно-методических пособиях, в том числе с грифом по направлению 110500 «Садоводство», 6 электронных базах данных.

Теоретическая значимость работы заключается в разработке схем селекционной работы с однолетними цветочными культурами и расширении системы декоративной оценки у цветочных культур с последующим созданием сортов и гибридов на основе самонесовместимости. Изученный механизм цветения и опыления у исследуемых культур позволяет впоследствии проводить селекционную работу с видами, цветущими в разные сроки.

Автором, за годы исследования создано, запатентовано, подготовлено и получено: 2 гибрида и 3 сорта антирринума большого, 2 сорта флокса метельчатого, получено 55 перспективных родительских линий; 6 кандидатов в сорта, 7 гибридов, в том числе 5 межвидовых и 1 межродовой гибрид, для передачи на государственное сортоиспытание и регистрацию; 2 патента на изобретения «Способ опыления линий петунии с гаметофитным типом самонесовместимости» (патент № 2608507С), «Способ клонального микроразмножения флокса метельчатого» (патент № 2743966С); 6 свидетельств о регистрации электронных баз данных RUS: № 2013620363, № 2013620364, № 2015621615, № 2015621614, № 2015621618, № 2020622329.

Для каждого изучаемого вида разработан алгоритм и схема селекционного процесса, оптимизированы селекционно-технологические приёмы возделывания в зависимости от назначения культуры и условий выращивания.

Проведена оценка хозяйственно ценных и декоративных качеств по 16 признакам, установлена степень корреляции между наиболее значимыми признаками у изученных видов, обосновано деление на садовые группы по высоте и назначению. Выделены наиболее перспективные виды, сорта, гибриды цветочных культур порядка *Lamiales* для целей селекции и озеленения. Хозяйственно ценные признаки (размер цветка, плотность соцветия, интенсивность окраски, высота цветоноса, продолжительность цветения, семенная продуктивность, продолжительность жизни в срезке, устойчивость и декоративность в посадках), могут успешно сочетаться в генотипе инбредных самонесовместимых родительских линий при создании гибридов первого поколения.

На основе полученных данных по биологии цветения и механизму опыления оптимизирована схема селекционного процесса, предложенная А.В. Крючковым, и разработаны схемы селекционного процесса получения гибридов F_1 на основе несовместимости.

Большинство изученных видов – это высокодекоративные цветочные культуры, имеющие несколько направлений использования: озеленение садов и городов, срезка, горшечная продукция, рассада, семеноводство. Предложены новые технологические приемы и способы повышения качества и декоративности реализуемой продукции.

Созданные сорта и гибриды, запатентованные сорта, гибриды, способы опыления и размножения, разработанный селекционно-технологический процесс на основе самонесовместимости и оптимизированная технология выращивания – всё это способствует росту сортимента и ассортимента «летников» Российского производства, в условиях импортозамещения.

Методология и методы исследований. Методология исследований включает определение объектов, предмета, формулировку цели и задач, основных положений и программы опытов и экспериментов, анализ и апробацию результатов. В работе использован системный подход и следующие методы: описательные, аналитические, цитогенетические, лабораторные, полевые, классической селекции, статистические.

Основные положения, выносимые на защиту:

- разработка способов повышения жизнеспособности, фертильности пыльцы, продления сроков опыления в связи с отдаленной гибридизацией;
- установление и изучение механизма гаметофитного типа самонесовместимости у 20 изученных видов, принадлежащих к 4 семействам порядка Ясноткоцветные (*Lamiales* Bromhead);
- усовершенствование схемы селекционного процесса на основе гаметофитной самонесовместимости с использованием полиплоидии, отбора новых форм, отдаленной гибридизации;
- этапы и особенности селекционно-технологического процесса создания и поддержания инбредных самонесовместимых линий;
- результаты комплексной оценки хозяйственных и декоративных признаков у наиболее перспективных сортов и гибридов, пригодных для выращивания в средней полосе России в промышленных масштабах.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность результатов заключается в использовании актуальных подходов к проведению научных исследований с соблюдением общепринятых методик научных опытов с применением современных методов анализа и расчетов. Работа направлена на решение поставленной цели исследований и выполнена по единой схеме. Собранные данные обработаны статистически с помощью пакетов прикладных программ. Опыты заложены в соответствии с методикой опытного дела (Б.А. Доспехов, 1968).

Основные положения диссертационной работы доложены на всероссийских и международных научно-практических конференциях различного уровня в период с 2009 по 2020 годы: Всероссийской научной

конференции «Устойчивость организмов к неблагоприятным факторам внешней среды» (Иркутск, 2009); Международной научно-практической конференции, посвященной 145-летию РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (Москва, 2010); Научной конференции молодых ученых и специалистов, посвященной 125-летию со дня рождения академика Н.И. Вавилова, (Москва, 2012); Всероссийской научной конференции «Научное наследие Н.И. Вавилова и современность», (Москва, 2013); Международной научно-практической конференции, посвященной 150-летию академика В.Р. Вильямса, (Москва, 2013); Научной конференции молодых учёных и специалистов, посвященной 170-летию со дня рождения К.А. Тимирязева, (Москва, 2013); Международной научно-практической конференции, посвященной 130-летию Н.И. Вавилова, (Москва, 2017); Международной научно-практической конференции, посвященной 175-летию К.А. Тимирязева, (Москва, 2018); Национальной (Всероссийской) научно-практической конференции «Современные проблемы озеленения городской среды», Новосибирского государственного аграрного университета, (Новосибирск, 2020); III Всероссийской научно-практической конференции «Фундаментальные исследования по приоритетным направлениям биоэкологии и биотехнологии», (Ульяновск, 2020); International Scientific-Practical Conference «BIO Web of Conferences» «Agriculture and Food Security: Technology Innovation Markets Human Resources» (FIES 2019), 2020.

Личный вклад автора. В основу диссертационной работы положены результаты многолетних экспериментальных исследований (2009 – 2020 гг.), проведенные лично автором на базе ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, в условиях открытого и защищенного грунта на территории следующих структурных подразделений: лаборатории цветоводства ботанического сада им. С.И. Ростовцева, Овощной опытной станции им. В.И. Эдельштейна, Плодовой опытной станции.

Публикации. Автор имеет 122 печатных работы, из них по теме диссертации опубликовано 42 работы, в том числе 10 в научных журналах рекомендованных ВАК РФ, 3 в изданиях, входящих в международные базы данных и системы цитирования, 2 монографии и 5 учебных и учебно-методических пособий.

Автором получено 2 патента на изобретения, 1 патент и 7 авторских свидетельств на селекционные достижения, 6 свидетельств о государственной регистрации электронных баз данных.

Структура и объём работы. Диссертация изложена на 321 страницах, состоит из введения, основной части, содержащей 118 рисунков, 73 таблицы, заключения, списка литературы (включает 322 наименования, в том числе 114 на иностранном языке) и приложений объёмом 33 страницы.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность Монахосу Г.Ф., Монахосу С.Г., Сорокопудову В.Н., Сорокопудовой О.А., Соловьёву А.А., Хрусталёвой Л.И., Пыльневу В.В., Кобозевой Т.П., Посыпановой В.Н., Ворониной А.В., Калашникову Д.В., Хлюстовой Т.В., Разумовой О.В. за консультации, ценные замечания и обсуждение результатов работы, а также помощь в выполнении отдельных этапов научных исследований.

1. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДЕКОРАТИВНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОРЯДКА ЯСНОТКОЦВЕТНЫЕ (*LAMIALES* BROMHEAD) В СЕЛЕКЦИИ И ОЗЕЛЕНЕНИИ (ОБЗОР)

В данной главе представлены результаты анализа мировой научной литературы по следующим вопросам: изученность биологических признаков (морфологические и фенологические), а также значение их связи между собой для дальнейшей селекции; биологии цветения, механизмам опыления; особенностям завязываемости семян; продолжительности различных фаз развития растений.

Изучение жизнеспособности и фертильности пыльцы, особенностей её прорастания на рыльце пестика при различных видах опыления, рост пыльцевых трубок в тканях пестика и на питательной среде – важнейшие селекционные и биологические вопросы, касающиеся прогнозированию успеха опыления и полноценного завязывания семян.

Применяя и комбинируя различные методы селекции, возможно получение большого количества гибридных семян в условиях открытого грунта без применения кастрации и ручного опыления. Инбредные материнские линии размножают в условиях защищенного грунта, применяя к ним специальные агротехнические приёмы, в связи с наличием у них ярко выраженной инбредной депрессии. Такие способы и методы селекции могут стать эффективными для других видов, принадлежащих к семействам с однолокусной гаметофитной системой несовместимости.

На сегодняшнем этапе развития цветоводства и декоративного садоводства до сих пор существует проблема отсутствия чётких методических указаний по селекции и семеноводству большинства декоративных культур, а существующие методики оценки селекционных достижений требуют усовершенствования в связи с меняющимся запросом промышленного цветоводства и новыми трендами.

Методика сравнительной сортооценки у декоративных цветочных культур наиболее полно отражает все значимые качественные и количественные признаки у изучаемых сортов и гибридов и позволяет с успехом расширять ассортимент и сортимент культур, учитывая при этом особенности массового промышленного производства, обеспечивая непрерывность цветения в условиях открытого грунта, а также требования, предъявляемые к ассортименту для озеленения населенных мест, общественных территорий и парков.

Комплексная оценка декоративных растений должна учитывать как индивидуальные особенности каждой культуры, так и присущие виду, садовой группе или форме. В комплексе должны рассматриваться декоративные, биологические и хозяйственные признаки с учётом значимости отдельных признаков для определенных целей и задач цветоводства.

В процессе развития цветоводства как отрасли, стало очевидно, что только при наличии налаженной системы сортооценки можно рассчитывать на появление и внедрение в производство новых сортов и гибридов F_1 у декоративных цветочных культур. Выращивание отечественных гибридов F_1 в промышленных масштабах станет рентабельным и конкурентоспособным, в

связи с тем, что селекционеры учитывают при их создании все необходимые хозяйственно ценные и декоративные признаки и условия выращивания.

2. МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ И УСЛОВИЯ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объект исследований – биологические особенности и селекционно-семеноводческий процесс декоративных представителей порядка Ясноткоцветные (*Lamiales* Bromhead). Предмет исследований – декоративные представители порядка *Lamiales* – 4 семейства, 18 родов, 20 видов. Ранее все изученные виды относили к одному семейству *Scrophulariaceae* Juss., затем систематики провели уточнение, в связи с чем виды отнесены к 4 семействам, два из которых совсем новые - *Phrymaceae* Schauer. и *Linderniaceae* Borsch, Kai Müll & Eb. Fisch. (таблица 1).

Таблица 1 – Систематическое положение изученных видов порядка *Lamiales*

Вид	Род	Семейство
<i>Asarina scandens</i> (D. Don) A. Gray	<i>Asarina</i> Mill.	<i>Plantaginaceae</i> Juss.
<i>Angelonia angustifolia</i> Benth.	<i>Angelonia</i> Bonpl.	
<i>Bacopa (Sutera) diffusa</i> (Willd. ex Cham. & Schltl.) Loefgr. & Edwall	<i>Bacopa (Sutera)</i> Aubl.	
<i>Veronica spicata</i> L.	<i>Veronica</i> L.	
<i>Cymbalaria muralis</i> G. Gaertn., B. Mey. & Scherb.	<i>Cymbalaria</i> Hill	
<i>Linaria marrocana</i> Mill.	<i>Linaria</i> Mill.	
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.		
<i>Digitalis purpurea</i> L.	<i>Digitalis</i> L.	
<i>Penstemon barbatus</i> (Cav.) Roth	<i>Penstemon</i> Schmidel	
<i>Penstemon x hybridus</i> Groenl.et Ruempl.		
<i>Penstemon hartwegii</i> Benth.		
<i>Diascia barberae</i> Hook.	<i>Diascia</i> Link et Otto	<i>Scrophulariaceae</i> Juss.
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	<i>Scrophularia</i> L.	
<i>Verbascum thapsus</i> L.	<i>Verbascum</i> L.	
<i>Verbascum phoenicum</i> L.		
<i>Antirrhinum majus</i> L.	<i>Antirrhinum</i> L.	
<i>Nemesia strumosa</i> Benth.	<i>Nemesia</i> Vent.	
<i>Zaluzianskya capensis</i> Walp.	<i>Zaluzianskya</i> F.W. Schmidt	
<i>Mimulus x hybridus</i> hort.	<i>Mimulus</i> L.	<i>Phrymaceae</i> Schauer.
<i>Torenia fournieri</i> Linden ex E. Fourn.	<i>Torenia</i> L.	<i>Linderniaceae</i> Borsch, Kai Müll & Eb. Fisch.

В селекции цветочных культур большое внимание уделяют созданию исходного материала (коллекций), поэтому на первом этапе был собран и проанализирован исходный материал. Проведена комплексная оценка собранного селекционного материала и испытания в условиях открытого и защищенного грунта на устойчивость к болезням и вредителям. Изучена биология цветения, установлен тип самонесовместимости при опылении, способность к размножению и семенная продуктивность инбредных линий, проведена оценка декоративных и хозяйственно ценных качеств селекционного

материала. После анализа всех полученных данных, по результатам комплексной оценки проведена гибридизация, затем оценка гибридного потомства.

В диссертационной работе применены следующие методы: исследование внутриклеточных органоидов (анализ хромосом в корневой меристеме, прямой и косвенный методы определения плоидности у видов); эмбриологические исследования и люминесцентная микроскопия (жизнеспособность пыльцы, особенности роста пыльцевых трубок в пестике и на искусственной среде, хранение пыльцы, определение стадии бутона для визуализации микроспор; подсчёт хлоропластов в замыкающих клетках устьиц); морфологические (фиксация и анализ цветков, бутонов различной стадии развития, отдельных органов цветка, пыльцы); биометрические (большинство количественных признаков); лабораторные и полевые (посевная и лабораторная всхожесть семян, энергия прорастания, учёт выпадов); селекционные (оценка комбинационной способности по Гриффингу (1956), графический и дисперсионный анализ диаллельных таблиц по Хейману (1954), прямой метод анализа плоидности; косвенный метод подсчёта хлоропластов в устьичных клетках); статистические (равномерность и нормальность распределения данных, однофакторный и двухфакторный дисперсионный анализ по Б.А. Доспехову (1986), корреляционный анализ, анализ достоверности различий.

3. ИЗУЧЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ И ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ И ИХ ВЗАИМОСВЯЗИ У ИССЛЕДУЕМЫХ ВИДОВ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ

На этапе создания коллекций исходного материала определены наиболее ценные для дальнейшей селекции хозяйственные признаки, характерные для декоративных цветочных культур. Выделено 16 важных признаков, по которым проведено 220 наблюдений у 11 видов растений порядка *Lamiales*.

В исследовании подробно изучены признаки, влияющие на декоративную, хозяйственную ценность родительских линий, сортов и гибридов. Для этого в каждом роде порядка *Lamiales* выбрано по одному виду, обладающему наиболее выраженными ценными признаками, в сочетании с высокой декоративностью. Полученные данные позволяют оптимально подбирать пары для дальнейшей селекции.

Наряду с оценкой декоративной ценности сорта или гибрида проведено комплексное исследование, посвященное изучению важных биологических признаков растения (высота, количество побегов, цветоносов, размер цветка, продолжительность цветения), так и хозяйственно ценных признаков (устойчивость к полеганию, выгоранию окраски, болезнями и вредителями, неблагоприятным факторам среды). При проведении данной оценки важно учитывать взаимосвязь признаков, её силу и направленность.

Для удобства проведения анализа и сравнения наиболее существенных признаков, важных для селекционной работы и для целей озеленения, изучаемые виды были объединены в укрупнённые группы по признаку «Высота растений»: «Группа низкие» – *Torenia*, *Angelonia*, *Nemesia*, *Mimulus*; «Группа средние» – *Antirrhinum*, *Verbascum*, *Diascia*; «Группа высокие» – *Digitalis*,

Asarina, Vasora. Группировка по признаку «Высота растения» была выбрана, как объединяющая, для удобства проведения дальнейшего анализа, использования в селекционной работе видов из одной высотной группы, оценке на декоративные качества и для рекомендации изучаемых видов в определенные типы цветочного оформления в соответствии с высотой растений.

Изучение взаимосвязи между исследуемыми признаками – одна из наиболее важных задач в селекции на хозяйственную ценность и декоративность. В таблице 2 представлены результаты корреляционного анализа по 16 важнейшим признакам, исследована теснота связи, её направленность (положительная, отрицательная), выделены признаки, которые сильно взаимосвязаны между собой.

Таблица 2 – Изучение взаимосвязи между исследуемыми признаками, парная корреляция признаков, коэффициент корреляции Спирмена (r)

Пары признаков (номер признака), название	Коэффициент корреляции (r)
4. Декоративность по методике ГСИ, балл 5. Фертильность пыльцы, %	0,8
7. Высота растения, см 6. Срок хранения пыльцы, сутки	0,64
6. Срок хранения пыльцы, сутки 8. Диаметр растения, см	0,76
7. Высота растения, см 8. Диаметр растения, см	0,84
9. Число побегов, штук 10. Диаметр цветка, см	0,68
11. Длина цветочной трубки, см 6. Срок хранения пыльцы, сутки	0,79
11. Длина цветочной трубки, см 7. Высота растения, см	0,66
6. Срок хранения пыльцы, сутки 14. Длина листа, см	0,65
15. Ширина листа (в самой широкой части), см 5. Фертильность пыльцы, %	0,57
7. Высота растения, см и 14. Длина листа, см	0,63
8. Диаметр растения, см и 14. Длина листа, см	0,69
14. Длина листа, см и 11. Длина цветочной трубки, см	0,65
15. Ширина листа (в самой широкой части), см 5. Фертильность пыльцы, %	0,57
16. Масса семян с одного растения, г и 13. Фаза посев – начало завязывания семян, сутки	0,81
3. Число семян в одной коробочке, штук 10. Диаметр цветка, см	-0,51

Связь между признаками считается сильной, если коэффициент корреляции (r), показывающий тесноту связи, превышает 0,5 и стремится к единице. Если коэффициент корреляции составляет от 0,1 до 0,4, то связь

считается очень слабой или вовсе отсутствует. Отрицательные коэффициенты корреляции, также необходимо учитывать при селекционной работе, но только в том случае, если он превышает значение $-0,5$. Обратная корреляция ($r=0,51$) установлена между признаками «Число семян в одной коробочке, штук» и «Диаметр цветка, см», это подтверждает ранее полученные данные о том, что чем крупнее генеративные органы, тем меньше образуется в них семян.

Наиболее сильная корреляционная связь установлена между признаками «Высота растения, см» и «Диаметр растения, см», она максимальна и составляет $r = 0,84$; «Масса семян с одного растения, г» и «Фаза посев – начало завязывания семян, сутки» - $(0,81)$; «Фертильность пыльцы, %» и «Декоративность по методике ГСИ, балл» составляет $(0,80)$; «Длина цветочной трубки, см» и «Срок хранения пыльцы, суток» - $(0,79)$; «Срок хранения пыльцы, сутки» и «Диаметр растения, см» - $(0,76)$. Некоторые взаимосвязи достаточно очевидны, например, чем длительнее продолжается период цветения – начало завязывания семян, тем больше семян образует растение, а некоторые не совсем очевидны, например: «Декоративность по методике ГСИ, балл» и «Фертильность пыльцы, %»; «Ширина листа (в самой широкой части), см» и «Фертильность пыльцы, %»; «Длина цветочной трубки, см» и «Высота растения, см». Поэтому при подборе пар для скрещиваний важно учитывать взаимосвязи признаков. Для селекционных целей важно, чтобы у исходных родительских линий была сильная положительная связь, близкая к $1,0$.

4. ИЗУЧЕНИЕ ВОПРОСОВ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ПЫЛЬЦЫ ДЛЯ РАЗРАБОТКИ СПОСОБОВ ПОВЫШЕНИЯ ФЕРТИЛЬНОСТИ, ПРОДЛЕНИЯ СРОКОВ ОПЫЛЕНИЯ В СВЯЗИ С ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИЕЙ

В ходе исследований изучены биологические особенности пыльцы, установлен и подтверждён описанный ранее только для семейства *Scrophulariaceae* механизм однолокусной гаметофитной самонесовместимости у 20 видов порядка *Lamiales*, принадлежащих к четырём основным семействам *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae*, *Linderniaceae* и *Primulaceae*.

Фертильность пыльцы устанавливали при помощи окрашивания ацетокармином свежесобранной пыльцы. К разряду фертильной отнесена пыльца с зернистой, окрашенной в тёмно-розовый цвет цитоплазмой. Стерильная пыльца чаще всего имеет другую форму и размер, с не окрашенным или фрагментарно окрашенным содержимым (см. рисунок 16).

На фертильность пыльцы или способность её к полноценному опылению оказывают существенное влияние условия среды на момент цветения растений, а также условия хранения, особенно продолжительного (более 30 суток). Продолжительное хранение пыльцы изучаемых видов необходимо для проведения отдаленной гибридизации, в связи с тем, что виды цветут в разные сроки. Изучено два способа хранения пыльцы: обычный (обычным способом в бумажном пакете) и в эксикаторе с хлористым кальцием.

Достоверно и существенно различаются сроки хранения пыльцы с 1–10-е сутки и с 31–40-е сутки, в связи с тем, что различия между сроками хранения пыльцы у каждого вида больше, чем значение НСР₀₅. Установлено что различия

между продолжительностью хранения в пакете № 1 (1–10-е сутки) и № 4 (31–40-е сутки) существенны и достоверны ($НСР_{05} = 17,02$).

По данным проведенных двухфакторных дисперсионных анализов можно сделать вывод, что наиболее существенное влияние на фертильность пыльцы при хранении в бумажных пакетах оказывает фактор «Срок хранения пыльцы, суток» доля которого составила 50%, вторым важным фактором является «Вид», генотип конкретного растения, доля которого составила 37%. Наиболее существенное влияние на изменение фертильности пыльцы при хранении в эксикаторе оказал фактор «Вид», доля влияния которого составила 90%. Таким образом на изменение фертильности пыльцы оказывает существенное влияние генотип растения, условия выращивания (год) и их совместное взаимодействие.

В связи с проведением отдалённой гибридизации, у 10 видов изучен рост пыльцевых трубок в тканях пестика при различных способах опыления цветков: самоопыление (самонесовместимое) и перекрестное опыление (совместимое). Пыльца всех изученных видов проросла на рыльце пестика, как при совместимом, так и несовместимом опылении. При опылении своей пыльцой (автогамном) пыльцевые трубки не росли или прекращали свой рост через 12-24 часа с момента опыления (рисунки 1, 2).

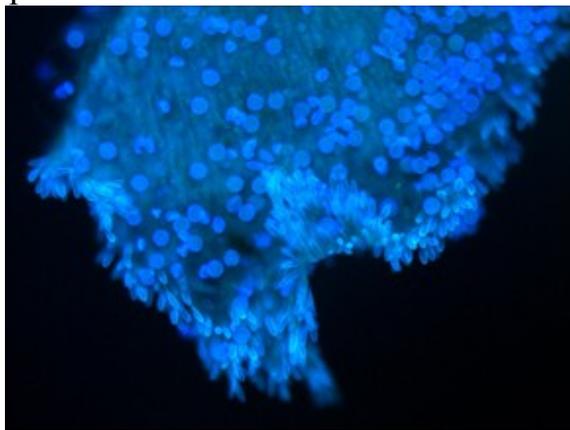


Рисунок 1 – Пыльник *Torenia fourneri* с не проросшими пыльцевыми зёрнами, 2 часа после опыления

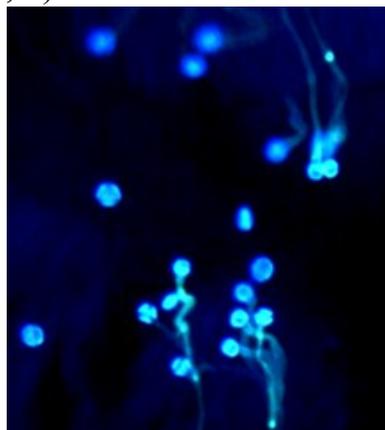


Рисунок 2 – Пыльцевые трубки *Torenia fourneri* (проросшие и не проросшие), через 12 часов после опыления

При совместимом опылении (перекрёстном) пыльца хорошо проросла на рыльце пестика, в тканях которого находились специальные тяжи, содержащие каллозу (растительный полисахарид) и направляющие рост пыльцевых трубок при совместимом опылении.

Торможение роста пыльцевых трубок при несовместимом опылении у большинства видов происходило на различной глубине в тканях пестика, чаще всего это середина или нижняя треть от всей длины. При этом наблюдали как концы пыльцевых трубок разветвлялись у *Antirrhinum majus*, раздувались у *Penstemon x hybridus*, растворялись тканями пестика (у большинства изученных видов), при этом они не окрашивались красителем. Таким образом, для 20 видов порядка *Lamiales* был установлен гаметофитный тип самонесовместимости.

Для ускорения прорастания пыльцы в стандартную питательную среду (1% агар-агара и 15-30% сахарозы) в различной концентрации добавляли регуляторы роста и гормоны. Обнаружено большое число пыльцевых трубок у *Antirrhinum majus* через 12–24 часа на питательной среде с концентрацией сахарозы 15% и 30% с добавлением ИУК. Пыльца некоторых видов (*Vasora diffusa*, *Linaria vuigaris*, *Scrophularia nodosa*) не проросла на стандартной питательной среде, даже при добавлении гормонов и регуляторов роста, кроме того, данные виды характеризуются очень высокой степенью самонесовместимости, поэтому при гейтеногамном опылении в бутонах и практически не образуют семян, что затрудняет их дальнейшее размножение.

5. СОЗДАНИЕ F₁ ГИБРИДОВ НА ОСНОВЕ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТИ

Вопрос перехода цветоводства России на промышленную основу, на сегодняшний день стоит достаточно остро. Скорость этого процесса напрямую зависит от качественной и быстрой работы российских селекционеров, которые должны успевать за мировыми тенденциями в селекции и семеноводстве ведущих цветочных декоративных культур.

В основном гибридное семеноводство ведущих культур ведется за рубежом: в США, Японии, Германии. Большинство изученных нами культур, в условиях умеренной полосы, оптимально подходят для выращивания и семеноводства.

Многие декоративные качества цветочных культур (компактность, дружные всходы и начало цветения, продолжительность цветения, размер цветка или соцветия), уже давно стали не просто декоративными, а ценными хозяйственными признаками для промышленного производства. В основном, современный сортимент цветочных культур представлен F₁ гибридами. Они, в отличие от традиционных сортов, обладают выравненностью, устойчивостью к меняющимся факторам среды, высоким гетерозисным эффектом по основным ценным признакам. У сортов и гибридов для промышленного цветоводства декоративность поддерживается на определенном уровне и определяется с одной стороны высоким коэффициентом размножения и жизнеспособностью, с другой стороны высоким качеством цветочной продукции.

В основе селекционного процесса с декоративными цветочными культурами порядка *Lamiales* лежит использование гаметофитной самонесовместимости, как надежного барьера нескрещиваемости растений инбредных линий между собой. У растений инбредных линий на момент цветения не должно образовываться семян от самоопыления.

В 2005 году А.В. Крючков предложил схему селекционного процесса F₁ гибридов на основе гаметофитной самонесовместимости. У видов, с однолокусной гаметофитной самонесовместимостью, данный способ значительно снижает затраты ручного труда, при массовом размножении инбредных линий, и дальнейших гибридных скрещиваниях. Основной проблемой, которая препятствует практическому использованию в селекции гаметофитной самонесовместимости – трудность проведения инбридинга самонесовместимых линий, особенно их размножение и поддержание. Весь

селекционный процесс по созданию гибридных семян на основе гаметофитной самонесовместимости, в целом, можно представить как чередующиеся поколения, полученные в результате инбридинга, с поколениями, полученными от взаимного опыления sibсов в пределах инбредного потомства. Причем любое полученное в результате опыления sibсов потомство будет самонесовместимой линией. Одновременно с этим проводится оценка комбинационной способности в скрещиваниях с другими самонесовместимыми линиями или сортами, имеющими другой состав аллелей гена самонесовместимости.

