ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ –
МСХА ИМЕНИ К.А. ТИМИРЯЗЕВА»

На правах рукописи

ХАНБАБАЕВА ОЛЬГА ЕВГЕНЬЕВНА

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

06.01.05 – Селекция и семеноводство
сельскохозяйственных растений

Диссертация на соискание ученой степени
доктора сельскохозяйственных наук

Научные консультанты:
Исачкин Александр Викторович,
доктор сельскохозяйственных наук, профессор
Леунов Владимир Иванович,
доктор сельскохозяйственных наук, профессор

Москва – 2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 6
Глава 1 БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДЕКОРАТИВНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОРЯДКА ЯСНОТКОЦВЕТНЫЕ (LAMIALES BROMHEAD) В СЕЛЕКЦИИ И ОЗЕЛЕНЕНИИ 15
1.1 Характеристика и биологические особенности родов и видов порядка Яснотковые (Lamiales Bromhead) 16
1.1.1 Семейство Подорожниковые (*Plantaginaceae* Juss.) 19
1.1.2 Семейство Норичниковые (*Scrophulariaceae* Juss.) 20
1.1.3 Семейство Фримовые (*Phrymaceae* Schauer.) 22
1.1.4 Семейство Линдернеевые (*Linderniaceae* Borsch, Kai Müll & Eb. Fisch.) 23
1.2 Биологические особенности цветения и опыления декоративных представителей порядка Яснотковые (*Lamiales* Bromhead) 24
1.2.1 Биологические особенности цветения и опыления 24
1.2.2 Жизнеспособность пыльцы (фертильность, стерильность) в связи с селекцией 30
1.3 Генетические аспекты самонесовместимости у цветковых растений в связи с селекцией на декоративные качества 33
1.4 Создание исходного материала, основные методы селекции при создании сортов и гибридов у цветочных культур 37
1.4.1 Отбор в селекции цветочных культур 37
1.4.2 Селекция на основе гаметофитной самонесовместимости 39
1.4.3 Гибридизация 42
1.4.4 Мутагенез, как один из методов в селекции цветочных культур 47
1.4.5 Полиплоидия 50
1.5 Технологические особенности и приемы выращивания однолетних цветочных культур для селекционного процесса и озеленения 52
1.6 Оценка хозяйственно ценных и декоративных качеств цветочных культур 61
Заключение по главе 1 65

Глава 2 УСЛОВИЯ, МЕТОДЫ И ОБЪЕКТЫ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ 68
2.1 Условия проведения исследований 68
2.2 Объект и предметы исследований 75
2.3 Технология проведения опыления, способы изоляции цветков и соцветий 83
2.4 Методы, использованные в исследовании 87
Глава 3 ИЗУЧЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ И ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ И ИХ КОРРЕЛЯЦИИ У ИССЛЕДУЕМЫХ РОДОВ И ВИДОВ ДЛЯ ПОСЛЕДУЮЩЕЙ СЕЛЕКЦИИ 102
3.1 Изучение биологических и хозяйственно ценных признаков у наиболее перспективных родов и видов порядка Ясноткоцветные 102
3.2 Изучение корреляционных связей количественных и биолого-хозяйственных признаков у видов порядка Ясноткоцветные 110
Заключение по главе 3 113
Глава 4 ИЗУЧЕНИЕ ВОПРОСОВ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ПЫЛЬЦЫ ДЛЯ РАЗРАБОТКИ СПОСОБОВ ПОВЫШЕНИЯ ФЕРТИЛЬНОСТИ, ПРОДЛЕНИЯ СРОКОВ ОПЫЛЕНИЯ В СВЯЗИ С ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИЕЙ 116
4.1 Морфологические особенности пыльцы у изучаемых видов 116
4.1.1 Изучение строения пыльцевых зерен 121
4.2 Изучение жизнеспособности пыльцы, вопросов хранения в связи с отдаленной гибридизацией 123
4.3 Изучение жизнеспособности пыльцы в засимости от условий выращивания 131
4.4 Изучение роста пыльцевых трубок в тканях пестика при самонесовместимом и совместимом опылении 135
4.5 Изучение роста пыльцевых трубок на различных по составу питательных средах 142
Заключение по главе 4 145
Глава 5 СОЗДАНИЕ ГЕТЕРОЗИСНЫХ ГИБРИДОВ НА ОСНОВЕ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТИ 147
5.1 Схема селекционного процесса 147

5.2 Установление механизма и типа самонесовместимости, создание инбредных линий на основе гаметофитной самонесовместимости у родов и видов порядка Яснoткоцветные 153
5.3 Семенная продуктивность инбредных родительских линий изучаемых видов 159
5.4 Оценка комбинационной способности линий антирринума по важнейшим морфологическим признакам 165
Заключение по главе 5 173
Глава 6 МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ ПРИ СОЗДАНИИ НОВЫХ ПЕРСПЕКТИВНЫХ ГЕТЕРОЗИСНЫХ ГИБРИДОВ 175
6.1 Изучение и уточнение хромосомного набора у некоторых декоративных представителей порядка Яснoткоцветные 175
6.2 Полиплоидия. Оптимизация идентификации и получения полипоидов при помощи мутагенов 177
6.2.1 Получение полиплоидных форм косвенным методом 177
6.2.2 Получение полиплоидных форм прямым методом 183
6.3 Новые селекционные формы, выделенные в результате исследования 193
6.4 Отдаленная гибридизация 197
Заключение по главе 6 204
Глава 7 СЕЛЕКЦИОННО-ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ И ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОЦЕССЫ ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ ПОРЯДКА ЯСНОТКОЦВЕТНЫЕ 206
7.1 Селекционно-технологические аспекты: изоляция, изоточки, размножение инбредных линий 206
7.2 Технологические аспекты: агротехника инбредных линий и изучение влияния биологически активных веществ на рост и развитие растений инбредных линий в защищённом грунте 208
7.3 Оценка экономической эффективности выращивания рассады однолетних цветочных культур в условиях защищеннного грунта 229
Заключение по главе 7 236

Глава 8 ОЦЕНКА ДЕКОРАТИВНЫХ И ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У НАИБОЛЕЕ ПЕРСПЕКТИВНЫХ РОДИТЕЛЬСКИХ ЛИНИЙ, СОРТОВ И ГИБРИДОВ 238
8.1 Оценка декоративности представителей порядка Яснoткоцветные 238
8.2 Оценка хозяйственно ценных признаков исходного материала, родительских линий, сортов, гибридов 246
Заключение по главе 8 254
ЗАКЛЮЧЕНИЕ 256
ПЕРЕЧЕНЬ УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ И СОКРАЩЕНИЙ 264
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 265
ПРИЛОЖЕНИЯ 289

ВВЕДЕНИЕ

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

Данное исследование заключается в изучении механизмов проявления несовместимости при опылении, морфологии и жизнеспособности пыльцы, создании самонесовместимых инбредных родительских линий, а затем F_1 гибридов, комплексной оценке полученного селекционного материала.

В работе расширены знания по изучению биологических особенностей у 20 видов порядка *Lamiales,* в частности: биологии цветения, механизмам опыления, типу и степени самонесовместимости, завязываемости семян у родительских линий, вопросам хранения пыльцы, преодолению нескрещиваемости из-за различий в сроках цветения, с учетом гибридизации.

Оценка хозяйственно ценных, а в случае цветочных культур декоративных признаков, играет, несомненно, большую роль при создании новых сортов и гибридов. При проведении оценки декоративности большая часть признаков относится к качественным, а именно: окраска и форма цветка, листа, аромат, махровость. Хозяйственно ценные количественные признаки (размер цветка, листа, длина и количество цветоносов, цветков в соцветии) рассматриваются у декоративных растений с точки зрения общего декоративного эффекта и чаще всего выражаются в условных единицах (баллах).

Семеноводство главных цветочных культур порядка *Lamiales* ведется в США, Японии и Германии, частично в России. Селекцией и семеноводством некоторых изучаемых культур занимаются: компания «Гавриш», компания «Поиск», «НК Русский огород», ФГБНУ ФНЦО, Воронежская овощная опытная станция – филиал ФГБНУ ФНЦО, частные хозяйства юга России. Гибридное семеноводство декоративных травянистых растений в нашей стране практически не ве-

дется, хотя условия умеренной зоны подходят для него оптимально, поэтому исследования по созданию самонесовместимых линий и получению на их основе F_1 гибридов у цветочных культур порядка *Lamiales* актуальны в современных условиях. Вследствие этого, конкурентоспособное производство гибридных семян цветочных культур необходимо развивать и в нашей стране.

Степень разработанности темы. Биологические и морфологические особенности строения однолетних цветочных культур, разнообразие жизненных форм порядка *Lamiales* подробно изучены в работах: П.М. Жуковского, 1964; В.Г. Хржановского, 1976; В.В. Вакуленко, Е.Н. Зайцевой, Т.М. Клевенской, 1996; Е.С. Аксёнова, 1997; Е.Г. Колесниковой, 1998; Г.Д. Левко, 2001, 2003, 2005; М.А. Ващенко, 2004; К.В. Киселёвой, 2010; И.В. Берёзкиной, О.Е. Ханбабаевой, 2018; К.Г. Ткаченко, 2018, 2019, 2020; О.Ю. Васильевой, 2021. Особенности строения цветка и механизм опыления у декоративных цветочных культур описаны в трудах: И.В. Дрягиной, Д.Б. Кудрявец, 1980, 1986; Л.В. Ковалёвой, 1993, 2000; Е.Г. Колесниковой, 1998; Е.Г. Захаровой, 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, то для него разработаны генетические карты и проведено изучение наследования ценных признаков (Болховских З.В., 1969; Захаров Н.А., 1979; Ефремова Н.Н., 1999; Ханбабаева О.Е., 2008; Stubbe H., 1966; Harte C., 1974; Harrison B.J., Carpenter R., Tsianis M., 1999; Schroeder K., 1999; Martin W., 2003; Sanieewska A., 2004), изучено наследование окраски цветка (Ратькин А.В., 1979; Евдокимова Л.И., 1999; Левко Г.Д., Мамонов Е.В., Орлова Е.Е., 2003; Пшеницын Л.А., 2003), а также предложены селекционно-технологические приёмы выращивания для целей озеленения и на срез (Колесникова Е.Г., 1998; Острякова Г.В., 1979; Левко Г.Д., 2001). Современному сортименту однолетних цветочных культур, агротехнике, селекции и семеноводству антирринума большого посвящены исследования: Л.Н. Китаевой (1983); С.Н. Приходько (1985); R.Y. Iwata (1979); B.J. Glover, C. Martin (1998); M. Kretschmer (1989); S. Otto (2000); T. Nakayama (2002); D. Albach (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 Г.Я., Рашаль И.Д., Дишлер В.Я., 1978; Щербаков В.К., 1982; Китаева А.А., 1983; Петренко Н.А., 1983; Крючков А.В., Монахос Г.Ф., 1983).

Гибридное семеноводство антирринума, в основном проводится за рубежом, а в России сорта получают методом отбора (Дрягина И.В., Кудрявец Д.Б., 1986; Орлова Е.Е., Мамонов Е.В., Левко Г.Д., 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 Л.А., Милина Л.И., 1990; Удалова Е.Г., 2006; Трейвас Л.Ю., 2007; Соколова Л.М., 2011). В основном семеноводство у однолетних культур проводят методами индивидуального и массового отбора (Соболева Л.Е., 1987; Острякова Г.В., 1990; Сытов Б.А., 2000; Левко Г.Д., 2001).

Вопросы гетерозиса, полиплоидии и мутагенеза у декоративных культур достаточно подробно изучены в работах: И.В. Дрягиной, 1979; Г.В. Остряковой, 1979; Э. Галун, Р. Френкель, 1982. Получение тетраплоидных семян в условиях защищенного и открытого грунта отражены в исследованиях: Л. Хоуторн, Л. Поллард, 1975; И.В. Дрягиной, Д.Б. Кудрявец, 1986; S. Otto, 2000; D. Albach, 2009.

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

Селекция на основе самонесовместимости достаточно подробно изучена на примере овощных и плодовых культур, при этом очень мало работ посвящено изучению гаметофитной несовместимости у цветочных культур (Горенштейн Н.М., 1993; Ефремова Н.Н. 1999; Захарова Е.В., Ковалёва Л.В., Раки-

тин В.Ю., 1999). В целом изучению несовместимости у цветковых растений придается большое значение, о чём говорит ряд работ, касающихся генетики, физиологии и биохимии этого явления, причем некоторые работы посвящены переоценке моделей самонесовместимости (Мамонов Е.В., 1976; Жужжалова Т.П., 1983; Крючков А.В., Гутиэрес А., 1986; Суриков И.М., Вишнякова М.А., 1988; Ковалёва Л.В., Комарова Э.Н., 1993; Безбородова С.И., Захарова Е.В., 2002; Фисенко И.Н., 2003; Мамонов Е.В., Ханбабаева О.Е., 2006, 2007; Ханбабаева О.Е., 2008, 2011; Buivitis K., 1992; Patil S., 1994; Secerow-Fiser, 1998).

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

Цель исследования. Совершенствование методов селекции, селекционно-технологического и технологического процессов при создании новых сортов и гибридов у некоторых представителей порядка Ясноткоцветные (*Lamiales* Bromhead), 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 Ясноткоцветные (*Lamiales* Bromhead).

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.

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. Крючко-

вым, 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 механизм 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 *Statistica 10, SPS Statistics 23* и *SAS JMP 11*. Статистическая обработка данных проведена с использованием приложения *Microsoft Excel 2007* и статистических пакетов *IBM SPSS Statistics* (версия 21.0.0.0) и *Statistica 6.0*, 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 Resourses» (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 имени С.И. Ростовцева, Овощной опытной станции имени В.И. Эдельштейна, Плодовой опытной станции.

Автором собраны оригинальные материалы, разработаны теоретические положения, обоснованы цель и задачи исследования, полученные результаты статистически обработаны, проанализированы и обобщены.

Публикации. Автор имеет 122 печатные 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 на селекционное достижение, 7 авторских свидетельств, 6 свидетельств о государственной регистрации электронных баз данных.

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

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

Глава 1 БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДЕКОРАТИВНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОРЯДКА ЯСНОТКОЦВЕТНЫЕ (LAMIALES BROMHEAD) В СЕЛЕКЦИИ И ОЗЕЛЕНЕНИИ

Порядок Яснoткоцветные (*Lamiales* Bromhead (1838)) включает в себя более 250 родов и около 3000 видов. Данный порядок и большинство семейств в нем достаточно новые и изучены мало.

Во флоре России порядок *Lamiales* представлен 35 родами и 380 видами, а в среднерусском регионе насчитывается 80 видов из 20 родов [209, 210, 211, 212, 164].

По современной классификации APG III среди видов порядка Яснoткоцветные систематики выделяют четыре новых семейства: Подорожниковые (*Plantaginaceae* Juss.), Норичниковые (*Scrophulariaceae* Juss.), Линдернеевые (*Linderniaceae* Borsch, Kai Müll & Eb.Fisch.) и Фримовые (*Prymaceae* Schauer.). Семейства *Scrophulariaceae* и *Plantaginaceae* занимают центральное положение в порядке Яснoткоцветные не только потому, что в них большое количество родов и видов, но и в связи с тем, что оба семейства имеют близкое родство с другими семействами порядка и границы некоторых видов размыты и установить их пока ещё трудно. Большинство изученных в данной работе родов и видов ранее входили в одно обширное семейство *Scrophulariaceae* [4, 16, 37, 214].

Среди видов порядка *Lamiales* преобладают травянистые многолетники с яркими и крупными цветками, с продолжительным цветением. Среди них значительная часть это – однолетние и многолетние травы. Однолетние травы составляют около 30 %, причем они отличаются большим разнообразием по высоте, размеру и форме цветка, листьев, срокам и продолжительности цветения, семенной продуктивности [64, 212, 217, 234].

В семействе *Plantaginaceae* встречается много растений – паразитов и сапрофитов, живущих за счет мертвого органического вещества. Часть видов семейства являются полупаразитами [89, 90, 217, 233, 237].

Многие виды порядка *Lamiales* хорошо размножаются семенным путем и вегетативно, для этого у них есть специальные приспособления: длинные разветвленные корневища, стелющиеся и укореняющиеся в узлах надземные побеги,

корневые отпрыски. Кроме того, достаточно легко размножаемы способом «зелёного черенкования» [23, 55, 56, 145, 153].

На примере семейств *Scrophulariaceae* и *Plantaginaceae* хорошо прослеживается переход от обычных автотрофных растений к полупаразитам, а затем и высокоспециализированным полным паразитам.

1.1 Характеристика и биологические особенности родов и видов порядка Яснoткоцветные (*Lamiales* Bromhead)

В порядок *Lamiales* согласно классификации APG II (2003) входит 120 родов, 1615 видов, объединенных в 12 триб [16, 256, 139].

Классификации APG III и APG II – это широко обнародованые и общепринятые таксономические системы классификации цветковых растений, разработанные «Группой филогении покрытосеменных», опубликованные в 2003 году [23, 138, 139, 220, 244, 277]. Ниже привидён перевод латинских названий семейств, родов и видов, изученных в данной работе.

Порядок *Lamiales* входит в группу Эвастериды I, включающую 25 семейств. Ниже приведено систематическое положение изученных семейств, родов и видов порядка *Lamiales*, согласно классификации APG III:

Группа Эвастериды I.

Порядок *Lamiales* Bromhead– Яснoткоцветные

Семейство *Plantaginaceae* Juss. – Подорожниковые.

Род *Antirrhinum* L. – антирринум.

Вид *Antirrhinum majus* L. – антирринум большой.

Род *Angelonia* Humb Et Bonpl. – ангелония.

Вид *Angelonia angustifolia* Humb. Et Bonpl. – ангелония узколистная.

Род *Asarina* Mill. – азарина.

Вид *Asarina* (*Maurandia*) *scandens* Mill. – азарина лазающая.

Род *Bacopa* Aubl. – бакопа.

Вид *Bacopa* (*Sutera*) *diffusa* (Wild. Ex Cham. & Schltdl.) – бакопа (сутера) раскидистая.

Род *Cymbalaria* Hill. – цимбалярия.

Вид *Cymbalaria muralis* G. Gaertn. – цимбалярия постенная.

Род *Digitalis* L.– наперстянка.

Вид *Digitalis purpurea* L. – наперстянка пурпурная.

Род *Linaria* Mill. – льнянка.

Вид *Linaria marrocana* Mill. – льнянка марокканская.

Вид *Linaria vulgaris* Mill. – льнянка обыкновенная.

Род *Veronica* L.– вероника.

Вид *Veronica incana* L. – вероника седая.

Род *Penstemon* Schmidel. – пенстемон.

Вид *Penstemon barbatus* (Cav.) Roth. – пенстемон бородатый.

Вид *Penstemon x hybridus* Groenl. et Ruempl. – пенстемон гибридный.

Вид *Penstemon hartwegii* Benth. – пенстемон хартвейга.

Род *Rhodohiton* Zucc. ex Otto & A. Dietr. – родохитон.

Род *Chaenorhinum* (DC.) Rchb.

Вид *Chaenorhinum origanifolium* (*Linaria origanifolia* (L.) Kostel.

Род *Chelone* L.

Вид *Chelone oblique* L.

Семейство *Scrophulariaceae* Juss. – Норичниковые.

Род *Diascia* Link et Otto. – диасция.

Вид *Diascia barberae* Hook. – диасция бородчатая.

Род *Nemesia* Vent. – немезия.

Вид (*Nemesia strumosa* Benth.) – немезия зобовидная.

Род *Verbascum* L. – вербаскум (коровяк).

Вид *Verbascum thapsus* L. – вербаскум обыкновенный.

Вид *Verbascum phoenicum* L. – вербаскум фиолетовый.

Род *Zaluzianskya* Schmidt. – залужанския.

Вид *Zaluzianskya capensis* Walp. – залузианския капская.

Род *Scrophularia* – норичник.

Вид *Scrophularia nodosa* L. – норичник узловатый.

Семейство *Linderniaceae* Borsch, Kai Müll & Eb.Fisch.– Линдернеевые.

Род *Torenia L.* – торения.

Вид *Torenia Fournieri* Linden ex E. Fourn. – торения Фуранье.

Семейство *Prymaceae* Schauer. – Фримовые.

Род *Mimulus* L. – мимулюс (губастик).

Вид *Mimulus hybridus* Hort. – мимулюс гибридный.

Род *Mazus* Lour. – мазус.

Вид *Mazus repens* Lour. – мазус ползучий.

Таким образом, в исследовании подробно изучено 20 видов, представленных 18 родами из 4 семейств порядка *Lamiales* (таблица 1.1).

Таблица 1.1 – Систематическое положение видов, изученных в исследовании

Вид	Род	Семейство
Asarina (Maurandia) scandens	*Asarina*	*Plantaginaceae*
Angelonia angustifolia	*Angelonia*	
Bacopa (Sutera) diffusa	*Bacopa (Sutera)*	
Veronica spicata	*Veronica*	
Cimbalaria muralis	*Cimbalaria*	
Linaria marrocana	*Linaria*	
Linaria vulgaris		
Digitalis purpurea	*Digitalis*	
Penstemon barbatus	*Penstemon*	
Penstemon x hybridus		
Penstemon hartwegii		
Diascia barberae	*Diascia*	*Scrophulariaceae*
Scrophularia nodosa	*Scrophularia*	
Verbascum thapsus	*Verbascum*	
Verbascum phoenicum		
Antirrhinum majus	*Antirrhinum*	
Nemesia strumosa	*Nemesia*	
Zaluzianskya capensis	*Zaluzianskya*	
Mimulus hybridus	*Mimulus*	*Prymaceae*
Torenia Fournieri	*Torenia*	*Linderniaceae*

В порядке *Lamiales* встречаются различные жизненные формы, за исключением деревьев, но большинство видов монокарпичны. Представители данного порядка имееют четко выраженные объединяющие морфологические признаки и характеризуется супротивно расположенными листьями. Побеги и листья покрыты многочисленными железками. Стебель развит слабо. У некоторых представителей листья собраны в прикорневую розетку, у других наоборот, стебли сильно развитые, мощные, покрытые узкими листьями. Прилистников нет. Цветки зигоморфные. Андроцей содержит от 2 до 4 тычинок [95, 281].

Большинство представителей порядка *Lamiales* имеют в качестве запасного углевода олигосахариды – стахиозу, вместо крахмала. Некоторые *Lamiales* содержат иридоиды, которые являются вторичными метаболитами и встречаются у разнообразных растений, а также и у некоторых животных, насекомых. Эти монотерпены синтезируются из изопрена и часто являются промежуточными продуктами в биосинтезе алкалоидов. Иридоиды синтезируются растениями для защиты от поедания травоядными животных, насекомыми или поражения микроорганизмами [187, 230, 250, 251, 269, 317].

Иридоиды, в отличие, например, от каротиноидов или флавоноидов, очень устойчивы, не разрушаются при термической обработке и длительном хранении. Благодаря своим бактерицидным и антиокислительным свойствам иридоиды могут работать как естественный консервант [114, 118].

Эту особенность можно успешно применять в селекции на устойчивость к болезням и вредителям [119, 275, 277, 298, 316, 320, 321].

1.1.1 Семейство Подорожниковые (*Plantaginaceae* Juss.)

Семейство Подорожниковые (*Plantaginaceae* Juss.), *mon. cons*. (1789), наиболее обширное и распространенное. В названии, обозначение *nom. cons*., в переводе с латинского – *nomen conservandum*, означает консервируемое название, которое применять, можно, но при этом, оно противоречит положениям кодекса МКБН (Международный кодекс ботанической номенклатуры) [4, 57, 245, 288, 289].

Большинство представителей семейства имеет мелкие невзрачные цветки, собранные в соцветия, хотя встречаются виды с крупными цветками и яркоокрашенными венчиками: *Digitalis purpurea, Penstemon barbatus, Penstemon x hybridus, Penstemon hartwegii, Antirrhinum majus, Mimulus hybridus* [228, 229, 231, 247, 261, 289, 317].

Большинство видов опыляются насекомыми – пчелами и шмелями. Соцветие – плотная колосовидная кисть или головка, приподнимающаяся на отдельном стебле. Некоторые виды имеют ветвистые побеги, содержащие соцветия в верхней части. Некоторые рода *Nemesia*, *Diascia, Mimulus* имеют длинные свисающие побеги, заканчивающиеся рыхлым соцветием с большим количеством мелких цветков [124, 137].

Цветки у представителей порядка *Lamiales* чаще всего актиноморфные, часто обоеполые. Околоцветник двойной, состоит из 4-раздельной чашечки и 4-зубчатого венчика. Андроцей представлен – одной, двумя или четырьмя тычинками с удлиненными тычиночными нитями. Благодаря им пыльники подвижны и расположены далеко от венчика. Гинецей один с верхней завязью, одно-, двух-, четырехгнёздной. Каждое гнездо завязи содержит несколько семяпочек. Столбик длинный, нитевидный. Плод – мелкая коробочка, вскрывающаяся поперечно (у *Nemesia, Diascia*), в верхней части 4 отверстиями (у *Antirrhinum, Digitalis*). Семена чёрные, коричневые, мелкие [138, 139].

Большая часть декоративных представителей порядка *Lamiales* – биологически многолетние растения, которые в умеренном климате выращивают, как однолетние культуры, путём высадки рассады в открытый грунт в конце мая – начале июня, после того, как минуют весенние заморозки. Некоторые представители устойчивы к кратковременным заморозкам (*Antirrhinum, Veronica, Verbascum*), и их можно высаживать в цветники в более ранние сроки.

Для городского озеленения чаще всего применяют виды, обладающие крупным цветком или соцветием, ароматом, устойчивые к неблагопрятным факторам среды. Из всех представленных родов и видов в России в городском озеленении разрешен только *Antirrhinum majus* и его сорта и гибриды.

В Европе активно применяются другие виды из родов порядка: *Veronica*, *Angelonia, Asarina, Bacopa, Cymbalaria, Digitalis, Linaria, Rhodohiton*, преимущественно сорта и гибриды, которые являются очень перспективными для целей озеленения крупных городов и мегаполисов. Многие крупноцветковые виды активно применяются во флористке, в качестве срезочных культур.

1.1.2 Семейство Норичниковые (*Scrophulariaceae* Juss.)

Семейство Норичниковые (*Scrophulariaceae* Juss.) (1789), *nom. cons*., одно из самых обширных в порядке *Lamiales*.

В 1990 году в США разработан проект GRIN (*Germplasm Resources Information Network*), включающий в себя несколько подпроектов. Первый из них посвящен таксономии растений – NPGS (*National Plant Germplasm System*). В ре-

зультате последних исследований многие представители семейства *Scrophulariaceae* были отнесены к другим семействам в пределах порядка *Lamiales*, особенно много родов перенесено в семейство *Plantaginaceae*. При этом выделено два новых семейства – *Prymaceae, Linderniaceae* [64, 89, 124].

Ранее семейство *Scrophulariaceae* включало около 275 родов, около 5000 видов. При последнем уточнении, семейство включает 103 рода и 295 видов (по данным GRIN). Семейство *Scrophulariaceae* довольно обширное и широко распространённое в цветоводстве и декоративном садоводстве. Большинство представителей семейства распространены в умеренном и жарком климате. В нём присутствуют разные жизненные формы растений, среди которых преобладают травянистые однолетние и теплолюбивые многолетние виды с крупными и яркими цветками, отличающиеся продолжительным цветением [88, 115, 120, 136, 137].

К *Scrophulariaceae* относятся более половины всех родов порядка, в том числе авран (*Gratiola* L.), лужайник (*Limosella* Lindern ex L.). Некоторые из перечисленных видов изучены достаточно хорошо, а некоторые являются пока ещё малораспространенными [57, 112, 140, 141, 152, 153, 186, 212].

Листья очередно расположенные, редко супротивно-расположенные или мутовчатые Цветки у большинства видов обоеполые, актиноморфные, зигоморфные, одиночные или собранны в рыхлые соцветия или одиночные. Чашечка цветка двухраздельная или зубчатая, состоит из 4–5 чашелистиков, не опадает. Венчик сростнолепестный, округлый, колокольчатый, с 4–5-лопастным отгибом или двугубый. Венчик образует короткую трубку, иногда с выростами – шпорцами. Цветки имееют яркую окраску и приятный аромат, привлекающий большое количество насекомых опылителей. На нижней губе часто находится крупное желтое пятно, обозначающее насекомым путь к нектару. Тычинок может быть от 2 до 5, часто сросшихся с трубкой венчика. Пыльники крупные, двугнёздные или вследствие слияния гнёзд, одногнёздные, почковидные, ярко-желтые. Завязь верхняя, двугнёздная. Столбик простой, с цельным или двулопастным рыльцем [57, 123].

Плод – сухая коробочка, раскрывается 2–5 створками, вскрывается при созревании в верхней части четыремя небольшими отверстиями. В коробочке образуются многочисленные мелкие семена, чёрные или коричневые [56, 102].

Большинство видов теплолюбивы, поэтому их выращивают через рассаду и высаживают на цветники не ранее конца мая [171].

Для целей городского озеленения (парадные регулярные цветники, контейнеры, миксбордеры) особо перспективны виды, обладающие обильным и продолжительным цветением, устойчивостью к повышенной инсоляции в летние месяцы, засухоустойчивостью, дымо- и газоустойчивостью [156, 189, 198].

1.1.3 Семейство Фримовые (*Phrymaceae* Schauer.)

Семейство Фримовые (*Phrymaceae* Schauer., 1847) включает по разным источникам от 10 родов до 17 родов и свыше 190 видов.

Ранее *Phrymaceae* считали монотипным семейством, содержащим один род *Phryma L.* В него входили виды, распространенные от Америки до Китая. Сначала систематики относили этот вид к семейству Вербеновые (*Verbenaceae J. St.-Hil.*), затем к *Scrophulariaceae*. Однако в 2002 году после проведения исследования и уточнения филогенетических родственных связей, выяснилось, что несколько родов, относящихся к семейству *Scrophulariaceae* по некоторым признакам ближе к новому расширенному семейству *Phrymaceae*, в котором насчитывается 17 родов [217, 244, 302].

Семейство представлено очень широко по всему миру. Представители *Phrymaceae* имеют два центра происхождения: первый располагается в умеренной климатической зоне, а второй – в западной части Северной Америки, Австралии. Только несколько видов обитают во влажных тропиках. Представители этого семейства встречаются и на востоке Северной Америки, Южной Америке, Восточной и Южной Азии, Южной Африке. Два вида были искусственно акклиматизированы в Центральной Европе (неофиты) [4].

Большинство видов данного семейства – это однолетние или многолетние растения. Жизненные формы – травы, полукустарники, редко кустарники. Стебель и черешки листьев, голые иногда покрыты железистыми волосками. Листья расположены супротивно [132, 223, 244].

Цветки расположены одиночно или собраны в рыхлое кистевидное соцветие, расположенное в верхней части растения. Цветки актиноморфные, реже зигоморфные, пятичленные. Трубка чашечки окрашена в зелёный цвет. Лепестки,

срастаясь, образуют венчик. Андроцей представлен 2–4 тычинками. Гинецей состоит из двух плодолистиков, которые срастаясь, образуют верхнюю завязь. Рыльце крупное, двулопастное. Большинство видов опыляются насекомыми, а тропические виды опыляют мелкие птицы [89, 164, 201].

У большинства представителей семейства *Phrymaceae* плод – коробочка с мелкими многочисленными семенами, встречается семянка и ягодообразный плод [197, 198, 217].

В работе представлены два рода – *Mazus* и *Mimulus*, наиболее многочисленный род семейства, в него входит более 120 видов [197].

1.1.4 Семейство Линдернеевые (*Linderniaceae* Borsch, Kai Müll & Eb. Fisch.)

Семейство Линдернеевые (*Linderniaceae* Borsch, Kai Müll & Eb.Fisch.), отнесено к порядку *Lamiales* с 2005 года и представлено 16 родами и 160 видами [237, 241, 245, 256].

Большинство представителей – это многолетние травянистые растения, высотой до 50 см. Большинство видов представлено биологически теплолюбивыми многолетниками, которые в условиях умеренной полосы используются как однолетняя культура на тёплый период или как горшечные комнатные растения [102, 164, 200].

Стебели мясистые, слегка уплощенные, многочисленные, слегка повисают. На стебле супротивно расположены небольшие листья с зубчатым или цельным краем. Цветки одиночные, пазушные или собраны в рыхлые кистевидные соцветия. Цветки обоеполые, зигоморфные, пятичленные. Чашечка цветка сросшаяся, с длинной зелёной трубкой. Венчик цветка среднего размера, ярко окрашен, трубчатый, образован сросшимися лепестками. В нижней части венчика, на отгибе, расположено ярко–жёлтое пятно, для привлечения насекомых опылителей. Адроцей представлен 2–4-парными тычинками, отличающимися по длине. Тычинок обычно четыре или только две, в первом случае верхняя пара значительно отличается от нижней пары. Плод представлен коробочкой с мелкими чёрными семенами [256, 261].