Данная схема была нами оптимизирована, для этого из неё исключили этап взаимного опыления sibсов, близких потомств по одинаковым признакам, а также на каждом этапе инбридинга дополнительно ввели проверку степени самонесовместимости каждой инбредной линии. Процесс инбридинга, для повышения гомозиготности растений линии по аллелям самонесовместимости и других ценных признаков увеличили до 5 поколений (рисунок 3).

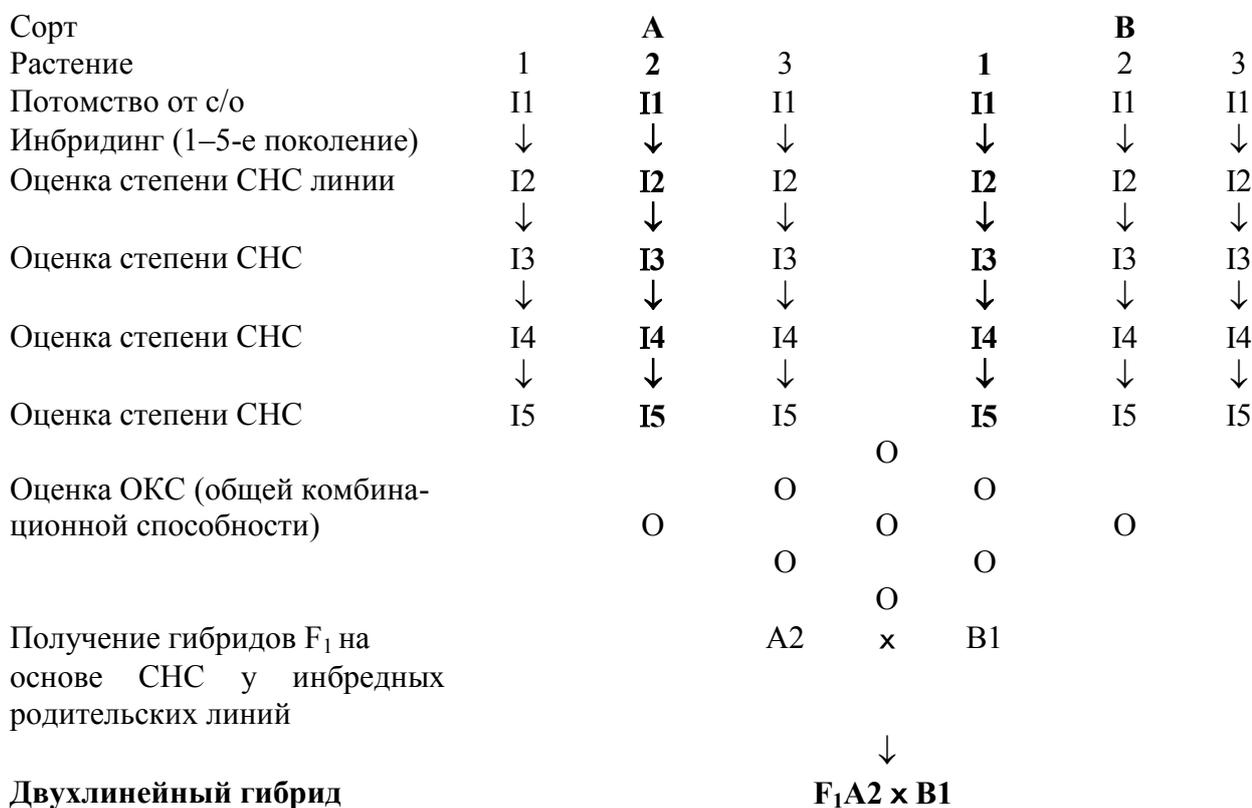


Рисунок 3 – Схема селекционного процесса на основе гаметофитной самонесовместимости, где I1, I2, I3 – инбредные потомства, где **выделены** родительские линии с высокой самонесовместимостью; O – высококачественные комбинации скрещиваний; F₁A2 × B1 – двухлинейный гибрид на основе гаметофитной самонесовместимости; СНС – самонесовместимость

На каждом этапе селекционного процесса до момента получения гибридных семян проводили оценку степени самонесовместимости родительских линий, чтобы в дальнейшем при гибридизации не происходило спонтанного самоопыления внутри родительской линии.

Если растения полученной самонесовместимой инбредной линии были неоднородны, то инбридинг лучших особей повторяли. Полученные из семян растения выращивали на изоточках или с применением изоляции для взаимного переопыления и получения следующих поколений самонесовместимых растений. Растения, полученные от повторного инбридинга, могут несущественно различаться по хозяйственным признакам, но будут достаточно выровнены по составу аллелей гена несовместимости. Этот способ позволяет объединить близкие линии при размножении, а также от одного исходного растения получить сразу несколько инбредных линий, с различной комбинационной способностью. Кроме того, при повторном инбридинге, гомозиготность родительских линий по большинству ценных признаков повышается.

У некоторых видов не удалось получить двухлинейные F₁ гибриды, хотя были получены ценные инбредные родительские линии. Это связано с тем, что на эффективность процесса гибридизации оказывают сильное влияние факторы внешней среды, такие как температура воздуха, осадки, наличие опылителей, поэтому в дальнейших наших исследованиях гибридизацию проводили вручную в контролируемых условиях защищенного грунта.

За годы исследований установлено, что у большинства изученных видов с антоциановой окраской цветка, листья и стебель также имеют антоциановую окраску жилок. Поэтому данный признак был выделен, как маркерный, позволяющий на ранних этапах развития сеянцев, ещё на этапе семядольных листьев (не дожидаясь цветения), определить окраску цветка и провести анализ и выбраковку растений (рисунок 4).



Рисунок 4 – Маркерный признак у *Antirrhinum majus* (наличие антоциановой окраски листьев) для отбраковки гибридных сеянцев на стадии рассады (возраст 40 суток)

С целью селекции на основе самонесовместимости в течении четырёх лет изучены биологические особенности цветения у инбредных родительских линий 13 видов порядка *Lamiales*: число цветков, раскрывающихся за сутки на растении; продолжительность цветения одного цветка; соцветия; растения в целом, с изоляцией и без. Наибольшее влияние на перечисленные признаки оказали генотип растения и факторы среды на момент цветения растений (таблица 3).

Таблица 3 – Число цветков, раскрывшихся за сутки и продолжительность цветения одного цветка (с изоляцией и без) у инбредных родительских линий видов порядка *Lamiales* (2013-2014; 2016-2017 годы)

Вид (культура) Инбредная линия	Число раскрывшихся цветков за 1 сутки	Продолжительность цветения одного цветка, сутки	
		Без изолятора	С изолятором
<i>Penstemon x hybridus (PeHyb-3)</i>	6,0 ± 0,4	2–3	10
<i>Scrophularia nodosa (ScN-1)</i>	18,0 ± 1,3	3	10–12
<i>Digitalis purpurea (DigP-7)</i>	8,0 ± 0,5	2	8–10
<i>Mimulus hybridus (MiHyb-2)</i>	4,0 ± 0,1	1–2	4–5
<i>Torenia fournieri (TorF-11)</i>	5,0 ± 0,1	2–3	6
<i>Linaria vulgaris (LinV-1)</i>	15,0 ± 2,2	1–2	4–5
<i>Antirrhinum majus (AnM-5)</i>	5,0 ± 0,1	1–2	10–12
<i>Verbascum thapsus (VerT-7)</i>	12,0 ± 2,1	2	4–6
<i>Diascia barberae (DiBar-9)</i>	11,0 ± 3,1	1	4
<i>Asarina scandens (AsSc-2)</i>	6,0 ± 0,5	2–3	6–8
<i>Angelonia angustifolia (AnAn-8)</i>	7,0 ± 0,1	2	8
<i>Cymbalaria muralis (CM-3)</i>	4,0 ± 0,3	1	3
<i>Zaluzianskia capensis (ZC-10)</i>	5,0 ± 0,2	2–3	5–6

Почти у всех изученных линий, представленных 13 видами, раскрытие цветков происходило по-разному, а также линии существенно различались по числу цветков, раскрывшихся за сутки. Причем видов с меньшим числом цветков (менее 6 штук на растение), раскрывшихся за сутки большинство и среди них ведущие декоративные культуры порядка *Lamiales*. Видов с большим числом, раскрывшихся цветков за сутки, (более 10 штук на растение), гораздо меньше, кроме того, все они мелкоцветковые: *Scrophularia nodosa*, *Linaria vulgaris*, кроме *Verbascum thapsus*.

Под инбредной линией подразумевается самоопыление исходных растений до 5–6-го поколения и постоянный отбор потомства по ценным хозяйственным признакам для дальнейшего самоопыления и оценки степени самонесовместимости. Таким образом, проводить самоопыление отобранных растений возможно до третьего-четвертого поколения инбридинга. Большое число самоопылений приводит к накоплению нежелательных признаков и инбредной депрессии (снижение высоты растения; уменьшение размеров листа и цветка; отсутствие семян при самоопылении - стерильность; снижение устойчивости к болезням, вредителям и абиотическим факторам среды; общее снижение декоративности). Более длительный инбридинг может привести к накоплению нежелательных признаков, приводящих к гибели потомства.

В наших предыдущих исследованиях определена оптимальная фаза для эффективного проведения самоопыления – это фаза «Окрашенного бутона, за сутки до его раскрытия». В данную фазу самонесовместимость сильно снижена, для некоторых видов, например *Antirrhinum majus* характерна протерогиния, то есть пыльца созревает позже пестика и возможно эффективное гейтеногамное опыление бутонов пыльцой, собранной с цветков этого же растения (рисунок 5).



Рисунок 5 – Подготовка бутона к гейтеногамному опылению (кастрация – удаление пыльников) у *Antirrhinum majus*

Процесс инбридинга значительно ускоряется при использовании защищенного грунта. При использовании зимних отапливаемых остекленных теплиц, общая продолжительность этого этапа селекции сокращается до 2–3 лет. Это связано с тем, что за год в условиях защищенного грунта можно получать 3 – 4 инбредных поколения.

Для получения качественных F_1 гибридов размножение инбредных родительских линий проводили путём гейтеногамного опыления окрашенных бутонов за сутки до раскрытия цветка (рисунок 5). Для некоторых видов порядка *Lamiales* возможно автогамное опыление бутонов своей пылью, так как для них характерна протероандрия (*Digitalis*, *Cymbalaria*, *Zaluzianskia*). Для видов из родов с выраженной протерогинией: *Antirrhinum*, *Penstemon*, *Verbascum*, *Angelonia*, *Diascia*, возможно гейтеногамное опыление большего числа бутонов разного возраста, пылью с цветков первых суток цветения с этого же растения. В селекционной работе по получению инбредных родительских линий, важно учитывать возраст цветка и фазу цветения при которых в большей или меньшей степени проявляется самонесовместимость.

Учет семенной продуктивности растений инбредных линий, очень важный показатель для селекции и семеноводства цветочных культур. При самоопылении родительские линии, в связи с самонесовместимостью, завязывают очень малое число семян на коробочку и как следствие на всем растении в целом. Для успешного селекционного процесса важно знать какое количество семян, возможно получить у родительской инбредной линии, подобрав оптимальную фазу и способ, при которых самонесовместимость практически не проявляется. Линии с высокой степенью самонесовместимости, практически не завязывают семян, даже при гейтеногамном опылении бутонов, поэтому для их массового размножения применяют вегетативный способ – «зеленое черенкование» или новую технологию «размножение *in vitro*».

Получены перспективные самонесовместимые инбредные линии на основе сортов зарубежной селекции, проведена сравнительная оценка их семенной продуктивности при гейтеногамном опылении. Вопрос изоляции бутонов после опыления имеет важное значение в связи с тем, что в 1–2-е сутки после опыления возможен занос чужеродной пыльцы на рыльце пестика, поэтому у растений с крупными цветками применяется индивидуальный изолятор, у растений с мелкими цветками, изолируется всё соцветие целиком (таблица 4).

Таблица 4 – Семенная продуктивность инбредных линий порядка *Lamiales* при гейтеногамном опылении бутонов и тип изоляции (2013-2017 годы)

Вид	Инбредные линии, исходный сорт	Число семян в одной коробочке, штук при *г/о, штук	Масса семян, грамм с 1 растения	Необходимость изоляции, цветок /соцветие
<i>Asarina scandens</i>	А3-2, А3-11, А3-14; Bridges White	14,2	0,13 ± 0,04	Цветок
<i>Bacopa diffusa</i>	БР-1, БР-2, БР-4, Double snow ball white	6,4	0,36 ± 0,05	Соцветие
<i>Digitalis purpurea</i>	НП-1, НП-2, НП-5, НП-7; Foxy Mix	40,0	0,52 ± 0,04	Цветок
<i>Antirrhinum majus</i>	АБ-5, АБ-11, АБ-18, АБ-20; Dazzling Lips	12,2	0,24 ± 0,05	Цветок
<i>Verbascum thapsus</i>	КГ-2, КГ-6, КГ-12; Pink domino	8,0	0,11 ± 0,02	Цветок
<i>Diascia barberae</i>	ДБ-1, ДБ-3, ДБ-4, ДБ-7; Pink Queen	14,0	0,10 ± 0,01	Соцветие
<i>Torenia fournieri</i>	ТФ-1, ТФ-4, ТФ-7, ТФ-15; Duschess	5,4	0,18 ± 0,04	Цветок
<i>Angelonia angustifolia</i>	АН-1, АН5; Dark Blue	3,2	0,12 ± 0,04	Соцветие
<i>Nemesia strumosa</i>	НЗ-1, НЗ-2, НЗ-3; Carnival	6,0	0,11 ± 0,02	Соцветие
<i>Mimulus hybridus</i>	МГ-2, МГ-10, МГ-18; Royal Velvet	11,0	0,30 ± 0,01	Цветок
НСР ₀₅		2,6	–	–

*Примечание: г/о – гейтеногамное опыление бутонов

Все виды и их линии достоверно различались по числу семян в одной коробочке при гейтеногамном опылении бутонов (НСР₀₅ = 2,6). Для проведения инбридинга и поддержания самонесовместимых линий важно, чтобы число семян при гейтеногамном опылении бутонов не было слишком низким (менее 5 штук) или слишком высоким более 15–20 штук на коробочку. При малом количестве семян на одну коробочку инбредные линии характеризуются высокой степенью самонесовместимости, но вместе с тем становится все сложнее проводить их дальнейший инбридинг.

В связи с тем, что виды порядка *Lamiales* перекрёстноопыляемые растения, то схема семеноводства новых сортов должна состоять из следующих этапов: суперэлита, элита, первая репродукция, последующие репродукции. На всех этапах проводится массовый и индивидуальный отбор, браковка, как отдельных растений, так и целых семей по хозяйственно ценным признакам. Самый сложный и трудоёмкий этап – получение семян суперэлиты, который проводится методом индивидуального отбора с испытанием потомств.

По массе семян (г) с одного растения следует выделить линии у следующих видов: *Bacopa diffusa* (0,36), *Digitalis purpurea* (0,52), *Mimulus x hybridus* (0,3), которые, несмотря на достаточно высокую степень несовместимости, образуют необходимое количество семян при гейтеногамном опылении в бутонах, для успешного поддержания и размножения

самонесовместимой линии. Оптимальное число семян на одну коробочку у самонесовместимых линий, в зависимости от вида должно варьировать от 5 до 15 штук.

При анализе семенной продуктивности отмечено, что у некоторых видов, например у *Penstemon barbatus*, всхожесть семян очень низкая. Это связано с тем, что погодные условия на момент цветения были неблагоприятными для насекомых опылителей, поэтому образовавшиеся коробочки содержали неполноценные семена, с недоразвитым зародышем.

В нашем исследовании инбредная линия является потомством одного растения, отобранного по хозяйственно ценным признакам, с учётом наличия самонесовместимости. Каждая отобранная линия прошла 4-5 поколений инбридинга, в каждом из которых проанализированы хозяйственные и декоративные признаки, а также проведена оценка степени самонесовместимости. Затем проведено скрещивание двух самонесовместимых инбредных родительских линий по схеме 2-х линейных гибридов и получены гибриды F₁ на основе гаметофитной самонесовместимости.

По результатам диаллельного анализа скрещиваний между 8 самонесовместимыми родительскими линиями по признаку «Длина соцветия, см», отобрано 5 лучших гибридных комбинаций. Два гибрида высокорослого *Antirrhinum majus* срезочного назначения – F₁ Артур (АС №48032), F₁ Гошенька (АС №48028) успешно прошли испытания и регистрацию в Госсортокмиссии в 2007 году (рисунок 6).



F₁ Гошенька (А2-13 × Б1-12)



F₁ Артур (М1-3 × ММХ)

Рисунок 6 – Гибриды F₁ высокорослого антирринума срезочного назначения ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (Ханбабаева О.Е., Мамонов Е.В., 2007)

Проведена оценка комбинационной способности родительских инбредных линий по важному хозяйственному признаку «Длина соцветия, см» на примере высокорослого *Antirrhinum majus* срезочного назначения. Родительские линии, в отличие от получаемых гетерозисных гибридов, характеризуются рыхлым, не очень плотным соцветием, при этом длина соцветия (цветущая часть) должна быть от 20 см; высота цветоноса от 40 см и размер цветков не менее 3 см в диаметре. В таком случае, при скрещивании подобных родительских линий, наблюдается высокий гетерозисный эффект, и мы получаем крупное и очень

плотное соцветие, длиной более 50 см, высотой цветоноса более 60 см и размером цветка от 5 см.

По результатам диаллельного анализа, наибольшим эффектом общей комбинационной способности (ОКС) обладали родительские линии Р4-4 (4,96) – первая группа, и А2-13 (2,12); Б6-7 (2,13); Кт9-6 (1,71) – вторая группа, линия Ж18-9 с незначительным влиянием (0,41) отнесена к третьей группе. Причем различия между первой и второй, а также третьей группами по ОКС существенны ($НСР_{05} = 0,93$).

По материнской линии, наибольшим эффектом ОКС обладали линии А2-13 (8,89); Р4-4 (5,67); Б6-7 (0,97). Линии Р4-4 (4,25); Кт9-5 (3,43); Б6-7 (3,29); Ж18-9 (2,34); Б1-12 (0,42) также обладали высоким эффектом ОКС, если использовать их, в качестве отцовского компонента.

Линии ММХ-1 и М-1 имели отрицательный материнский и отцовский эффект, а также отрицательный ОКС, что говорит о невозможности их использования для выведения гибридов с длинным соцветием (более 40 см). Однако они отличаются более крупными размерами цветка и оригинальной формой (линия М1-3 – махровый цветок, линия ММХ – актиноморфный цветок, в последствии сорт «Рубиновая звезда», 2007), причем их взаимное скрещивание М1-3 x ММХ позволило получить гибрид с высотой цветоноса 56,3 см (F_1 Артур) (рисунок 7).



Рисунок 7 – Растения линий ММХ (слева) и М1-3 (справа), родительские линии гибрида F_1 Артур

Родительские линии по величине материнских эффектов по признаку «Длина соцветия, см» можно разделить на три группы: первая группа – линия А2-13 (13,54); вторая – ММХ-1 (3,43); и третья – Р4-4 (1,42), причем различия между группами существенны ($НСР_{05}(МЭ) = 1,22$). Остальные линии обладали незначительными положительными и отрицательными аддитивными эффектами. Высокий гетерозисный эффект отмечен у линий: Б6-7 (4,38); А2-13 (4,08); М1-3 (2,83); Б1-12 (1,56); Ж18-9 (1,26). Эффекты специфической

комбинационной способности варьировали от 9,2 см в комбинации Кт9-5×ММХ-1 до 19,06 см в комбинации М1-3×ММХ-1.

Высокие положительные эффекты специфической комбинационной способности отмечены у гибридных комбинаций А2-13×Б1-12 (7,54); А2-13×Ж18-9 (5,40); Ж18-9×Б6-7 (5,91); Р4-4×ММХ-1 (4,57); М1-3×ММХ-1 (19,06); А2-13×Б1-12 (7,54); Б6-7×Ж18-9 (5,91) и др., у остальных линий специфическая комбинационная способность была слабая или отсутствовала.

Высокие значения варiances СКС у линий М1-3 (76,77) и ММХ-1 (85,92), объясняются сильно выраженным гетерозисным эффектом в некоторых комбинациях скрещивания в результате комплементарного действия генов.

Дисперсионный анализ комбинационной способности инбредных линий выявил высокую долю эффекта общей комбинационной способности. По данным дисперсионного анализа, можно сделать вывод, что разнообразие F₁ гибридов у *Antirrhinum majus*, обусловлено общей комбинационной способностью, влияние которой в 3,5 раза превосходит специфическую комбинационную способность (таблица 5).

Таблица 5 – Результаты дисперсионного анализа комбинационной способности инбредных линий высокорослого *Antirrhinum majus* по признаку «Длина соцветия, см»

Источник изменчивости	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, табл.
ОКС	7	211,50	340,88	2,1
СКС	28	63,09	101,69	1,57
РЭ	28	80,51	129,76	1,57
Случ. отклонение	63	0,62	–	–

Дисперсионный анализ скрещиваний по Хейману подтвердил достоверность различий изучаемого признака «Длина соцветия, см» у родительских линий *Antirrhinum majus* по аддитивному и доминантному эффектам генов (значимость а и b), а также выявил эффект влияния цитоплазмы, о чем свидетельствуют высокие показатели дисперсий факторов А, В, С (таблица 6).

Таблица 6 – Результаты дисперсионного анализа по генетическим факторам линий высокорослого *Antirrhinum majus* по признаку «Длина соцветия, см»

Факторы	Степени свободы	Дисперсия	Критерий Фишера, факт.	Критерий Фишера, табл.
А	7	423,00	339,94	3,79
А1	7	174,31	441,38	3,79
В	28	126,19	138,14	1,87
В1	1	2,78	8,72	161,00
В2	7	74,26	118,15	3,79
В3	20	150,53	144,34	2,12
С	7	305,91	144,11	3,79
Д	21	112,73	81,55	2,05
Общая	63	174,65	140,74	1,39

Особенно следует отметить влияние усредненных материнских эффектов (значимость фактора С) на наследование признака «Длина соцветия, см». Это свидетельствует о наличии плазмогенов, влияющих на длину соцветия.

Установлена существенная разница реципрокных эффектов (D) у созданных гибридов, что важно при семеноводстве F₁ гибридов. При больших различиях реципрокных эффектов у F₁ гибридов, гибридные семена собирают отдельно.

При оценке компонентов генетической вариации, видно преобладание доминантных эффектов генов над аддитивными (H₁ > D). Величина H₁ > H₂ указывает на то, что частоты аллелей не равны. Высокое значение показателя H₂/4H₁ (0,21) говорят об отсутствии резких различий между родительскими линиями по числу плюс – и минус аллелей, а высокие значения отношений $\sqrt{H_1/D}$ о значительной роли доминирования в наследовании признака «Длина соцветия, см» по сравнению с аддитивным действием генов (таблица 7).

Таблица 7 – Результаты оценки компонентов генетической вариации по признаку «Длина соцветия, см» родительских линий высокорослого *Antirrhinum majus* срезочного назначения

Генетические компоненты	Оценка	Генетические компоненты	Оценка
E	0,62	H ₁ /D	1,76
D	86,53	$\sqrt{H_1/D}$	1,33
H ₁	152,33	0,5 F $\sqrt{D(H_1-H_2)}$	0,63
H ₂	124,97	H ₂ /4H ₁	0,21
F	61,20	H ₂	0,52

Корреляция между длиной соцветий у инбредных родительских линий и эффектом общей комбинационной способности (ОКС) очень высокая (в среднем $0,83 \pm 0,13$) поэтому в селекции на данный признак, следует отбирать исходные родительские линии с длинными соцветиями.

Положительная корреляция между проявлением признака у родительской линии и её эффектом ОКС говорит о том, что линии с длинным соцветием обладают высокой ОКС. Корреляция между суммой вариантов и коварианс потомств ($W_r + V_r$) и её ОКС слабая и не достоверная (0,37 и 0,11), характеризует отсутствие связи и соответственно родительские линии с длинными соцветиями будут давать F₁ гибриды с длинными соцветиями.

Анализ взаимосвязи вариантов и коварианс, в целом, указывает на то, что в контроле признака преобладает неполное доминирование ($a = 5,9$), а линия регрессии пересекает ось OV_r , вне оси ординат (рисунок 8).

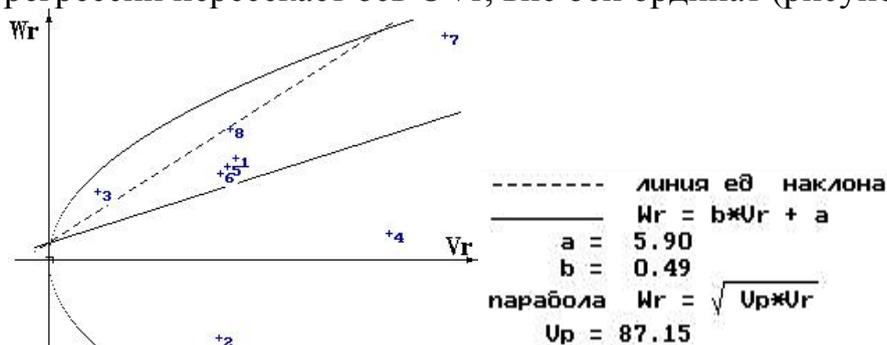


Рисунок 8 – График регрессии ковариаций (W_r) и вариаций (V_r) родительских линий высокорослого *Antirrhinum majus* по признаку «Длина соцветия, см»

Вместе с тем, выявлено наличие эффектов неаллельного взаимодействия полигенов, контролирующих длину соцветия у линии, так как коэффициент регрессии значительно отличается от единицы ($b = 0,49$) и показывает, что неаллельное взаимодействие имеет характер комплементарного эпистаза (линия регрессии на графике отклоняется вправо от линии единичного наклона). Большинство гибридных комбинаций (точки №1–8) расположены близко к линии регрессии, это означает, что они обладают константностью и стабильностью, исключение составляют комбинации родительских линий № 2, № 4, № 7, которые по-разному могут проявить себя в различных комбинациях скрещиваний. Сравнение вариантов различных эффектов полигенов показало, что в различиях по общей комбинационной способности принимают участие не только аддитивные эффекты генов, но и доминантные, причем последние оказывают большое влияние. У родительских линий присутствуют гены, которые обладают неполным доминированием, причем комплементарное взаимодействие (эпистаз) выражено у них в различной степени. Наибольшую степень взаимодействия наблюдали у линий ММХ-1 и М-1-3. В генотипе линии КТ-9-5 – (№ 7) находится меньше доминантных аллелей по сравнению с другими родительскими линиями.

Для дальнейшей селекционной работы, как перспективные и высокопродуктивные, по важнейшим хозяйственно ценным признакам следует рекомендовать линии высокорослого *Antirrhinum majus* – А-2-13 и Р-4-4, обладающие высокой комбинационной способностью наряду с выраженной специфической комбинационной способностью в отдельных комбинациях скрещиваний.

6. МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ ПРИ СОЗДАНИИ НОВЫХ ПЕРСПЕКТИВНЫХ F₁ ГИБРИДОВ

В качестве модельного объекта для данного блока исследований был подробно изучен *Antirrhinum majus* и его сорта. Остальные виды были исследованы по этому алгоритму. Растение у *Antirrhinum majus* характеризуется крупными генеративными и вегетативными органами, удобными для исследования явления полиплоидии. В наших предыдущих исследованиях были получены и уточнены данные по числу хромосом в соматических клетках *Antirrhinum majus*, которое составило у диплоидных растений – 16 (2n) и у тетраплоидных растений – 32 (4n). У высоких срезочных сортов с помощью полиплоидии был значительно увеличен размер цветка, в среднем в два раза и всего соцветия в целом. В 2008 году в Госсорткомиссии был зарегистрирован тетраплоидный сорт *Antirrhinum majus* Махаон (АС № 48030).