Семейство представлено более или менее по всему миру, от тропиков до тёплых умеренных широт. Ранее семейство *Linderniaceae* было включено в семейства *Scrophulariaceae* и *Plantaginaceae*, однако некоторые авторы настаивали на выделении этого семейства, и оно было выделено как отдельное в 2005 году [210, 211, 217].

Самым переспективным видом для целей городского озеленения является *Torenia fournieri* и её многочисленные сорта и гибриды. В России этот вид и его сорта, пока мало распространён, особенно в городском озеленении. В Европе сорта и гибриды *Torenia* успешно выращиваются как контейнерная, горшечная красивоцветущая культура, а также для цветников в условиях повышенной влажности и затенённости. Единственным существенным ограничением повсеместного выращивания данного вида является его очень высокая влаголюбивость [150, 172, 173, 185, 280, 300].

1.2 Биологические особенности цветения и опыления декоративных представителей порядка Яснoткоцветные (*Lamiales* Bromhead)

1.2.1 Биологические особенности цветения и опыления

Для любой цветочной культуры, на начальном этапе селекционной работы, изучают способность к размножению, биологические особенности цветения и опыления [7, 30, 245, 266, 278, 296].

Декоративные представители порядка *Lamiales*, в основном, размножаются семенами, имееют обоеполые цветки неправильной формы (зигоморфные). Зигоморфные цветки бывают трёх типов: двугубый, язычковый, шпористый. Чаще всего венчик цветка двугубый (*Antirrhinum majus*) или шпористый (*Linaria vulgaris*). Чашечка цветка глубокопятираздельная, состоит из пяти чашелистиков, сросшихся у основания. Венчик спайнолепестный, двугубый, состоит из сросшихся долей, причем их количество в верхней и нижней части может различаться (рисунок 1.1) [64, 72, 138, 201].

Окраска венчика яркая, предназначена для привлечения насекомых опылителей. Существует ряд исследований, связанных с изучением окраски цветка у декоративных цветочных культур – антирринума, душистого горошка, василька, астры, мака. Окраска лепестков венчика определяется пигментами клеточного сока и пигментами хлоропластов и находится под генетическим контролем [39, 94, 97, 121, 133, 134, 149, 166, 192].

Некоторые изученные виды имеют приятный фруктовый аромат, усиливающийся в вечерние часы, для привлечения ночных насекомых. Окраска цветка

может быть очень разнообразной: белой, жёлтой, оранжевой, розовой, бордовой, а также одно-, двух- и трёхколерной. Встречаются также пестролистные и пестролепестные формы [47, 50, 278, 285].

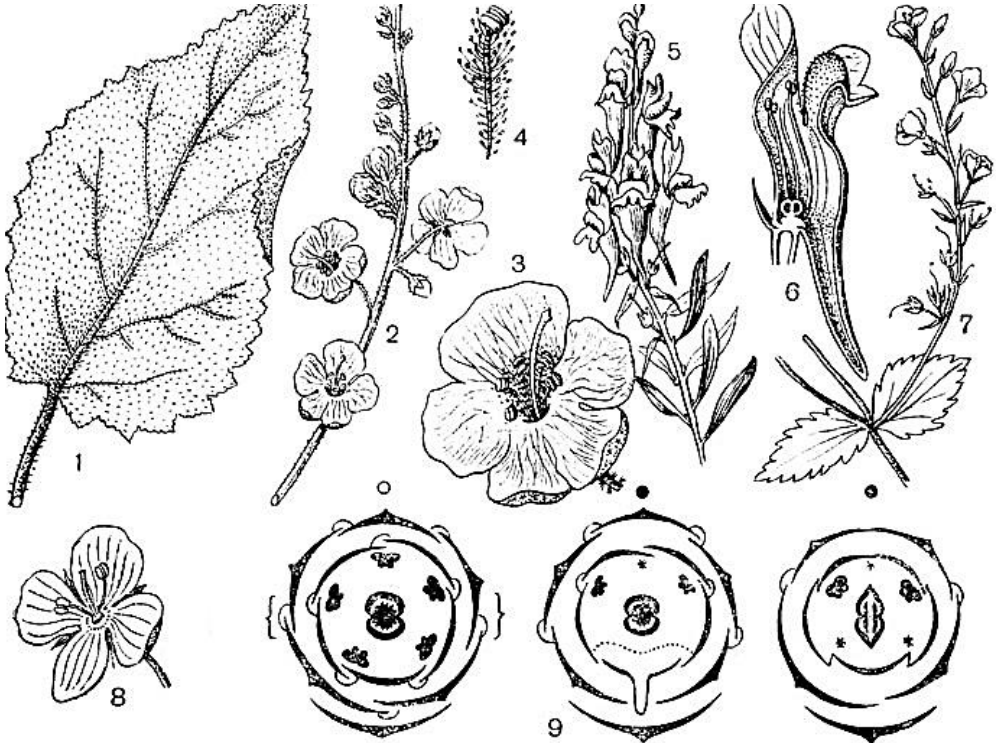


Рисунок 1.1 – Строение цветка представителей порядка *Lamiales*:
коровяк чёрный (*Verbascum nigrum* L.): 1 – лист; 2 – соцветие; 3 – цветок; 4 – одна из тычинок; льнянка обыкновенная (*Linaria vulgaris* Mill.): 5 – соцветие; 6 – цветок в разрезе; вероника дубравная (*Veronica chamaedrys* L.): 7 – соцветие; 8 – цветок; 9 – диаграммы цветков (слева направо): *Verbascum, Linaria, Veronica* [64, 138]

Ценный признак «аромат» необходимо сохранять и при последующей гибридизации передавать потомству, а также использовать при создании самонесовместимых линий для повышения завязываемости семян [85, 86, 125, 146, 161, 169, 176, 180].

Большинство видов порядка *Lamiales* – это перекрёстноопыляемые растения. Цветки опыляют крупные дневные насекомые (пчёлы, шмели), ночные бабочки и даже мелкие тропические птицы. На нижней губе венчика находится яркое жёлтое пятно, различное по размеру, иногда с лёгким железистым опушением. Его роль – указать насекомым-опылителям путь к нектару (рисунки 1.2, 1.3) [64, 102, 112, 164, 169, 179, 184].

Встречаются виды с воронковидной формой венчика, так называемые «открытоцветущие» или пелорические, а также полумахровые и махровые, у которых большинство тычинок редуцировано в лепестки [2, 71, 72, 89].

Рисунок 1.2 – Цветки и бутоны разного возраста у наперстянки пурпурной (*Digitalis purpurea* L.), син. (*Digitalis purpurea var. gloxiniflora* Hort.)

Рисунок 1.3 – Цветки и бутоны разного возраста у хелоны косой (*Chelone glabra* f. rosea L.)

Махровость цветка – это один из важных и ценных признаков для селекции цветочных культур. Махровые цветки крупнее по размеру, продолжительно цветут, но практически не имееют аромата. У большинства видов махровость связана с полной или частичной редукцией пестика и тычинок в лепестки. От того, насколько полно происходит это изменение, зависит наличие и количество семян при опылении [38, 41, 44, 61, 99, 123, 169].

Гениций у большинства видов представлен совокупностью плодолистиков, образующих семязачатки, простой, часто синкарпный, сформирован из двух и более плодолистиков. Завязь нижняя, в образовании которой принимали участие цветоложе, чашелистики, лепестки и частично тычинки. Андроцей представлен двумя – четыремя не сросшимися тычинками. Пыльники и тычиночные нити очень разнообразны по форме и размеру, так же как и сама пыльца. Поверхность пыльцевого зерна имеет бороздки, отверстия, выросты и является отличительным признаком вида. Пыльца у большинства изученных видов очень мелкая, двухядерная, содержит генеративное и вегетативное ядро. Причем форма пыльцевых зерен может быть: округлой, овальной, тетраэдрической [67, 70, 81–84, 104].

Цветение у видов порядка *Lamiales* продолжительное, с начала лета и вплоть до заморозков. В условиях защищенного грунта при использовании дополнительного освещения цветение круглогодичное.

В условиях открытого грунта происходит активное опыление при помощи крупных насекомых – шмелей и пчёл. Под их весом, нижняя губа неправильного двугубого цветка провисает, открывая допуск к нектару. Поэтому в солнечную погоду при наличии опылителей цветок цветет всего лишь один день. При этом отмечено, что тёмноокрашенные формы в дневные часы опыляются интенсивнее, соответвтвенно и завязываемость семян у них выше. Аналогичные данные по биологии цветения получены у представителей семейства Капустные (Крестоцветные) (*Brassicaceae* Burnett.), на примере рода капуста (*Brassica* L.) [85–88, 126, 133, 147, 169, 178, 183, 194–195].

Окраска цветка коррелирует со скоростью раскрытия цветков у *Antirrhinum majus*. Установлено, что у сортов со светлой окраской цветка (белой, жёлтой, оранжевой) медленнее распускаются бутоны, чем у сортов с пурпурной окраской. По-видимому, это связано с тем, что тёмноокрашенные формы сильнее улавливают ультрафиолетовое излучение, в отличие от светлых, которые отражают часть солнечного света [107, 108, 192, 194].

В результате перекрёстного опыления завязываются многочисленные ореховидные плоды – многосемянная коробочка, содержащие два-четыре гнезда, вскрывающиеся отверстиями в верхней части. Семена ореховидные, очень мелкие, серой, коричневой или чёрной окраски, в 1 г содержится 5000–10000 штук. Такой высокий коэффициент семенного размножения очень благоприятен для селекционной работы. У большинства видов семена сохраняют всхожесть 3–4 года, а при соответствующих условиях хранения – до 8–12 лет, с потерей всхожести с 98 % до 75 %. Урожайность семян составляет 56–196 кг/га, в зависимости от вида. Коробочки созревают дружно, вскрываются в верхней части двумя или четыремя отверстиями, пригодны к механизированному обмолачиванию [123, 136, 140, 154, 157].

В селекционной работе по выведению перспективных, устойчивых, декоративных, хозяйственно ценных сортов и гибридов учитывают особенности цветения и опыления у изучаемых культур. В многолетних исследованиях по биологии цветения и механизмам опыления на примере *Antirrhinum majus* предпринята по-

пытка выяснить характер цветения и опыления у сортов и самонесовместимых линий, в условиях открытого и защищенного грунта, а именно: продолжительность цветения одного цветка при различных способах опыления, влияние возраста цветка на образование семян. В значительной мере, эти признаки определяются биологическими особенностями сорта или тех растений, которые были взяты в качестве родоначальных [106, 107, 118, 177, 185, 187, 188, 191–194, 197].

Факторы среды, особенно температурный, существенно влияют на эффективность опыления. Отмечено, что при высоких температурах воздуха (выше 25 °С) эффективность искусственного опыления существенно снижалась. При проведении опыления в условиях защищенного грунта, контролировать данный фактор достаточно сложно, в связи с тем, что температура воздуха летом в дневные часы поднимается до +35 °С. В таком случае рекомендуется применять систему вентиляции или принудительного проветривания [61, 155, 177, 192, 197, 205].

В.А. Лудиловым и А.В. Лазаревым (2005) изучено влияние температурного фактора на изменение сроков цветения у пекинской капусты, на изменчивость феноинтервала у гибридных сеянцев груши (Алехин А.А., Исачкин А.В., Тонких Д.В., 2006), проявление гаметофитной самонесовместимости у антирринума (Ханбабаева О.Е., Мамонов Е.В., 2007), изменение фертильности пыльцы у вишни войлочной (Назарова М.Н., Истомина Е.А., 1995), стерильность пыльцы яровой пшеницы (Гудкова Т.И., 2000).

Кроме температуры воздуха, существенное влияние на эффективность опыления оказывает влажность воздуха, которую в условиях открытого грунта контролировать сложно, поэтому опыление оптимально проводить в утренние часы [3, 34, 58, 101, 119, 193].

Абиотические факторы среды оказывают большое влияние на способность пыльцы растений к опылению. В работе В.П. Бессоновой (1992) изучено влияние загрязнения условий среды, в частности тяжелых металлов и других загрязнителей, на прорастание и физиологическое состояние пыльцы у городских древесных насаждений [10].

На основании полученных данных об особенностях цветения, опыления и оплодотворения разрабатывают схему селекционного процесса у изучаемой культуры [66, 74, 85–88, 105, 106, 169].

В работах О.Е. Ханбабаевой и Е.В. Мамонова (2005–2009 годы) изучена биология цветения *Antirrhinum majus*, как одного из наиболее ярких представителей обширного семейства *Plantaginaceae*, на основе гаметофитной самонесовместимости. Работ, посвященных этому вопросу на примере цветочных культур, практически не было, за исключением работ с петунией (*Petunia* Vilm.), имеющей аналогичный тип несовместимости [49–51, 105, 106, 169].

В тоже время, биология цветения овощных культур со спорофитным типом самонесовместимости, была изучена и разработана достаточно подробно [32, 33, 87, 88, 165].

По аналогии с *Antirrhinum* была изучена биология цветения и опыления у декоративных видов из рода *Mimulus*, рода *Penstemon* [305, 307, 314].

Степень махровости цветка также влияет на особенности цветения и опыления у большинства изученных видов. У полумахровых и махровых форм *Antirrhinum* цветки раскрывались в среднем, один за двое суток, то есть сроки раскрытия таких цветков затянуты, как следствие и продолжительное цветение всего соцветия. У растений с простыми цветками цветение одного соцветия продолжается в среднем 10–14 суток, с махровыми цветками вдвое больше (до 20 суток) [89, 123, 169, 140, 141].

Таким образом, генотип растения существенно влияет на скорость раскрытия каждого цветка. При отсутствии опыления цветение одного цветка продолжается 6–9 суток, у махровых форм, сортов, гибридов до 10 суток, после чего венчик опадает и развивается коробочка без семян. При перекрестном опылении венчик цветка опадает через сутки и завязывается полноценная коробочка с большим количеством семян. При проведении искуственного опыления: гейтеногамного опыления в бутонах, автогамного опыления старых, предварительно изолированных цветков, венчик опадает через двое суток и образуется коробочка с небольшим количеством семян, в зависимости от степени самонесовместимости у опылённых растений. Следовательно, возраст цветка или бутона при опылениии, степень самонесовмести на момент опыления существенно влияют на успех искусственного опыления [19, 36, 107, 108, 169, 162].

Практически у всех видов условия среды при проведении опыления: время суток, условия открытого или защищенного грунта, температура воздуха, влаж-

ность, осадки, тип изолятора, а в некоторых случаях и высота над уровнем моря оказывают существенное влияние на завязываемость семян [107, 108].

На первом селекционном этапе, важно изучить продолжительность цветения одного цветка, в зависимоти от способа опыления, провести наблюдения за раскрытием цветков, продолжительностью цветения при естественном перекрестном опылении, искусственном опылении цветков и бутонов, оценить степень самонесовместимости. Кроме продолжительности цветения, учитывают количество завязавшихся семян в коробочках или их полное отсутствие [76, 78, 80].

1.2.2 Изучение жизнеспособности, фертильности и стерильности пыльцы в связи с селекцией

В селекционном процессе и дальнейшем семеноводстве, на начальном этапе, очень важно определить способность пыльцы к опылению, а также факторы среды, которые могут повлиять на нее. Не менее значимым является вопрос хранения пыльцы, особенно при отдалённой гибридизации. Изучаемые виды зацветают в разные сроки, поэтому сохраняя пыльцу и зная особенности её жизнеспособности, возможно проводить межвидовую гибридизацию [18, 27, 38, 83].

Жизнеспособность и фертильность пыльцы – это два особо важных для дальнейшей селекции показателя, исходя из которых можно предположить, насколько эффективным будет то или иное опыление. Фертильность определяют ацетокарминовым или йодным методом, по степени сформированности (зрелости) пыльцевого зерна [53, 131, 132].

При ацетокарминовом методе пыльцу окрашивают в 1–3%-м растворе ацетокармина. Йодный метод применяют для культур, имеющих толстую оболочку пыльцевого зерна (экзину), вследствие чего ацетокармин плохо его окрашивает. Йодный метод окрашивания основан на йодной реакции определения крахмала. Фертильные пыльцевые зерна в отличие от стерильных, содержат значительно больше крахмала, что чётко выявляется на цитологических препаратах. Фертильные пыльцевые зерна окрашиваются в тёмно-фиолетовый (почти чёрный) цвет, в то время как стерильные остаются практически неокрашенными [5, 131, 132].

Жизнеспособность пыльцы – способность к прорастанию, непостоянная и у одного и того же вида растения она может изменяться в зависимости от стадии развития цветка, условий среды (влажность, температура воздуха, изоляция, высота над уровнем моря) [36, 45, 103, 104, 207].

Палинологический анализ основан на различиях морфологической структуры пыльцевых зёрен и спор разных видов растений. Важными характеристиками для анализа являются размеры и форма пыльцевых зёрен, типы апертур и их количество, виды скульптуры и текстуры поверхности пыльцевого зерна [253].

Оболочка пыльцевых зёрен – спородерма представляет собой совокупность морфологически различных слоев: перина (периспорий), экзина (экзоспорий) и интина (эндоспорий), которые защищают цитоплазму пыльцевого зерна от физических, химических, микробиологических воздействий, обеспечивающих дыхание, водообмен и другие функции. Пыльцевые зёрна с хорошо выраженными полюсами, морфологически неотличимыми друг от друга, называются равнополярными (изополярными), морфологически отличающимися друг от друга полюсами – разнополярными (гетерополярными), с невыраженными полюсами – неполярными (аполярными) [31, 34, 65, 84, 119].

Очертание пыльцевого зерна зависит от его положения в препарате. При описании морфологии пыльцы необходимо исследовать два положения (проекции): полярное и экваториальное. Различают по форме: округлое, эллиптическое, прямоугольное, округло-треугольное, треугольное, округло-трёхлопастное, глубоко-трёхлопастное, выпукло-трёхугольное и другие виды очертаний пыльцевых зёрен [70, 82, 83, 263].

Линия, которая соединяет противоположные полюса пыльцы, называется полярной и обозначена «Р», на экваториальной плоскости расположена перпендикулярная ей линия – экваториальная ось или диаметр и обозначается буквой «Е». Форму пыльцевого зерна рассчитывают из соотношения (Р/Е) (таблица 1.2).

Текстура пыльцевого зерна представляет собой рисунок внутренней структуры экзины, выявляемый в оптическом разрезе с помощью светового микроскопа. Текстурный рисунок представлен несколькими типами: внутрисетчатый, пятнистый, мелкоточечный. Некоторые виды могут быть снабжены одновременно скульптурой и текстурой [5].

Таблица 1.2 – Морфологические особенности пыльцы изучаемых видов.
Форма пыльцевых зерен (по Мейер-Меликян Н.Р., 1999)

P/E	Форма	Очертание в экваториальной проекции
>2,00	Удлиненно-эллипсоидальная	Сверхпродолговатая
1,33–1,14	Эллипсоидальная	Продолговато-округлая
1,14–0,88	Сфероидальная	Округлая
0,88–0,75	Сплюснуто-сфероидальная	Сплюснуто-округлая
0,75–0,50	Сплюснуто-сфероидальная	Сплюснутая
<0,50	Сверхсплюснуто-сфероидальная	Сверхсплюснутая

Пыльца различных родов растений в пределах одного семейства более сходна между собой, чем пыльца растений различных семейств, но всё же различается размерами и внешним видов. Пыльца близких видов обычно очень сходна по внешности, но различается величиной и отношением длины к ширине. В целом, форма и другие характеристики пыльцы являются наследственно постоянными для каждого вида растения [9, 10, 45, 70, 82, 83, 253].

Оболочка пыльцевого зерна – это физиологически активная структура, так как обе её сферы содержат большое количество ферментов, играющих значительную роль при прорастании пыльцевого зерна и взаимодействии его с тканями пестика [31, 65, 84].

Пыльцевые зерна к моменту высыпания из пыльника сильно обезвожены, в связи с тем, что это необходимо для успешного переноса пыльцевых зерен ветром или насекомыми. При попадании на рыльце и прилипании пыльцевого зерна начинается его быстрая гидратация и набухание. Процесс гидратации способствует активации ферментных систем рыльца и пыльцевого зерна и началу его прорастания. Появившаяся пыльцевая трубка сначала взаимодействует с рыльцем, затем врастает в столбик. Пыльцевая трубка – приспособление для доставки мужских гамет к женскому гаметофиту. Одна из функций цитоплазмы трубки – синтез углеводов для создания оболочки, состоящей из двух слоев: наружного пектоцеллюлозного и внутреннего каллозного. В кончике пыльцевой трубки располагаются вегетативное ядро и генеративная клетка или спермии. По мере роста пыльцевой трубки образуются каллозные пробки, которые отсекают ее верхушечную часть генеративными элементами и активно функционирующей цитоплазмой от остальной части трубки. Благодаря наличию каллозных оболочек и пробок пыльцевые трубки легко выявляются при исследовании на люминесцентном микроскопе [27, 31, 42, 51, 81, 130, 142, 159, 185, 253, 272, 282].

Прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок один из важнейших вопросов в процессе размножения растений, от него в большой степени зависит успех процесса оплодотворения, а следовательно и последующее формирование полноценных семян для дальнейшего селекционного процесса.

1.3 Генетические аспекты самонесовместимости у цветковых растений в связи с селекцией на декоративные качества

Самонесовместимость – один из наиболее широко используемых в природе защитных механизмов, препятствующий прорастанию своей пыльцы на рыльце или в тканях пестика. Это механизм самоузнавания, приводящий к отторжению собственной пыльцы женской соматичекой тканью. При самоопылении самонесовместимость выражается в том, что пыльца данного растения не прорастает на рыльце пестика или прекращается рост пыльцевых трубок в столбиках пестиков на различной глубине [6, 28, 29, 32, 33, 146, 227, 297].

Изучению несовместимости у цветковых растений придается большое значение, о чём говорит ряд работ, касающихся генетики, физиологии и биохимии этого явления, причем некоторые работы посвящены переоценке моделей самонесовместимости [11, 28, 46, 48, 102, 116, 144, 145, 148, 149, 190, 222, 223, 282, 284, 304, 323].

Основная функция системы несовместимости заключается в предупреждении самоопыления. Если самонесовместимость имеет место при автогамиии (самоопылении), то её называют «самонесовместимостью»; если же она проявляется при гейтеногамии (перекрестном опылении), то она называется «перекрестной несовместимостью». Оба явления имееют одну и ту же генетическую основу и проявляются в физиологической реакции, в результате которой происходит ингибирование роста пыльцевой трубки. Различные системы несовместимости имеют одну общую черту – высокий уровень генетической гетерозиготности в растительной популяции [28, 29, 41, 49, 51, 307].

Несовместимость (*incompatibility*), как понятие, отличается от несоответствия (*incongruity*). При несовместимости мы сталкиваемся с компетенцией пыльцы, пестика и генетической регуляцией происходящих процессов, которая предотвращает завязывание семян в специфических комбинациях скрещиваний. У

растений, разделенных барьером несоответствия, между пыльцой и пестиком не существует никакой компетенции. Кроме того, несовместимость проявляется внутри популяции (и видов), а несоответствие характеризует отношения между популяциями (и видами), то есть проявляется при межвидовой гибридизации [18–20, 41, 169].

Первые исследователи несовместимости были заинтересованы в изучении эволюции несовместимости, а не её ролью в растениеводстве и селекции. Позже начали подробно изучать её механизмы с практической точки зрения для создания сортов и гибридов на основе самонесовместимости, в первую очередь у овощных культур [40, 43, 114, 122, 144, 163, 322].

Сравнительно недавно несовместмость стали использовать в селекции растений, например для получения, гибридов F_1 у декоративных культур с более длительным периодом цветения, обусловленым отсутствием завязывания семян. У ряда цветочных культур самонесовместимость используется для получения гетерозисных гибридов и гибридных семян (*Antirrhinum, Ageratum, Petunia, Lilium, Papaver*). Таким образом, при получении семян на основе самонесовместимости, без кастрации, происходит значительное сокращение затрат ручного труда в селекционном процессе [38, 85, 166, 169].

Самонесовместимость у разных видов контролируется серией множественных аллелей, расположенных в одном локусе (*Solanaceae* Juss., *Rosaceae* Juss., *Faboideae* Rudd., *Onagraceae* Juss., *Liliaceae* Juss., *Commelinaceae* Mirb., *Lamiales* Bromhead), поэтому её называют однолокусной. Иногда это один, два, три и более аллелей гена S (гена самонесовместимости), например, у белокочанной капусты подобных генов найдено 50. Известны системы несовместимости, при которых процессы торможения роста пыльцевых трубок контролируются не одним, а несколькими генами [42, 73, 162, 163].

Фенотип пыльцы контролирует его собственный гаплоидный генотип. Рост пыльцевых трубок останавливается при наличии в генотипе пыльцы с S-аллелем, сходным с диплоидными клетками пестика. Чужеродная совместимая пыльца с S_1- и S_3-аллелем достигает яйцеклетки, пыльца с S_2-аллелем не прорастает или ингибируется тканями пестика [31].

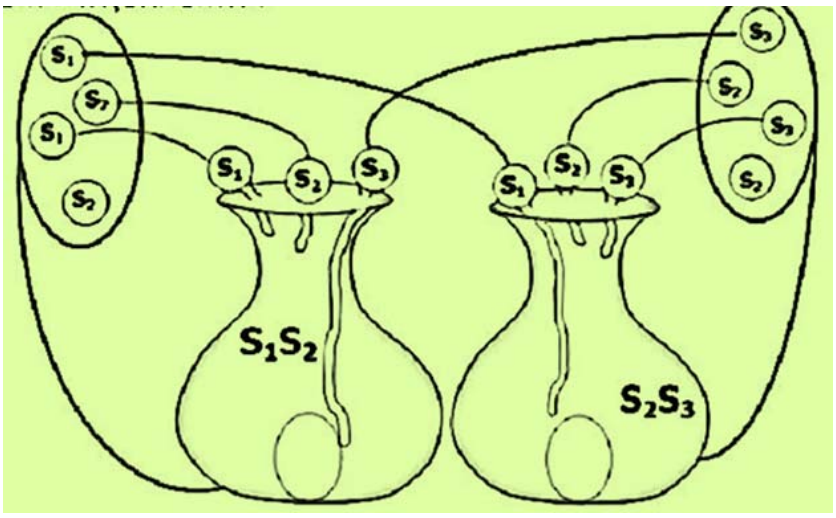


Рисунок 1.4 – Механизм опыления растений с гаметофитным типом несовместимости (рост пыльцевых трубок останавливается при наличии в генотипе пыльцы S-аллеля, схожего с аллелем диплоидных клеток пестика) [32]

Некоторые авторы подразделяют самонесовместимые виды на две большие группы, каждая из которых содержит десятки ботанических семейств: 1) растения с гомоморфной самонесовместимостью; 2) растения с гетероморфной самонесовместимостью. У растений из первой группы нет различий в строении цветка, и морфологических различий между совместимыми и несовместимыми формами не наблюдается, а у представителей второй группы, несовместимость обеспечивается определенными различиями в морфологии цветка (дистилия, тристилия) [32, 33].

В соответствии с морфологическими различиями или их отсутствием у самонесовместимых видов рассматривают две иногда и три группы систем самонесовместимости: гаметофитную, спорофитную и гетероморфную. Несмотря на расхождения во мнениях по поводу времени происхождения самонесовместимости, большинство авторов считают, что гаметофитная самонесовместимость возникла раньше, чем спорофитная, в связи с тем, что она отмечена у более примитивных семейств [28, 29, 32, 33, 146, 169].

В ходе эволюции покрытосеменных растений невозможно определить, какой из типов самонесовместимости сформировался раньше, но их морфологические различия и степень проявления дают нам широкие возможности в селекции [105, 106].

Растения с гаметофитным типом самонесовместимости отличаются двухклеточной пыльцой, пестиками с влажным рыльцем и полым столбиком, более поздним торможением реакции несовместимости внутри столбика, а растения со спорофитным типом характеризуются трёхклеточной пыльцой, пестиками с су-

хими рыльцами и полным столбиком, а реакция торможения роста пыльцевых зёрен происходит на поверхности рыльца [34, 105, 148, 169, 279].

Самонесовместимость, контролируя перекрестное опыление у растений, препятствует гомозиготизации генов и предотвращает негативные последствия, возникающие в потомствах родственных скрещиваний. Самонесовместимость бывает циклической (сниженная в начале и в конце периода цветения, причем в середине периода наблюдается сильная самонесовместимость) и критической, когда семена не завязываются при искусственном опылении во время цветения (сильно выраженая самонесовместимость) [29, 169, 249, 272, 279].

Таким образом, единая сущность реакции (отторжение пестиком мужских гаметофитов того же генотипа) у видов со спорфитной и гаметофитной самонесовместимостью морфологически проявляется по-разному. Существует эволюционная преемственность двух систем, которая находит свое отражение в морфологичеки различных реакциях гаметофитного и спорофитного типов [28, 105].

У представителей порядка *Lamiales* гаметофитная однолокусная самонесовместимость. Генетический контроль в системе этого типа, называемого *personata*, хорошо изучен на примере табака (*Nicotiana* L.). У этого растения самонесовместимость контролирует один S-локус с множеством аллелей. Диплоидный пестик несёт два из этих аллелей в гетерозиготном состоянии. В каждом пыльцевом зерне присутствует только один S-аллель и поэтому успешное опыление возможно только в том случае, если этот аллель встретится с отличающимися аллелями в пестике. Во всех остальных случаях несовместимая пыльца может прорасти на рыльце пестика, но в тканях пестика происходит ингибирование роста пыльцевых трубок [1, 32, 36, 104].

Детальные генетические исследования по гаметофитной самонесовместимости проведены в следующих семействах: *Leguminosae* Juss. *(Trifolium* L.*); Solanaceae (Nicotiana* L.*, Petunia* Vilm.*); Scrophulariaceae* Juss. *(Nemesia Vent., Verbascum* L.*); Plantaginaceae* Juss. *(Antirrhinum* L.*, Asarina Mill., Linaria Mill.)* [28, 38, 51, 66, 69, 294, 303, 318, 319].

У ряда цветочных культур гаметофитную самонесовместимость используют для получения гетерозисных гибридов F_1 и гибридных семян, например для полу-

чения коммерческих гибридных семян без кастрации. Таким образом, гаметофитная система несовместимости обнаружена в некоторых родах, имеющих важное практическое и хозяйственное значение, а также декоративную ценность.

1.4 Создание исходного материала, основные методы селекции при создании сортов и гибридов у цветочных культур

1.4.1 Отбор в селекции цветочных культур

Выведение новых сортов у большинства цветочных культур вплоть до 30-х годов было большей частью результатом случайных скрещиваний, происходивших при выращивании семенников. При этом проводили отбор лучших растений для последующего размножения. Однако с распространением грибных и бактериальных и бактериальных заболеваний популярность цветочных культур из порядка *Lamiales* стала уменьшаться [141, 160, 170].

С этой проблемой столкнулись не только работники защищенного грунта, но и многие садоводы в различных частях Европы, особенно вдоль Тихоокеанского побережья, где тепло и влажно, поэтому грибные и бактериальные инфекции очень быстро распространились. В связи с этим большинство селекционных и технологических приёмов было направлено на оздоровление и повышение устойчивости растений к различным заболеваниям [62, 75, 129].

Некоторые авторы, отмечают, что устойчивость *Antirrhinum majus*, как наиболее яркого представителя порядка, который промышленно выращивают достаточно давно, к бурой ржавчине (*Puccinia recondita* Dietel & Holw.), обуславливается одним доминантным фактором. Обнаружено, что в некоторых районах вдоль Тихоокеанского побережья встречается другая раса возбудителя этой болезни, и сорта, устойчивые к исходной расе ржавчины, оказались восприимчивы к новой расе. Устойчивость растений ко второй расе ржавчины оказалась частично доминантной, поэтому в промышленном цветоводстве следует использовать сорта и гибриды, устойчивые к основным болезням и вредителям [158, 160, 170, 171].

Antirrhinum majus более 300 лет является модельным объектом генетических исследований и для него подробно разработанна карта сцепления генов, кодирую-

щих различные признаки. Генетические карты позволяют предсказать характер наследования признаков по генам. Когда гены находятся на достаточном расстоянии, то их сцепление не влияет на получение требуемых рекомбинаций, а при близком расположении генов (сцеплении) влияние весьма существенное [269, 288, 314, 315].