Тетраплоидные сорта у *Antirrhinum majus* представляют собой перспективное направление в селекции этой культуры. Данные растения имеют определенные преимущества и выделяются, как по морфологическим, так и по хозяйственно ценным признакам и существенно превосходят, обычные диплоидные.

В наших предыдущих исследованиях установлено, что оптимальной для обработки является фаза семядольных – первых настоящих листьев. При

превышении допустимых концентраций колхицина отмечены сильные выпадения у растений, вплоть до 100 %, карликовость растений, слабый рост и развитие, угнетение роста, сужение междоузлий, уменьшение размеров цветка и листа.

В дальнейших исследованиях, установлено, что без применения трудоёмких методов хромосомного анализа, возможно визуально или косвенным методом путем подсчёта хлоропластов в замыкающих клетках устьиц определить наличие полиплоидии у растения.

Растения трёх сортов (Клоуны, Монарх, Том Тамб) и карликовой линии ЛзПл, обработанные водным раствором колхицина в концентрациях: I – 0,05 %; II – 0,01 %; III – 0,002 %) и контрольные растения были высажены в открытый грунт, за ними проведены наблюдения в течении 100 суток на предмет выпадения от чрезмерной концентрации колхицина и его накопительного действия (рисунок 9).

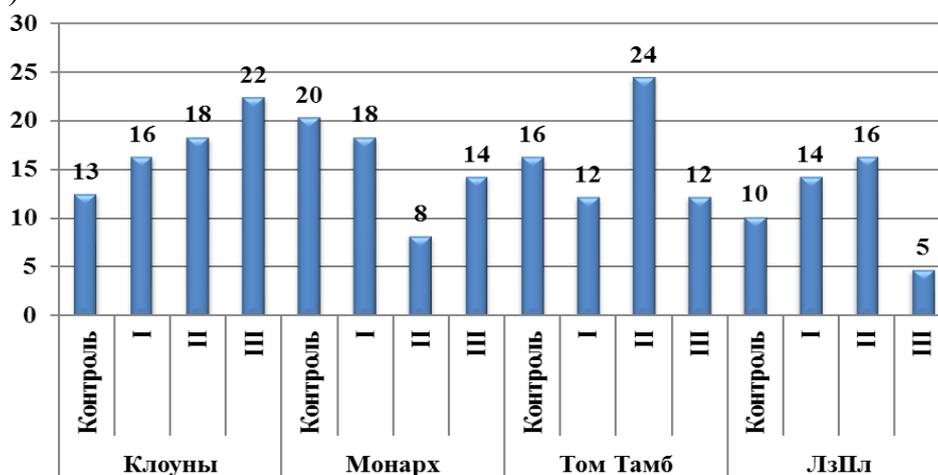


Рисунок 9 – Выпадения растений у изучаемых сортов *Antirrhinum majus* через 100 суток после обработки растворами колхицина, % (концентрации: I – 0,05; II – 0,01; III – 0,002)

У сорта Клоуны количество выпавших растений увеличивается с уменьшением концентрации раствора колхицина. У сорта Монарх наибольшее количество выпавших растений пришлось на контрольный вариант, что связано с тем, что не высокие концентрации колхицина иногда стимулируют рост растений. У карликовых сортов результаты более однородны: наиболее губительной для растений оказалась 0,01 % концентрация колхицина. На карликовый сорт Том Тамб все концентрации оказали стимулирующее воздействие, в то время как у линии ЛзПл, 0,05 % концентрация угнетала практически все растения, а при концентрации – 0,002 % выпадения отсутствовали (рисунок 9).

Для определения пloidности прямым методом применяли способ замачивания семян в растворе колхицина. Исследовали влияние семи различных концентраций водного раствора колхицина у трёх высокорослых срезочных сортов *Antirrhinum majus*, отечественной селекции: Рубин, Снежинка, Канарейка. Обработку растений проводили в фазу семядольных листьев, путем опрыскивания, водным раствором колхицина в концентрациях, %: 0,05; 0,1; 0,2; 0,3; 0,4; 0,5; 1 (маточный раствор). У обработанных растений получено первое генеративное потомство, по нему проведён анализ наличия

полиплоидии. Сначала визуально на участке испытаний в условиях открытого грунта провели оценку потомства по косвенным признакам, затем прямым методом.

На всех трех сортах наибольшее количество признаков, коррелирующих с уровнем плоидности, наблюдали после обработки раствором колхицина с концентрацией – 0,2 %. У сорта Рубин отмечено наибольшее число видимых изменений, имеющих предварительное отношение к полиплоидии. Самое большое число визуальных отклонений (признаков) отмечено у сорта Рубин при концентрациях раствора – 0,3; 0,4 и 0,5 %, что связано с особенностями сорта (не очень крупный цветок, яркая окраска, на которой хорошо заметны ее вариации, наличие антоциана, который повышает жизнестойкость растений и увеличивает количество выживших растений).

После обработки раствором колхицина, особенно в высокой концентрации (маточный раствор) наступает гибель всех обработанных растений. Частота гибели растений *Antirrhinum majus*, обработанных раствором колхицина, увеличивалась по мере возрастания концентрации раствора. Особенно большой процент выпадов наблюдали при концентрациях 0,5 % и 1 %. В связи с этим, маточный раствор был исключен из дальнейших опытов с другими видами порядка *Lamiales*, ввиду его токсичности, приводящей к 100 % гибели обработанных растений.

У двух высокорослых сортов Рубин и Снежинка повторная обработка привела к образованию растений с маркерными признаками (мощный рост; кустистость; карликовость, связанная с укорочением междоузлий; удлинение цветоноса; изменение окраски, размера и формы цветка; угнетение роста; пожелтение побегов и листьев; отсутствие цветения; стерильность).

Максимальное число предположительно плоидных растений после первой обработки отмечено при концентрации водного раствора колхицина – 0,2 %, повторная обработка в фазу четырёх настоящих листьев оказалась малоэффективной.

Оптимальной для замачивания семян в растворе 0,5 % колхицина оказалась экспозиция 2 часа, при которой у всех изучаемых сортов, встречаемость полиплоидных растений была выше 30 %, а замачивание семян сорта Рубин во всех экспозициях дало неплохие результаты. При более высоких концентрациях для замачивания семян, отмечены сильные выпады до 100 % растений. Вследствие этого, проводили однократную обработку растений в фазе семядольных листьев, а затем просматривали корешки у проростков этих растений, на предмет наличия плоидности.

Для установления доли влияния обработки водным раствором колхицина с концентрацией 0,01 % на изменение размеров цветка (ширина, см) у четырёх сортов *Antirrhinum majus* из разных садовых групп (по высоте) проведен однофакторный дисперсионный анализ данных (таблица 8).

Таблица 8 – Результаты однофакторного дисперсионного анализа данных об изменении размеров цветка (ширины, см) у четырёх сортов *Antirrhinum majus*

Источник	SS	df	ms	σ^2	FA	F ₀₅	F ₀₁		pin %	HCP ₀₅
----------	----	----	----	------------	----	-----------------	-----------------	--	-------	-------------------

вариации										
Общая	11,11	39		0,36					100	
Фактор А (Генотип = Сорт)	9,43	3	3,14	0,31	67,34	2,88	4,40		87	0,26
Случайная	1,68	36	0,05	0,05					13	

Установлено достоверное влияние сорта на изменение размеров цветка (ширины, см) у сортов *Antirrhinum majus* в зависимости от обработки водным раствором колхицина в 0,01 % концентрации. Доля влияния исследуемого фактора составила 87 %, доля влияния случайных отклонений 13 %. Максимальное изменение размеров цветка наблюдали у сорта Клоуны, минимальное у сорта Том Тамб. Все сорта достоверно отличались друг от друга.

Для точного установления наличия пloidности применяли прямой метод подсчета хромосом в делящихся клетках корневой меристемы семян, пророщенных на фильтровальной бумаге. Был усовершенствован метод приготовления и окраски хромосом путем комбинирования методов окрашивания по Гимза и ацетокармином с применением квасцов. У изученных диплоидных сортов *Antirrhinum majus* хромосомный набор $2n = 16$, у наблюдаемых обработанных образцов и их генеративного потомства – тетраплоидным ($2n = 4x = 32$) (рисунок 10).

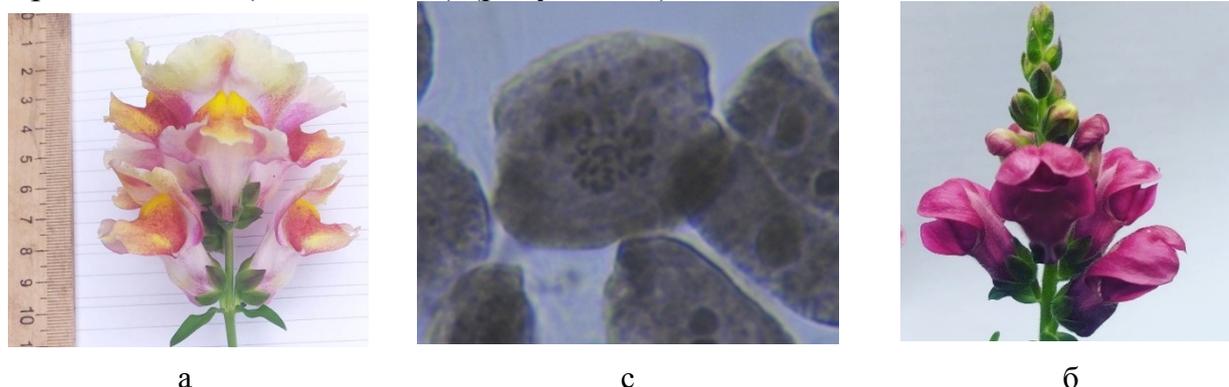


Рисунок 10 – Универсальные тетраплоидные сорта *Antirrhinum majus* (кандидаты в сорта): а – «Тетра Махаон ТСХА»; б – «Тетра Рубин ТСХА»; с - тетраплоидное растение *Antirrhinum majus* ($2n = 4x = 32$)

Тетраплоидный сорт Махаон был зарегистрирован в 2007 году. За годы исследований, было получено несколько тетраплоидных растений у высокорослого *Antirrhinum majus*, из их потомства отобраны также тетраплоидные растения (кандидаты в сорта), для передачи их на испытания и регистрацию. В плане селекционной работы, они более просты в поддержании и массовом размножении (рисунок 10).

Таким образом, установлено достоверное влияние обработки различными концентрациями водного раствора колхицина и генотипа сорта на количество хлоропластов в замыкающих клетках устьиц. Значительное влияние оказывает взаимодействие факторов (генотип сорта и концентрация) – доля влияния 33 %, концентрация раствора (29 %). Достоверное увеличение количества

хлоропластов в замыкающих клетках устьиц у среднерослых сортов происходило под действием 0,01 % концентрации водного раствора колхицина, у карликовых сортов под действием 0,02 % концентрации.

В результате проведенных исследований можно предположить, что независимо от высоты и принадлежности к садовой группе, у *Antirrhinum majus*, обработка 0,01 % концентрацией водного раствора колхицина, приводит к изменению плоидности растений и проявлению отличительных морфологических признаков. Наибольшее количество подобных растений наблюдали при обработке растений раствором колхицина в концентрациях 0,2 и 0,3 %. Оптимальной фазой для обработки является фаза семядольных листьев, причем однократная.

Получение новых сортов, перспективных форм, гибридов возможно не только при помощи полиплоидии и мутагенеза, но и при отдаленной гибридизации. У четырех видов рода *Mimulus*: *M. x burnetti*, *M. luteus*, *M. cardinalis*, *M. aurantiacus var. grandiflorus* проведены прямые и обратные скрещивания по диаллельной схеме 4x4. Через год из полученных семян выращено гибридное потомство и проведена оценка жизнеспособности пыльцы. Затем у полученного семенного потомства проведена оценка фертильности пыльцы (таблица 9).

Таблица 9 – Результаты межвидовой гибридизации среди видов рода *Mimulus* по схеме диаллельных скрещиваний (4x4), (2020 год)

♀	♂	МБ	МЖ	МК-1	МК-2
МБ*		***	F+	F+	–
МЖ		F+	***	–	F+
МК-1		–	F+	***	S+
МК-2		S+	–	S+	***

*Примечание – *** – самоопыление; «+» – эффективное опыление, завязалась коробочка с семенами; «–» не эффективное опыление. Виды рода Мимулюс: МБ – М. Бурнетти; МЖ – М. жёлтый; МК-1 – М. крапчатый; МК-2 – М. крупноцветковый. S – стерильная комбинация (коробочка образовалась, но в ней отсутствуют семена); F – фертильная комбинация (полноценная коробочка с семенами)

Комбинации скрещиваний, у которых не образовалось семян, обозначенные, как S (стерильные), в дальнейших испытаниях участие не принимали, так как отсутствовали полноценные гибридные семена, и данная комбинация в дальнейшем не рассматривалась.

При скрещивании различных видов, также проявляется явление гетерозиса. Размеры цветка у полученных комбинаций гибридных скрещиваний составляют около 5 см, в то время как у исходных видов 1,5–2,5 см (рисунок 11).



Рисунок 11 – Цветок гибридного сеянца комбинации F_1 МБХМК-1 (слева), исходные родительские виды: *M. cardinalis*, *M. x burnetti*, *M. luteus* (справа)

По результатам прямых и обратных диаллельных скрещиваний получено пять фертильных межвидовых гибридов: F_1 МЖХМК-2; F_1 МК-1ХМЖ; F_1 МБХМК-1; F_1 МЖХМБ-1; F_1 МБХМЖ, которые приняли участие в дальнейших комплексных испытаниях. Фертильность пыльцы полученных гибридов определяли ацетокарминовым методом (рисунок 12).



F_1 МЖХМК-2

F_1 МК-1ХМЖ

F_1 МЖХМБ-1

F_1 МБХМЖ

Рисунок 12 – Перспективные межвидовые гибриды у рода *Mimulus*: F_1 МЖХМК-2; F_1 МК-1ХМЖ; F_1 МЖХМБ-1; F_1 МБХМЖ

В связи с успешной межвидовой гибридизацией, в дальнейшем исследовании изучили возможность межродовой отдалённой гибридизации. В исследовании приняли участие 10 наиболее перспективных видов из 10 родов.

Успех опыления при отдаленной гибридизации зависит не только от хромосомного набора скрещиваемых видов, но и от соотношения длины пестиков скрещиваемых цветков. Желательно, чтобы у вида, выбранного в качестве материнского компонента, пестик был короче, чем у отцовского растения, в таком случае пыльцевые трубки быстрее достигают завязи и эффективность опыления выше. В нашем случае длина пестиков у видов *Antirrhinum* и *Asarina* оказалась примерно одинаковой, поэтому при проведении гейтеногамного опыления в бутонах успешно получены прямой и обратный гибриды.

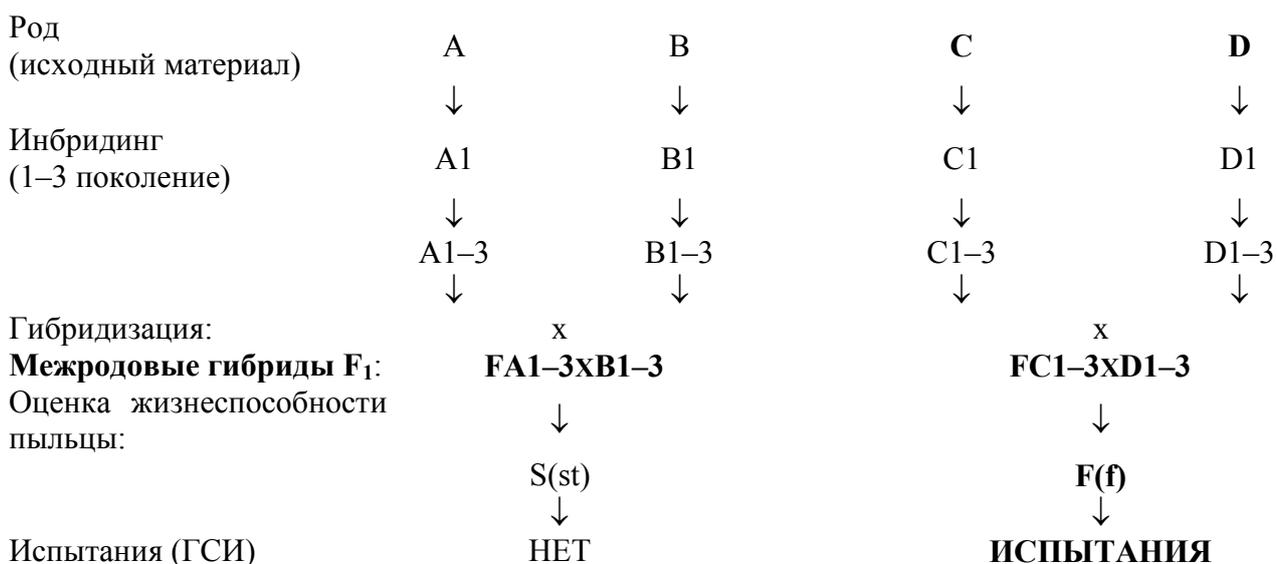
Виды, имеющие очень мелкий цветок, из данного блока исследования исключены, в связи с тем, что являются очень трудоёмкими для проведения ручного опыления. Проведены прямые и обратные межвидовые скрещивания по диаллельной схеме 10×10 (таблица 10).

Таблица 10 – Результаты межродовой гибридизации представителей порядка *Lamiales* по схеме диаллельных скрещиваний (10×10)

♀ ♂	РБ-5	НПР-1	ПХК-1	МБ	Аз-С7	ДР-1	Тор-С3	ЛМ-2	М-1	ББ-4
РБ-5	***				+F		+S	+S		
НПР-1		***								
ПХК-1			***							
МБ				***	+S					
Аз-С7	+F				***					
ДР-1						***			+S	
Тор-С3	+S						***			
ЛМ-2	+S							***		
М-1									***	
ББ-4						+S				***

*Примечание – *** - самоопыление; и.л. - инбредная линия: РБ-5 – и.л. антирринума большого; НПР-1 – и.л. наперстянки пурпурной; ПХК-1 – и.л. пенстемона Хартвейга; МБ – и.л. мимулюса Бурнетти; Аз-С7 – и.л. азарины лазящей; ДР-1 – и.л. диасции бородчатой; Тор-С3 – и.л. торении Фуранье; ЛМ-2 – и.л. льнянки марокканской; М – и.л. мазуса ползучего; ББ-4 – и.л. бакопы раскидистой. Знаком «плюс» отмечены успешные скрещивания и завязавшиеся коробочки с семенами, знаком «минус» отмечены коробочки без семян. «F» – полученное потомство имеет фертильную пыльцу, «S» – полученное потомство имеет стерильную пыльцу.

Приведена схема селекционного процесса получения двухлинейных межродовых гибридов у представителей порядка *Lamiales* на основе самонесовместимости. В отличие от простой гибридизации, инбридинг применяли только до третьего поколения, чтобы избежать накопления негативных факторов, способных ослабить растения и повлиять на эффективность отдалённых скрещиваний (рисунок 13).



*Примечания: А 1-3 – инбредное потомство (1-3 поколение) растения рода А; **FA1–3xB1–3** – межродовой гибрид; S (st) – стерильная комбинация скрещиваний; **F(f)** – фертильная комбинация скрещиваний; **ИСПЫТАНИЯ** – оценка полученных гибридов по хозяйственным ценным признакам и методике ГСИ (Госсортоиспытания)

Рисунок 13 – Схема селекционного процесса создания двухлинейных межродовых гибридов

По результатам полученных данных, установлена возможность получения девяти успешных гибридных комбинации, самое большое количество успешных комбинаций (3) отмечено при скрещивании линии РБ-5 *Antirrhinum majus* в качестве отцовского и материнского компонента, а также (2) при использовании линии Аз-С7 у *Asarina scandens* в качестве отцовского компонента. Успешными оказались как прямые, так и обратные скрещивания в данной комбинации скрещиваний (рисунок 14-17).



Рисунок 14 – Межродовые гибриды *Antirrhinum* и *Asarina* (слева): F₁АзС7×РБ-5; F₁РБ-5×АзС7, родительские линии (справа): Аз-С7, РБ-5



Рисунок 15 – Межродовой гибриды F₁РБ-5×АзС7



Рисунок 16 – Фертильная пыльца гибридной комбинации F₁РБ-5×АзС7 (окрашивание ацетокармином)



Рисунок 17 – Межродовой гибриды F₁АзС7×РБ-5

Проведена оценка фертильности пыльцы, полученных гибридных комбинаций, для дальнейших испытаний рекомендованы следующие гибридные комбинации – F₁АзС7×РБ-5; F₁РБ-5×АзС7. Оценка 5 межвидовых и 2 межродовых гибридов по хозяйственно ценным и декоративным признакам проведена в условиях открытого грунта на испытательном участке. Полученные гибридные комбинации по методике государственного сортоиспытания (ГСИ) набрали 80 – 85 баллов (рисунки 15 - 17).

7. СЕЛЕКЦИОННО-ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЁМЫ ВЫРАЩИВАНИЯ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ ПОРЯДКА *LAMIALES*

Инбредные родительские линии у некоторых изученных видов (*Angelonia angustifolia*, *Torenia fournieri*, *Verbascum phoenicum*, *Nemesia strumosa*, *Vasopa diffusa*) достаточно сложно размножить и поддерживать в условиях защищенного грунта. В связи с этим, массовое размножение инбредных линий возможно на специальных изолированных участках – изоточках или путём вегетативного размножения, способом «зеленого черенкования» или по современной технологии *in vitro*. Такой способ размножения существенно сокращает (на 4–6 недель) сроки выращивания инбредных самонесовместимых родительских линий.

Все изученные виды являются перекрёстноопыляемыми, поэтому минимальное расстояние между изоточками по пересечённой местности должно составлять не менее 3 км. В конце каждого вегетационного периода, после массового сбора семян, проводят проверку инбредных линий на чистоту и однородность по хозяйственно ценным и декоративным признакам. При необходимости проводят одну - две сортовые прочистки за сезон.

Подбор субстрата и его компонентов для выращивания инбредных растений очень важно для дальнейших этапов селекции. Добавление в субстрат вермикулита в соотношении 1:3 улучшает свойства субстрата и приводит к существенному увеличению числа цветков на растении, а добавление бентонитовой глины хорошо и надолго обеззараживает субстрат.

Для самонесовместимых инбредных родительских линий, в связи с инбредной депрессией и сильным снижением устойчивости к болезням и вредителям, особенно на стадии посевов и рассады, рекомендуется высокий агротехнический фон, применение стимуляторов, подкормок, своевременные меры борьбы с вредителями и болезнями. Особенно важно проведение данных мероприятий при массовом размножении линий, имеющих высокую степень самонесовместимости. Высокоэффективной на этапе размножения инбредных линий оказалась группа препаратов («Бутон», «Цветень», «Циркон», «Эпин - Экстра», «Атлет»), стимулирующих цветение и плодоношение, снимающих послепересадочный стресс, предотвращающих вытягивание побегов. Растения большинства обработанных инбредных линий переходили в фазу начала цветения на 10–14 дней раньше, завязывание семян происходило у них в более короткие сроки, чем у растений без обработки.

Продолжительность периода цветения – один из наиболее важных селекционных признаков. Из всех изученных стимуляторов препарат «Бутон» оказался наиболее эффективным при размножении самонесовместимых инбредных линий.

Одним из важных селекционных признаков является фаза «Продолжительность цветения, суток», у всех изучаемых видов доля влияния фактора обработки достаточно высока и составила: у линии ПХ-1 – 55 %, ЗК-5 – 33 %, НЗ-3 – 48 %, МГ-10 – 28 %. У *Penstemon hartwegii* этот период увеличился на 17,1 суток, у *Zaluzianskia capensis* на – 13,3 суток, у *Nemesia strumosa* на 3,5 суток, у *Mimulus x hybridus* на 1,8 суток. Таким образом,

однократная обработка растений инбредных линий (ПХ-1, ЗК-5, НЗ-3, МГ-10) препаратом «Бутон» оказала существенное и достоверное влияние на изученный признак «Продолжительность цветения, дней», у всех изученных видов (таблица 11).

Таблица 11 – Изучение влияния обработки препаратом «Бутон» на фазу «Продолжительность цветения, суток» у инбредных линий изучаемых 4 видов (2018–2019 годы)

Кратность обработок	ПХ-1	ЗК-5	НЗ-3	МГ-10
Без обработки	55,6	73,7	47,9	46,7
Однократно	72,7	87	51,4	48,5
НСР ₀₅	9,6	11,3	2,4	1,2
Доля влияния фактора, %	55	33	48	28

Примечание – «Без обработки» – контроль, вариант без обработки препаратом «Бутон»; «←» влияние фактора отсутствует.

При обработке препаратом существенно увеличилась высота растений у *Penstemon hartwegii*, *Mimulus x hybridus*; диаметр растения и количество соцветий и цветков на растении у *Zaluzianskia capensis*, *Nemesia strumosa* и *Mimulus x hybridus*; увеличились размеры соцветия у *Penstemon hartwegii* и *Zaluzianskia capensis*.

Поскольку производителем препарата «Бутон» рекомендована двух-четырёхкратная обработка, по результатам дисперсионного анализа при черехкратной обработке получены следующие результаты: 31% - доля влияния генотипа растения (вида) на признак «Число цветков на растении, штук»; 39% - доля влияния генотипа на признак «Цветение, суток»; 72% - доля влияния генотипа на признак «Длина соцветия, см».

Для большинства инбредных линий рекомендуется двукратная и четырёхкратная обработка препаратом «Бутон» в фазу начала бутонизации, которая повышает устойчивость и общую декоративность растений.

Группа препаратов «Атлет» и «Регги», замедляющих вытягивание междоузлий и полегание побегов, оказала сильное воздействие на растения инбредных линий, в формировании компактных и кустистых растений, не требующих трудоёмкого приема – прищипки.

Рекомендуемая производителем, двукратная обработка препаратом «Бутон» оказала положительное достоверное влияние на большинство важных хозяйственно ценных и декоративных признаков как у растений инбредных линий, так и полученного селекционного материала.

При оценке экономической эффективности выявлено, что большинство трудоёмких процессов необходимо механизировать, применяя высокопроизводительную посевную и рассадную линию *Urbinati Alfa* и комплекс для набивки кассет *Urbinati RN12*.

В современных условиях возможна полная механизация большинства перечисленных процессов выращивания. В Белоруссии по итальянской технологии производят рассадопосадочный комплекс *Urbanati Alfa*, с

производительностью 1200 палеток в смену, который применяется для выращивания рассады как цветочных, так и овощных культур, при сходстве технологий посева. Рентабельность по продажам рассады цветочных культур с применением данного комплекса составила 88,8%.

Применение данной посевной линии возможно только при её 100% загрузке в периоды массового посева семян и выращивания рассады. В изученном хозяйстве данный комплекс при загруженности в течение двух весенних месяцев, оказался рентабельным, при этом важно учитывать, чтобы технология посева, размер посевных ячеек, параметры выращиваемых культур и технология высадки совпадали, чтобы не перекалибровывать технику под каждую отдельную культуру.

8. ОЦЕНКА ДЕКОРАТИВНЫХ И ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У НАИБОЛЕЕ ПЕРСПЕКТИВНЫХ РОДИТЕЛЬСКИХ ЛИНИЙ, СОРТОВ И ГИБРИДОВ

При оценке полученного селекционного материала использована и оптимизирована комплексная методика, основанная на методике сравнительной сортооценки декоративных культур Былова и методикой оценки декоративных культур Государственного сортоиспытания (ГСИ). Применение комплексной оценки упрощает отбор и позволяет выделить лучшие по декоративным признакам родительские линии и сорта, наиболее полно отвечающие требованиям современного производства.

За годы исследований создано 55 родительских линий у 13 видов, 12 родов декоративных представителей порядка *Lamiales*. Из них, 12 линий рекомендованы, как высокоперспективные для создания F₁ гибридов, 7 линий рекомендованы как кандидаты в сорта, получено 7 ценных гетерозисных гибридов, среди них 5 межвидовых у рода *Mimulus* и 2 межродовых (между родами *Antirrhinum* и *Asarina*). Проведена комплексная оценка декоративности, перспективности и направлений использования всех родительских линий, полученных на основе исходного материала.