При гибридных скрещиваниях данные карты сцепления генов позволяют учитывать близкое расположение генов, ответственных за проявление соответствующих признаков в потомстве. При частоте рекомбинаций 50 % гены наследуются как не сцепленные, то есть независимо. Если гены сцепленны, то есть, расположены на расстоянии 2–3 % кроссинговера, то требуется провести большой объём работы, чтобы уловить одну гамету на 1000 с желательными признаками [38, 73, 89].

В селекции применяют два типа отбора – индивидуальный и массовый. Индивидуальный отбор основан на оценке по потомству отобранных лучших растений, чаще всего это потомство одного растения, которое является линией у самонесовместимых растений и семьёй у перекрёстноопыляемых [52, 58, 64, 74, 115, 144, 322].

При массовом отборе выделяют группы особей, которые сходны по одному или комплексу ценных хозяйственных признаков, без проверки отдельных генотипов. Из популяции растений для дальнейшего размножения оставляют те, которые обладают хозяйственно ценными признаками и получают от них потомство. При повторном посеве снова отбирают растения с нужными качествами. Сорт, полученный таким способом, генетически однороден, и отборы периодически повторяют. Основным достоинством данного метода является то, что он технически прост, экономичен и позволяет сравнительно быстро улучшать местные сорта, а его недостаток состоит в невозможности индивидуальной оценки каждого растения по потомству, в силу чего результаты отбора неустойчивы [8, 12 23, 32, 43, 61, 239, 268].

При индивидуальном отборе (по генотипу) получают и оценивают потомство каждого отдельного растения в ряду нескольких поколений при обязательном контроле наследования ценных признаков. В результате увеличивается число гомозиготных растений по необходимому признаку, то есть полученное поколение становится генетически однородным. Подобный отбор обычно применяют среди самоопыляемых растений, например злаков для получения чистых линий. Чистая

линия – это группа растений, являющихся потомками одной гомозиготной самоопыляемой особи, представляющие ценный исходный материал для селекции [65, 86, 299, 301].

У самоопыляемых растений индивидуальный отбор, бывает однократным, у перекрестноопыляемых – многократным и непрерывным [95, 97, 117].

Для селекции и семеноводства перекрестников характерны модификации метода индивидуального отбора, такие как: индивидуально-семейный, семейно-групповой и индивидуальный непрерывный, а также метод резервов [95, 96, 98].

При массовом отборе из исходной популяции отбирается большое число сходных по комплексу признаков лучших растений. После лабораторной браковки семена с этих растений объединяются, высеваются на следующий год, затем рассада этих растений совместно высаживается на одной делянке. Для достижения целей селекции у перекрестноопыляющихся растений применяют многократный массовый отбор. Для поддержания определенных характеристик сорта массовый отбор применяют на протяжении всего времени производственного использования сорта, то многократный массовый отбор постепенно переходит в непрерывный [117, 254, 276, 277].

В ряде случаев, в частности в семеноводстве, от общей массы типичных для селекционной формы или сорта растений необходимо удалить незначительное число нетипичных растений или примесь. Массовый отбор в этом случае называется негативным [133,175, 191, 268].

Массовый отбор наряду с достоинствами (техническая простота и высокая экономичность в случае четко выраженной немноготипной гетерогенности исходной популяции) имеет и существенные недостатки – невозможность индивидуальной оценки по потомству и вследствие этого потерю крайних лучших генотипов, поэтому в селекции на хозяйственно ценные и декоративные признаки, чаще всего применяют индивидуальный отбор [71, 122].

1.4.2 Селекция на основе гаметофитной самонесовместимости

Самонесовместимость – это важный биологический барьер, помогающий перекрестноопыляемым растениям не формировать семена при опылении своей

пыльцой. В эволюционном плане это очень важно. Самонесовместимость бывает двух типов – спорофитная, у представителей семейств Капустные (*Brassicaceae* Burnett), Ирисовые (*Iridaceae* Juss.), Астровые (*Asteraceae* Bercht. & J. Presl), Вьюнковые (*Convolvulaceae* Juss.) Лещинные (*Corylaceae* Mirb.), у остальных преимущественно гаметофитный тип [32, 33, 38, 105, 165].

За редким исключением *(Solanaceae* Juss.*)* все виды, принадлежащие к одному семейству имееют одну и ту же систему самонесовместимости. Достаточно хорошо изучены два варианта гаметофитной самонесовместимости: контролируемая одним локусом и двумя-четырьмя. У *Antirrhinum, Nemesia, Nicotiana* (L.)*, Petunia* (Vilm.)*, Malus* (Mill.)*, Pyrus* (L.)*, Cerasus* (Mill.)*, Lilium* (L.)*, Oenothera* (L.) контролируется одним локусом, у *Ranunculus* (L.) она контролируется тремя локусами, у *Beta* (L.) – четырьмя [17, 42, 162, 196].

Количество локусов, которые контролируют систему самонесовместимости у изучаемого вида легко определить по доле растений, не способных образовывать семена в результе свободного опыления в одной конкретной популяции, полученной от одного растения гетерозиготного по всем локусам, в результате инбридинга. Только гетерозиготные по всем локусам растения не смогут дать полноценных семян. По доле таких растений подсчитывают количество локусов: если их 50 %, то самонесовместимость контролируется одним локусом, если двумя, то доля этих растений составит 25 % и так далее [67, 166, 218, 244].

У растений с мелкими цветками и плодами, например моркови, лука, свеклы подобный способ опыления возможен, но очень трудоёмок. При этом требуется изоляция всего растения и ручное опыление бутонов. При слабой степени самонесовместимости возможно получить большое количество семян с одного растения, при сильной степени несовместимости, опылённые растения семян практически не образуют [153, 261, 280, 319, 323].

На успех опыления, при наличии самонесовместимости, могут повлиять условия среды: температура и влажность воздуха, тип изолятора, время суток при проведении самого опыления. В работе Т.Г. Ващенко (1986) установлено, что растения сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) под тканевым изолятором завязывали в 10 раз больше семян, чем под пергаментным, в данном случае, лимитирующим

фактором оказалась чрезмерно высокая влажность воздуха под пергаментным изолятором [25, 151, 176, 180, 206].

В исследованиях Е.И. Харченко-Савицкой (1940) на сахарной свекле от 70 до 100 % растений при температуре воздуха 10–13 °С завязывали семена от самоопыления. В её исследованиях отмечено, что высота над уровнем моря оказала существенное влияние на успех гейтеногамного опыления. При изменении высоты выращивания семенных растений на высоте 2200 м над уровнем моря, завязывали семена более 60 % растений сахарной свеклы, в то время как при высоте 500 м над уровнем моря – менее 10 % [196, 309].

При выявленном однолокусном типе несовместимости проводят инбридинг у группы выбранных растений из сортовой популяции, применяя различные способы и методы временного снижения несовместимости. Полученные растения представляют собой гетерозиготы по тем или иным аллелям гена несовместимости. Каждое полученное инбредное потомство состоит из гомозигот по одному аллелю, гетерозигот и гомозигот по другому аллелю Гетерозиготные растения можно будет отличить по отсутствию семян. Гомозиготы будут образовывать семена только при опылении пыльцой других гомозигот или гетерозигот. Пестики цветков этих растений будут принимать только пыльцу с другим аллелем, поэтому все полученные семена будут гетерозиготны. Затем из них выращиваются гетерозиготные растения по гену самонесовместимости, представляющие собой самонесовместимую линию. Если растения данной линии выравненны по хозяйственно ценным признакам, то её используют для оценки комбинационной способности в скрещиваниях с другими самонесовместимыми линиями, для получения гибридных растений с выраженным эффектом гетерозиса [86, 87, 151].

Если растения в самонесовместимой линии, недостаточно выровненные по требующимся признакам, то проводится повторный инбридинг лучших растений, и получают новую самонесовместимую линию. Растения, полученные в результате повторного инбридинга, могут немного различаться по хозяйственно ценным признакам, но при этом они имееют одинаковый состав аллей несовместимости. Это позволяет при дальнейшем размножении объединять близкие инбредные линии, при оценке комбинационной способности, а с другой стороны, получать от

одного растения несколько самонесовместимых линий. Таким образом, повторный инбридинг увеличивает гомозиготность полезных признаков [85, 88, 151].

Из приведенных примеров и различных способов гейтеногамного опыления, можно сделать вывод, что в популяции отдельно взятого сорта существуют аллели гена самонесовместимости, которые обладают различной активностью. Поэтому в селекционный процесс рекомендуется включать лишь те растения и их популяции, у которых достаточно легко осуществим инбридинг (самоопыление), а вместе с этим относительно слабая самонесовместимость, которая не допустит скрещивания растений внутри одной инбредной популяции [88].

Таким образом, селекционный процесс на основе гаметофитной самонесовместимости, полностью сокращает затраты ручного труда на кастрацию растений, опыление. Эффективное опыление происходит между самонесовместимыми инбредными линиями, в условиях открытого грунта, при помощи насекомых опылителей.

1.4.3 Гибридизация

Селекционный процесс – это продолжительный и трудоемкий комплекс работ, выполняемых селекционером от начала создания нового сорта или гибрида до передачи его в Государственное сортоиспытание. Весь селекционный процесс при гибридизации можно представить 4 этапами:

1) поиск и создание селекционного материала;

2) оценка и отбор перспективных форм, для получения новых популяций, отвечающих целям селекционной работы;

3) испытания нового сорта, гибрида;

4) подготовка и регистрация в госреестре селекционных достижений.

На первом этапе в соответствии с поставленной задачей проводят анализ местных, районированных и зарубежных сортов представителей изучаемых видов, родов, семейств. Если среди них нет сортов, видов с ценными признаками, то на первом этапе создают новую популяцию, аккумулируя в ней ценные хозяйственные признаки. В дальнейшем эти популяции используют для селекционной работы [38, 57, 78, 123].

При гибридизации у перекрестноопыляющихся растений в первом поколении, да и во втором поколении наблюдается большое расщепление по признакам, поэтому ценные экземпляры активно включают в дальнейшую селекционную работу. Если в гибридной популяции недостаточно растений с нужными признаками, то в скрещивания включают новые виды или сорта [1, 38, 86, 99, 254].

Для ускорения селекционной работы применяют воздействие химическими веществами (мутагенами), физическими факторами (радиационное излучение, температуру) или применяют методы биотехнологии. Каждый из методов применяют по отдельности или в комплексе с другими [123, 236, 306, 312, 316].

Особое значение уделяют дикорастущим видам, как перспективным для создания коллекций исходного материала для дальнейшей селекции. В настоящее время актуально использование дикорастущих видов в озеленении и введение их в культуру. Данными исследованиями занимаются как за рубежом, так и в России [20, 145, 220, 246, 262, 300].

Особо эффективно введение в селекционнный процесс дикорастущих видов сцелью проведения отдалённой гибридизации. Дикорастущие формы декоративных растений отличаются от культурных сортов многими признаками – размером цветка, соцветия, листа, высотой растения, продолжительностью цветения, урожайностью семян. Эти виды и формы менее прихотливы к климатическим факторам среды, чем культурные растения. Они более медленно растут, неравномерно плодоносят, более устойчивы к болезням и вредителям [56, 72, 100, 300].

При проведении гибридизации наблюдается явление гетерозиса. Гетерозис, или гибридная мощность, – это явление повышенной жизнеспособности и продуктивности гибридов первого поколения по сравнению с родительскими линиями. В дальнейших поколениях его эффект ослабляется и совсем исчезает. Предполагается, что гетерозис связан с высоким уровнем гетерозиготности межлинейных гибридов [58, 129, 182, 301].

Кукуруза сахарная (*Zea mays* L.) была первым растением, у которого получение высокопродуктивных гетерозисных гибридов было поставлено на промышленную основу. Валовые сборы зерна гибридной кукурузы были на 20–30 % выше, чем у родительских линий и сортов [17, 25, 114].

В 30-х годах XIX века в странах Европы и Дальнего Востока активизировалась работа по выведению гибридов и гибридных серий у декоративных цветочных культур. Они превосходили сортовые растения по хозяйственно ценным и декоративным качествам из-за проявления эффекта гетерозиса. Гетерозис может проявлятся по одному или нескольким признакам (как в общем габитусе растения, так и по отдельным его органам: листьям, соцветиям, цветкам) [213, 222, 224, 226, 246, 248, 252, 270].

Явление гетерозиса наблюдается иногда при скрещивании сортов, но только скрещивание самоопыленных линий (инцухт-линий) привело к прогрессу в селекции. Инцухтированную (инбредную) линию получают от самоопыления одного перекрестноопыляющегося растения в течение нескольких поколений. Гетерозис проявляется только в первом гибридном поколении F_1, в следующем поколении F_2 он затухает и наблюдается расщепление по большинству признаков [123, 125, 225, 274, 281, 283].

Число побегов и форма растения, размер цветка и соцветия, являются оценочными показателями сорта при подборе пар для скрещиваний, особенно при использовании его в озеленении [163, 206, 217, 268].

Гетерозис у цветочных культур может проявляться по одному или нескольким признакам (как в общем габитусе растения, так и по отдельным его органам: листьям, соцветиям, цветкам). Явление гетерозиса возникает иногда при скрещивании сортов, но только скрещивание самоопыленных линий (инцухт-линий) привело к прогрессу в селекции. Инцухтированную линию получают от самоопыления одного перекрестноопыляющегося растения в течение нескольких поколений. Гетерозис проявляется только в F_1, в следующем поколении он затухает и наблюдается расщепление по многим признакам [77, 86, 114, 120].

Для получения гетерозисных гибридов необходимо опыление одного сорта пыльцой другого. Для предотвращения самоопыления иногда проводят кастрацию, которая является очень трудоёмкой работой. Более лёгкий способ, когда в качестве материнских линий используют сорта с нежизнеспособными пыльцевыми зёрнами (с мужской стерильностью), в этом случае кастрация не требуется. А также, в качестве материнской и отцовской линии можно использовать самонесовместимые линии, которые произвольно не самоопыляются [25, 122, 123, 130, 144, 163].

Исследований по гибридизации декоративных культур достаточно много [291, 295, 310, 311, 313, 321]. Некоторые из этих исследований касаются *Antirrhinum majus* [216, 229, 230, 231, 247, 249, 258, 262, 278, 317, 322, 121, 151].

В 60-х годах была выпущена серия гибридов F_1 *Bright Butterflies* у *Antirrhinum majus*, которую получили путём скрещивания пелорического сорта *Juleiwa* с нормально цветущими сортами. В 70-х годах появилась серия F_1 *Madam Batterfly* с махровыми цветками открытого (пелорического) типа [72, 141, 149, 151, 302].

В связи с тем, что вид *Antirrhinum majus*, в селекции более 300 лет, у культуры очень много сортов и гетерозисных гибридов, которые по высоте и назначению делятся на четыре группы: карликовые (обсадочные), низкие, среднерослые (универсальные) или полувысокие и высокие (срезочные). По форме и степени махровости цветка выделяют группы: с простым цветком, пелорическим, махровым. По окраске листа: зеленый, пурпурный, пестрый. По назначению: универсальные (обсадочные) для озеленения, контейнерные или ковровые (кашпо, контейнеры, горшечная культура) и срезочные (флористика). Всего описано у *Antirrhinum majus* 15 садовых групп, в которые входит более 1000 сортов и гибридов. По аналогии проводится селекционная работа с другими представителями порядка *Lamiales* [64, 71, 121, 140, 141, 151, 195].

Один из современных методов получения чистых линий за короткий срок – это культура пыльников или получение гаплоидных линий. С помощью данной технологии возможно ускорение селекционного процесса. При культивировании пыльников учитывают стадию развития бутона, а также подбирают состав питательной среды и микроэлементы. Примерно через 2–3 недели культивирования начинается процесс каллусообразования [120, 142, 312, 316, 322].

Вопросы межвидовой гибридизации и несовместимости, связанной с ней, изучены в работах Б.П. Банниковой (1963, 1964, 1968); В.А. Поддубной–Арнольди (1964) на пшенице и ржи; табаке (Банникова В.П., 1965, 1968, 1972, 1973), сцилле сибирской (Герасимова-Навашина Е.Н. 1957; Герасимова-Навашина Е.Н., Батыгина Т.Б., 1958, 1959); календуле лекарственной (Плиско М.А., 1971, 1977) и других овощных, плодовых и декоративных культурах [18, 45, 115, 143, 151, 199, 246, 260, 287, 301, 304, 308].

Межвидовая гибридизация представляет собой форму видообразования, которая вследствие скрещивания между собой разных видов приводит к возникновению нового вида. Скрещивают растения или линии с отличиями в одной или более пар аллелей генов. Существуют межродовая, внутриродовая, внутривидовая и межвидовая гибридизация. При получении межвидовых гибридов отмечено что, многие виды неспособны к скрещиванию, или их гибриды бесплодны [18, 65, 144, 162, 187, 197, 244, 258].

Межвидовая гибридизация относится к отдаленной гибридизации. При межвидовой гибридизации успех опыления и оплодотворения зависит от того, насколько близки скрещиваемые виды по набору хромосом. Если виды и генетически, и по происхождению недалеки друг от друга, то вероятность успешного переопыления высока. Если у видов существуют различия между плоидностью, то возникают сложности, которые в большинстве случаев связаны с барьерами, которые препятствуют скрещиванию. У барьеров нескрещиваемости может быть любая природа проявления, начиная от невозможности прорастания пыльцы на чужом рыльце, несовместимости тканей зародыша и семени, исчезновения во втором поколении гибридных растений. Небольшую степень стерильности могут проявлять растения первого поколения. Существуют разработанные способы преодоления нескрещиваемости. Например, можно перевести на высокий уровень плоидности одну или обе родительские пары. Применение стимуляторов роста, таких как гиббереллины и индолы способствуют интенсивности роста пыльцевых трубок и прорастания пыльцы [99, 116, 127, 128, 144, 149, 243, 265].

Для получения устойчивых к заболеваниям форм огромную роль играют межвидовые скрещивания. Чем в более отдаленном родстве лежат родительские формы, тем эффективнее будет результат скрещивания [143, 149, 174, 182, 202, 206, 290].

Для получени гетерозисных гибридов необходимо опыление одного сорта пыльцой другого. Для предотвращения самоопыления иногда проводят кастрацию, которая является очень трудозатратной. Более легкий способ, когда в качестве материнских линий используют растения с мужской стерильностью. В качестве материнской и отцовской линии также можно использовать самонесовместимые линии, которые произвольно не самоопыляются [67, 151, 264].

В нашей стране селекция и семеноводство декоративных культур из порядка *Lamiales* практически не проводится. Для выращивания рассады на нужды озеленения городов закупают импортные семена, стоимость которых, в связи с санкциями, транспортировкой, оформлением необходимых документов, довольно высока. В связи с этим семеноводство данных культур, их сортов и гибридов, на территории РФ достаточно эффективно и малозатратно. Южные регионы России наиболее подходят для семеноводства данных культур, в связи с климатическими условиями и продолжительным тёплым периодом, возможно получение двух-трёх урожаев семян.

1.4.4 Мутагенез, как один из методов в селекции цветочных культур

Мутации очень важны в селекции декоративных культур, так как являются исходным материалом для выведения новых сортов и гибридов. В настоящее время, спонтанные естественные мутации обнаружены у многих культурных и декоративных растений [286, 292, 293, 305].

Вопросам возникновения естественных мутаций посвящена работа Э.Е. Хавкина (1998) по генетической регуляции морфогенеза растений на примере антирринума (*Antirrhinum* L.*)*, арабидопсиса *(Arabidopsis* Heynh.), кукурузы *(Zea* L.) [167, 247, 249, 267].

Мутагенез у *Antirrhinum majus* изучен в большей степени, чем проявление несовместимости, так как нём построена практически вся зарубежная селекция лучших сортов и гибридов [259, 261, 294, 298, 302].

Многие селекционеры, ученые проводили исследования в области мутагенеза на *Antirrhinum*, так как наравне с *Arabidopsis* он является одиним из модельных генетических объектов [151, 259, 302, 303].

Отбор мутантных форм проводят по хозяйственно ценным признакам (высота и форма растения, размер и окраска цветка, листьев, махровость, положение побегов), направлениям использования (срезка, озеленение, горшечная культура). Важно, чтобы отобранная мутантная форма при семенном размножении полностью сохраняла ценные признаки. Интерес для селекции *Antirrhinum* представляют видимые изменения по окраске, форме и махровости цветка, окраске листа и форме растения в целом [38, 41, 151, 259, 262, 302].

По генетическому проявлению мутации могут быть доминантными (проявляются в гетерозиготном состоянии) или рецессивными, проявляющиеся только в гомозиготном потомстве. По характеру изменения генотипа мутации делятся на три группы: хромосомные аберрации (изменение структуры хромосом), генные (изменение структуры гена, ДНК), геномные (изменение числа хромосом – полиплоидия, гаплоидия) [38, 123, 130].

Примером хромосомных мутаций может служить спонтанная мутация, возникающая в соматических клетках растений. Чаще всего эти мутации сохраняются в потомстве при семенном и вегетативном размножении [62, 221, 264, 267, 275].

В 2010 году группа зарубежных ученых изучила хромосомные инверсии на примере губастика жёлтого (*Mimulus luteus* L.), в разрезе симпатического видообразования. У данного вида, инверсия захватила участок генома с несколькими генами, ответственными за время начала цветения и другие адаптивные признаки. Затем эта инверсия быстро распространилась среди популяций *Mimulus*, для которых была уместна и вытеснила менее удачные аллели. Параллельно менялись и другие гены в разошедшихся популяциях. В связи с этим учёные предполагают найти еще не одну полезную инверсию, ускорившую видообразование у *Mimulus*. Таким образом, инверсии являются мощным генетическим средством, ускоряющим видообразование [75, 137, 232].

Могут возникать мутации, связанные с изменениями в плазматических элементах: плазменные и пластидные. Подобные мутации наиболее распространены у цветочных культур и представляют практический интерес, так как придают различным органам растения пестроцветность. Такие изменения описаны у антирринума, хосты, флокса, георгины, ириса, мирабилиса, мака, гибискуса, сирени [223, 251, 257, 261, 284, 296, 134].

Наиболее важные из всех мутаций – генные, при них изменения в структуре хромосом не видны. Именно эти мутации и вызывают наиболее сильные изменения в биохимии и физиологии клетки. В некоторых случаях, эти мутации определяются признаками, характеризующими семейство в целом. У *Antirrhinum majus* были обнаружены мутантные формы с редуцированным числом тычинок (две вместо четырёх), что характерно для других родов семейства *Plantaginaceae*, на-

пример *Veronica*, *Cymbalaria*. У *Linaria* описан мутант с актиноморфной (симметричной) формой цветка без шпорца – *gratiloides*. Подобная сонтанно появившаяся мутантная форма была отобрана в коллекции семейства *Plantaginaceae* у *Antirrhinum majus* в 2004 году во ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева и зарегистрирована как сорт «Рубиновая Звезда» (АС № 48026 от 22.08.2007) авторы О.Е. Ханбабаева, Е.В. Мамонов [133, 134, 151, 240].

В норме, цветки у представителей большинства родов порядка зигоморфные или неправильные. За образование зигоморфного цветка у *Antirrhinum majus* отвечает ген *CYCLOIDEA*^{RADIALIS} *(CYC).* Этот ген влияет на верхнюю (ближнюю к главной оси) тычинку, превращая ее в стаминодий, модифицируя развитие лепестков. Примечательно, что при повреждении генов А-класса лепестки *Antirrhinum majus* превращаются в тычинки и получаются уродливые цветки, сильно теряющие декоративность. У мутантных форм при мутации *CYC* цветок становится радиально симметричным, все тычинки одинаково хорошо развиты, цветки декоративны [151, 230, 247, 261].

Хромосомные абберации (дупликация, транслакация, инверсия) могут затрагивать как отдельные хроматиды хромосомы, так и хромомсому в целом. Фенотипически аберрации проявляются по-разному. Появление генов в дуплицированном состоянии в структуре хромосом является в какой-то степени защитной функцией организма от мутирования жизненно важных генов. Кроме аббераций, у некоторых растений (антирринум, амарант, колокольчик, левкой, хризантема, кларкия, тюльпан, георгина, колеус, гейхера, роза) отмечены транслокации (перенос, обмен) генами или некоторыми участками хромосом. Они создают эффект гетерозиса при обмене генами внутри хромосомы, что дает возможность возникновения новых видов и форм. Одними из первых транспозоны (прыгающие гены) были обнаружены у *Antirrhinum majus* и мирабилиса «ночной красавицы» (*Mirabilis jalapa* L.) [40, 42, 228].

По выражению фенотипического эффекта мутации делятся на микромутации (малые мутации) и макромутации. Микромутации – результат изменения отдельных генов, несущественно влияющие на морфологию и физиологию растений и составляющие (1–10 % от всей популяции). У *Antirrhinum majus* отмечено до 10 % подобных мутаций Макромутации затрагивают признаки организма и часто приводят к снижению жизнеспособности или гибели растений. Особую категорию

изменений у растений представляют фасциации (израстания), которые дали материал для создания махровых форм у левкоя, антирринума, петунии, душистого горошка, целозии, лютика, табака, флокса [38, 89, 123].

Возникновение спонтанных мутаций у растений зависит от способа опыления. У самоопылителей мутации возникают редко, но при гибридизации или перекрестном опылении частота спонтанных мутаций сильно возрастает. Причем у самоопылителей мутация или сохраняется, или элиминируется, а у перекрёстноопыляемых растений мутации могут сохраняться в герозиготном состоянии в течение многих поколений и стабилизироваться или исчезнуть совсем из популяций [38, 102, 117, 123, 151].

Для достижения селекционных целей чаще всего применяют экспериментальный мутагенез. Суть его заключается в воздействии на органы растений специальными веществами или различным излучением. Основное преимущество мутационной селекции заключается в её быстроте. В случае получения удачной мутации для создания сорта потребуется 4–5 поколений растений, в то же время на введение в сорт требуемого гена необходимо затратить 10–20 лет. Наряду с положительными сторонами метод экспериментального мутагенеза имеет свои недостатки. Так, для выявления полезных мутаций необходимо изучение большого количества исходного и экспериментального материала [18, 19, 60, 63, 130].

1.4.5 Полиплоидия

Одно из направлений в селекции новых сортов – это полиплоидия. Полиплоидные сорта имееют очевидные преимущества перед диплоидными сортами: мощный рост, крупные листья и цветки, высокая устойчивость к факторам среды, вредителям и болезням.

Удвоение хромосомного набора с диплоидного до тетроплоидного, приводит к усилению контролируемого признака. Полиплоиды у цветочных и других культур, внешне очень сильно отличаются от нормальных диплоидных растений [60, 123, 316, 322, 323].

У полиплоидных растений отмечается высокая степень самонесовместимости (низкая завязываемость семян), что значительно влияет на жизнеспособность

потомства. Полиплоиды характеризуются крупными цветками и соцветиями, укороченными мощными плотными стеблями и соцветиями, что важно для повышения устойчивости и декоративности в цветниках, а также в срезке [60, 89, 90, 109, 273].

Увеличение числа хромосом в клетках может происходить под действием высокой или низкой температуры, ионизирующих излучений, химических веществ, а также в результате изменения физиологического состояния клетки [109, 115, 182, 232].

Разработаны две группы методов выявления полиплоидных растений: прямые и косвенные. Под «косвенными» понимают методы идентификации полиплоидов по изменениям морфологических или цитологических признаков, характерных для полиплоидных растений. К этой группе относится анализ морфологических признаков – например, увеличенные размеры вегетативных органов, замедление роста, а также и число хлоропластов в замыкающих клетках устьиц, увеличенные размеры устьичных клеток, пониженная фертильность, более крупные размеры, измененная форма и количество пор у пыльцы. Прямым методом является непосредственный подсчет числа хромосом [5, 130–132, 142].

Полиплоидные формы растений отличает высокая жизнеспособность, мощное вегетативное развитие, повышенная устойчивость к болезням, вредителям и неблагоприятным факторам среды, поэтому они и сохранились в природе, благодаря естественному отбору [130–132, 151].

В 30-х годах начаты исследования по получению полиплоидов у *Antirrhinum* и *Petunia*, которые продолжаются до сих пор. У *Antirrhinum* число хромосом (2n) в соматических клетках представлено 16, 18 и 32 хромосомами. У высоких срезочных сортов *Antirrhinum* с помощью полиплоидии был значительно увеличен размер цветка и соцветия в целом [182, 239, 249, 265, 273, 282, 287].

Тетраплоидный *Antirrhinum* представляет собой одно из интересных улучшений этой культуры. Тетраплоидные растения имеют определенные преимущества и выделяются по морфологическим признакам и хозяйственным признакам. Некоторые из семеноводческих фирм включили в свои каталоги несколько тетраплоидных сортов. Цветки у них гораздо крупнее, чем у диплоидных сортов, поэтому соцветие кажется более плотным. Мешковидные вздутия на лепестках более выдающиеся, и края лепестов часто гофрированные. Цветки в соцветии рас-

положены теснее, это является результатом того, что цветки имееют более крупные размеры, так как междоузлия внутри соцветия той же длины что и у диплоидных растений [249, 282, 287].

Для получения полиплоидов Zhang Xiaofang и Yue Hua (1990) применяли 0,3–0,5%-й раствор колхицина в экспозиции 24 часа, при этом число мутаций у *Antirrhinum* составило 10–12 %. Соцветия, образовавшиеся у тетраплоидных растений, были несколько короче, чем у диплоидных, и цветение начиналось позже [322].

Некоторые авторы отмечают эффективность обработок рассады однолетних культур раствором колхицина в концентрации от 0,2–0,5 % в фазу развития семядольных листьев, а также считается эффективным смачивание точек роста [38, 71, 116].

Были проведены сравнительные испытания урожайности тетраплоидных растений у представителей семейства *Brassicaceae* при использовании следующих методов опыления: с помощью кисточки, пинцета, встряхивания растений, сохранение части растения необработанной. Диплоидный сорт использовали в качестве контрольного сорта. Во всех случаях растения, опыленные при помощи кисточки, давали наибольшее количество семян в одной коробочке. Необработанные цветки, как диплоидные, так и тетраплоидные, давали очень мало семян, поэтому тетраплоидные растения считали высокостерильными. Когда опылённые кисточкой тетраплоиды сравнивали с диплоидами, опыленнными тем же методом, было замечено, что тетраплоидные формы образуют значительно меньше семян на цветок [38, 86, 108, 116].

Таким образом, большие количества тетраплоидных семян можно получать в теплицах, при ручном опылении, или в открытом грунте на изоточках, где опылению способствуют насекомые. Такие методы могут стать эффективными и для других видов, принадлежащих к семействам с однолокусной гаметофитной системой несовместимости.

1.5 Технологические особенности и агротехника рассады однолетних цветочных культур для селекционного процесса и озеленения

Агротехнические приёмы выращивания, направленные на получение качественной рассады, очень важны в селекционном процессе, особенно при выращивании растений, полученных в результате инбридинга, необходимо поддерживать

очень высокий уровень агротехники, вести профилактические меры, направленные на снижение заболеваний и повреждений вредителями у инбредных растений, так как растения 5–6-го поколения инбридинга ослаблены, накопленными нежелательными признаками [92, 100, 102].

При изучении агротехнических особенностей культуры, наиболее актуальны вопросы изучения всхожести семян. К механизмам, ингибирующим прорастание семян в состоянии органического покоя, относят непроницаемость семенных покровов, необходимость дозревания зародыша и светочувствительность. Факторы, вызывающие выход зародыша из органического покоя – механическое нарушение семенных покровов, стратификация, скарификация, повторяющиеся изменения температуры, воздействие на оболочку различными веществами. Условия окружающей среды, необходимые для прорастания семян и появления всходов, часто отличаются от тех, которые инициируют прорастание, и для семян культур, находящихся в состоянии органического покоя, могут быть весьма специфичны [19, 54, 68, 69].

Для вывода семян из состояния органического покоя семена подвергают стратификации – воздействию низких или высоких температур или скарификации – механическому нарушению твёрдых семенных покровов культур с плотной семенной оболочкой. Скарификация является эффективным методом повышения всхожести семян, но для большинства изученных видов она не применима, так как семена относятся к категории мелкие и мельчайшие и имеют тонкую семенную оболочку. Перечисленные физические способы можно заменить обработкой физиологически активными веществами [76–80, 91, 97].

Посколько семена изученных культур мелкие, то в свете современных технологий посева, встает вопрос об оптимизации технологии высева и снижении затрат ручного труда на пикировку рассады. В связи с этим, применяют новую технологию машинного высева дражированными семенами и автоматизированную пикировку рассады [76, 124, 157].