Ценные и перспективные для дальнейшей селекции виды и их линии, сорта, гибриды набрали по результатам комплексной оценки более 100 баллов, причём для рекомендации в массовое производство необходимо набрать от 130 баллов. Рекомендуемые виды, линии, сорта, гибриды относятся только к первой группе перспективности. Первая группа перспективности означает, что оцениваемый селекционный материал может быть использован в массовом производстве, озеленении, селекции, без каких-либо ограничений. В данную группу вошли следующие виды: *Asarina scandens*, *Angelonia angustifolia*, *Penstemon x hybridus*, *Penstemon hartwegii*, *Antirrhinum majus*, *Torenia fournieri*, *Nemesia strumosa*, *Digitalis purpurea*. Все они, по результатам комплексной оценки и по сумме набранных баллов рекомендованы для массового производства и городского озеленения, как набравшие более 130 баллов, по результатам комплексной оценки.

Во вторую группу перспективности вошли следующие виды, их линии, сорта, гибриды: *Vacopa diffusa*, *Veronica spicata*, *Diascia barberae*, *Verbascum phoenicum*, *Mimulus x hybridus*. Это означает, что данный селекционный

материал, возможно, применять в дальнейшей селекции, а в озеленении с ограничением, в основном, с учётом их требовательности к условиям выращивания. Для данных видов, в целях повышения декоративности, следует применять двукратную обработку препаратом «Бутон».

По результатам проведённой селекционной работы для массового производства и целей городского озеленения и дальнейшей селекционной работы рекомендуются: гибриды *Asarina* и *Antirrhinum* F₁ АЗС7хР-5 и F₁ РБ-5хАЗС7; кандидаты в сорта у *Veronica spicata* – «Синева ТСХА» и «Розочка ТСХА»; 16 *родительских* линий *Antirrhinum majus*; кандидаты в сорта у *Antirrhinum majus*– «Тетра Махаон» и «Тетра Рубин»; линия *Digitalis purpurea* НП-2; кандидаты в сорта *Nemesia strumosa* «Эльф ТСХА», «Дочь красной вдовы ТСХА»; линия Р-4 *Penstemon x hybridus*; линия *Penstemon hartwegii*; линия *Torenia fournieri* ТФ-7.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований подробно изучены морфологические и фенологические особенности, биология цветения, проявление самонесовместимости, механизм опыления, фертильность пыльцы, агротехнические и селекционно-технологические особенности выращивания у 20 видов, 18 родов 4 семейств травянистых однолетних растений порядка *Lamiales*.

Полученные данные и разработанные схемы селекционного процесса можно с успехом применять для дальнейшего селекционного процесса, проведения отборов, скрещиваний, отдалённой гибридизации, в целом для получения новых сортов и перспективных гибридов у цветочных культур с гаметофитным типом несовместимости.

По комплексу морфологических, фенологических, хозяйственно ценных признаков изученные виды разделены на три группы по признаку «Высота растений, см», который тесно связан с направлением использования (универсальное, озеленение, срезка). Установлена корреляционная связь между изученными признаками.

Корреляционная связь ($r \geq 0,5$) установлена между следующими признаками: «Продолжительность цветения, сутки» и «Продолжительность вегетации, сутки»; «Декоративность по методике ГСИ, балл» и «Продолжительность вегетации, сутки»; «Срок хранения пыльцы, сутки» и «Количество семян в одной коробочке, штук». Сильная связь ($r = 0,8$ и более) отмечена между признаками «Фертильность пыльцы, %» и «Срок хранения пыльцы, сутки»; «Продолжительность вегетации, сутки» и «Фаза посев – начало цветения, сутки», причем, чем сильнее связь, тем теснее связаны между собой данные признаки. Таким образом, при подборе родительских пар для скрещиваний важно подбирать родительские линии с сильно коррелирующими признаками, а также учитывать признаки, которые имеет среднюю и слабую и отрицательную корреляцию.

Установлено, что в пределах рода форма пыльцевых зёрен у видов одинаковая, однако их размер достоверно отличается. У низких по высоте растений, с более мелкими по размеру генеративными органами цветка,

образуется более крупная пыльца.

Фертильность пыльцы, при непродолжительном хранении в условиях комнатной температуры помещения, составляет максимум 30 суток. Для проведения отдалённой гибридизации возможно использовать длительное хранение в эксикаторе, с предварительным подсушиванием пыльцы.

Температура и влажность воздуха на момент цветения растений оказывали существенное влияние на фертильность пыльцы, которая в период цветения составляла 40–90%. Если фертильность составляет более 60%, этого достаточно для продолжительного хранения и проведения эффективного опыления. При низких показателях фертильности у рода *Penstemon*, а также при высокой степени самонесовместимости, рекомендуется способ размножения «метод зелёного черенкования» для поддержания и массового размножения инбредных родительских линий.

Подтверждён тип самонесовместимости у семейств и установлен у родов: *Antirrhinum*, *Torenia*, *Vacopa*, *Diascia*, *Digitalis*. Так как перечисленные роды относятся к семействам порядка *Lamiales*, а именно: *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae*, *Linderniaceae*, *Phrymaceae*, это позволяет сделать вывод о том, что гаметофитный тип самонесовместимости характерен для всего порядка в целом.

Для успешного проведения самоопыления на основе самонесовместимости применяется гейтеногамное опыление бутонов за сутки до раскрытия цветка. На скорость раскрытия цветков существенно влияет генотип растения и факторы среды (температура и влажность воздуха на момент цветения и опыления). Высокая скорость раскрытия цветков (2 цветка за сутки) отмечена у видов с тёмной окраской цветка (*Antirrhinum majus*, *Digitalis purpurea*, *Penstemon Hartwegii*, *Angelonia angustifolia*, *Torenia fournieri*). Средняя продолжительность цветения одного цветка без опыления, с изоляцией, составляет от 4 до 10 суток и зависит от генотипа растения и условий выращивания. Проявление самонесовместимости волнообразное: наиболее сильное проявление отмечено в фазу начала цветения, заметное снижение происходит в фазу бутонизации (за сутки до раскрытия цветка) и в старом, предварительно изолированном от попадания чужеродной пыльцы, цветке.

С целью изучения проявления гаметофитной самонесовместимости изучен рост пыльцевых трубок в тканях пестика и на питательных средах. У представителей порядка *Lamiales* установлен гаметофитный тип самонесовместимости. Пыльца всех изученных видов проросла на рыльце пестика, как при совместимом, так и несовместимом опылении. При самонесовместимом опылении, своей пыльцой (автогамное), пыльцевые трубки прекращали свой рост через 24 часа. Ингибирование (торможение роста) у большинства изучаемых видов происходило в области нижней трети длины пестика. При самонесовместимом опылении концы пыльцевых трубок разветвлялись (*Antirrhinum majus*), раздувались (*Penstemon x hybridus*), растворялись в тканях пестика у большинства изученных видов.

Для самосовместимого и самонесовместимого опыления рассчитан коэффициент торможения (Кт) роста пыльцевых трубок в тканях пестика. При

оптимальном подборе условий проращивания, препятствий для роста пыльцевых трубок нет. Наибольшей длины пыльцевые трубки достигают при перекрестном опылении у видов с длинным столбиком (*Antirrhinum*, *Penstemon*, *Digitalis*), а наименьшая длина трубок отмечена у видов с коротким столбиком (*Cymbalaria*, *Linaria*, *Nemesia*). Эту особенность можно с успехом применять при отдаленной гибридизации для подбора родительских линий. В качестве материнской линии используются виды с более коротким пестиком, чем виды отцовской линии.

У видов, способных к частичному самоопылению длина пыльцевых трубок больше в тканях пестика, и они проникают глубже, чем у видов с ярко выраженной самонесовместимостью. Выявлено, что ингибирование роста пыльцевых трубок, происходит через 24 - 48 часов при самоопылении. При перекрестном опылении трубки растут быстро и достигают завязи через 2–4 часа от момента опыления (*Antirrhinum*, *Cymbalaria*), через 6 часов (*Asarina*, *Mimulus*, *Digitalis*, *Torenia*), через 8 часов (*Diascia*, *Linaria*, *Nemesia*), 12 часов (*Penstemon*). При совместимом опылении максимальное время роста пыльцевых трубок составляет 12 часов, минимальное 2 часа. Быстрый рост пыльцевых трубок связан с отсутствием механических препятствий (пучки, тяжи, каллозные пробки) и выделением фитогормонов и сахаров тканями пестика.

Для стимулирования прорастания пыльцевых трубок у видов из родов с высокой степенью несовместимости (*Linaria*, *Verbascum*, *Diascia*) в питательную среду на основе 1% агар-агара с концентрацией сахарозы 15% добавляли гормоны – ИУК, 2,4-Д, кинетин. Наиболее эффективным был ауксин ИУК (индолилуксусная кислота). Активный рост пыльцевых трубок у *Antirrhinum majus* отмечен на питательной среде с концентрацией сахарозы 15 и 30% и с добавлением ауксинов – дихлорфеноксиуксусной (2,4-Д) и ИУК, кинетина, смеси индолилуксусной кислоты и кинетина у *Asarina scandens*, *Zaluzianskya capensis*.

Рекомендации селекционному процессу и производству. Селекционный процесс с декоративными цветочными представителями порядка *Lamiales* следует проводить на основе гаметофитной самонесовместимости, путём создания инбредных родительских линий 5-6-го поколения.

При гаметофитном типе самонесовместимости самоопыление следует проводить в фазу окрашенного бутона, за сутки до раскрытия цветка. В этот момент самонесовместимость снижена, и возможно провести эффективное опыление. Доля завязавшихся семян должна составлять не менее 40 % от числа семян, полученных при перекрестном опылении, это необходимо для дальнейшего размножения и поддержания инбредных линий (Патент на изобретение № 2608507 «Способ опыления линий петунии с гаметофитным типом самонесовместимости»).

На всех этапах селекционного процесса при создании сортов использовался индивидуальный отбор по хозяйственно ценным и декоративным признакам (АС № 48026 Антирринум Рубиновая Звезда; АС № 48030 Антирринум Махаон; АС № 60280 Антирринум Цвет Сакуры, Патент № 7038 Антирринум *Antirrhinum majus* L. Цвет Сакуры).

Родительские линии, полученные на основе самонесовместимости,

создаются путём инбридинга до 5–6 поколения. Проведение инбридинга возможно у видов из родов с крупными генеративными органами: *Antirrhinum*, *Digitalis*, *Chelone*, *Asarina*, *Mimulus*, *Penstemon*. Процесс создания инбредных родительских линий оптимально проводить в условиях защищенного грунта, постоянно оценивая степень несовместимости, вероятность инбредной депрессии, накопление других нежелательных признаков. У видов с небольшими по размеру цветками (*Nemesia strumosa*, *Angelonia angustifolia*, *Diascia barberae*, *Chenorinum origanifolium*) инбридинг рекомендуется проводить на изоточках, в условиях открытого грунта, с учётом пространственной изоляции (более 1–3 км по пересечённой местности).

В связи с высокой степенью самонесовместимости у видов (*Angelonia angustifolia*, *Torenia fournieri*, *Verbascum thapsus*, *Nemesia strumosa*, *Vasopa diffusa*, *Penstemon hartwegii*), массовое размножение инбредных линий возможно на специальных изолированных участках – изоточках или путём вегетативного размножения по технологии зелёного черенкования и ускоренного размножения – *in vitro*, что существенно сокращает (на 4–6 недель) сроки выращивания инбредных родительских линий и значительно увеличивает количество растений родительских линий для последующих скрещиваний (Патент на изобретение № 2743966 «Способ клонального микроразмножения флокса метельчатого»).

Для поддержания инбредных линий, в условиях защищенного грунта разработана специальная агротехника, включающая в себя обработки стимуляторами роста, для снятия инбредной депрессии, послепересадочного стресса, влияния негативных факторов (резкое повышение температуры, засуха, переувлажнение), подбор оптимальных по составу субстратов для выращивания, прищипка и другие приёмы выращивания.

В качестве субстрата для выращивания инбредных линий рекомендуется минерализованный низинный торф с добавлением вермикулита, как влагоудерживающего и разрыхляющего компонента в соотношении 1:3, а также бентонитовой глины для обеззараживания субстрата.

Оптимизированная нами схема селекционного процесса на основе гаметофитной самонесовместимости, разработанная А.В. Крючковым (2005), может с успехом применяться для перекрёстноопыляемых цветочных культур при создании новых гибридов. Оптимизация заключалась в исключении потомства, полученного от взаимного опыления сибсов с последующей оценкой комбинационной способности созданных родительских линий.

Разработанная схема селекционного процесса создания двухлинейных, межвидовых и межродовых гибридов на основе самонесовместимости позволила получить ценные гибридные комбинации: межродовой гибрид *Asarina* × *Antirrhinum* (F₁АзС7×РБ-5); *Antirrhinum* × *Asarina* (F₁РБ-5×АзС7); пять фертильных межвидовых гибрида F₁ у *Mimulus* (F₁ МЖ×МК-2; F₁ МК-1×МЖ; F₁ МБ×МК-1; F₁ МЖ×МБ-1; F₁ МБ×МЖ). Кроме перечисленных гибридов получены: у *Veronica spicata* – кандидаты в сорта «Синева ТСХА» и «Розочка ТСХА»; у *Antirrhinum majus* – 16 родительских линий; у *Digitalis purpurea* – линия НП-2; у *Nemesia strumosa* – кандидаты в сорта «Эльф ТСХА»,

«Дочь Красной Вдовы ТСХА»; у *Penstemon hartwegii* – линия Р-4; у *Torenia fournieri* – линия ТФ-7.

Применение двухлинейной схемы на основе самонесовместимости позволило получить, зарегистрировать и запатентовать у *Antirrhinum majus* высокорослые гибриды срезочного размножения: F₁ Артур (АС № 48032), F₁ Гошенька (АС № 48028).