Покрытие семян защитной питательной оболочкой – дражирование, это один из приемов предпосевной подготовки, которое проводится в специальной машине – дражираторе. Полновесные, откалиброванные семена засыпаются в

дражировочные ёмкости и увлажняются клеящим раствором, содержащим полиакриламид и бентонитовую глину, порошковидный торф, керамзит и древесную муку. Микроудобрения, стимуляторы роста и пестициды используют для добавления в состав оболочки драже. Применение данного способа предпосевной обработки семян хорошо зарекомендовало себя на ряде ведущих овощных культур [80, 171, 176, 184, 189].

Препараты, применяемые при дражировании семян, обычно содержат дополнительные полимеры, наполнители, например диоксид титана, тальк и пигменты. К ним предъявляют следующие требования: в процессе дражирования семена не должны слипаться; в полевых условиях действия протравливателей должны быть оптимизированы; покрытие поверхности всей гранулы; поддерживание устойчивости биологических агентов (активных веществ); без снижения всхожести семян исключение пылеобразования. Большинство полимеров и сополимеров хорошо совместимы с биологическими агентами и с химически активными веществами, так как полностью водорастворимы и физиологически интерны [76, 79, 80, 127, 154].

Для предпосевной обработки семян, обработки посевов в различных фазах развития, поддержания и дальнейшего размножения инбредных линий, применяют стимуляры роста, укоренения, повышения устойчивости к неблагоприятным факторам среды, болезням и вредителям, применяют обработки специальными веществами [46, 127, 128, 189].

Применяя регуляторы роста для предпосевной обработки семян, можно существенно повысить их всхожесть, обрабатывая рассаду в стадии первых семядольных листьев, значительно сократить выпады из-за грибных и бактериальных инфекций, снять послепересадочный стресс у высаженных в открытый грунт растений. Все они имеют различный состав и направленность действия, применяются в различные фазы роста растения, но при этом хорошо сочетаются с другими химическими препаратами и удобрениями [46, 60, 69].

Регуляторы роста можно разделить на две большие группы. Первая группа – это эндогенные препараты (ауксины, гиббереллины, цитокинины, этилен, абсцизовая кислота, брассинолиды), которые синтезируются в тканях самого растения.

Вторая группа – это экзогенные вещества, полученные в результате органического синтеза, то есть синтетические. Для выведения семян из состояния покоя в качестве экзогенных регуляторов могут применяться как природные, так и синтетические соединения. Их использование позволяет усиливать или ослаблять признаки и свойства растений в пределах нормы, заданной генотипом, повышать устойчивость растений к неблагоприятным условиям. Благодаря высокой эффективности действия в малых дозах эти препараты являются экологически безопасными [26, 63, 76, 128, 189].

Гиббереллин – это один из самых распространенных фитогормонов, обладающий огромной физиологической активностью. Он синтезируется в семенах, плодах, листьях, корневых чехликах и стимулирует рост стеблей, листьев, плодов, побегов. При этом рост стеблей и побегов происходит, как за счет удлинения междоузлий, так и за счет увеличения их числа, так как гиббереллин влияет не только на деление, но и на растяжение клеток. У большинства культур под влиянием гиббереллина удлиняется стебель, а у зерновых и овощных культур увеличивается число листьев. У большинства цветочных культур существенно ускоряется наступление фазы цветения и плодоношения [46, 176, 189].

Существуют синтетические аналоги, такие как синтезированная гибберелловая кислота и ее производные, например препарат «Гибберсиб». Действие гиббереллиновой кислоты проявляется в увеличении махровости цветков, изменении сроков цветения (на 10–14 суток раньше). У некоторых многолетних цветочных культур гиббереллин увеличивает коэффициент размножения, а также ускоряет наступление фазы цветения. Ускорение прорастания и сокращение периода покоя происходит при обработке семян гиббереллином, но в целом эффект от воздействия фитогормона, в большинстве случаев зависит от фазы развития растения [26, 76, 171, 184, 188].

На основе гибберелловой кислоты, разработан препарат «Бутон» – стимулятор цветения и плодообразования. Действующее вещество: гиббереллиновые кислоты натриевых солей в концентрации 20 г/кг. Являясь природным стимулятором данный препарат увеличивает число завязей, снижает число пустоцветов, так же предохраняет завязи от опадения. Урожай плодоносящих культур, по-

сле обработки, увеличивается до 37 %, созревание плодов укорачивается на 5–7 суток. В селекции растений данный препарат активно применяется для получения большего количества семян у растений инбредных линий, ослабленных инбредной депрессией. Аналогичным действием обладают препараты: «Завязь», «Гибберсиб», «Гиббероссс» [12, 60, 72, 91, 184, 189].

Препараты «Эпин», «Эпин-Экстра» содержат эпибрассинолид, который отвечает за регуляцию уровня гормонов в тканях растений. Применяется при предпосевной обработке семян, особенно у культур со сниженной всхожестью, например, в результате длительного или неправильного хранения. Кроме того, у данного препарата, ярко выражены противострессовые и иммуномоделирующие свойства [99, 118].

Препарат «Домоцвет» – активатор роста, стимулирующий и укрепляющий растения, которые находящиеся в стрессовых факторах (меняющиеся условия среды, пересадка, отсутствие регулярного полива). Действующее вещество – смесь гидроксикоричных кислот, в концентрации 0,05 г/л. Препарат активирует гормональную и ферментативную системы растения, ускоряет восстановление растений при стрессовых факторах, оказывает ростостимулирующее действие, благоприятно влияет на развитте полезных микроорганизмов взоне корней. При обработке в фазу вегететации у растений улучшается качество и продолжительность цветения, замедляется процесс пожелтения листьев. Препарат помогает корневой системе растения удерживать питательные вещества и способствует их лучшему усвоению [76, 80, 90].

В селекции зерновых культур применяют препараты из группы ретардантов – веществ, тормозящих активный рост растений, для предотвращения полегания. В наших предыдущих исследованиях на цветочных культурах данная группа препаратов хорошо себя зарекомендовала [63, 69].

Препарат «Атлет» – регулятор роста растений, сдерживающий рост центрального стебля в длину, усиливающий кустистость и как следствие мощность всего растения. Действующее вещество: хлормекватхлорид, в концентрации 600 г/л. Рекомендуется для применения у полевых, овощных и декоративных культур. При выращивании рассады цветочных культур придаёт растениям компактность, кустистость, без применения прищипки верхушки, достаточно трудо-

ёмкого приема. Кроме того, рассада декоративных культур не перерастает, повышаются декоративные качества [99, 189].

Для обеззараживания и протравливания субстрата и семян перед посевом применяют препарат «Максим» и биологический препарат «Фитоспорин», на основе суспензии бактерий и гуминовых кислот. Положительный опыт получен при предпосевной обработке семян препаратом «Зеребра-агро» (на основе коллоидного серебра), однако вопрос применения данного регулятора на цветочных культурах в настоящее время изучен недостаточно [56, 69].

Большая часть из перечисленных регуляторов роста являются препаратами комплексного действия. Они обладают одновременно фунгицидным, антистрессовым, снижающим фитотоксичность действием. Исследованиями подтверждено положительное влияние на рост, развитие, декоративность таких препаратов как «Циркон», «Силиплант», «ЭкоФус», «Бутон», «Завязь», «Новосил», «Эпин», «Эпин-экстра», «Домоцвет», «Атлет». Применение перечисленных стимуляторов существенно снижает затраты ручного труда на агротехнические приемы ухода за посевами цветочных культур, а также существенно сокращает выпады при посеве семян.

Научные данные подтверждают эффективность применения физических методов совместно с предпосевной обработки семян стимуляторами. Метод барботирования семян заключается в погружении семян на 12–24 часа в воду либо раствор, обогащаемый воздухом. При этом эффективность такой обработки существенно повышается добавлением в раствор регуляторов роста «Эпин-экстра» или «Циркон». Имеются научные данные об эффективности совместного применения сразу нескольких перечисленных методов [46, 55, 80].

В селекционно-технологическом процессе, этапы посева и выращивания рассады, одни из самых важных для получения качественной рассады. Для большинства изученных видов применяется стандартантная агротехника выращивания рассады и растений в открытом грунте, а для размножения исходных инбредных линий требуется оптимизированная технология выращивания в защищённом грунте, с учётом наличия у растений инбредной депрессии. Семена большинства изученных культур сохраняют всхожесть достаточно долго, в течение нескольких лет, например у *Antirrhinum* 4–8 лет, *Penstemon* – 2 года, *Torenia, Diascia* – 3 года [46].

В условиях тёплых регионов, можно высевать семена непосредственно в открытый грунт. При посеве в открытый грунт всходы появляются через 2,5–3 недели и способны выдерживать кратковременные похолодания. Посев семян в грунт рекомендуется проводить в начале апреля, как только прогреется и слегка подсохнет верхний слой почвы. Для более равномерного высева, почву тщательно готовят, а семена смешивают с песком и высевают по поверхности без заделки. Для регионов с затяжной весной, с целью продления цветения, лучше выращивать большинство изученных культур через рассаду. Неплохо зарекомендовал себя способ посева в апреле, в «холодные парники» [48, 151].

Большинство цветочных культур порядка *Lamiales*, лучше растет и развивается на среднесуглинистых, плодородных, не переувлажненных почвах, с уровнем кислотности pH 6–8 на защищенных от ветра участках [172, 189].

Кроме семенного размножения для таких культур, как *Antirrhinum*, *Penstemon, Bacopa, Torenia*, характерна способность к вегетативному размножению, а также новой технологии микроклонального размножения *in vitro* [62, 68, 75, 128, 267].

В условиях умеренного климата при выращивании через рассаду, растения зацветают в конце мая – начале июня, при сроках посева с 1 по 20 марта, при более поздних сроках посева, массовое цветение начинается с середины июля. Оптимальными сроками посева для большинства изученных культур являются первая и вторая декады марта, но можно применять и более поздние сроки, в связи со снижением затрат на освещение и отопление [72].

Для посева семян и пикировки рассады готовят смесь с добавлением перлита из легкой дерновой земли и некислого торфа (в соотношениях 1:2:3). Так как семена изучаемых видов относятся к категории мелких и мельчайших, то их высевают в специальные ящики и лотки по поверхности подготовленного субстрата, по поверхности, предварительно смешав с песком. При таком способе посева снег будет таять, и семена будут втягиваться в субстрат на небольшую глубину [57, 140].

Перед посевом, почву проливают водой и протравливают препаратами «Максим», «Фитоспорин», крепким раствором марганцовки, так как молодые растения, очень чувствительны к грибным и бактериальным заболеваниям, особенно «чёрной ножке», самому распрорастраненному заболеванию у растений, в стадии

рассады. Это комплексное заболевание, вызванное грибами или бактериями, а также их совместным присутствием в посевном грунте (бактерии рода *Dickeya, Olpidium brassicae, Pythium debaryanum, Rhizoctonia solani, Phoma lingam, Pythium debaryanum, Pythium aphanidermatum, Rhizoctonia aderholdii*) [158].

Для эффективного прорастания семенам нужен свет. Некоторые культуры, например виды рода *Penstemon*, *Veronica, Diascia* имееют очень неравномерные всходы. Для повышения дружности всходов, семена предварительно замачивают на 12–24 часа в стимуляторах, затем проводят посев по поверхности, используя речной песок или снег. После высева, лотки с посевами накрывают стеклом или плёнкой, переодически проветривают и увлажняют [184].

При температуре воздуха 20–24 °С, всходы появляются примерно через 7–14 суток. Сеянцы растут медленно, они очень чувствительны к переувлажнению и сильно подвержены грибным и бактериальным заболеваниям. При появлении признаков грибных или бактериальных заболеваний, растения опрыскивают слабым раствором препарата «Фитоспорин» в концентрации 2 мл на 1 л воды, затем приступают к пикировке. Пикировку сеянцев проводят в фазе 1–2 настоящих листьев, в пластиковые кассеты с ячейками или индивидуальные контейнеры. Через неделю, от даты пикировки, проводят первую подкормку комплексным удобрением и обработку стимуляторами роста: «Эпин», «Циркон», «Рибав-Экстра» для снятия послепересадочного стресса и для повышения устойчивости корневой системы к патогенам в почве [151, 158, 176].

Высадку рассады в открытый грунт проводят после 25 мая, как только минует угроза поздневесненних заморозков, расстояние между растениями от 10–15 до 40–50 см, в зависимости от высоты растений. Чтобы высокорослые и среднерослые виды, такие как *Antirrhinum, Penstemon, Digitalis* лучше кустились и дольше и обильнее цвели, их прищипывают над пятым-шестым листом. На тяжелых почвах (глинистых) или на слишком рыхлых (торфянистых) высокорослые растения требуется подвязывать к опоре, а для выращивания срезки применять специальные сетки. Так у *Antirrhinum*, при высоте цветоносов более 70 см, развивается недостаточно мощная корневая система, которая, после сильных осадков, не способна удерживать растения такой высоты [78, 141, 184].

Для защиты растений от корневых гнилей, после посадки, почву вокруг растений необходимо хорошо пролить раствором биологического препарата «Алерин-Б», содержащий сухую суспензию бактерий *Bacillus subtilis*, штамм В-10 ВИЗР. Данный препарат характеризуется как бактериальный фунгицид и биологический пестицид для борьбы с грибными болезнями у садовых культур [184].

Послепересадочный стресс у высаженных растений снимают опрыскиванием по листьям стимуляторами «Эпин», Эпин-экстра», «Циркон», «Домоцвет», НВ-101. В первые недели, после высадки, проводят рыхление корки, которая образуется на поверхности от полива растений. Еженедельно проводят подкормки комплексным удобрением «Акварин цветочное», «Кемира-Универсал», «Растворин цветочное», раз в две недели – внекорневые подкомки микроэлементами, путем опрыскивания по листьям, в вечерние часы. В период образования бутонов растения подкармливают универсальным удобрением и проводят трёхкратную обработку, препаратами, содержащими гибберелиновые кислоты (Бутон, Завязь, Гибберросс) [90, 169, 184].

Ценные экземпляры и маточные растения для черенкования пересаживают в защищенный грунт, до наступления осенних заморозков. В августе – начале сентября, здоровые экземпляры, выбранные в качестве маточников, пересаживают в контейнеры и уносят в защищённый грунт. В зимний период маточники содержат в светлом, прохладном месте с температурой около +7–10°С. Отрастание молодых побегов начинается в феврале–марте. Эти побеги используют для черенкования и укоренения, микроклональном размножении *in vitro* [48, 184, 243].

Микроклональное размножение *in vitro* применяют для оздоровления посадочного материала от вирусов, болезне, а также для размножения редких и интересных сортов, единичных экземпляров, плохо размножаемых другими способами. При микроклональном размножении экспланты (точки роста, почки, меристемы) стерилизуют в растворе гидрохлорида натрия и помещают на стандартную питательную среду Мурасиге–Скуга (*MS*) с добавление питательных веществ и регуляторов роста. Черенки, прошедшие ризогенез (укоренение), высаживают на смесь перлита и вермикулита в специальные микропарники, в которых при высокой влажности воздуха и субстрата выращиваются в течение трех-четырёх недель. Затем, с добавлением торфа в субстрат, растения пересаживают для адаптации в теплицу [35, 52, 62, 75, 128, 264].

Подводя итог сказанному, можно сделать вывод, что для укрепления сеянцев на начальных этапах роста и прорастания семян в настоящее время применяются методы с использованием эндогенных и экзогенных гормонов, обладающих комплексным положительным действием на растение на различных этапах его развития. Другие способы воздействия на семена, такие как стратификация, скарификация, барботирование, ускоряют не только прорастание семян, но и повышают дружность всходов, дают возможность получить всходы у долго хранящихся семян. Подбор метода и стимулятора для обработки семян проводят в зависимости от особенностей онтогенеза растений. Для размножения и поддержания инбредных линий цветочных культур применяют специальную агротехнику: подбор субстрата, технологию посева, обработки стимуляторами роста, комплексные мероприятия по борьбе с вредителями и болезнями на всех этапах [23, 111, 184].

В основном гибридное семеноводство у ведущих цветочных культур ведут за рубежом в США, Японии и Германии, а также на юге России. В Госреестре РФ к 2005 году зарегистрирован лишь один сорт *Antirrhinum majus*, выведенный на Воронежской опытной станции. К сожалению, в нашей стране семеноводство гибридов F_1 практически не ведется, хотя условия умеренной зоны оптимально подходят для выращивания и семеноводства изучаемых культур. Поэтому исследования по созданию самонесовместимых линий и выведение на их основе F_1 гибридов актуальны в современных условиях, поскольку конкурентоспособное производство гибридных семян цветочных культур необходимо развивать и в нашей стране.

1.6 Оценка хозяйственно ценных и декоративных качеств цветочных культур

На современном этапе развития селекции декоративных культур практически полностью отсутствуют чёткие методические указания по методике проведения сортооценки у многих цветочных культур. Использование для сортооценки декоративных культур методик, применяемых в овощеводстве и плодоводстве, является некорректным в связи с тем, что при оценке сортов в декоративном садоводстве ведущая роль принадлежит таким качественным показателям как: окраска и форма листа, цветка или соцветия, махровость, аромат, мощность цветоносов, плотность соцветий и т.д. Кроме того, такие важные хозяйственные признаки

как устойчивость к полеганию, резистентность к болезням и вредителям, учитываются весьма косвенно [21, 92, 300].

Характерной особенностью декоративного садоводства в отличие от овощеводства и плодоводства является наличие очень широкого разнообразия сортов в пределах одного вида, отличающихся окраской, махровостью, высотой, направлением использования и другими качествами, что при проведении сортооценки крайне важно учитывать [100].

Комплексный метод сравнительной сортооценки декоративных культур, при переводе всех характеристик в относительные величины (баллы) упрощает отбор и позволяет выделить лучшие по декоративным признакам сорта и гибриды, наиболее полно отвечающие требованиям современного производства [7, 8, 11, 12, 24].

Некоторые авторы считают, что для декоративных культур возможно применение методик сортооценки для овощных и полевых культур, другие, наоборот, сильно усложняют методики, большим количеством критериев и баллов, затрудняя проведение оценки [150, 178].

В то же время, в результате целенаправленного отбора, проводимого в пределах соответствующих садовых групп, формируется рекомендованный ассортимент, причем он охватывает все существующие типичные окраски цветка, включая ранние, средние и поздние сорта, по срокам цветения, позволяя продлить цветение данной культуры [111].

При проведении оценки у декоративных культур нужно учитывать особенности объектов исследования, очень большое количество сортов и гибридов участвующих в сравнении, чтобы они могли быть включены в промышленный ассортимент. Успехи и достижения современной селекции позволяют выводить современные сорта и гибриды у декоративных культур, обладающие не только высокой декоративной ценностью, но и ценными хозяйственными признаками. У большинства овощных и плодовых культур хозяйственно-биологическая оценка проводится по легко измеряемым количественным показателям (урожайность, выход товарной продукции), дополняемая качественной оценкой в виде биохимических анализов (содержание сахара, витамина С, масса сухого вещества и т.п.). При сравнении полученных данных с контролем (контрольный или эталонный сорт) производят выбор перспективных и наиболее продуктивных сортов [100, 111, 173].

При изучении и оценке продуктивности сорта у плодовых и овощных культур учитывают всю сумму его важнейших характеристик, в том числе устойчивость к болезням и вредителям, к условиям произрастания, технологиям ухода и уборки, хранения, что и определяется самым важным показателем – урожайностью, которая при испытании данных культур, является обобщающим показателем. В целом, применение данной методики оценки для декоративных культур, возможно, только признак «Урожайность» необходимо заменить на другой важный признак «Декоративность», который наиболее значим именно для декоративных культур [8, 100, 158, 300].

При проведении оценки у декоративных культур ведущая роль принадлежит качественным признакам (оригинальность, махровость, окраска цветка и листа, аромат, форма цветка и листа). Даже такие количественные признаки (размер цветка, длина цветоноса, количество цветоносов или цветков в соцветии) рассматривают у декоративных растений с точки зрения общего декоративного эффекта. Этим и объясняется использование специальных шкал при проведении оценки у декоративных культур. При такой методике каждый признак (критерий) оценивается в баллах. Иногда применяют специальный переводной коэффициент для особо значимых и ценных признаков [7, 21].

Хозяйственно-биологические признаки при оценке декоративных культур учитывают косвенно, например такие как «Поражаемость болезнями и вредителями», «Устойчивость к полеганию». Наиболее значимые из них, особенно для практического использования или промышленного цветоводства (продуктивность цветения, способность вегетативно размножаться, семенная продуктивность, устойчивость в грунте) должны тщательно и систематически учитываться [22].

Кроме того, не менее существенным отличием декоративных растений от сельскохозяйственных, является наличие большого сортимента (разнообразия сортов в пределах одного вида) с разнообразием окраски (однотонная, многоцветная), степенью махровости (простой, полумахровый, махровый цветок), различной высотой (карликовый, низкий, универсальный, высокий, гигантский) и направлениями использования (срезка, горшечная культура, городское озеленение, приусадебное цветоводство, выгонка) [129].

Это все необходимо учитывать, чтобы при оценке сортов не потерять ценные и оригинальные сорта и формы декоративных растений. Ниже приведена схема сортооценки декоративных растений, разработанная В.Н. Быловым в 1978 году (таблица 1.3) [11, 15, 20, 21, 22].

Таблица 1.3 – Схема сортооценки декоративных растений (по Былову В.Н., 1978 год)

Первичная оценка интродуцированных сортов и выделение перспективных	Оценка по 5-балльной шкале
Сравнительная оценка перспективных сортов и отбор лучших для массового размножения	Оценка по 5-балльной шкале
Группировка сортов по садовым группам, окраске, вегетационному периоду, высоте, назначению	Оценка по 5-балльной шкале
Оценка сортов по декоративным признакам	По 100-балльной шкале (с коэффициентом или дифференцированная оценка признаков)
Оценка сортов по хозяйственно-биологическим свойствам	В пределах 50-балльной шкалы или в абсолютных показателях
Сравнительная оценка сортов по совокупности декоративных, хозяйственных и биологических особенностей	Комплексная оценка
Выделение лучших сортов для массового размножения	Массовое размножение лучших сортов

В 1978 году В.Н. Быловым и коллегами было проведено обширное обобщение результатов многолетних работ и разработаны методические рекомендации новой системы сортооценки цветочно-декоративных растений, значительно превышающей точность и объективность оценок. На примере трёх декоративных культур (пион, сирень, гладиолус), относящихся к разным жизненным формам, показано применение данной методики для выделения лучших сортов для промышленного цветоводства [71, 123].

В 2007 году отделом регистрации Государственной комиссии по регистрации селекционных достижений была разработана новая методика оценки декоративных качеств у *Antirrhinum* для проведения регистрации селекционных достижений у данной культуры в нашей стране. При описании созданных гибридов и исходных родительских форм применяют карточки оценки декоративной ценности сорта цветочных культур по методике государственного сортоиспытания (ГСИ). Примерная карточка для описания декоративной ценности сорта, гибрида, исходной формы приведена в приложении А [227, 228].

Методика оценки декоративной ценности сорта разработана только для одной культуры, представляющей порядок *Lamiales*. Для большинства изученных культур, данная методика используется по аналогии. Оценку декоративности растений *Antirrhinum* проводят в период массового цветения по стобальной шкале, по важнейшим хозяйственно-ценным (декоративным) признаков признакам [24, 111].

Интегральная оценка важна для итогового заключения о перспективности использования испытуемых видов, сортов и гибридов для определенных целей, например озеленения, промышленного производства, выращивания цветочной продукции на срезку. В связи с тем, что учётные признаки содержат не только количественные показатели (высота растения, количество цветоносов, размер цветка), но и качественные признаки (обилие цветения, оригинальность, махровость), то для проведения интегральной оценки, их переводят в равные единицы. Этот вид оценки менее чувствительный и позволяет объединять виды, сорта, гибриды в группы по перспективности, а также сохранить ценные генотипы [20, 111].

Современные сорта и гибриды, чтобы заинтересовать потребителя в семенном материале должны иметь комплексную оценку по всем испытаниям не ниже 75 баллов и быть устойчивыми к неблагоприятным факторам среды, болезням и вредителям, высокодекоративными, достаточно оригинальными.

Оценку декоративных качеств и перспективы использования изучаемых культур проводят в условиях открытого грунта на участках испытания, по общепринятой методике Госсорткомиссии на отличимость и однородность, в сочетании с комплексной методикой Былова и интегральной оценкой перспективности.

Заключение по главе 1

Изучение биологических признаков, таких как морфологические и фенологические особенности, биология цветения, механизмы опыления, особенности завязываемости семян, определенные хозяйственно ценные признаки, для каждого изученного вида является важным начальным этапом при создании исходного материала для дальнейшей селекции.

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 селекционно-биологические вопросы, касающиеся прогнозирования успеха опыления и полноценному завязыванию семян.

Гаметофитная однолокусная система несовместимости исследована и описана для родов семейства *Scrophulariaceae* и обнаружена у видов, имеющих важное практическое значение и декоративную ценность. У изученных цветочных культур, гаметофитную самонесовместимость возможно широко применять для получения коммерческих гибридных семян без кастрации.

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 у других видов, принадлежащих к семействам с однолокусной гаметофитной системой несовместимостью.

На сегодняшнем этапе развития цветоводства и декоративного садоводства до сих пор существует проблема отсутствия чётких методических указаний по большинству декоративных культур. А существующие методики оценки требуют усовершенствования в связи с меняющимся запросом промышленного цветоводства и новыми трендами. Методика комплексной оценки хозяйственно ценных и декоративных признаков позволяет включать в современный сортимент виды, их сорта, гибриды, отвечающие различному назначению: для получения срезки в открытом грунте, для выгонки в тепличных комплексах и оранжереях, для озеленения.

Методика сравнительной сортооценки декоративных цветочных культур, наиболее полно отражает все значимые качественные и количественные параметры и 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 культур в условиях открытого грунта, а также требования, предъявляемые к ассортименту для озеленения населенных мест, общественных территорий и парков.

Таким образом, 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 у декоративных растений. Причем выращивание этих растений в промышленных масштабах станет рентабельным, в связи с тем, что селекционеры учли при их создании все необходимые хозяйственно ценные и декоративные признаки.

Глава 2 УСЛОВИЯ, МЕТОДЫ И ОБЪЕКТЫ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Условия проведения исследований

Для селекционной работы растения выращивали через рассаду как в условиях открытого, так и защищенного грунта. Изучение морфологических, фенологических, хозяйственно ценных признаков, биологии цветения, фертильности, семенной продуктивности и оценку декоративности проводили в условиях открытого грунта на территории лаборатории цветоводства ботанического сада им. С.И. Ростовцева. Выращивание рассады, опыление, создание инбредных линий, изучение самонесовместимости и её проявления проводили в условиях защищенного грунта в зимних остекленных теплицах на территории Овощной опытной станции им. В.И. Эдельштейна ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева, в стеллажных теплицах фирмы «Ришель».

Стандартная агротехника выращивания рассады однолетних культур в защищенном грунте. Посев проводили в первую декаду марта. Для посева применяли легкую почвосмесь, состоящую из 1 части некислого торфа и 2 частей лёгкой дерновой земли, с добавлением перлита. Перед посевом почву протравливали препаратом «Максим». Так как семена большинства изученных видов очень мелкие, то их равномерно распределяли по поверхности субстрата, высевали не присыпая.

Посевы накрывали ПВХ плёнкой и опрыскивали почву по мере подсыхания. При температуре 20–24 °С и достаточной влажности, всходы появились через 12–14 дней. Всходы очень чувствительны к избытку влаги. Корневая система молодых растений не устойчива к грибным и бактериальным заболеваниям. При наличии корневых гнилей, посевы опрыскивали слабым раствором препарата «Фитиспорин». На 5–7-й день после всходов проводили пикировку в пластиковые кассеты, с размером ячейки 3×3 см (рисунок 2.1).

Через неделю проводили первую корневую подкормку универсальным комплексным водорастворимым удобрением «Кемира-Универсал» (2 г на 1 л воды). Вторую подкормку – в фазе бутонизации, третью в фазе начала созревания семенных коробочек. Рассаду высаживали в грунт после 15 мая, так как кратковремен-

ными заморозками большинство видов не повреждается. Расстояние между растениями в ряду 10–15 см, между рядами 25 см. На делянку размером 1,5×1,5 м высаживали по 20–40 штук, в завимости от вида. При посадке, лунки проливали раствором препарата «Алерин-Б» (биологический препарат) для защиты растений от корневых гнилей, вызываемых почвенными патогенными бактериями. Поливы проводили по мере подсыхания почвы.

Рисунок 2.1 – Пикировка рассады *Penstemon hartwegii* (возраст 14–16 суток)

При высадке рассады высокорослые виды (*Antirrhinum, Penstemon, Digitalis*) подвязывали к опоре, в связи с тем, что у них слабая корневая система. После полива проводили рыхление почвенной корки. При чрезмерном вытягивании растений применяли прищипку стебля над 3-м узлом.

Агротехника и условия проведения опыления в защищенном грунте. По разработанной нами технологии, процесс опыления проводили в утренние часы, когда температура воздуха снижена. Также следует отметить, что при опылении в утренние часы, семян завязывается больше, чем в дневные и вечерние часы. Это связано с резким повышением температуры воздуха в дневные часы и повышенной влажностью воздуха в вечернее время. Время суток (утро, день, вечер), влажность и температура воздуха – это основные микроклиматические факторы, влияющие на завязываемость семян от опыления в условиях защищенного грунта. Сбор пыльцы проводили в дневные часы, так как в это время пыльца максимально сухая (рисунок 2.2).

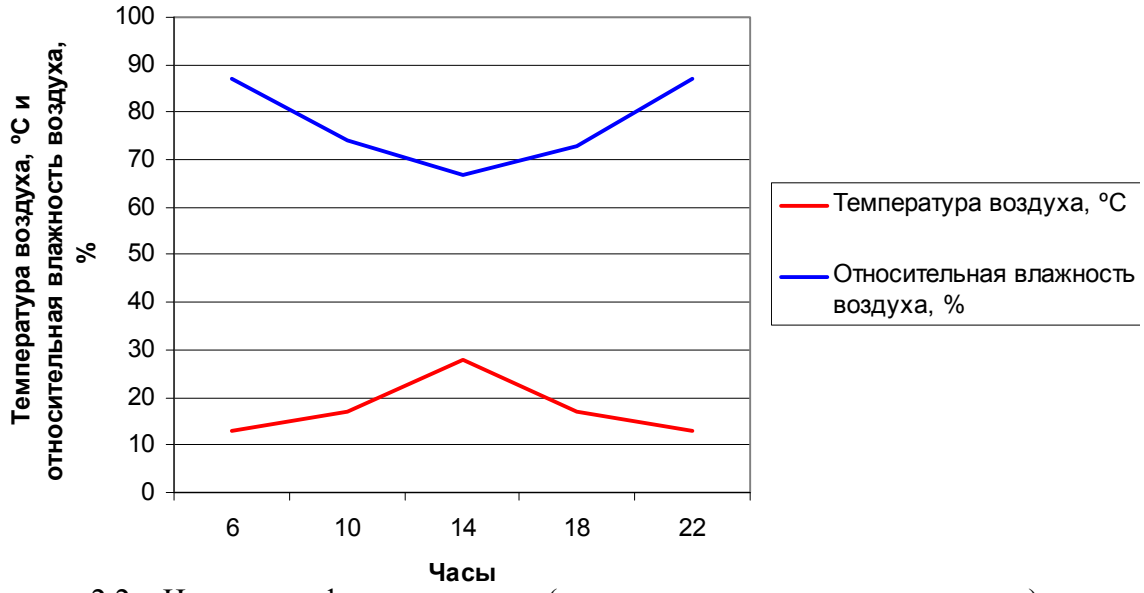


Рисунок 2.2 – Изменение факторов среды (температуры и влажности воздуха) в зимней остекленной теплице в течение суток, средние данные за годы исследований (2009–2010 гг.)

В зимний период (январь–март) применяли досвечивание рассады натриевыми лампами и современными диодными лампами с *LED*-панелями фирмы *SOLIDLITE*. Для предотвращения вытягивания рассады рекомендуемая производителем интенсивность облучения составляла от 6000 до 20000 Лк. Дополнительное досвечивание – это достаточно дорогостоящий приём, поэтому его применяли только при выращивании инбредных линий, в осенне-зимний период, для снятия стресса у растений инбредных линий и сокращения числа выпадов.

При выращивании и поддержании инбредных линий, в условиях защищенного грунта, применяли специальный субстрат на основе деминирализованного низинного торфа с различными добавками.

Корневая система растений инбредных линий, в связи с наличием инбредной депрессии, очень чувствительна к составу субстрата для выращивания, грибным и бактериальным инфекциям, накопленным в грунте, поэтому подбор оптимального субстрата так важен.

Кислотность (pH) низинного торфа была близкой к нейтральной и в опыте составила 6,5. Добавки смешивали с торфом в соотношении 1:3 (добавки : торф). Для создания оптимального состава почвенного субстрата, к торфу были добавлены следующие компоненты, призванные улучшить водопроницаемость, влагоемкость и воздухоёмкость полученного грунта: песок перлитовый вспученный (ГОСТ 10832–91); древесный уголь (крупная фракция); глина диатомитовая, бен-

тонитовая; (гранулы 5–7 мм); вермикулит вспученный (ГОСТ 12865–67); гидрогель на основе полиакриламида.

В опыте по изучению влияния состава субстрата на рост и развитие растений инбредных линий, на каждый, составленный вариант субстрата, было выделено по 20 контейнеров (10 контейнеров в повторности), в которые были высажены учётные растения. Всего было высажено 100 растений, по 20 растений в каждом варианте опыта. В качестве контроля применяли чистый торф без добавок. Агротехника выращивания растений в контейнерах стандартная. Контейнеры с высаженным посадочным материалом разместили в стеллажной обогреваемой теплице с температурой воздуха 15–18 °С, в качестве контроля использовали низинный торф без добавок.

Древесный уголь обладает антисептическим, питательным, разрыхляющим, препятствующим закисанию почвы, компонентом. Перед добавлением в субстрат уголь раздробили на кусочки 0,8–1 см в диаметре и в соотношении 1:3 добавили к низинному торфу, тщательно перемешав компоненты субстрата.

Сухой гранулированный гидрогель замачивали в воде на 2 часа, а затем после полного разбухания геля, в соотношении 1:3 смешивали с низинным торфом.

Вермикулит и перлит, относятся к эффективным влагоудерживающим, разрыхляющим, предотвращающим закисание добавкам. Благодаря высокой ионообменной способности, вермикулит удерживает положительно заряженные ионы элементов удобрений, вносимых в почву, и затем постепенно отдаёт их растениям. Использование вермикулита позволило сократить число поливов в защищенном грунте, так как вермикулит (в отличие от перлита) долго отдаёт воду растению.

Перлит является высокоэффективной химически инертной, разрыхляющей добавкой, улучшает воздухообмен и структуру почвы. Он обладает хорошей способностью смачиваться водой. Вспененный перлитовый песок может впитывать до 400 % воды (по массе), хорошо её удерживать и отдавать при необходимости растениям.

Диатомитовая глина является активным биостимулятором роста, природным сорбентом, содержит питательные вещества доступные для растений, а также обладает рядом важных свойств. В ней содержатся микроэлементы: (кремний (до

80 %), железо, магний, марганец, кальций и др.). Пористая структура диатомитовой глины, существенно влияет на воздухообмен, влагонакопительную способность, характер распределения компонентов минерального питания, препятствует развитию плесени, грибов, размножению почвенных вредителей. Применение диатомовой глины позволило сократить число поливов в два раза, субстрат не покрывался плесенью и не слеживался.

Опыт с перечисленными субстратами и добавками проведен в двухкратной повторности, в течение двух лет исследований.

Агроклиматические условия открытого грунта

Характеристика почв опытного участка открытого грунта. Почва опытного участка открытого грунта лаборатории цветоводства РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева – дерново-подзолистая, среднесуглинистая по механическому составу, с мощностью пахотного горизонта около 25 см. Опытные растения выращивали в грядах шириной 1м и длиной 20 м (рисунок 2.3).

Рисунок 2.3 – Подготовка гряд для высадки рассады в открытом грунте
(Плодовая опытная станция ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева, 2010 год)

По данным агрохимической лаборатории РГАУ-МСХА в пахотном слое почвы содержится: гумуса 4,1–4,3 %, NO_3 – 7,3 мг, NH_4 – 1,1 мг, P_2O_5 – 25 мг, K_2O – 20 мг, pH солевой вытяжки составляет 6,8. Высокий процент гумуса в почве на испытательном участке связан с многолетним внесением органических удобрений (навоза).

Для достижения максимальной декоративности опытных растений необходимо особое внимание уделять влажности почвы. Глубина проникновения корней у большинства видов до 40 см, поэтому растения чувствительны к недостатку воды в почве, особенно после высадки в открытый грунт. В летний засушливый период большинству изученных видов требовался умеренный полив. Затопление почвы и плохая аэрация корневой системы во влажные годы угнетали рост растений, повышая вероятность поражения корневой системы гнилями. Поддержание необходимого уровня влажности почвы обеспечивали дренажем, своевременным поливом и рыхлением. Оптимальная влажность почвы для нормального роста и развития растений составляет 40–60 % НВ, при превышении этих показателей, растения теряли декоративность, цветоносы полегали. В связи с этим в фазу цветения искуственно снижали влажность почвы до 40 % путем уменьшения поверхностных поливов и рыхлений.

Характеристика метеорологических условий за период проведения испытаний (2010–2020 годы). Массовую высадку рассады в открытый грунт проводили после 15–20 мая. Цветение большинства изученных видов пришлось на середину июля, массовую уборку семян проводили после 15 августа, поэтому в работе рассмотрены наиболее важные для технологического и селекционно-технологического процесса показатели, такие как: среднемесячная сумма осадков (мм) и среднемесячная температура воздуха (°С) (таблицы 2.1, 2.2).

В приведенных ниже таблицах представлены данные метеорологической обсерватории им. В.А. Михельсона, которая проводит непрерывные наблюдения за погодой на территории города Москвы с 1 января 1879 года. Многолетние данные обсерватории являются основными для характеристики климата Москвы. Они включены во все климатические справочники.

По запросу обсерваторией им. В.А. Михельсона предоставлены комплексные данные за 2010–2020 годы о температуре воздуха, почвы, количестве выпавших осадков, скорости ветра, высоте снежного покрова, а также средние многолетние климатические нормы.

По среднемноголетним данным минимальная температура воздуха за последние 11 лет составила – 29,4 °С (7 января 2017 года), абсолютный минимум за весь период наблюдений (1879–2020 годы) – 42,2 °С (17 января 1940 года). Абсо-

лютный максимум температуры воздуха за весь период наблюдений был 29 июля 2010 года и составил 38,6 °С. Абсолютный суточный максимум осадков отмечен 7 июля 1981 года, тогда выпало 99,9 мм. Максимальная высота снежного покрова за весь период наблюдений с 1891 года была 85 см. За последние 20 лет максимальная высота снежного покрова была в 2001 году и составила 72 см.

В холодный период года над Москвой увеличивается циклоническая деятельность. В соответствии с таким распределением давления в районе Москвы преобладают юго-западные, южные и западные ветры. Гораздо реже в холодный период года дуют ветры северо-западного, северо-восточного и восточного направлений.

Летом Москва и Подмосковье находятся большей частью в области пониженного давления, которая распространяется над северной частью Европейской территории России. К северу от нее, над арктическими морями, располагается область повышенного давления. К югу от Москвы проходит отрог повышенного давления, так называемый «азорский максимум». С апреля по май увеличивается повторяемость северо-западных и северных ветров.

Таблица 2.1 – Средняя месячная и годовая температура воздуха, °С, за 2010–2020 годы по данным метеорологической обсерватории имени В.А. Михельсона РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева

Год	Май	Июнь	Июль	Август	Сен	За год
2010	**17,0**	**19,2**	**26,5**	**22,3**	**12,0**	**6,9**
2011	**14,7**	**19,4**	**23,8**	**18,9**	**12,2**	**6,9**
2012	**15,3**	**17,1**	**21,0**	**18,0**	**13,0**	**6,0**
2013	17,1	20,0	19,0	18,5	10,3	**6,9**
2014	16,1	16,3	21,3	19,3	12,5	**7,0**
2015	14,3	17,9	18,4	17,7	14,0	**7,5**
2016	**15,0**	**18,2**	**21,0**	**19,5**	**11,4**	**6,8**
2017	11,0	14,3	17,9	18,8	12,9	**6,3**
2018	**16,1**	**17,2**	**20,3**	**19,8**	**14,7**	**6,6**
2019	16,2	19,6	16,7	16,4	12,4	**7,9**
2020	11,7	18,9	18,5	17,4	14,0	**8,1**

Для нормального роста и развития большинству изученных культур в условиях открытого грунта требуется температура воздуха в пределах 16–22 °С. При более высокой температуре воздуха и при пониженной влажности почвы, растения угнетаются в росте, слабо цветут и плохо завязывают семена.

По результатам анализа погодных условий можно сделать вывод о том, что наиболее неблагоприятными для роста и развития большинства изучаемых культур

были вегетационные периоды 2010, 2011, 2012, 2016 и 2018 годов (таблица 2.1), когда температура воздуха в самые важные месяцы, для роста, цветения и завязывания семян, была выше 17 °С в июне; выше 20 °С в июле; выше 18 °С в августе. При таком тёплом и благоприятном вегетационном сезоне, от опыления у растений завязывалось максимальное количество семян. По сумме среднегодовых температур, характеризующих, год в целом, следует выделить годы: 2010, 2011; 2013–2015; 2019–2020.

По количеству выпавших осадков наиболее неблагоприятными были: 2012–2013, 2016–2017 и 2020 годы (таблица 2.2).

Таблица 2.2 – Месячное и годовое количество осадков, (мм) за 2010–2020 годы по данным метеорологической обсерватории имени В.А. Михельсона РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева

Год	Мар	Апр	Май	Июн	Июл	Авг	Сен	Окт	За год
2010	23	27	56	54	8	57	61	42	**563**
2011	22	43	29	38	75	61	75	55	**589**
2012	57	49	68	99	50	77	47	138	**806**
2013	80	67	93	41	129	91	189	34	**932**
2014	16	25	58	82	9	64	37	33	**461**
2015	12	43	104	94	118	18	85	22	**682**
2016	46	32	55	52	108	152	62	57	**839**
2017	59	75	78	115	103	77	40	90	**839**
2018	30	38	44	54	85	20	76	54	**579**
2019	39	8	58	55	64	48	32	59	**519**
2020	48	25	163	201	181	40	67	53	**936**

По среднегодовым данным, в 2020 году выпало максимальное количество осадков (936 мм) за все годы исследования. Следует отметить, что большинство изученных видов негативно относится к переувлажнению почвы в теплый период года, особенно если фактор переувлажнения сочетается с пониженной температурой воздуха. При таких погодных условиях растения угнетены в росте, плохо цветут и завязывают мало семян, особенно при самоопылении.

2.2 Объект и предметы исследований

Объект исследований – биологические особенности и селекционно-семеноводческого процесса декоративных представителей изучаемого порядка Яснoткоцветные (Lamiales Bromhead).

Предметы исследований – декоративные представители порядка Яснoткоцветные (*Lamiales* Bromhead) – 4 семейства, 18 родов, 20 видов (таблица 2.3).

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, проведены 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. Затем проведена оценка декоративных и хозяйственно ценных качеств селекционного материала. После анализа всех полученных данных, в результаты комплексной оценки, приступили к гибридизации и оценке гибридного потомства.

В таблице 2.3 приведена характеристика изученных видов по морфологическим, фенологическим, декоративным, хозяйственно-ценным признакам.

Таблица 2.3 – Характеристика изученных видов порядка *Lamiales*, для создания исходного селекционного материала, среднемноголетние данные (2010–2020 годы)

Вид (название), латынь	Высота растения, см	Число побегов, шт.	Размер цветка, см	Дек-ть листьев, балл (1–5)	Прод-ть цветения, сутки	Масса семян, г с 1 растения	Декор-ть, балл (max = 100)	Перспект-ть, группа (1–3)
Азарина лазающая *(Asarina (Maurandia) scandens* (Mill.)	170, 4	15,6	5,5	4	80,4	0,1	85	1
Ангелония узколистная *(Angelonia angustifolia* Humb. Et Bonpl.)	45,6	24,2	0,5	3	100,0	0,2	80	1
Бакопа (Сутера) раскидистая *Bacopa (Sutera) diffusa* (Wild. Ex Cham. & Schltdl.)	90,2	23,8	1,0	3	120,1	0,2	95	1
Вероника седая *(Veronica incana* L.)	60,1	17,5	0,3	4	60,8	0,1	80	2
Льнянка марокканская (*Linaria marrocana* Mill.)	15,4	8,2	0,2	1	30,2	0,1	50	3
Диасция бородчатая *(Diascia barberae* Hook.).	30,2	20,6	0,5	3	62,4	0,1	70	2
Вербаскум обыкновенный *(Verbascum thapsus* L.)	100,1	18,5	4,0	5	60,7	0,2	85	2

Окончание таблицы 2.3

Вид (название), латынь	Высота растения, см	Число побегов, шт.	Размер цветка, см	Дек-ть листьев, балл (1–5)	Прод-ть цветения, сутки	Масса семян, г с 1 растения	Декор-ть, балл (max = 100)	Перспект-ть, группа (1–3)
Вербаскум фиолетовый *(Verbascum phoenicum* L.)	60,2	5,2	1,5	4	40,2	0,1	60	2
Антирринум большой (*Antirrhinum majus* L.)	80,4	14,4	3,0	4	90,6	0,2	85	1
Льнянка обыкновенная (*Linaria vulgaris* Mill.)	35,1	16,5	1,5	1	45,8	0,1	65	3
Мимулюс гибридный *(Mimulus hybridus* Hort.)	25,2	20,2	4,5	3	45,4	0,3	60	2
Наперстянка пурпурная (*Digitalis purpurea* L.)	100,2	3,8	3,0	5	60,6	0,5	80	1
Немезия зобовидная *(Nemesia strumosa* Benth.)	35,3	10,1	1,5	2	60,3	0,1	75	2
Норичник узловатый *(Scrophularia nodosa* L.)	75,6	12,4	0,3	5	45,0	0,2	50	3
Залузианская капская *(Zaluzianskya capensis* Walp.)	30,2	11,0	0,5	2	40,1	0,2	60	3
Пенстемон бородатый *(Penstemon barbatus* (Cav.) Roth.))	70,4	12,6	0,5	3	90,7	0,2	80	1
Пенстемон гибридный *(Penstemon x hybridus* Groenl. et Ruempl.)	75,3	15,2	2,5	3	100,5	0,2	80	1
Пенстемон Хартвейга *(Penstemon Hartwegii* Benth.)	85,0	18,4	3,0	3	100,1	0,2	85	1
Торения Фуранье *(Torenia Fournieri* Linden ex E. Fourn.)	22,1	21,0	1,0	3	90,6	0,2	80	1
Цимбалярия постенная (Cimbalaria muralis G. Gaertn., B. Mey.@Scherb.	11,5	22,8	0,8	3	10,4	0,05	55	3
НСР $_{05}$	**2,4**	**1,2**	**0,1**	**–**	**4,1**	**0,01**	**–**	**–**

Среди изученных 20 видов, большинство различий по изученным признакам существенно, за исключением различий по признакам: «Высота растений, см» между *Nemesia* и *Linaria*; по признаку «Число побегов, шт.» между *Scrophularia* и *Penstemon*, между *Zaluzianskya* и *Nemesia*, между *Linaria* и *Asarina*; по признаку «Размер цветка, см» между *Linaria* и *Scrophularia*; по признаку «Продолжительность цветения, суток» между *Scrophularia* и *Mimulus*, между *Linaria* и *Mimulus*, между *Veronica* и *Diascia*. Различия между перечисленными видами по указанным признакам не существенны, в связи с тем, что различия между значениями признака меньше чем значение $НСР_{05}$.

На этапе сознания исходного материала, были определены наиболее ценные для дальнейшей селекции биологические и хозяйственные признаки. В итоге, выделено 16 важнейших учётных признаков, проведено 220 наблюдений у 11 видов растений. У каждого вида взято по 2 повторности, в них по 10 учётных растений. Собранный массив данных представлен в приложении Е.

На начальных этапах исследования было собрано и проанализировано 20 видов, описанных в таблице 2.3, внутри которых встречались разновидности, сорта, декоративные формы. Некоторые из них, по различным причинам, были исключены из дальнейших исследований, как неперспективные для дальнейшей селекции.

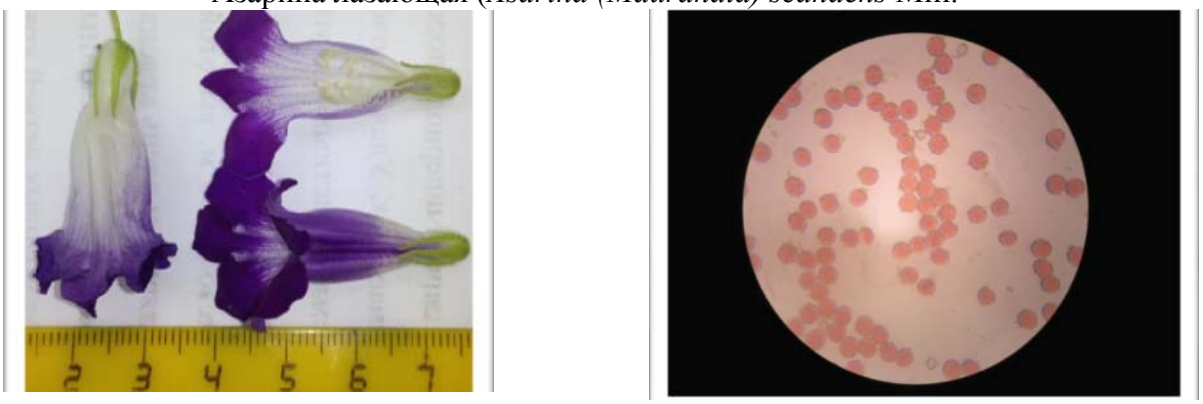
Часть изученных признаков касалась морфологических особенностей изучаемых видов, например: «Высота растения, см»; «Диаметр растения, см»; «Число побегов, шт.»; «Длина и ширина цветка, см»; «Длина и ширина листа, см».

Другая группа признаков объединяла фенологические признаки: «Продолжительность цветения, сутки»; «Период посев – начало цветения, сутки»; «Период посев – начало завязывания семян, сутки»; «Продолжительность периода вегетации, сутки».

В отдельную группу выделены признаки, касающиеся биологии цветения, опыления и семенной продуктивности: «Фертильность пыльцы, %»; «Сроки хранения пыльцы, сутки»; «Число семян в одной коробочке, шт.»; «Масса семян с одного растения, г». Отдельно выделен признак «Оценка декоративности, балл», являющийся хозяйственно ценным для всех цветочных и декоративных культур.

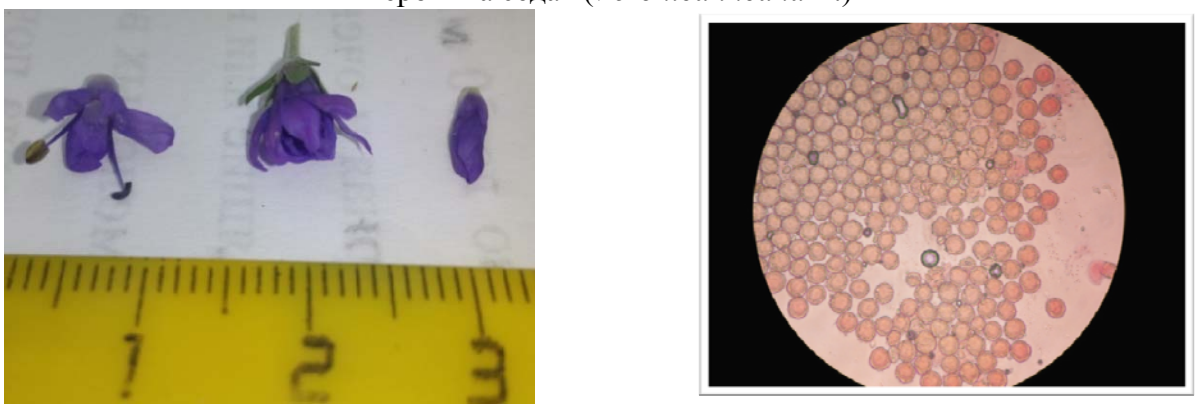
Ниже на рисунке 2.4 приведены морфологические особенности цветков и пыльцы изученных видов.

Азарина лазающая (*Asarina (Maurandia) scandens* Mill.



Бакопа (Сутера) раскидистая *Bacopa (Sutera) diffusa* (Wild. Ex Cham. & Schltdl.)

Вероника седая (*Veronica incana* L.)



Хеноринум галечный (*Chaenorhium glareosum* (Boiss.) Willk.)

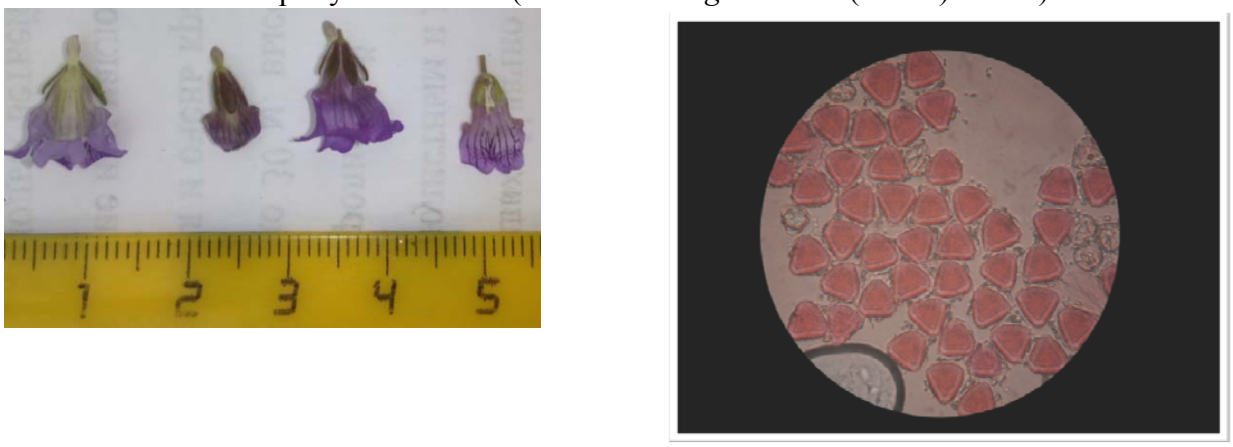
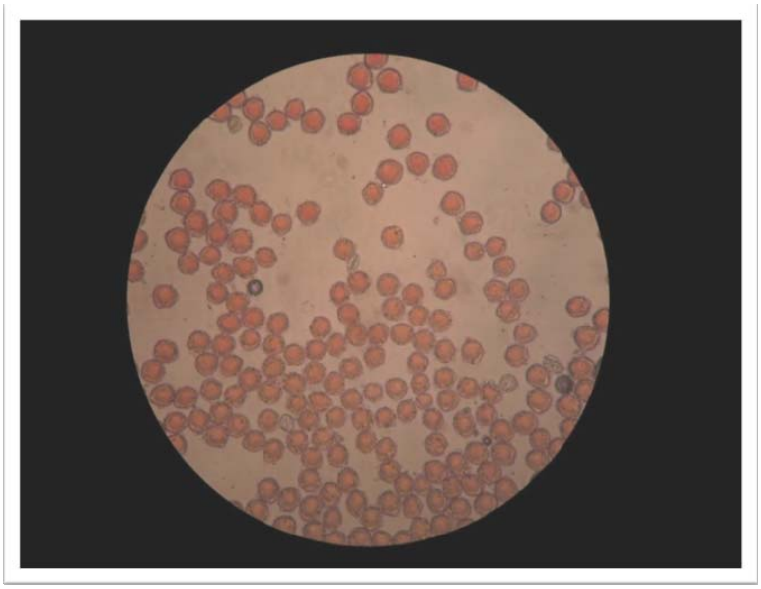
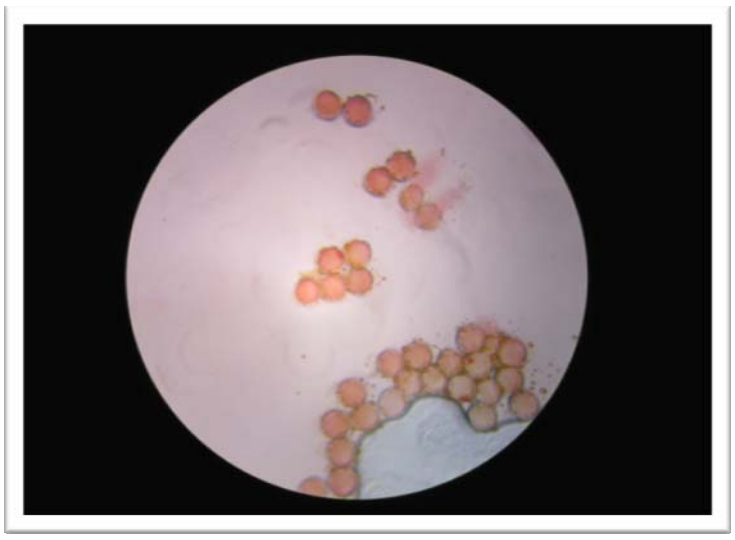


Рисунок 2.4 – Морфологические особенности цветков и пыльцы отдельных видов порядка *Lamiales*

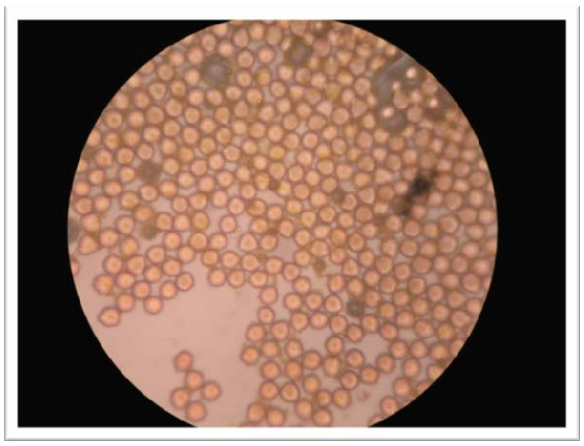
Диасция бородчатая (*Diascia barberae* Hook.).



Вербаскум обыкновенный (*Verbascum thapsus* L.)

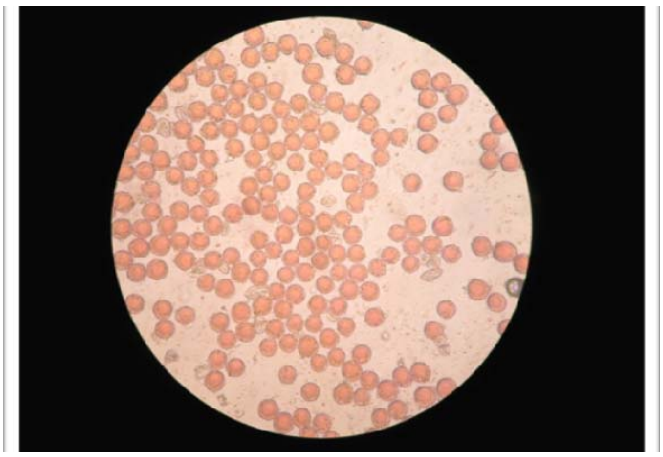


Антирринум большой (*Antirrhinum majus* L.)

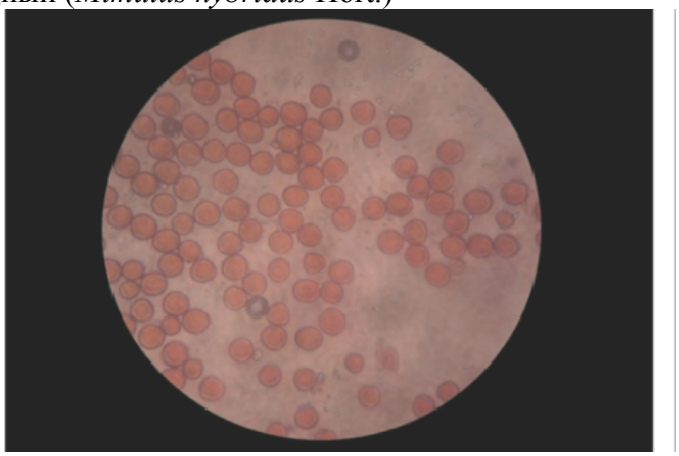


Льнянка обыкновенная (*Linaria vulgaris* Mill.)

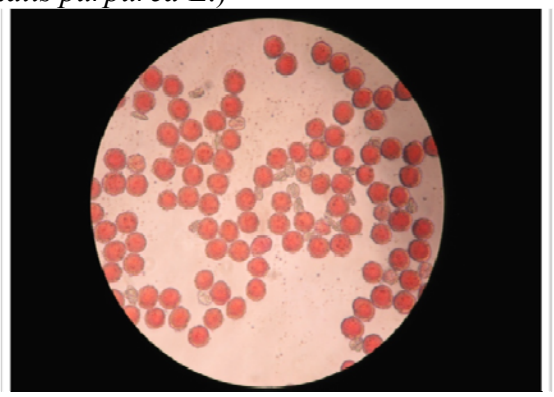
Продолжение рисунка 2.4 – Морфологические особенности цветков и пыльцы отдельных видов порядка *Lamiales*



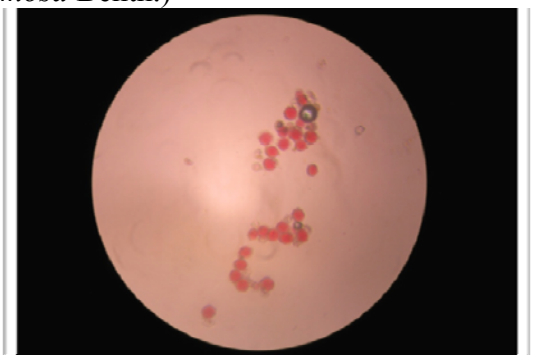
Мимулюс гибридный (*Mimulus hybridus* Hort.)



Наперстянка пурпурная (*Digitalis purpurea* L.)

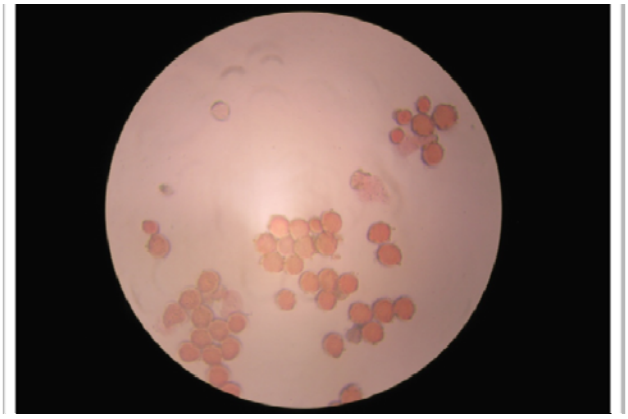


Немезия зобовидная (*Nemesia strumosa* Benth.)

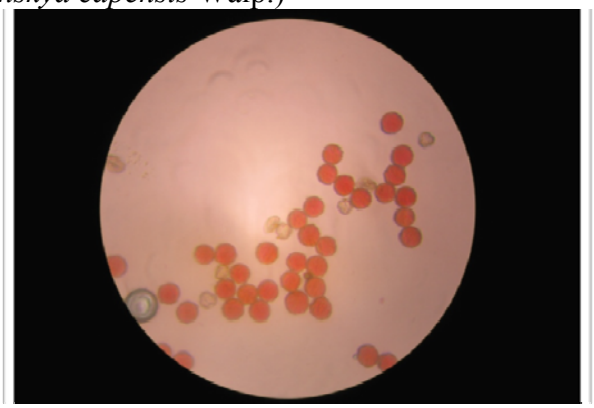


Норичник узловатый (*Scrophularia nodosa* L.)

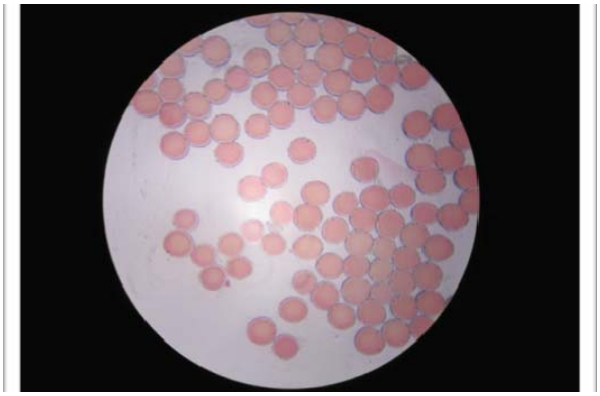
Продолжение рисунка 2.4 – Морфологические особенности цветков и пыльцы отдельных видов порядка *Lamiales*



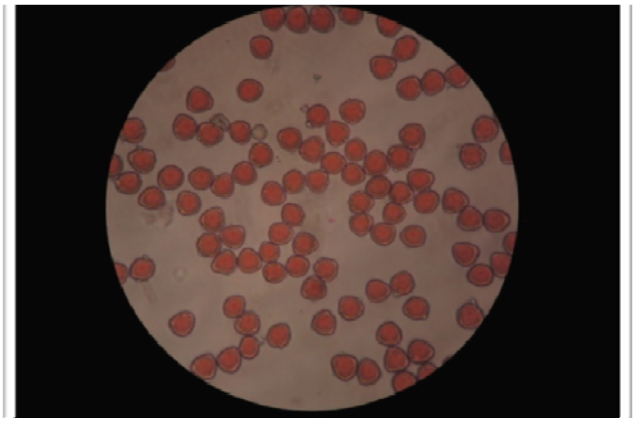
Залузианския капская (*Zaluzianskya capensis* Walp.)