Для получения высокодекоративных тетраплоидных растений применялся метод полиплоидии, основанный на обработке семян в фазу первых семядольных листьев различными концентрациями водного раствора колхицина. Применение косвенного метода по изменению числа хлоропластов в замыкающих клетках устьиц в сочетании с визуальной оценкой видимых изменений помогает уменьшить трудоёмкость определения наличия полиплоидии прямым методом (подсчёт хромосом в корневой меристеме) у изученных видов. На примере модельного объекта *Antirrhinum majus* установлено, что число хлоропластов в замыкающих клетках устьиц у диплоидных растений составило 14 штук, а у полиплоидных – 28 штук на одну устьичную клетку. При помощи полиплоидии получен и зарегистрирован тетраплоидный сорт Махаон (АС №48030).

Для получения жизнеспособных тетраплоидных растений необходимо проводить однократную обработку водным раствором колхицина в концентрациях: 0,05; 0,1; 0,2 в фазу семядольных листьев. Получение тетраплоидных растений подтверждается только прямым методом путём подсчета хромосом в клетках корневых меристем. Оценку полученных результатов, возможно, проводить визуально в условиях открытого грунта, по соответствующим признакам: изменение высоты растений; изменение размеров цветка или листа; изменение длины междоузлий; выпадения растений.

На основе полиплоидии получены ценные кандидаты в сорта у *Antirrhinum majus* – «Тетра Махаон» и «Тетра Рубин», которые рекомендуется применять в озеленении и на срез. Необходимо массово размножать полученные тетраплоидные сорта у *Antirrhinum* и *Mimulus*, диплоидные сорта *Verbascum*, *Veronica*, *Nemesia* наряду с гибридами F₁, так как они имеют менее затратное производство и высокий декоративный эффект при использовании в озеленении.

На всех этапах селекционного процесса применяли оптимизированную комплексную методику, основанную на методике сравнительной сортооценки декоративных культур В.Н. Былова и методике оценки декоративных культур государственного сортоиспытания (ГСИ). Ценные и перспективные для дальнейшей селекции линии, сорта, гибриды, набравшие по результатам комплексной оценки более 130 баллов, рекомендуются для массового производства.

В результате гибридных скрещиваний получено 5 межвидовых гибридов у видов *Mimulus* и 2 межродовых между родами *Asarina* × *Antirrhinum*, которые успешно прошли испытания по методике государственного сортоиспытания и набрали высокие баллы при оценке на хозяйственно ценные и декоративные качества и рекомендуются для промышленного производства.

Для получения новых сортов и гибридов у представителей порядка *Lamiales* следует применять методы селекции: отбор, инбридинг, полиплоидия, мутагенез, отдаленная гибридизация. Все перечисленные методы с успехом отработаны на модельном объекте – *Antirrhinum majus*, его линиях, сортах и гибридах, а также на 19 видах из порядка *Lamiales*.

Созданный селекционный материал включает 55 родительских линий у 13 видов, 12 родов декоративных представителей 4 семейств порядка *Lamiales*. Для создания F₁ гибридов рекомендуются, как перспективные 16 родительских линий; 7 линий как кандидаты в сорта, а также 7 гетерозисных гибридов, среди них 5 межвидовых гибридов и 2 межродовых гибрида.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. Ханбабаева, О.Е. Влияние различных типов изоляторов на завязываемость семян львиного зева (*Antirrhinum majus* L.) / О.Е. Ханбабаева, А.В. Исачкин // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2010. - № 5. – С.115-120.
2. Ханбабаева, О.Е. Влияние факторов среды на завязываемость семян у линий высокорослого львиного зева (*Antirrhinum majus* L.) / О.Е. Ханбабаева, А.В. Исачкин // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2012. - № 2. – С.87-93.
3. Ханбабаева, О.Е. Изучение биологии цветения и опыления сортов и линий карликового львиного зева (*Antirrhinum majus* L.) / О.Е. Ханбабаева, В.Д. Богданова, Е.Г. Заренкова // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2013. - № 5. – С.92-100.
4. Ханбабаева, О.Е. Изучение влияния обработок водным раствором колхицина на изменение признаков у двух садовых групп львиного зева (*Antirrhinum majus* L.) / О.Е. Ханбабаева, А.В. Исачкин, А.А. Соловьёв, В.Д. Богданова, Е.Г. Заренкова // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2014. - № 4. – С. 5-17.
5. Ханбабаева, О.Е. Особенности селекционной работы с линиями Пенстемона Хартвейга (*Penstemon hartwegii*) в условиях защищенного грунта / О.Е. Ханбабаева, Е.А. Козлова // Естественные и технические науки. – 2014. - № 9-10 (77). – С.72-76.
6. Ханбабаева, О.Е. Влияние обработки гиббереллиновыми кислотами на рост и развитие цветочных однолетних культур / О.Е. Ханбабаева, Е.А. Козлова, А.Е. Мацнева // Международный технико-экономический журнал. – 2015. - № 5. – С.100-106.
7. Ханбабаева, О.Е. Изучение самонесовместимости в связи с развитием мужского гаметофита у отдельных представителей семейства Норичниковые (*Scrophulariaceae* Juss.) / О.Е. Ханбабаева // Международный научный журнал. – 2016.- №2. – С.62-67.
8. Ханбабаева, О.Е. Изучение биологических особенностей однолетних цветочных культур при различных типах посадки / О.Е. Ханбабаева, И.В. Берёзкина, А.С. Мазаева // Научная жизнь. – 2018. – № 8. – С.97-105.
9. Ханбабаева, О.Е. Изучение вопросов хранения пыльцы в связи с межвидовой гибридизацией у декоративных представителей семейства Норичниковые (*Scrophulariaceae* Juss.) / О.Е. Ханбабаева, И.В. Берёзкина, В.Н. Сорокопудов // Вестник КрасГАУ. – 2019. – № 8 (149). – С.40-46.
10. Ханбабаева О.Е., Разработка оптимальных условий длительного депонирования коллекции оздоровленных клонов флокса метельчатого (*Phlox paniculata* L. / О.Е. Ханбабаева, И.С. Ковалёва, А.Е. Мацнева // Вестник КрасГАУ. – 2019. – № 8 (149). – С.47-51.

Статьи в международных базах цитирований

1. Hanbabayeva, O.E. Selection of herbaceous plant assortment for park ground cover using plants of natural phytocoenosis / O.E. Hanbabayeva, S.N. Sclapakova, I.V. Beriozkina, V.N.

Sorokopudov, Ye.S. Lukashov // BIO Web of Conferences. Practical Conference «Agriculture and Food Security: Technology Innovation Markets Human Resources» (FIES 2019). – Т. 27. (2020). – P. 00246-00249 (WoS).

2. Khanbabayeva, O.E. Study of pollen fertility in flower annual crops in connection with breeding / O.E. Khanbabayeva, V.N. Sorokopudov, O.A. Sorokopudova, I.M. Bamatov, M.A. Takaeva // AIP Conference Proceedings, 2021, 2442, 020012 1. Сер. "I International Conference ASE-I - 2021: Applied Science and Engineering, ASE-I 2021" 2021. Издательство: American Institute of Physics Inc. Grozny, 25 июня 2021 года (Scopus).

3. Khanbabayeva, O.E. The study of phytoremediation ability and the decorative value of perennial herbaceous plants for landscaping the coastal zones of water bodies in Moscow / O.E. Khanbabayeva, D.V. Kalashnikov, V.N. Sorokopudov, O.A. Sorokopudova, I.M. Bamatov, // AIP Conference Proceedings, 2021, 2442, 020011. 1. Сер. "I International Conference ASE-I - 2021: Applied Science and Engineering, ASE-I 2021" 2021. Издательство: American Institute of Physics Inc. Grozny, 25 июня 2021 года (Scopus).

Монографии

1. Ханбабаева О.Е. Гаметофитная самонесовместимость в селекции львиного зева (*Antirrhinum majus* L.): Монография / О.Е. Ханбабаева. М.: Изд-во РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, 2011. – 143 с. ISBN 978-5-9675-0535-5.

2. Культура. Наука, Образование: актуальные вопросы: монография/ гл. редактор Г.Н. Петров. – Чебоксары: ИД «Среда», 2020. – 188 с.

Учебно-методические пособия

1. Ханбабаева О.Е., Иванова И.В. Декоративное садоводство с основами ландшафтного проектирования (часть II): учебное пособие. – М.: Издательство РГАУ-МСХА, 2013. – 179 с. ISBN 978-5-9675-0908-7.

2. Ханбабаева О.Е., Иванова И.В., Тазина С.В. Цветоводство с основами ландшафтного дизайна: учебное пособие. – М.: МЭСХ, 2019. – 150 с. ISBN 978-5-6042797-2-4.

3. Ханбабаева О.Е., Березкина И.В. Технологии вегетативного размножения многолетних лиан на примере клематиса: учебно-методическое пособие. М.: МЭСХ, 2020. – 96 с. ISBN 978-5-6044137-2-2.

4. Ханбабаева О.Е., Селехов А.Н., Ханбабаев Р.К. Комплексная оценка цветочного оформления многофункциональных парков города Москвы: учебно-методическое пособие. – М.: МЭСХ, 2021. – 80 с. ISBN 978-5-6044138-1-4.

5. Ханбабаева О.Е. Декоративное садоводство с основами ландшафтного проектирования: учебное пособие. – М.: ВНИИГиМ имени А.Н. Костякова, 2015. – 394 с. ISBN 978-5-9906859-5-6.

Патенты, авторские свидетельства

1. Ханбабаева О.Е., Мамонов Е.В. Авторское свидетельство № 48026 Антирринум РУБИНОВАЯ ЗВЕЗДА.

2. Ханбабаева О.Е., Мамонов Е.В. Авторское свидетельство № 48032 Антирринум АРТУР.

3. Ханбабаева О.Е., Мамонов Е.В. Авторское свидетельство № 48028 Антирринум ГОШЕНЬКА.

4. Ханбабаева О.Е., Мамонов Е.В. Авторское свидетельство № 48030 Антирринум МАХАОН.

5. Ханбабаева О.Е., Заренкова Е.Г. Патент на селекционное достижение № 7038 *Antirrhinum* (*Antirrhinum majus* L.) ЦВЕТ САКУРЫ.

6. Ханбабаева О.Е., Заренкова Е.Г. Авторское свидетельство № 60280 Антирринум ЦВЕТ САКУРЫ.

7. Ханбабаева О.Е., Мазаева А.С. Авторское свидетельство № 8057179. Флокс метельчатый ШУРОЧКА
8. Ханбабаева О.Е., Мазаева А.С. Авторское свидетельство № 8057178. Флокс метельчатый МАРГО.
9. Ханбабаева О.Е., Козлова Е.А. Патент на изобретение «Способ опыления линий петунии с гаметофитным типом самонесовместимости», RU 2608507 С1, Россия, 2017.
10. Ханбабаева О.Е., Мазаева А.С., Ковалёва И.С., Акимова С.В. Патент на изобретение «Способ клонального размножения флокса метельчатого», RU 2743966 С1, Россия, 2021.
11. Свидетельство о регистрации базы данных. Мультимедийное учебное пособие «Однолетние цветочные культуры». Номер свидетельства: RU 2013620651. Патентное ведомство: Россия Год публикации: 2013 Номер заявки: 2013620363. Дата регистрации: 17.04.2013. Ханбабаева, О.Е. Правообладатель: ФГБОУ ВО РГАУ МСХА им. К.А. Тимирязева.
12. Свидетельство о регистрации базы данных. Мультимедийное учебное пособие «Миксбордер» RU 2016620241 от 16.02.2016. Заявка № 2015621614 от 18.12.2015 Ханбабаева, О.Е. Правообладатель: ФГБОУ ВО РГАУ МСХА им. К.А. Тимирязева.
13. Свидетельство о регистрации базы данных Мультимедийное учебное пособие «Классификация декоративных растений» RU 2016620228 от 16.02.2016 Заявка № 2015621618 от 18.12.2015. Правообладатель: ФГБОУ ВО РГАУ МСХА им. К.А. Тимирязева.
14. Свидетельство о регистрации базы данных «Размножение декоративных растений». RU 2013620650 от 27.05.2013 Заявка № 2013620364 от 17.04.2013. Правообладатель: ФГБОУ ВО РГАУ МСХА им. К.А. Тимирязева/

Другие статьи и материалы конференций

1. Ханбабаева, О.Е., Влияние ретардантов на декоративность карликового львиного зева (*Antirrhinum majus* L.) / О.Е. Ханбабаева, Е.Г. Заренкова // Сборник статей. М.: РГАУ-МСХА, 2014. Издательство: Российский государственный аграрный университет - МСХА им. К.А. Тимирязева (Москва). – С.38-39.
2. Ханбабаева, О.Е., Анализ цветочного ассортимента растений средней полосы России на примере г. Апрелевка / О.Е. Ханбабаева, А.Д. Сычева // Вестник ландшафтной архитектуры. – 2017. – №11. – С.64-67.
3. Ханбабаева, О.Е., Анализ цветочного оформления на примере цветочных выставок города Москвы / О.Е. Ханбабаева, Е.С. Бессонова // Вестник ландшафтной архитектуры. – 2018. – №14. – С.26-30.
4. Ханбабаева, О.Е., Оптимизация условий культивирования сортов флокса метельчатого (*Phlox paniculata* L.) / О.Е. Ханбабаева, И.С. Ковалева, А.С. Мазаева, А.Е. Мацнева // Вестник курской государственной сельскохозяйственной академии. – 2018. – №9. – С.108-110.
5. Ханбабаева, О.Е. Оптимизация подбора ассортимента и колористика городских цветников г. Москвы / О.Е. Ханбабаева, И.В. Березкина // Естественные и технические науки. – 2019. – № 8 (134). – С.55-60.
6. Ханбабаева, О.Е., Розы канадской селекции в городском озеленении / О.Е. Ханбабаева // Тенденции развития науки и образования. – 2020. – № 65-1. – С. 40-42.
7. Ханбабаева, О.Е. Методика сравнительной сортооценки декоративных культур / О.Е. Ханбабаева, И.В. Березкина // Научная жизнь. – 2020. – Т.15. – № 6 (106). – С.105-115.
8. Ханбабаева, О.Е. Особенности селекционной работы с однолетними цветочными культурами на примере пенстемона Хартвейга / О.Е. Ханбабаева, В.И. Леунов // Тенденции развития науки и образования. – 2021. – № 73-1. – С. 114-117.