Пенстемон бородатый (*Penstemon barbatus* (Cav.) Roth.))

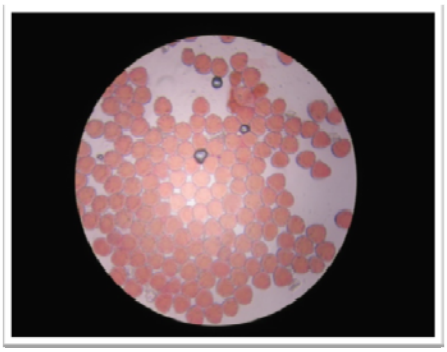


Пенстемон гибридный (*Penstemon x hybridus* Groenl. et Ruempl.)



Пенстемон хартвейга (*Penstemon hartwegii* Benth.)

Продолжение рисунка 2.4 – Морфологические особенности цветков и пыльцы отдельных видов порядка *Lamiales*



Примечание – Номер вида соответствует номеру в таблице 2.7.

Окончание рисунка 2.4 – Морфологические особенности цветков и пыльцы отдельных видов порядка *Lamiales*

Для удобства проведения анализа и сравнения видов по наиболее существенным показателям, важным для дальнейшей селекционной работы, изученные виды были объединены в группы по высоте растений: «Низкие», «Средние», «Высокие». Признак «Высота растения, см» был выбран, как объединяющий, для дальнейшего использования в селекционной работе, оценке на декоративные качества и для рекомендации изучаемых видов в определенные типы цветочных насаждений для озеленения: ковровый цветник, контейнерное озеленение, клумба, миксбордер, бордюр, цветочная группа, цветочный массив, солитер.

2.3 Технология проведения опыления, способы изоляции цветков и соцветий

В условиях открытого и защищенного грунта для опыления цветков, особенно старых, применяли различные типы изоляции: индивидуальная (изолятор) и пространственная (изоточка).

Для изоляции отдельного цветка от перекрестного опыления использовали индивидуальные изоляторы, для соцветий – мешки из следующих материалов: лутрасил, акрил, вата, пергаментная бумага, поливинилхлоридная пленка. Для изоляции отдельного цветка применяли тонкий акрил (паутинку), для изоляции соцветия – мешочки из тонкого лутрасила, размером 30×30 см, с завязками (рисунок 2.5, 2.6).

Для изучения биологических особенностей цветения взято по 5 цветков и соцветий в каждом повторении, а для описания растения – по 2 растения в каждом повторении. Родительские линии высажены в количестве 30 штук растений на делянку, в двух повторностях, а для гибридных комбинаций не менее 40 штук растений на каждую повторность.

Рисунок 2.5 – Индивидуальный изолятор для окрашенного бутона, акрил

Рисунок 2.6 – Индивидуальная изоляция бутона после опыления тонким акрилом (слева); маркировка раскрывающихся цветков и учеты продолжительности цветения (справа)

Для изоляции растений на изоточках, выбрали защищенный от ветра участок, высадили 40 растений, без использования изоляторов и ручного опыления. При этом учитывали, чтобы рядом, на расстоянии 1 км не было расположено других растений, данного вида. Переопыление в данном случае проводилось пчелами. Этот способ подходит для начальных этапов селекции и для растений с мелкими генеративными органами, так как отсутствует индивидуальная изоляция цветков и соцветий.

Растения высаживали на изолированные участки (изоточки) для переопыления растений внутри изучаемой линии, популяции, а также для определения степе-

ни самонесовместимости. Продолжительность цветения одного цветка без опыления определяли при его изоляции в стадии бутона, при перекрестном опылении – путём опыления однодневных цветков смесью пыльцы с разных растений. Ежедневно проводили наблюдения за фазами развития цветков и бутонов (раскрытие, увядание, опадение венчика). Раскрывшиеся за день цветки отмечали этикетками.

Для проведения скрещиваний при отдалённой гибридизации и для получения новых селекционных форм методом гаплоидии, у представителей порядка *Lamiales* были подробно изучены биологические особенности пыльцы и её параметры: размер, форма, число ядер на момент созревания, фертильность, стерильность, жизнеспособность. Для получения гаплоидов важно было установить по каждому изучаемому объекту соответствующую стадию развития бутона, в которой пыльца находится в одноклеточном (одноядерном) состоянии. Причем эта стадия специфична для каждого изучаемого генотипа. Для этого применяли окрашивание пыльцы красителем DAPI и микроскоп с флуоресценцией AXIO LAB A1 *Carl Zeiss* (рисунки 2.7–2.10).

Рисунок 2.7 – Измерение и описание стадии развития бутона *Antirrhinum*

Рисунок 2.8 – Выделение пыльников из бутона

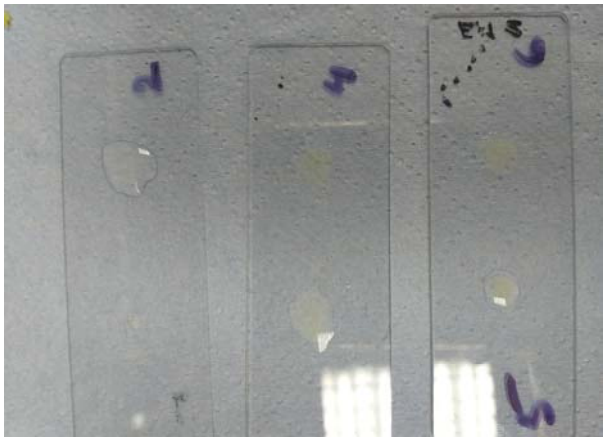


Рисунок 2.9 – Выделение пыльцы из бутона определенной стадии и окрашивание красителем DAPI

Рисунок 2.10 – Просмотр готового препарата с помощью микроскопа с флуоресценцией AXIO LAB A1 *Carl Zeiss*

Фертильность пыльцы устанавливали экспериментальным путем, проводя каждые 10 дней опыление цветков первых суток цветения смесью пыльцы, хранящейся в стеклянной таре при температуре 3–5 °С, а также в лабораторных условиях при помощи окрашивания ацетокармиом. Жизнеспособность пыльцы также учитывали при прощавании её на питальной среде и в тканях пестика при самосовместимом и несовместимом опылении.

У отобранных по хозяйственно ценным признакам растений по результатам испытаний проводили инбридинг до 4–6-го поколения, оценивая степень самонесовместимости и хозяйственно ценные признаки, на каждом этапе и в каждом поколении. За вегетационный сезон возможно проведение инбридинга в двух поколениях, в условиях зимней остекленной теплицы и открытого грунта. Затем проведены скрещивания инбредных родительских линий по полной диаллельной схеме 16×16 в условиях открытого грунта, а также скрещивания по полной диаллельной схеме 8×8 в условиях зимней остекленной теплицы.

В каждой гибридной комбинации опыляли по 10–15 цветков. По мере созревания семян проводили раздельный сбор с каждой гибридной комбинации. В результате проведенных скрещиваний 16 инбредных линий *Antirrhinum majus* по полной диаллельной схеме получено 256 гибридных комбинаций. На испытательном участке открытого грунта, из них, было отобрано 2 гибрида и 4 сорта, прошедших регистрацию в Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений (приложение А).

Для массового размножения инбредных родительских линий, с высокой степенью несовместимости, оригинальных отобранных и мутантных форм, ценных стерильных растений, возможно использование технологии ускоренного микроразмножения *in vitro*.

Предварительно данные экземпляры вводятся в культуру ткани по стандартной технологии, а массово размножаются и адаптируются к нестерильным условиям. Также возможно проведение размножения ценных растений путём вегетативного размножения, в связи с тем, что большинство видов порядка *Lamiales* являются биологически теплолюбивыми многолетниками и хорошо размножаются методом зелёного черенкования.

2.4 Методы, использованные в исследовании

В исследовании использованы методы, относящиеся к разным группам исследований:

– 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, опледеление стадии бутона для визуализации микроспор; подсчёт хлоропластов в замыкающих клетках устьиц);

– морфологические (фиксация и анализ цветка, бутонов в различной стадии, 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, дисперсионный анализ по Б.А. Доспехову (1985), корреляционный анализ, анализ достоверности различий [14, 30, 135, 168].

Цитологические методы анализа. Для подсчета числа хромосом «прямым методом» готовили препараты из кончиков корней методом распластывания клеток или методом «*Steam Drop*», (автор Киров И.В., 2014).

Вначале готовили раствор смеси ферментов пектиназы и целлюлазы в цитратном буфере (лимонная кислота (21,01 г/л), цитрат натрия (29,41 г/л) и дистиллированная вода). Количество ферментов, определяется их активностью, поэтому необходимое количество пектиназы составляло 13,5 ед./мл, целлюлазы – 80 ед./мл.

После приготовления смесь ферментов хранили в морозильной камере при –20 °С, размораживая непосредственно перед использованием.

Исследуемые растения (образцы) выращивали в контейнерах, до тех пор, пока корневая система не освоит весь земляной ком. Кончики корней отбирали пинцетом и помещали в фиксатор 3:1 (3 части 96 % этанола и 1 часть ледяной уксусной кислоты) на сутки в холодильник. После фиксации, материал промывали в проточной воде в течение 15 мин. Меристемы корешков отрезали и помещали в 20–30 мкл раствора смеси ферментов. Инкубировали на водяной бане при температуре +37 °С в течение 1 часа 20 мин, затем готовили препарат.

При приготовлении препарата меристемы измельчали встряхиванием пробирок, затем добавляли 600 мкл дистиллированной воды, перемешивали, центрифугировали 45 с при 10000 rpm, удаляли надосадочную жидкость. Добавляли 600 мкл 96 % этанола, перемешивали, центрифугировали 30 секунд при 11000 rpm, удаляли надосадочную жидкость. Добавляли 20–100 мкл 96 % этанола (в зависимости от количества клеток). Затем 10 мкл суспензии помещали на предметное стекло, ждали несколько секунд, пока спирт чуть подсохнет. Добавляли каплю фиксатора 3:1, ждали, пока слой фиксатора чуть подсохнет и станет тонким. Помещали стекло препаратом вниз над паром водяной бани (+55 °С, 10–15 см от поверхности) на 3–5 секунд. Потом быстро высушивали препарат. Приготовленные препараты окрашивали в 4%-м водном растворе красителя Гимза в течение 20 минут, споласкивали дистиллированной водой, высушивали. После высыхания микроскопировали при увеличении 630-кратном увеличении с использованием масляной иммерсии (рисунок 2.11).

Рисунок 2.11 – Этапы приготовления, фиксации и окрашивания препаратов по методу *Steam Drop*

Метод распластывания клеток (автор Пухальский В.А., 2007). Заранее подготовленную меристему клеток из корешков пипеткой отбирают из пробирки и помещают на чистое предметное стекло. Пипеткой удаляют лишнюю жидкость от меристемы и тщательно измельчают её с помощью препаровальных игл. Добавляют каплю 60%-й уксусной кислоты и распределяют в ней клетки измельченной меристемы. Полученную суспензию окаймляют свежеприготовленным раствором фиксатора 3:1, после чего каплю его наносят в центр суспензии. Быстро промывают препарат в стакане с 96%-м этиловым спиртом и подсушивают. Затем готовые препараты рассматривают под микроскопом, проводят фотофиксацию и подсчёт хромосом (рисунок 2.12).

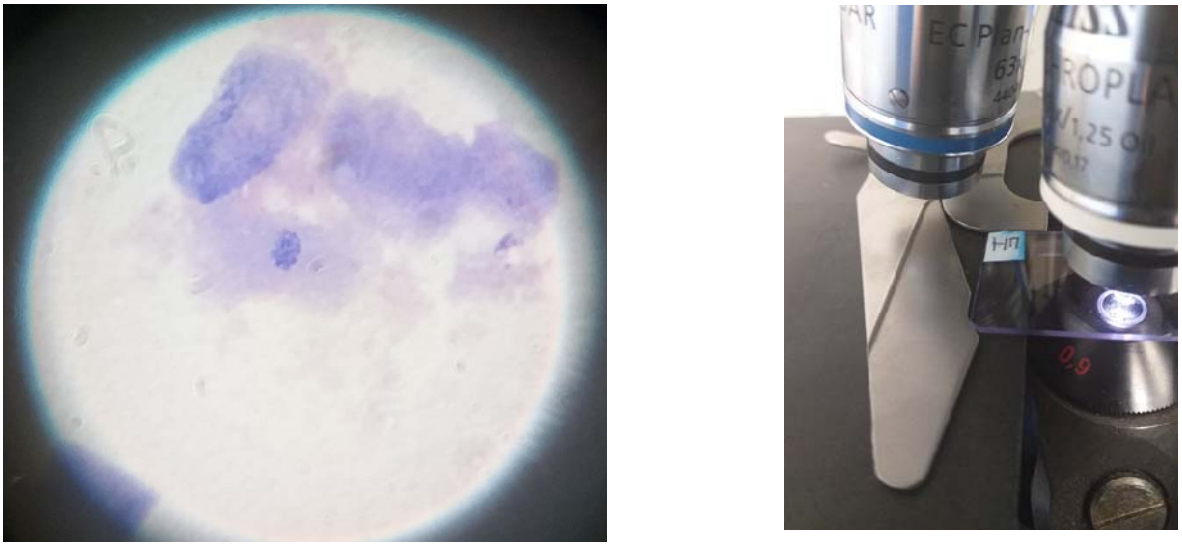


Рисунок 2.12 – Фотофиксация готового препарата по методу распластывания клеток

Анализ плоидности прямым и косвенным методами. Для изучения плоидности, экспериментальные растения обрабатывали различными концентрациями водного раствора колхицина в фазу двух-четырех листьев, в возрасте 14 суток от всходов.

Из маточного раствора готовили шесть концентраций раствора: 0,05; 0,1; 0,2; 0,3; 0,4; 0,5 %. Полученными растворами опрыскивали по 12 растений каждого сорта. В качестве контроля использовали те же сорта, но выращенные без обработки колхицином. Агротехника выращивания рассады и растений в открытом грунте – стандартная. В конце вегетационного сезона проводили визуальный анализ полученных данных, учеты выпадов. Учёт выпадов растений, после обработ-

ки, проводили в течение первых 10 суток, затем каждые 2 суток, затем раз в неделю. Обработанные растения были высажены в открытый грунт в возрасте 60–65 суток.

Косвенный метод определения количества числа хлоропластов в замыкающих клетках устьиц. Данный метод основан на изучении изменения числа хлоропластов в замыкающих клетках устьиц у полиплоидных растений, в сторону увеличения их числа. Из каждого варианта были выбраны по 3 растения, с листьев которых взяты по 3 высечки диаметром 1 см. Высечки фиксировали в ледяной уксусной кислоте, затем промывали 96 % спиртом и окрасили раствором йода в йодиде калия. В каждой из высечек (повторность) были посчитаны хлоропласты, в 20 замыкающих клетках устьиц (рисунок 2.13, 2.14).

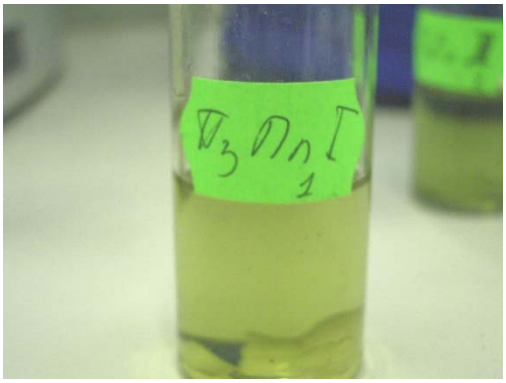


Рисунок 2.13 – Фиксация тканей листа *Antirrhinum majus* линии Пз-Пл-1

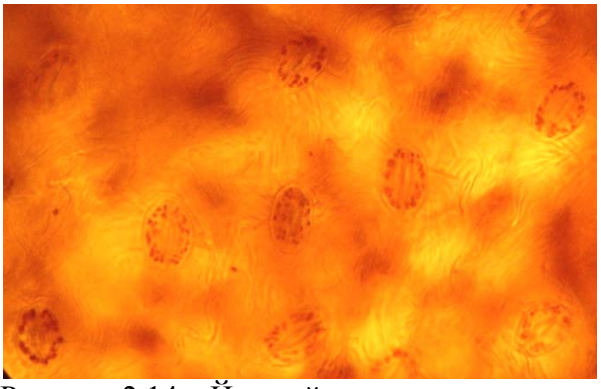


Рисунок 2.14 – Йодный метод окрашивания устьичных клеток у *Antirrhinum majus* (тетраплоидный образец)

Прямой метод изучения изменения количества хромосом в корневой меристеме сеянцев. Анализ плоидности прямым методом проводили по методу распластывания клеток, описанному выше, у сеянцев, пророщенных на фильтровальной бумаге. Изучали корневую меристему корешков. Колхицин ($C_{22}H_{25}O_6$) – это порошковидное вещество, из которого готовят 1 % водный маточный раствор. Водный раствор колхицина нарушает нормальное деление клеток растений, разрушая веретено деления, благодаря чему удваивается набор хромосом в клетках обработанных растений.

Растения опрыскивали (в фазу семядольных листьев) различными концентрациями водного раствора колхицина (0,005–1 %), включая маточный. Нужную концентрацию раствора колхицина готовили непосредственно перед обработкой.

Обработку проводидили в утренние часы, в виде опрыскивания по семядольным листьям (фаза всходов).

Метод цитологического анализа кариотипов. Так как опубликованные методы и методики анализа кариотипа, не совсем подходили для большинства изученных видов, то на примере *Antirrhinum majus*, модельного генетического объекта проведена оптимизация методики цитологического анализа кариотипов. В данном исследовании изучили три варианта данной методики.

Первый вариант. Срезанные корешки, обработанные в фазу семядольных листьев раствором колхицина различных концентраций, отмывали в воде, затем на сутки помещали в раствор альфа-Br-нафталина при температуре +4 °С . Затем корешки промывали 15 минут в воде и помещали в фиксатор (3 части спирта 96 % и 1 часть ледяной уксусной кислоты. Готовили препарат из меристем, затем окрашивали 3%-м раствором ацетокармина. Данный способ оказался малоэффективным, из-за малого числа меристем с активно делящимися клетками, что сильно затруднило окрашивание, анализ хромосом и подсчёт.

Второй вариант. Для данного анализа отбирали обрастающие корешки взрослых растений, выращенных в контейнерах. После фиксации в растворе альфа-Br-нафталина, корешки отмывали, отрезали корневые меристемы и помещали в раствор ферментов пектиназы и целлюлазы в цитратном буфере при температуре +37 °С на три часа. Через сутки полученный препарат окрашивали 20 минут красителем Гимза. Этот вариант был применен на проростках из семян, обработанных колхицином, по причине трудности поиска меристем в корнях взрослых растений и химерности растений, непосредственно обработанных раствором колхицина. У приготовленных препаратов хорошо видны хромосомы, но подсчёт точного количества хромосом был невозможен из-за плохого окрашивания и невозможности точно установить, что наблюдаемые хромосомы ранее принадлежали к одной клетке.

Третий вариант. Отрезали меристемы с кончиков корней сеянцев, содержащих точки активного нарастания и деления клеток. Затем выдерживали корешки в альфа-Br-нафталине, для остановки клеточного деления и фиксировали в уксусном алкоголе, затем окрашивали красителем Гимза, затем 3 % ацетокармином,

с использованием квасцов и без них. Для разрушения клеточной стенки применяли ферменты. При таком способе хромосомы были видны достаточно хорошо.

Эмбриологические исследования и люминисцентная микроскопия

Метод окрашивания пыльцы ацетокармином. Пыльник помещают на предметное стекло в каплю ацетокармина (1–3%-й раствор), затем у него отрезается широкий конец и содержимое выдавливается в краситель. Оболочки пыльника удаляются, после чего капля красителя с материалом накрывается покровным стеклом. Мелкий пыльник у немезии, диасции, залужанскии целиком помещали в каплю ацетокармина. Приготовленный препарат несколько раз нагревали над пламенем спиртовки, не допуская кипения жидкости. Избыток ацетокармина убирали фильтровальной бумагой после того, как пыльца окрасится. Мелкие пыльники хорошо мацерируются при нагревании в красителе и легко раздавливаются при постукивании по покровному стеклу (рисунок 2.15).

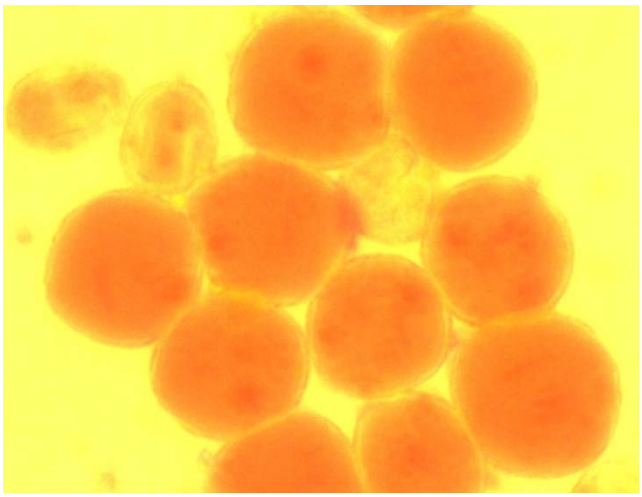


Рисунок 2.15 – Окращивание пыльцы *Bacopa suttera* ацетокармином
(окрашенные пыльцевые зёрна – фертильные, не окрашенные – стерильные)

Хорошее окрашивание хромосом в пыльцевых зернах большинства растений дает ацетокармин. Способ приготовления препарата зависит от размеров пыльника. У большинства изученных видов пыльник достаточно крупный, например, у *Antirrhinum, Asarina, Penstemon, Verbascum, Digitalis*, с хорошо отделяемой и окрашиваемой пыльцой. При таком способе окрашивания фертильные пыльцевые зёрна окрашиваются в красно-малиновый цвет, а стерильные пыльцевые зерна не окрашиваются, остаются бесцветными.

Метод проращивания пыльцевых трубок на питательной среде. Метод предложен Н.П. Кривко в 1970 году. На чистое покровное стекло наносили каплю теплого стерильного раствора агар-агара (1 %) с сахарозой (10–40 %). На остывшую каплю высевали исследуемую пыльцу и, перевернув покровное стекло, накрывали им кольцо камеры Ван-Тигема. Посев пыльцы проводили в 5 камерах (повторность). Затем камеры ставили в термостат с температурой 20–30 °С, через 1–4 часа, камеры поочередно просматривали в микроскоп при 120–140-кратном увеличении (рисунок 2.16).

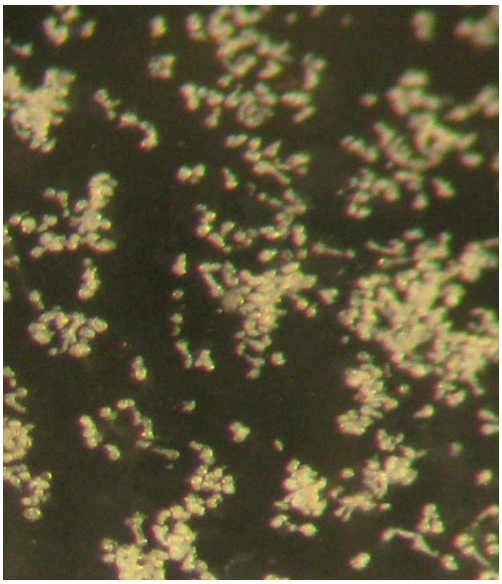


Рисунок 2.16 – Рост пыльцевых трубок *Verbascum phoenicum* на питательной среде (1 % агар-агар и 20 % сахароза)

На приведённой схеме опыта, в 2012–2013 годах, пыльцу изучаемых видов проращивали в трёх повторностях, затем оценивали её фертильность (рисунок 2.17).

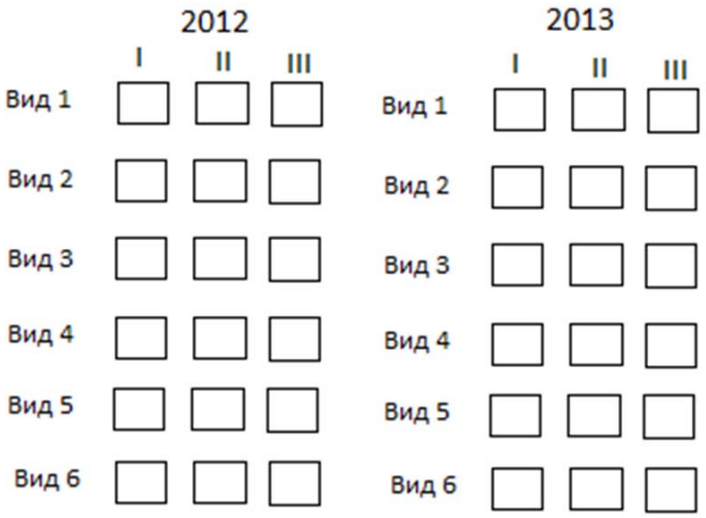


Рисунок 2.17 – Схема опыта по проращиванию пыльцы изучаемых видов (вид 1–6) по годам исследования (2012–2013 гг.); I–III – повторности (поля зрения микроскопа)

Метод люминесцентной (флуоресцентной) микроскопии. Исследование роста пыльцевых трубок дает возможность проследить за ростом пыльцевых трубок от рыльца до семязачатка, нарушениями роста, проявлением гаметофитной несовместимости (булавовидные вздутия, ветвление, поворот в обратную сторону). В основе метода лежит способность флуорохрома анилинового синего (ФАС), который при соединении с каллозой (входит в состав пыльцевых трубок), светится жёлтым светом в лучах ультрафиолета на тёмном фоне. Перед просмотром из исследуемого объекта удаляли весь хлорофилл, применяли спиртовой фиксатор. Как фиксатор использовали спирто-уксусный фиксатор (3:1) спирт 96-градусный – 3 части и 1 часть ледяной уксусной кислоты. Также возможно использование готового фиксатора Карнуа. Для исследования брали пестики из опыленных цветков разного времени опыления от 1 до 24 часов (рисунок 2.18).

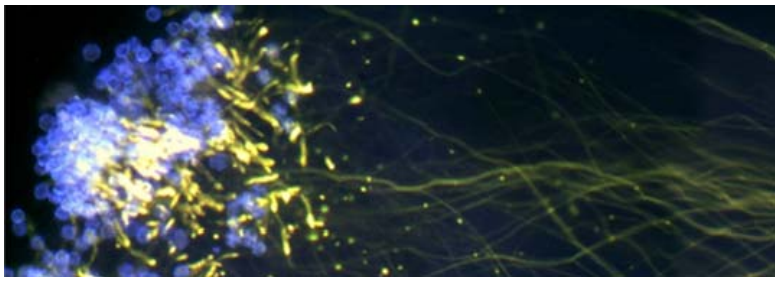


Рисунок 2.18 – Рост пыльцевых трубок *Antirrhinum majus* после 24 часов, со времени опыления

Весь собранный материал фиксировали уксусным алкоголем. Затем проводили мацерацию пестиков. После мацерации, из них аккуратно препаровальной иглой удаляли завязь. Окрашенные и мацерированные пестики переносили на предметное стекло, капали подготовленный 0,1 % раствор ФАС, затем добавляли каплю смеси глицина с водой (1:1) и накрывали вторым покровным стеклом.

Метод хранения зрелой пыльцы в эксикаторе. Существует несколько способов хранения собранной пыльцы. Самый простой из них, это хранение предварительно подсушенной пыльцы в бумажных пакетах при комнатной температуре, при пониженной температуре + 4–5 °С в холодильной камере. При таком способе хранение пыльцы может продолжаться не более 30 дней. Для более длительного хранения применяют хранение в эксикаторе.

На дно стеклянного полупрозрачного эксикатора по ГОСТ 25336 помещают хлористый кальций (хлорид кальция), который по ГОСТ 450 предварительно про-

каливают при температуре 700–800 °С. Срок использования хлористого кальция – 8 месяцев, со дня прокаливания. Для полной герметизации край верхней крышки смазывают вазелином или откачивают полностью воздух, но для хранения пыльцы такой необходимости нет. При таком способе, пыльца хранится от 30 до 100 суток. Каждые 10–15 суток пыльцу окрашивают ацетокармином и определяют её фертильность, жизнеспособность.

Метод фиксации растительного материала. Для проведения большинства морфологических, эмбриологических исследований требуется фиксация растительного материала. При проведении фиксации мелких по размеру бутонов, пыльников, их погружают целиком в раствор, не препарируя. Более крупные бутоны освобождают от цветочных покровов, которые препятствуют проникновению фиксатора внутрь тканей бутонов. Для этих целей использовали фиксаторы Карнуа и Кларка.

Фиксатор Карнуа (6:3:1). Применяется как ядерный фиксатор, для того чтобы разглядеть структуру ядра и содержимое клетки. После такой фиксации, материал хорошо окрашивается ядерными красителями. Состоит из этилового спирта 96 % – 6 частей, хлороформа – 3 части; ледяной уксусной кислоты – 1 часть. Продолжительность фиксации от 2 до 12 часов. После окончания фиксации материал промывали в спирте 96 %, проводя три смены раствора, до исчезновения уксусного запаха. Фиксатор очень быстро проникает в ткани, поэтому его применяют для крупных объектов с опушением или восковым налетом. Для мелких по размеру объектов данный фиксатор не применяли, так как может съеживаться содержимое клеток, деформироваться оболочки, и у фиксируемого объекта появляется хрупкость. При размерах объекта 1–2 мм, время фиксации составляет не более 2 часов, при размерах от 3–5 мм – от 3 до 6 часов.

Уксусный алкоголь, фиксатор Кларка (3:1). Состоит из 3 частей 96 % этилового спирта и 1 части ледяной уксусной кислоты. Предназначен для цитологических анализов, приготовления давленых препаратов при проведении хромосомного анализа.

***Выделение патогенов из растительного материала*:** патогены *Alternaria* и *Fusarium* выделяли из растений с симптомами заболевания. Образцы поражён-

ных растений сразу после сбора помещали в отдельные бумажные пакеты или закладывали в «ботаническую папку». Каждый образец снабжен этикеткой, в которой указывали место и дату сбора, сорт и название растения, фамилию собиравшего (Леунов и др., 2009).

Метод раскладки пораженных частей растений на питательную среду Чапека с добавлением антибиотика гентамицина (Соколова, 2014). Исследуемый материал предварительно отмывали от почвенных частиц и проводили его поверхностную стерилизацию для освобождения от эпифитной микобиоты. Поверхностную стерилизацию анализируемого материала проводили 1%-м раствором $KMnO_4$ (10 минут) с последующим промыванием дистиллированной водой. На границе поражённой и здоровой ткани стерильным скальпелем делаем вырезки и раскладываем в приготовленные чашки Петри, которые помещаем в термостат, инкубировали при +23–25 °С. Через 5 суток появившийся грибной налет анализировали в поле зрения микроскопа и отбирали образцы для пересева на питательные среды и выделения в чистые культуры (Соколова, 2010).

Метод получения чистых культур. Чистые культуры грибов выделяли путём посева грибного налёта на агаризованную питательную среду Чапек. Небольшое количество мицелия набирали на посевную иглу, приподнимали крышку чашки Петри и наносили на поверхность агаризованной среды кусочек мицелия. Далее чашки ставим в термостат и инкубируем при +23–25 °С. При проведении многократных пересевов получаем изоляты (чистую культуру). Идентификацию выделенных культур проводили путём анализа их культурально-морфологических характеристик невооруженным глазом и в поле зрения микроскопа *(Соколова Л.М., 2010).*

Метод отбора проб и оценка качества семян. Отбор проб семян для проверки лабораторной, полевой всхожести и других параметров проводили по ГОСТ 11218–65 «Семена цветочных культур. Методы определения качества». Сначала просматривали и проверяли всю партию семян, на предмет однородности и засорённости. Отобранные выемки высыпали на гладкую поверхность, тщательно просматривали и сравнивали по подлинности семян, засоренности, запаху, цвету, блеску и по другим признакам для установления однородности партии. При отсутствии резких различий между отдельными выемками и пакетами их объединя-

ли для составления исходного образца. Из полученного исходного образца выделяли два средних образца: один для определения чистоты, энергии прорастания, всхожести, жизнеспособности; другой для определения влажности.

Для культур, в зависимости от размера семян брали среднюю пробу: 0,1 г для *Calceolaria*, 0,6 г для *Nemesia*, 1 г для *Antirrhinum* и *Linaria*, 2 г для *Digitalis*; 6 г для *Penstemon*. Все образцы проращивали в чашках Петри, на фильтровальной бумаге, согласно рекомендациям ГОСТ 11218–65 (рисунок 2.19).

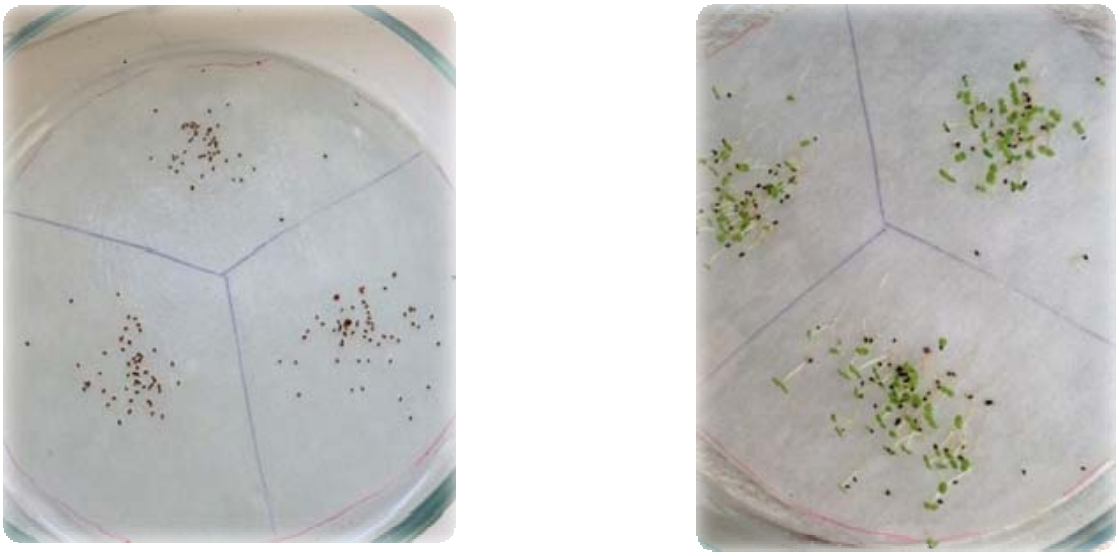


Рисунок 2.19 – Определение лабораторной всхожести семян *Antirrhinum majus*

Жизнеспособность, энергия прорастания, лабораторная и полевая всхожесть семян, играют важную роль в селекционном процессе. Большинство изученных видов имеют высокую энергию прорастания (на 8–12 сутки массовые дружные всходы), за исключением представителей родов *Penstemon, Zaluzianskia, Nemesia*. Для нормального воспроизводства родительских линий изученных видов лабораторная всхожесть семян должна быть на уровне – 85–90 %, полевая – 65–75 %.

Метод оценки комбинационной способности родительских линий выполняли по Хейману и Гриффингу. Данный метод анализа применяли для изучения одного конкретного признака. Метод диаллельного анализа использовали для подбора родительских пар, для оценки комбинационной способности родительских линий. Методы проверки комбинационной способности характеризуются схемой диаллельного скрещивания. По полученным данным оценивали материнский и отцовский компоненты скрещивания, а также гетерозисный эффект. В ре-

зультате диаллельных скрещиваний инбредных линий изучаемого вида и оценки результатов по Гриффингу и Хейману, отбирали лучшие гибридные комбинации, которые затем проходили испытания и регистрацию в Госсорткомиссии.

В результате диаллельных скрещиваний 8 инбредных самонесовместимых линий *Antirrhinum majus* и оценки 58 гибридных комбинаций, было отобрано 5 лучших, две из которых (F_1 АРТУР и F_1 ГОШЕНЬКА) включены в Государственный реестр селекционных достижений, допущенные до выращивания в РФ в 2007 году.

Методика оценки декоративных качеств Антирринума на отличимость и однородность. Ежегодно проводили оценку декоративных качеств инбредных родительских линий и полученных гибридных комбинаций. Данные заносили в карточки оценки декоративности, составленные по методике ГСИ (Л.А. Китаева, 1968), а многолетние данные фенологических и морфологических наблюдений за растениями в полевой журнал и сводные таблицы.

В 2007 году отделом регистрации Государственной комиссии по регистрации селекционных достижений разработана новая методика оценки декоративных качеств антирринума для проведения регистрации селекционных достижений у данной культуры в нашей стране. При описании созданных гибридов и исходных родительских форм применяли карточки оценки декоративности цветочных культур по методике государственного сортоиспытания (ГСИ).

Оценку декоративности растений проводили в период массового цветения по 100-балльной системе по важнейшим признакам (таблица 2.4). При оценке признаков учитывают следующие показатели:

1. *Окраска цветка и устойчивость к выгоранию* – максимальную оценку (5 баллов) дают за чистую, яркую, однотонную окраску, устойчивую к выгоранию; низшую оценку (1 балл) – за малоинтересную, не устойчивость к выгоранию (первоначальная окраска сохраняется не более 3–5 дней). Так как дневной свет изменчив, окраску определяют в специальном помещении при искусственном дневном свете или в середине дня в комнате без доступа прямого солнечного света. Спектральный состав освещения искусственным дневным светом должен соответствовать *CIE* (*Standard of Proffered Daylight D6500 u British Standard 950, Part.1*). Окраску цветка определяют на белом фоне.

2. *Величина цветка* – максимальную оценку дают за крупный по размеру цветок (более 3 см в диаметре), минимальную за мелкий (менее 2,5 см).

3. *Качество цветоноса* – максимальную оценку получает сорт, у которого цветонос прочный, для срезочных сортов длинный, не менее 60 см, минимальную – за короткий, тонкий, неустойчивый, малопрочный цветонос.

4. *Куст (растение, габитус, ветвление)* – максимальная оценка дается за красивую компактную форму растения, с хорошей облиственностью побегов; минимальная – малокомпактным растениям, с малым количеством побегов 2–3-го порядка, с редкой облиственностью, имеющий недекоративный вид.

5. *Ремонтантность* – максимальную оценку получает сорт, имеющий высокую ремонтантную способность (не менее 9–12 штук побегов 2-го, 3-го порядков); минимальную – сорт, дающий не более 3–4 штук побегов второго и третьего порядков.

6. *Обилие цветения* – максимальную оценку получает сорт, у которого в период массового цветения 75–80 % всех побегов, заканчивается соцветием, и соцветия покрывают всё растение, а минимальную дают сорту, когда в период массового цветения только 50 % всех побегов оканчиваются соцветиями;

7. *Оригинальность* – максимальную оценку дают за оригинальную, совершенно новую окраску (синюю, голубую, фиолетовую, сиреневую), форму и величину соцветия, число цветков на цветоносе; минимальную за какой-либо отдельный отличительный признак, ухудшающий декоративные качества сорта.

8. *Состояние растений* – максимальную оценку получает сорт, у которого все растения имеют здоровый вид, высоту, полностью отсутствует изреженность; минимальную – имеющий средний рост, несколько угнетенный вид и изреженность (глазомерно) на 10 %.

Оценку растений каждой линии, сорта и гибридных комбинаций проводят по специальным карточкам оценки декоративной ценности сорта (таблица 2.4).

Коэффициент значимости признака варьирует от 1 до 5 и означает значимость и при проведении оценки. Чем больше баллов набирает сорт или гибрид, тем он более перспективен. При сумме баллов более 70, его можно рекомендовать для озеленения, на срез, как горшечную культуру.

Таблица 2.4 – Карточка оценки декоративной ценности линии, сорта, гибрида
ВИД_____НАЗВАНИЕ_____ДАТА (число, месяц, год)

Название признака	По 5-бальной шкале	Коэффициент значимости признака	По 100-бальной системе
Окраска цветка, устойчивость к выгоранию	1–5	**4**	4–20
Размер цветка	1–5	**1**	1–5
Соцветие	1–5	**4**	4–20
Качество цветоноса	1–5	**2**	2–10
Габитус, прочность, декоративность	1–5	**2**	2–10
Ремонтантность	1–5	**2**	2–10
Обилие цветения	1–5	**2**	2–10
Оригинальность	1–5	**2**	2–10
Состояние растений, высота	1–5	**1**	1–5
Итого баллов	40	–	**100**

Метод статистической обработки данных при изучении ценных биологических и хозяйственных признаков. Статистическая обработка данных выполнена с использованием пакетов прикладных программ *Statistica 10 и SAS JMP 11* [14, 30, 135, 168].

Сравнения трёх и более групп по количественным шкалам проводили на основе непараметрического критерия Краскела-Уоллеса. Для описания количественных показателей использовали среднее значение и стандартное отклонение в формате M ± S.

В главе 3 и приложении Е содержатся описательные статистики всех исследуемых признаков для всей выборки, объёмом 220 наблюдений у 11 изученных видов, без разбивки по группам. Целью данного описания является исследовать полноту, степень однородности признаков, а также проверить соответствие распределения количественных показателей нормальному закону распределения, а для бинарных и номинальных показателей выделить наиболее часто встречаемые признаки.

Оценка полноты данных осуществлена с помощью количества непропущенных данных и её доли в полном объеме в формате N (%). Для описания центрального положения и абсолютного разброса данных использованы среднее значение и стандартное отклонение в формате M ± S, а для оценки относительного разброса – коэффициент вариации V, который характеризует однородность пока-

зателя и позволяет сравнивать однородность разных показателей, независимо от их масштаба и единиц измерения.

Считается, что, если коэффициент вариации меньше 10 %, то степень рассеивания данных считается незначительной, от 10 до 20 % – средней, больше 20 % и меньше или равно 33 % – значительной; если значение коэффициента вариации не превышает 33 %, то совокупность считается однородной, если больше 33 %, то – неоднородной.

Для описания структуры показателей использована медиана и квартили в формате Me [LQ; UQ] и минимум и максимум для оценки диапазона колебания показателя в формате (Min; Max).

Проверка соответствия распределения значений показателя закону нормального распределения произведена с помощью критерия согласия Пирсона.

Определенный уровень статистической значимости – P характеризует соответствие распределения нормальному закону (если $P > 0{,}05$, то распределения считается соответствующим нормальному распределению; если $P \leq 0{,}05$, то распределения считается несоответствующим нормальному распределению).

Для бинарных и номинальных показателей проведен частотный анализ с оценкой доли структуру каждого значения, а также проверка гипотезы об однородности встречаемости признаков с помощью критерия Хи-квадрат Пирсона.

На всех графиках для количественных переменных среднее арифметическое обозначено точкой, медиана обозначена горизонтальным отрезком, внутриквартильный размах обозначен прямоугольником, минимальные и максимальные значения обозначены вертикальными отрезками.

Корреляционный анализ проводили на основе непараметрической ранговой корреляции по Спирмену. Уровень статистической значимости был зафиксирован на уровне вероятности ошибки 0,05.

Изучение и описние взаимодействия генотип–среда проведено с помощью процентного вклада его дисперсии в общую. Приведено процентное соотношение долей влияния каждого фактора в отдельности и взаимного влияния факторов, в процентах.

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

3.1 Изучение биологических и хозяйственно ценных признаков у видов порядка *Lamiales*

Изучение и определение ценных хозяйственных и декоративных признаков один из важнейших этапов в селекции декоративных цветочных культур. На этом этапе проводится комплексная оценка исходного материала, определяются наиболее ценные или полезные признаки, на которых и будет выстроен весь дальнейший селекционный процесс.

Изучение биологических и хозяйственных признаков у декоративных культур имеет особое значение для проведения сортооценки новых форм и сортов, полученных гибридов и выявления перспективности дальнейшего массового промышленного размножения. Наряду с оценкой декоративной ценности сорта или гибрида проводят комплексное исследование, посвященное изучению важных биологических особенностей растений (высота, количество побегов, цветоносов, размер цветка, продолжительность цветения, семенная продуктивность), так и хозяйственно полезных признаков (урожайность, устойчивость к полеганию, выгоранию окраски, болезнями и вредителями, неблагоприятным факторам среды).

В исследовании, еще на этапе сознания 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* (рисунок 3.1–3.5).

Анализ данных, полученных для всей исследуемой выборки, позволяет утверждать, что среди 16 признаков нет показателей с неполными данными. Данных объёмов достаточно для проведения статистического анализа данных и формирования полноценных статистических выводов.

При оценке исходного материала для селекции учитывают несколько признаков, многие из которых хозяйственно ценные или декоративные.

Рисунок 3.1 – Изучение морфологических признаков у *Veronica spicata* сорта «Синева ТСХА» (кандидат в сорта)

Рисунок 3.2 – Изучение морфологических признаков у *Veronica spicata* сорта «Розочка ТСХА» (кандидат в сорта)

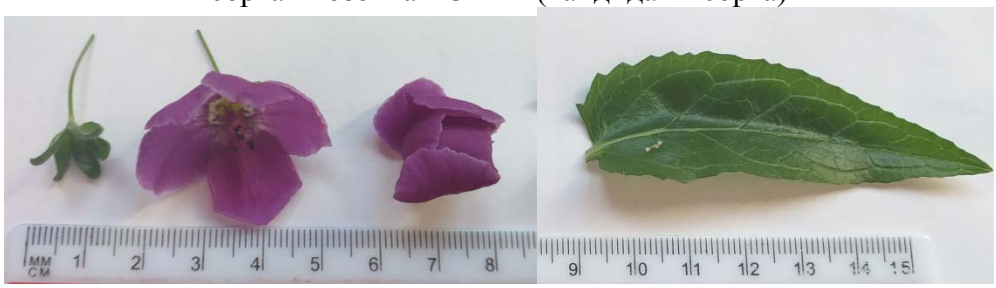


Рисунок 3.3 – Изучение морфологических признаков у *Verbascum phoenicum* сорта «Фиолетовый ТСХА» (кандидат в сорта)

Рисунок 3.4 – Изучение морфологических признаков у *Nemesia strumosa* «Эльф ТСХА» (кандидат в сорта)

Рисунок 3.5 – Изучение морфологических признаков у *Nemesia strumosa* сорт «Дочь красной вдовы ТСХА» (кандидат в сорта)

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, Bacopa*.

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.

В связи с этим, в исследовании за 2019 год, подробно изучены все признаки, вляющие на декоративную, хозяйственную ценность родительских линий, сорта и гибрида. 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.

В рамках статистической обработки данных при изучении биологических и хозяйственных признаков были поставлены и решены следующие задачи:

– оценка полноты и однородности показателей, с расчетом их описательных статистик для всей выборки объёмом 220 наблюдений.

– проверка на нормальность распределений и анализ выбросов в данных;

– статистический анализ сравнения количественных признаков по группам «Высота растений» и видов внутри них;

– проведение анализа взаимосвязей наиболее важных учетных количественных признаков.

Далее представлены описательные статистики количественных признаков для категорий: «Параметры растения», «Параметры цветка», «Фенология / Вегетация», «Параметры листа», «Семена», «Декоративность» и «Пыльца», для удобства анализа, учетные признаки были объеденены в укрупненные группы (таблица 3.1).

Таблица 3.1 – Описательные статистики количественных признаков изучаемых видов в укрупненных группах: «Параметры растения», «Параметры цветка», «Фенология/Вегетация», «Параметры листа», «Семена», «Декоративность», «Пыльца», (n = 220 наблюдений)

Признак	N, %	M ± S	V, %	Me [LQ; UQ]	(Min; Max)
Параметры растения					
1. Высота растения, см	220 (100,00)	57,06 ± 43,87	77,00	35,00 [25,00;80,00]	(16,00; 177,00)
2. Диаметр растения, см	220 (100,00)	45,16 ± 24,79	55,00	35,00 [30,00;50,00]	(18,00; 130,00)
3. Число побегов, шт	220 (100,00)	16,27 ± 9,51	58,00	15,00 [10,00;24,00]	(1,00; 37,00)
Параметры цветка					
4. Диаметр цветка, см	220 (100,00)	2,44 ± 1,35	55,00	2,00 [1,10;3,72]	(0,90; 5,30)
5. Длина цветочной трубки, см	220 (100,00)	2,34 ± 1,69	72,00	3,00 [0,50;4,00]	(0,10; 6,00)
6. Продолжительность цветения, сутки	220 (100,00)	79,51 ± 22,62	28,00	84,50 [60,00;95,00]	(40,00; 128,00)
Фенология/Вегетация					
7. Фаза «Посев – начало цветения», сутки	220 (100,00)	53,57 ± 21,40	40,00	50,00 [40,00;60,00]	(20,00; 118,00)
8. Фаза «Посев – начало завязывания семян», сутки	220 (100,00)	83,00 ± 35,38	43,00	70,00 [60,00;95,00]	(30,00; 157,00)
9. Продолжительность периода вегетации, сутки	220 (100,00)	115,48 ± 28,39	25,00	117,00 [93,50;138,00]	(60,00; 168,00)
Параметры листа					
10. Длина листа, см	220 (100,00)	6,68 ± 6,08	91,00	5,00 [3,10;6,00]	(0,40; 29,00)
11. Ширина листа (в самой широкой части), см	220 (100,00)	2,95 ± 2,75	93,00	2,00 [1,00;3,00]	(0,50; 13,00)
Семена					
12. Масса семян с одного растения, гр	220 (100,00)	0,21 ± 0,13	62,00	0,20 [0,10;0,30]	(0,10; 0,60)
13. Число семян в одной коробочке, шт	220 (100,00)	54,42 ± 48,30	89,00	48,00 [20,00;61,50]	(5,00; 195,00)
Декоративность					
14. Декоративность по методике ГСИ, балл	220 (100,00)	79,98 ± 11,37	14,00	85,00 [70,00;90,00]	(60,00; 95,00)
Пыльца					
15. Фертильность пыльцы, %	220 (100,00)	64,09 ± 23,18	36,00	63,50 [40,00;90,00]	(25,00; 100,00)
16.Срок хранения пыльцы, сутки	220 (100,00)	72,24 ± 27,78	38,00	61,00 [52,50;100,00]	(22,00; 145,00)

Примечание – N – объём выборки; M ± S – среднеквадратическое отклонение; V – коэффициент вариации; Me [LQ; UQ] – медиана; (Min; Max) – экстремумы.

В таблице 3.1 приведена описательная статистика 16 значимых биологических и хозяйственных признаков у 11 изученных видов. Для удобства расчетов все изучаемые признаки сгруппированы в семь укрупненных групп. Укрупнение признаков по группам проводили исходя из общности их характеристики. Так группа признаков «Параметры растения» включает в себя наиболее важные признаки, касающиеся морфологических особенностей: высоту растения; диаметр растения; количество побегов. Группа признаков «Параметры цветка» включает в себя следующие признаки, касающиеся морфологии и фенологии относительно цветка: диаметр цветка; длина цветочной трубки; продолжительность цветения. Группа признаков «Фенология/Вегетация» включает в себя: продолжительность фаз роста и развития растений «Фаза посев – начало цветения»; «Фаза посев – начало завязывания семян», «Продолжительность периода вегетации».

В таблице 3.2 представлены результаты статистического анализа сравнения всех показателей по группам переменной «Высота растений», которая состоит из трех групп со значениями: «а) Низкие», «б) Средние» и «в) Высокие» с числом наблюдений 80 (36,4 %), 60 (27,3 %) и 80 (36,4 %) соответственно. Общее количество наблюдений составило 220 измерений.

Таблица 3.2 – Сравнение трёх укрупненных групп по признаку «Высота растений, см» (средние ± среднеквадратичные отклонения)

Признак	Размер растений			Статистика H	Уровень P (df = 2)
	Низкие (N = 80)	Средние (N = 60)	Высокие (N = 80)		
1	2	3		5	6
Параметры растения					
1. Высота растения, см	24,06 ± 3,72	35,38 ± 7,84	106,31 ± 36,86	180,3220	<0,0001
2. Диаметр растения, см	33,35 ± 5,73	39,52 ± 16,08	61,21 ± 32,42	48,7311	<0,0001
3. Число побегов, шт	19,49 ± 9,83	13,08 ± 7,86	15,45 ± 9,44	13,7142	0,0011
Параметры цветка					
4. Диаметр цветка, см	2,64 ± 1,53	1,93 ± 1,25	2,62 ± 1,14	15,8937	0,0004
5. Длина цветочной трубки, см	2,33 ± 1,54	1,44 ± 1,44	3,01 ± 1,70	20,7189	<0,0001
6. Продолжительность цветения, сутки	71,71 ± 19,15	66,22 ± 18,68	97,28 ± 16,60	79,7981	<0,0001
Фенология/Вегетация					
7. «Фаза посев – начало цветения», сутки	46,40 ± 15,03	40,48 ± 4,71	70,56 ± 23,51	95,7765	<0,0001
8. «Фаза посев – начало завязывания семян», сутки	78,51 ± 43,16	58,85 ± 6,00	105,60 ± 24,50	96,4443	<0,0001
9. Продолжительность периода вегетации, сутки	109,92 ± 35,42	106,67 ± 24,94	127,64 ± 16,58	32,5849	<0,0001

Окончание таблицы 3.2

1	2	3		5	6
Параметры листа					
10. Длина листа, см	4,42 ± 0,72	8,08 ± 5,21	7,88 ± 8,59	11,3340	0,0035
11. Ширина листа (в самой широкой части), см	1,99 ± 0,98	3,01 ± 2,35	3,87 ± 3,76	3,3922	0,1834
Семена					
12. Масса семян с одного ратения, г	0,18 ± 0,08	0,15 ± 0,07	0,30 ± 0,16	47,4976	<0,0001
13. Число семян в одной коробочке, шт.	56,75 ± 21,24	30,68 ± 21,32	69,90 ± 70,71	32,1793	<0,0001
Декоративность					
14. Декоративность по методике ГСИ, балл	79,75 ± 14,30	73,00 ± 8,89	85,44 ± 5,29	42,4268	<0,0001
Пыльца					
15. Фертильность пыльцы, %	58,66 ± 17,13	51,18 ± 20,72	79,19 ± 22,11	60,2545	<0,0001
16. Срок хранения пыльцы, сутки	73,41 ± 27,19	66,78 ± 32,62	75,16 ± 23,92	3,5788	0,1671

В таблицах 3.2 и 3.3 представлены результаты статистического анализа сравнения трёх укрупненных групп «Высокие», «Средние», «Низкие» по признаку «Высота растений».

Таблица 3.3 – Множественные попарные сравнения по переменной «Высота растений, см»

Признак	Уровень P Низкие–средние	Уровень P Низкие–высокие	Уровень P Средние–высокие
1	2	3	4
Параметры растения			
1. Высота растения, см	**<0,0001**	**<0,0001**	**<0,0001**
2. Диаметр растения, см	0,1349	**<0,0001**	**<0,0001**
3. Число побегов, шт.	0,0012	0,1231	0,2042
Параметры цветка			
4. Диаметр цветка, см	0,0025	0,9929	0,0017
5. Длина цветочной трубки, см	0,0184	0,1846	**<0,0001**
6. Продолжительность цветения, сутки	0,4301	**<0,0001**	**<0,0001**
Фенология/Вегетация			
7. «Фаза посев – начало цветения», сутки	**<0,0001**	**<0,0001**	**<0,0001**
8. «Фаза посев – начало завязывания семян», сутки	0,0015	**<0,0001**	**<0,0001**
9. Продолжительность периода вегетации, сутки	0,4393	**<0,0001**	**<0,0001**
Параметры листа			
10. Длина листа, см	0,0052	0,7516	0,0392
11. Ширина листа (в самой широкой части), см	0,6198	0,1872	0,7735
Семена			
12. Масса семян с одного ратения, г	0,2614	**<0,0001**	**<0,0001**
13. Число семян в одной коробочке, шт.	**<0,0001**	0,0096	0,0190

Окончание таблицы 3.3

1	2	3	4
Декоративность			
14. Декоративность по методике ГСИ, балл	**<0,0001**	0,1272	**<0,0001**
Пыльца			
15. Фертильность пыльцы, %	0,2465	**<0,0001**	**<0,0001**
16. Срок хранения пыльцы, сутки	0,2183	0,9839	0,2880

На основании полученных данных, можно сделать вывод о том, что у укрупнённого признака «Параметры растения» все показатели статистически значимо различаются у трёх сравниваемых укрупненных групп.

Наиболее значимые различия обнаружены для признака «Число побегов, шт» в группе «Низкие» по отношению к группе «Средние» (в среднем на 6,4 штук; P = 0,0011); признака «Диаметр растения, см» у группы «Высокие» по отношению к группе «Низкие» (в среднем на 27,9 см; P < 0,0001); показателя «Высота растения, см» у группы «Высокие» по отношению к группе «Низкие» (в среднем на 82,3 см; P < 0,0001).

По укрупнённой группе признаков «Параметры цветка», все показатели статистически значимо различаются между тремя сравниваемыми группами по высоте. Наиболее значимые различия, обнаружены для признака «Диаметр цветка, см» в группе «Низкие» по отношению к группе «Средние» (в среднем на 0,7 см; P = 0,0004); признака «Продолжительность цветения, сутки» у группы «Высокие» по отношению к группе Средние» (в среднем на 31,1 суток; P < 0,0001); признака «Длина цветочной трубки, см» у группы «Высокие» по отношению к группе «Средние» (в среднем на 1,6 см; P < 0,0001).

В укрупненной группе «Фенология/Вегетация» все признаки статистически значимо различаются между тремя сравниваемыми группами. Наиболее значимые различия обнаружены для признака «Продолжительность периода вегетации, суток» у группы «Высокие» по отношению к группе «Средние» (в среднем на 21-е сутки; P < 0,0001); признака «Фаза период посев – начало завязывания семян, суток» у группы «Высокие» по отношению к группе «Средние» (в среднем на 46,8 суток; P < 0,0001); признака «Фаза период посев – начало цветения, суток» в группе «Высокие» по отношению к группе «Средние» (в среднем на 30,1 суток; P < 0,0001).

В укрупненной группе признаков «Параметры листа» один из двух показателей статистически значимо различается у трёх сравниваемых групп. Статистически значимое различие обнаружено у признака «Длина листа, см» в группе «Средние» по отношению к группе «Низкие» (в среднем на 3,7 см; P = 0,0035).

В укрупненной группе «Семена» все признаки статистически значимо различаются между тремя сравниваемыми группами. Наиболее значимые различия установлены для признака «Число семян в одной коробочке, штук» в группе «Высокие» по отношению к группе «Средние» (в среднем на 39,2 штук; P < 0,0001); признака «Масса семян с одного растения, г» в группе «Высокие» по отношению к группе «Средние» (в среднем на 0,2 г; P < 0,0001).

В укрупнённой группе «Декоративность» все данные статистически значимо различаются у трёх сравниваемых групп. Статистически значимое различие обнаружено для признака «Декоративность по методике ГСИ, балл» в группе «Высокие» по отношению к группе «Средние» (в среднем на 12,4 балл; P < 0,0001).

В укрупненной группе «Пыльца» один из двух показателей статистически значимо различается между тремя сравниваемыми группами. Статистически значимое различие обнаружено для признака «Фертильность пыльцы, %» в группе «Высокие» по отношению к группе «Средние» (в среднем на 28,0 %; P < 0,0001).

Графическое представление полученных данных различий приведено в виде диаграмм «ящики с усами».

В качестве примера, ниже приведены ящичные диаграммы по двум признакам «Фертильность пыльцы, %» и «Декоративность по методоке ГСИ, балл» (рисунок 3.6а, б.

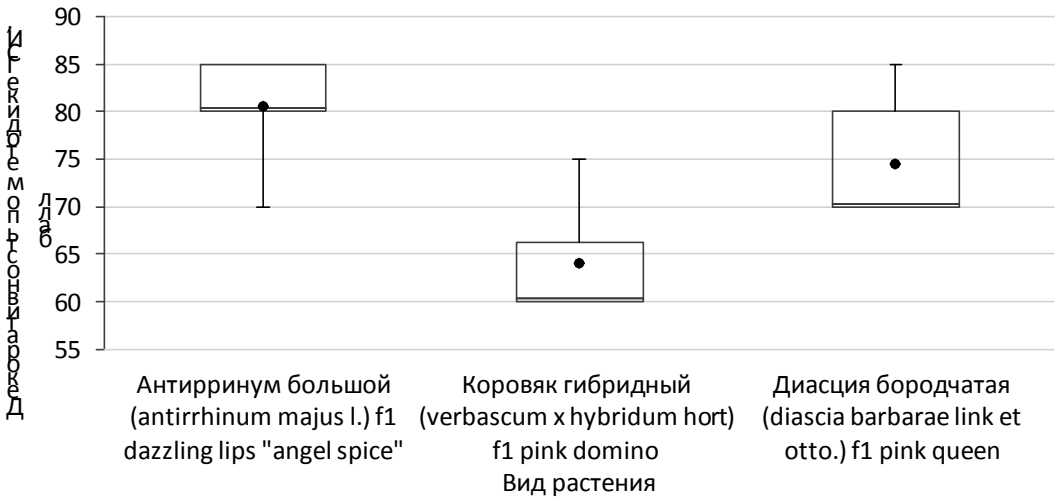


Рисунок 3.6а – Ящичная диаграмма признака «Декоративность по методике ГСИ, балл) для *Antirrhinum, Verbascum, Diascia*

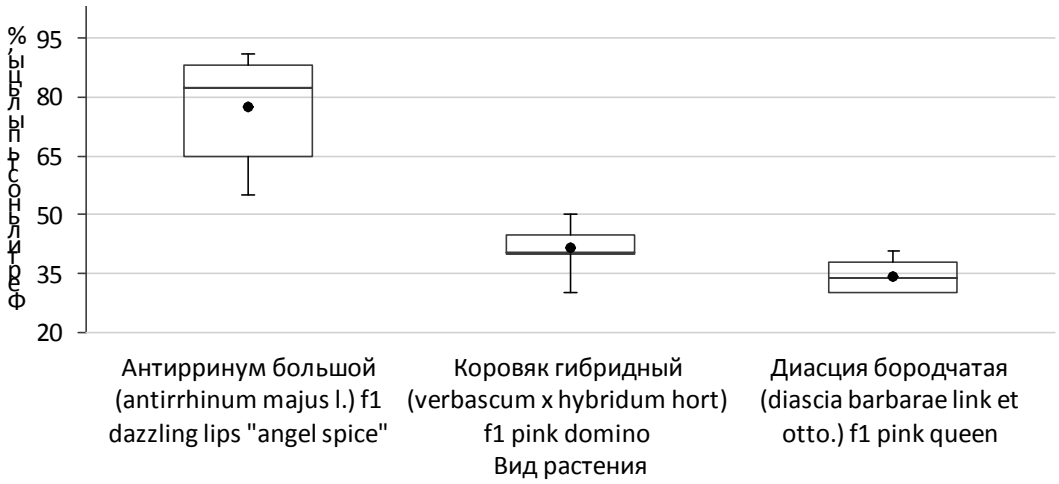


Рисунок 3.6б – Ящичная диаграмма признака «Фертильность пыльцы, %) для *Antirrhinum, Verbascum, Diascia*

Ящичные диаграммы отражают данные описательных статистик по всем изученным признакам. Данный способ графического представления более наглядный, чем табличный. На графиках видны медиана, среднее значение и экстремумы (максимальный и минимальный). Графики наглядно иллюстрируют данные таблиц 3.2, 3.3 и позволяют оценить различия между укрупненными группами признаков.

3.2 Изучение взаимосвязи количественных признаков у видов порядка *Lamiales*

Изучение взаимосвязи между исследуемыми признаками – одна из наиболее важных задач в селекции на хозяйственную ценность и декоративность. Изучена взаимосвязь между 16 важнейшими морфологическими, хозяйственно ценными и декоративными признаками (таблица 3.4). Перечисленные признаки для удобства расчётов отнесены к укрупнённым группам, выделенным цветом.

Таблица 3.4 – Признаки (количественные и биологические) видов порядка *Lamiales* отнесенные к укрупнённым группам

Номер признака	Название признака	Укрупнённая группа
1	2	3
1	Продолжительность цветения, сутки	Фенология/Вегетация
2	Продолжительность периода вегетации, сутки	Фенология/Вегетация
3	Число семян в одной коробочке, шт.	Семена
4	Декоративность по методике ГСИ, балл	Декоративность
5	Фертильность пыльцы, %	Пыльца
6	Срок хранения пыльцы, сутки	Пыльца

Окончание таблицы 3.4

1	2	3
7	Высота растения, см	Параметры растения
8	Диаметр растения, см	Параметры растения
9	Количество побегов, шт	Параметры растения
10	Диаметр цветка, см	Параметры цветка
11	Длина цветочной трубки, см	Параметры цветка
12	Фаза посев – начало цветения, сутки	Фенология/Вегетация
13	Фаза посев – начало завязывания семян, сутки	Фенология/Вегетация
14	Длина листа, см	Параметры листа
15	Ширина листа (в самой широкой части), см	Параметры листа
16	Масса семян с одного растения, г	Семена

Примечание – Нумерация признаков совпадает с таблицами 3.2 и 3.3.

Зная, какие учётные признаки сильно взаимосвязаны между собой, возможно, подбирать оптимальные для скрещивания родительские пары. Ниже представлены результаты корреляционного анализа по 16 важнейшим признакам, исследована теснота связи, её направленность (положительная, отрицательная), выделены признаки, которые сильно взаимосвязаны. Анализ осуществлялся с помощью метода ранговой корреляции Спирмена (таблица 3.5).

Таблица 3.5 – Матрица корреляционного анализа по 16 признакам у декоративных представителей порядка *Lamiales*

	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**
1	1	0,43	–0,2	0,00	0,16	0,27	0,34	0,34	0,03	0,24	0,15	0,26	–0,2	0,04	0,44	–0,05
2	0,43	1	0,33	0,32	0,17	0,24	0,2	0,14	–0,39	–0,17	0,3	0,37	0,08	0,09	0,4	0,37
3	–0,2	0,33	1	0,05	–0,25	0,02	0,02	0,04	–0,6	**–0,51**	0,07	0,00	–0,21	0,00	–0,09	0,07
4	0,00	0,32	0,05	1	**0,8**	0,03	–0,07	–0,15	0,2	0,39	–0,09	0,32	0,43	–0,09	0,55	0,38
5	0,16	0,17	–0,25	**0,8**	1	0,04	0,07	–0,07	0,24	0,5	–0,13	0,16	0,37	–0,01	**0,57**	0,23
6	0,27	0,24	0,02	0,03	0,04	1	**0,64**	**0,76**	–0,04	–0,34	**0,79**	0,43	0,17	0,65	0,16	0,19
7	0,34	0,2	0,02	–0,07	0,07	**0,64**	1	**0,84**	–0,36	–0,22	**0,66**	0,08	0,05	**0,63**	0,11	0,00
8	0,34	0,14	0,04	–0,15	–0,07	**0,76**	**0,84**	1	–0,15	–0,25	**0,79**	0,16	0,17	**0,69**	0,21	0,2
9	0,03	–0,39	–0,6	0,2	0,24	–0,04	–0,36	–0,15	1	**0,68**	–0,18	0,26	0,37	–0,22	0,25	0,18
10	0,24	–0,17	–0,51	0,39	0,5	–0,34	–0,22	–0,25	**0,68**	1	–0,48	0,21	0,32	–0,36	0,31	0,08
11	0,15	0,3	0,07	–0,09	–0,13	**0,79**	**0,66**	**0,79**	–0,18	–0,48	1	0,16	0,24	**0,65**	0,2	0,37
12	0,26	0,37	0,00	0,32	0,16	0,43	0,08	0,16	0,26	0,21	0,16	1	0,28	0,09	0,26	0,18
13	–0,2	0,08	–0,21	0,43	0,37	0,17	0,05	0,17	0,37	0,32	0,24	0,28	1	0,23	0,41	**0,81**
14	0,04	0,09	0,00	–0,09	–0,01	**0,65**	**0,63**	**0,69**	–0,22	–0,36	**0,65**	0,09	0,23	1	0,00	0,18
15	0,44	0,4	–0,09	0,55	**0,57**	0,16	0,11	0,21	0,25	0,31	0,2	0,26	0,41	0,00	1	0,54
16	–0,05	0,37	0,07	0,38	0,23	0,19	0,00	0,2	0,18	0,08	0,37	0,18	**0,81**	0,18	0,54	1

Примечание – **0,84 –** сильная положительная корреляция; **–0,51 –** отрицательная корреляция.

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

Ниже приведен фрагмент матрицы 16×16, содержащий первые 6 хозяйственно ценных признаков с пояснениями (таблица 3.6).

Таблица 3.6 – Коэффициенты корреляции (взаимосвязи) изученных признаков между собой (коэффициенты корреляции Спирмена)

Признак	Продолжительность цветения, сутки	Продолжительность периода вегетации, сутки	Число семян в одной коробочке, шт.	Декоративность по методике ГСИ, балл	Фертильность пыльцы, %	Срок хранения пыльцы, сутки
Продолжительность цветения, сутки	1	**0,43**	**–0,2**	0,00	0,16	0,27
Продолжительность периода вегетации, сутки	**0,43**	1	0,33	0,32	0,17	0,24
Число семян в одной коробочке, шт.	**–0,2**	0,33	1	0,05	**–0,25**	0,02
Декоративность по методике ГСИ, балл	0,00	0,32	0,05	1	**0,8**	0,03
Фертильность пыльцы, %	0,16	0,17	**–0,25**	**0,8**	1	0,04
Срок хранения пыльцы, сутки	0,27	0,24	0,02	0,03	0,04	1

Примечания:
0,80 – существенная сильная статистическая значимость на уровне $P \leq 0,01$;
0,17 – связь отсутствует;
0,33 – связь есть, но слабая положительная;
–0,20 – отрицательная корреляция.

На основании полученных данных можно сделать вывод о том, что признак «Продолжительность цветения, суток» положительносильно коррелирует с признаком «Продолжительность периода вегетации, сутки» и оставляет 0,43, это означает, что связь присутствует между данными признаками, но она не сильная. Чем больше значение признака «Продолжительность периода вегетации, дней», тем больше значение признака «Продолжительность цветения, дней».

Теснота связи между признаками «Фертильность пыльцы, %» и «Декоративность по методике ГСИ, балл» составляет $r = 0,8$, что характеризуется как сильная положительная связь. Для селекционных целей важно, чтобы у подбираемых исходных родительских линий была сильная положительная связь, близкая к 1,0.

Отрицательные коэффициенты корреляции, также необходимо учитывать при селекционной работе, но только в том случае, если он превышает значение – 0,5. Обратная корреляция 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 (таблица 3.7).

Таблица 3.7 – Парная корреляция признаков, коэффициент корреляции r

Пары признаков (номер признака)	Коэффициент корреляции ®
4 и 5	0,8
7 и 6	0,64
6 и 8	0,76
7 и 8	0,84
9 и 10	0,68
11 и 6	0,79
11 и 7	0,66
6 и 14	0,65
15 и 5	0,57
7 и 14	0,63
8 и 14	0,69
14 и 11	0,65
15 и 5	0,57
16 и 13	0,81
3 и 10	–0,51

Наиболее сильная связь установлена между признаками «Декоративность по методике ГСИ, балл» и Фертильность пыльцы, %» – (r=0,8); «Масса семян с одного растения, г» и «Фаза посев начало – завязывания семян, сутки» – (r=0,81); «Высота растения, см» и «Диаметр растения, см» – (r=0,84); «Длина цветочной трубки, см» и «Срок хранения пыльцы, суток» – (r=0,79); «Срок хранения пыльцы, сутки» и «Диаметр растения, см». Некоторая взаимосвязь достаточно очевидна, например, чем длительнее продолжается переод цветения – начало завязывания семян, тем больше семян образует растение.

Заключение по главе 3

На основании полученных данных можно сделать общий вывод о том, что среди 16 изученных учетных признаков нет признаков с неполными данными. Данных объемов достаточно для проведения статистического анализа данных и формирования статистических выводов. Коэффициент вариации изменяется в

диапазоне от 14 до 93 %, что говорит о высоком уровне разнородности некоторых исследуемых признаков (таблица 3.1).

Самыми однородными оказались признаки: «Декоративность по методике ГСИ, балл», «Продолжительность периода вегетации, суток» и «Продолжительность цветения, суток», это важные для исследования хозяйственно ценные признаки, а самыми неоднородными признаками стали: «Ширина листа (в самой широкой части), см», «Длина листа, см» и «Число семян в одной коробочке, штук», в основном, это количественные морфологические признаки.

В результате анализа проведена проверка нулевой статистической гипотезы о равенстве распределения данных в укрупнённых группах по высоте растений, а также выявлены те показатели, для которых нулевая гипотеза отвергается в пользу альтернативной, с подтверждением наличия статистически значимых различий. Для сравнения по количественным признакам использован непараметрический критерий Краскела-Уоллиса, а для сравнения по бинарным и номинальным показателям – критерий Хи-квадрат Пирсона. Критерий согласия Пирсона показал, что в 90 % случаях гипотеза о нормальном распределении отвергается, то есть данные распределены неравномерно.

По результатам проведенного анализа сравнения трёх укрупненных групп по высоте растений «Высота растений» найдены статистически значимые различия для всех исследованных признаков, за исключением признака «Ширина листа, см» и «Срок хранения пыльцы, суток».

По результатам проведенного анализа у группы «Вид растения» для категорий «Низкие», «Средние», «Высокие» найдены статистически значимые различия для всех исследованных признаков.

Наиболее сильная корреляция (r = 0,5 и выше) установлена между признаками: «Продолжительность цветения, суток» и «Продолжительность периода вегетации, суток»; «Декоративность по методике ГСИ, балл» и «Продолжительность периода вегетации, сутки»; «Срок хранения пыльцы, сутки» и «Число семян в одной коробочке, штук»; «Фертильность пыльцы, %» и «Срок хранения пыльцы, сутки»; «Продолжительность периода вегетации, сутки» и «Фаза посев–начало цветения, сутки», «Высота растения, см» и « Диаметр растения, см» мак-

симальная тестота связи r = 0,84, причем, чем сильнее связь, тем теснее связаны между собой данные признаки.

Таким образом, при подборе родительских пар для скрещиваний или при проведении оценки комбинационной способности инбредных родительских линий, важно подбирать растения с сильно коррелирующими признаками, а также учитывать признаки, которые имеет среднюю, слабую и отрицательную корреляцию.

Наряду с оценкой декоративной ценности сорта или гибрида проводят 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 данной оценке обязательно учитывают взаимосвязь признаков, её силу и направленность.

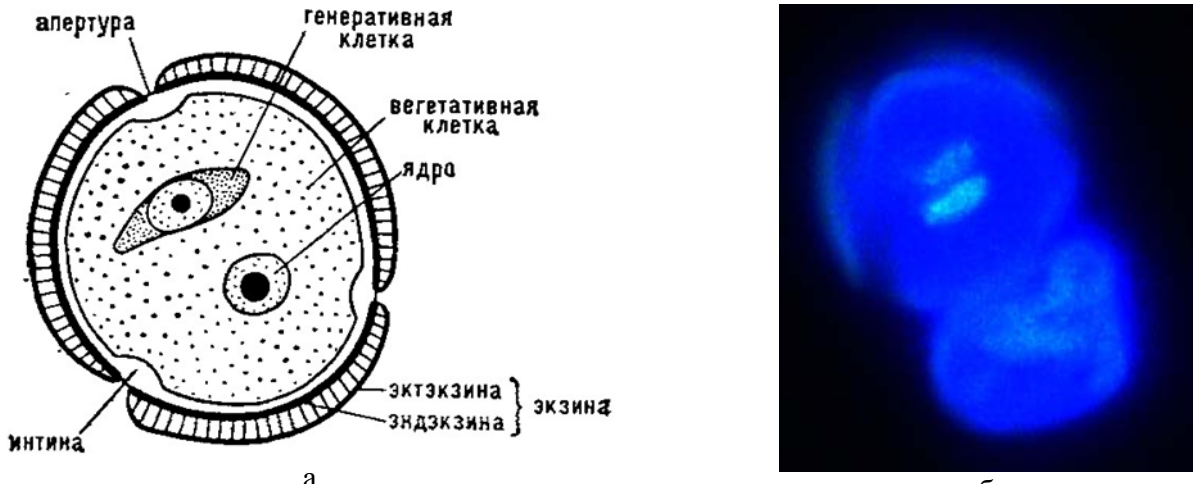
Глава 4 ИЗУЧЕНИЕ ВОПРОСОВ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ПЫЛЬЦЫ ДЛЯ РАЗРАБОТКИ СПОСОБОВ ПОВЫШЕНИЯ ФЕРТИЛЬНОСТИ, ПРОДЛЕНИЯ СРОКОВ ОПЫЛЕНИЯ В СВЯЗИ С ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИЕЙ

4.1 Морфологические особенности пыльцы у изучаемых видов

Развитие мужского гаметофита достаточно единообразно у большинства Покрытосеменных и состоит из ряда последовательных процессов (Герасимова – Навашина, 1951). Структура и функциональные особенности пыльцевых зёрен проанализированы в работах Поддубной–Арнольди (1976), Резниковой С.А. (1984).

Для большинства изученных видов характерна протероандрия, при которой пыльца созревает раньше пестика. В окрашенном бутоне, за день до раскрытия цветка, содержится полноценная пыльца, содержащая два ядра.

Оболочка пыльцевого зерна представляет собой многослойную структуру, в которой выделяют две сферы: наружную – экзину и внутреннюю – интину. Экзина пыльцевого зерна состоит из спорополленина, устойчивого к различным воздействиям вещества. Оболочка имеет специфическую скульптурированность, являющуюся важным систематическим признаком. В экзине имеются поры, или апертуры, количество которых также строго определено для каждого вида растений. Интина представляет собой непрерывный слой, состоящий из пектиновых веществ и целлюлозы (рисунок 4.1а).



а б

Рисунок 4.1 – Строение пыльцы декоративных представителей порядка *Lamiales*: а – схематичное строение микроспоры; б – двухъядерная пыльца *Bacopa sutera* (ядерный краситель DAPI)

При прорастании пыльцевого зерна интина образует пыльцевую трубку, которая проходит через апертуру.

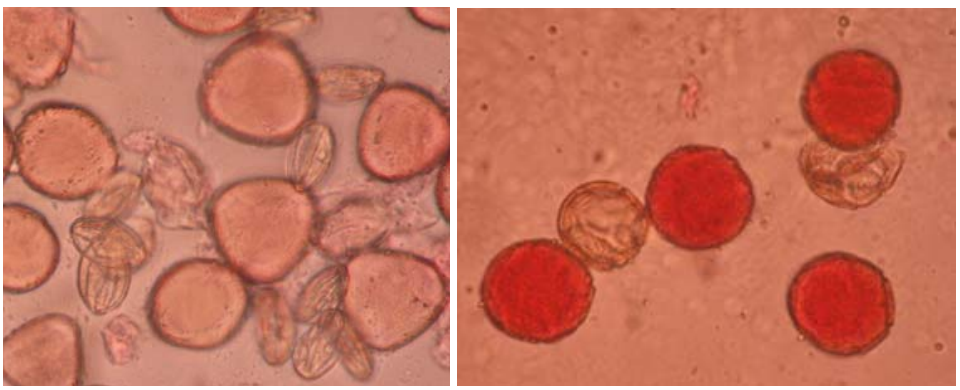
Пыльцевые зерна к моменту высыпания из пыльника сильно обезвожены, это необходимо для более успешного переноса пыльцевых зерен ветром или насекомыми. Попадая на рыльце пестика, пыльцевое зерно быстро набухает и начинается активный рост пыльцевой трубки, на конце которой находятся спермии. Рост пыльцевых трубок происходит неравномерно, всё зависит от того, какое опыление произошло – совместимое или несовместимое.

По мере роста пыльцевых трубок при несовместимом опылении происходит сильное «ветвление» пыльцевых трубок или остановка их роста на различной глубине в тканях пестика, в зависимости от вида.

Для изучения фертильности пыльцы применяли окрашивание ацетокармином. Способ приготовления препаратов пыльцы для окрашивания зависит от размеров пыльника (Глава 2, раздел Методика, п. 2.4).

Для окрашивания пыльцы и установления количества ядер в микроспоре, а также для изучения особенностей роста пыльцевых трубок в тканях пестика применяли ядерный краситель DAPI (4', 6-диамидино-2-фенилиндол, дигидрохлорид) – синий флуоресцентный краситель, который используется в качестве ядерного контрастного вещества.

У большинства изученных видов пыльник достаточно крупный, например, у *Antirrhinum, Asarina, Penstemon, Verbascum, Digitalis.* Форма пыльцевых зерён на момент раскрытия пыльника тетраидрическая, цвет пыльцы варьирут от светло-желтого до оранжевого (рисунок 4.2).



а б

Рисунок 4.2 – Фертильные (окрашенные) и стерильные (светлые) пыльцевые зерна (краситель ацетокармин): а – пыльца *Penstemon barbatus*; б – пыльца *Antirrhinum majus*

Размер, форма и цвет пыльцывых зёрен специфичны для каждого изучаемого вида. Размер пыльцевых зёрен, у изучаемых видов, варьирует от 8,5 до 29,5 мкм.

У всех изученных видов пыльцевые зёрна характеризуются как радиально-симметричные, по форме: округлые, округло-угловатые, угловатые (редко). Цвет оболочки пыльцевого зерна может быть как белым, кремовым, жёлтым или оранжевым. Форма пыльцевого зерна у большинства видов округло-угловатая. У *Antirrhinum, Mazus, Digitalis, Mimulus* форма пыльцевых зерен округая (рисунок 4.3).

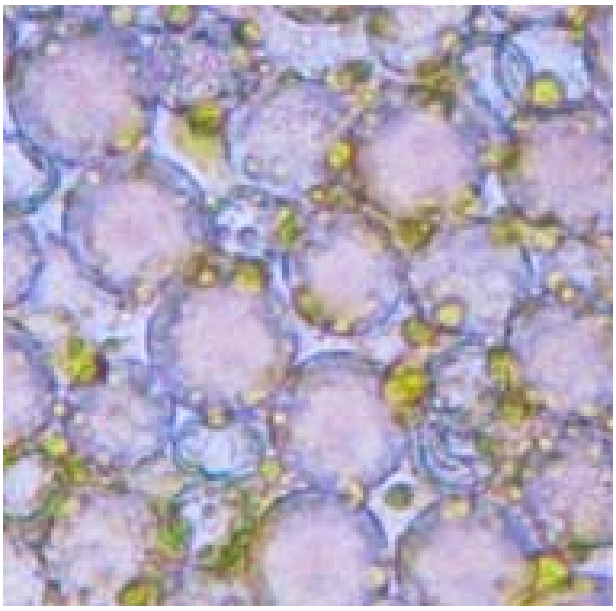


Рисунок 4.3 – Пыльца *Antirrhinum majus*, жизнеспособная окрашенная, нежизнеспособная (прозрачная), жировые включения (жёлтый цвет), (краситель – ацетокармин)

У изученных видов пыльцевые зерна по размеру варьировали от очень мелких до средних и составляли от 8,5 до 30,2 мкм. По классификации Эрдтмана (Erdtmana, 1945) пыльцевые зерна изучаемых видов размером 8,5–10 мкм отнесли к очень мелким, от 10 до 25 мкм мелким, 25–50 мкм средним.

Большинство изученных видов перекрестноопыляемые растения. Опыление происходит при помощи крупных насекомых: пчел, шмелей, ос и т.п.

В ходе исследований изучена пыльца 20 видов порядка *Lamiales*, принадлежащих к трём основным семействам *Plantaginaceae, Scrophulariaceae, Prymaceae*. В целом, можно сказать, что форма пыльцевого зерна характерна и одинакова для видов одного семейства и рода, а размер специфичен для каждого отдельного вида.

Между отдельными пыльцевыми зёрнами некоторых видов отчетливоливо видны жировые включения, ярко-жёлтого цвета, которые придают свежей пыльце

липучесть, и повышают вероятность и успех перекрестного опыления (таблица 4.1, рисунок 4.3).

Таблица 4.1 – Изучение морфологических особенностей пыльцы видов порядка *Lamiales*

Изучаемый вид	Размер пыльцы, мкм	Размер, форма пыльцы, включения
Cymbalaria muralis	20,0	Мелкая, округлая
Penstemon hartwegii	27,5	Средняя, округло-угловатая
Penstemon barbatus	20,5	Мелкая, округло-угловатая
Zaluzianskya capensis	14,5	Мелкая, округлая
Nemesia strumosa	21,0	Мелкая, округлая
Diascia barberae	27,9	Средняя, округло-угловатая
Digitalis purpurea	21,6	Крупная, округлая
Linaria vulgaris	14,0	Мелкая, округлая, с жир. включениями
Torenia Fournieri	20,0	Мелкая, округло-угловатая
Verbascum phoenicum	8,5	Очень мелкая, округлая
Verbascum thapsus	22,1	Мелкая, округлая, с жировыми включениями
Scrophularia nodosa	26,0	Средняя, округлая
Veronica spicata	11,25	Мелкая, округло-угловатая
Chelone obliqua	**29,5**	Средняя, округло-угловатая
Mazus repens	**30,0**	Средняя, округло-угловатая
Asarina scandens	18,75	Мелкая, округло-угловатая
Bacopa sutera	21,4	Мелкая, округлая
Chaenorhinum origanifolium	**30,2**	Средняя, угловатая
Antirrhinum majus (высок.)	20,0	Средняя, округло-угловатая, с жировыми включениями
Antirrhinum majus (карл.)	18,7	Мелкая, округло-угловатая, с жировыми включениями
$НСР_{05}$	1,2	–

По данным таблицы 4.1 по размеру (длине) пыльцевых зёрен изученные виды можно отнести к трем группам: очень мелкая пыльца – меньше 10 мкм (*Verbascum phoenicum*); мелкая – 10–25 мкм (*Nemesia strumosa, Digitalis purpurea, Veronica spicata, Linaria vulgaris, Zaluzianskya capensis, Asarina scandens, Verbascum phoenicum, Antirrhinum majus, Bacopa sutera*); средняя – 25–50 мкм (*Chaenorhinum origanifolium, Mazus repens, Chelone obliqua, Scrophularia nodosa, Diascia barberae, Penstemon hartwegii*).

Наименьшая существенная разность между средними значениями размеров пыльцы составила 1,2 на 5 % уровне значимости. Если различия между сравниваемыми значениями превышают 1,2, то различия существенны на 5 % уровне значимости, если различия менее 1,2, то различия между средними значениями размеров пыльцы у видов не существенны.

Размер пыльцевых зерен очень сильно варьировал от 8,5 мкм у *Verbascum phoenicum* до 30,2 мкм у *Chaenorhinum origanifolium*. Размеры пыльцевых зёрен у видов одного рода или семейства могут различаться, например, у родов *Penstemon* или *Verbascum*, по размеру пыльцевых зёрен, виды поподают в разные группы по палинологической классификации Эртдмана. В общем, отмечено, что в пределах рода форма пыльцевых зёрен одинакова, размер отличается, но не сильно. Виды одного рода чаще всего попадают в одну группу по данной классификации.

При изучении размера пыльцевых зёрен, нами была отмечена следующая закономерность – чем более низкое по высоте растение и чем более мелкие по размеру органы цветка, тем более крупная пыльца образуется у данного вида (рисунок 4.4).

Рисунок 4.4 а) – Пыльца *Mimulus X Bernetti*

Рисунок 4.4 б) – Растение *Mimulus X Bernetti*

В связи с тем, что в начале наших исследований, мы разделили изучаемые виды на укрупненные группы по высоте растений: «Низкие», «Средние», «Высокие», то можно говорить о средних показателях фертильности пыльцы (%) по укрупненной группе. У представителетей группы «Низкие» в среднем фертильность составила 60 %, у группы «Средние» – 50 %, у группы «Высокие» – 80 %. Таким образом, виды из группы высокие имеет самые высокие средние показатели фертильности пыльцы (рисунок 4.5).

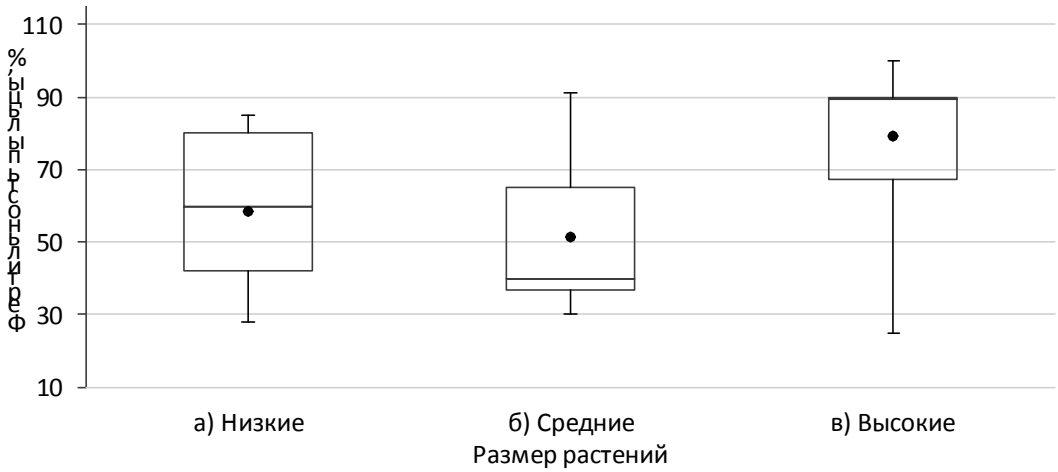


Рисунок 4.5 – Статистические показатели у трёх учетных групп «Размер растений» по признаку «Фертильность пыльцы, %»

Морфологические особенности пыльцы изучили как у однолетних (биологически многолетних теплолюбивых видов), так и многолетних видов (*Veronica, Chelone, Mazus, Cymbalaria*). В связи с этим взамосвязи размеров и формы пыльцы, с жизненной формой растений (однолетнее, многолетнее растение) мы не отметили.

4.1.1 Изучение строения пыльцевых зерен

Кроме внешего строения важно было изучить и внутреннее строение пыльцевых зёрен. По литературным данным у большинства изучаемых видов, пыльца двухъядерная, но это нужно было подтвердить на экспериментальном материале. Для этого мы использовали ядерный краситель DAPI, который хорошо окрашивает хромосомы и ядра (рисунки 4.6–4.9).

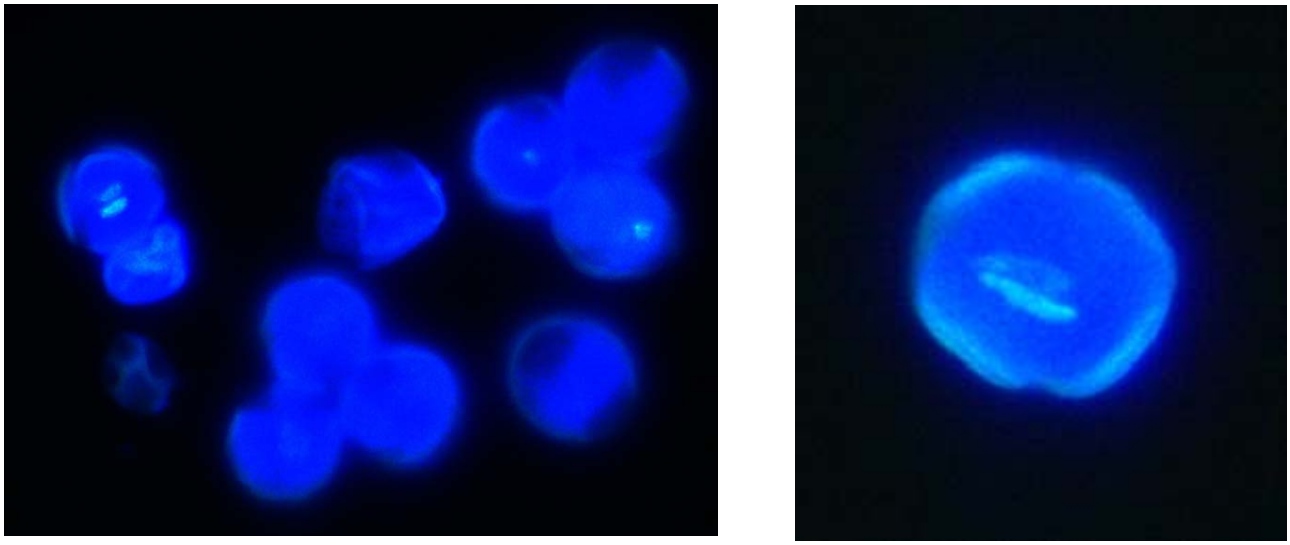


Рисунок 4.6 – Пыльцевое зерно *Bacopa diffusa*, *f. alba.* Краситель DAPI

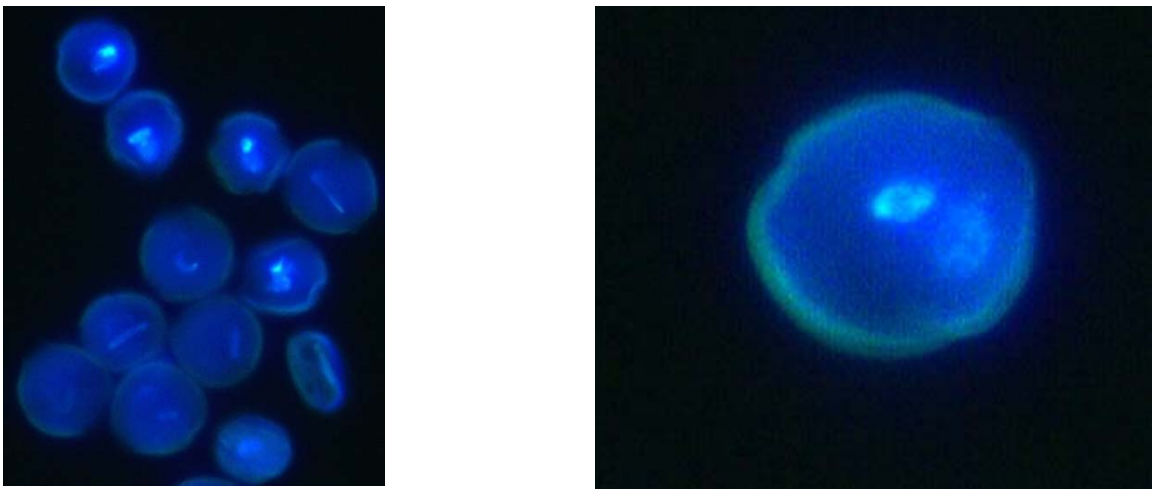


Рисунок 4.7 – Пыльцевое зерно *Nemesia strumosa.* Краситель DAPI

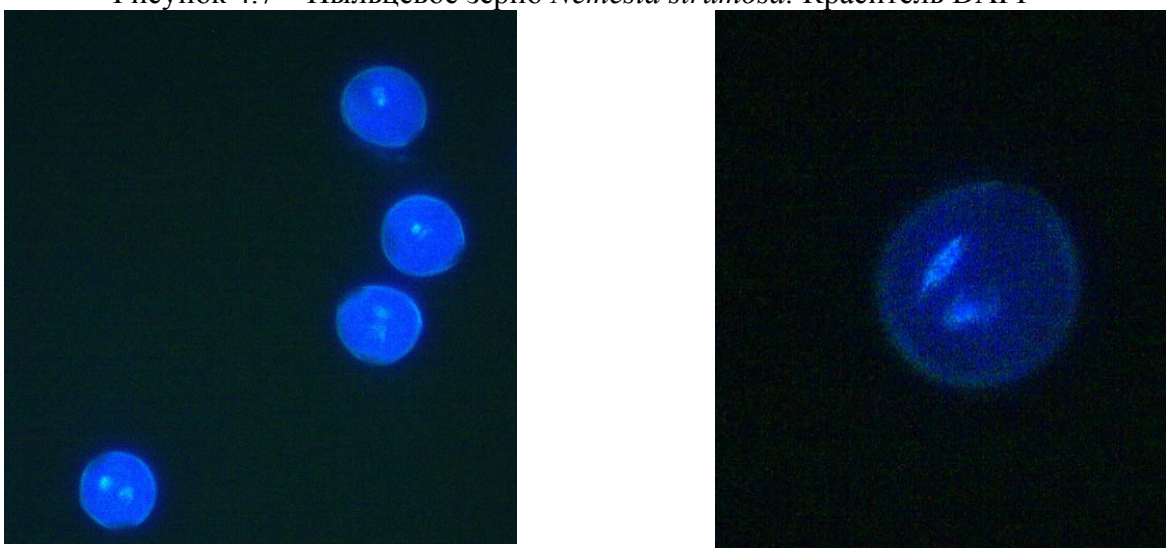


Рисунок 4.8 Пыльцевое зерно *Antirrhinum majus.* Краситель DAPI

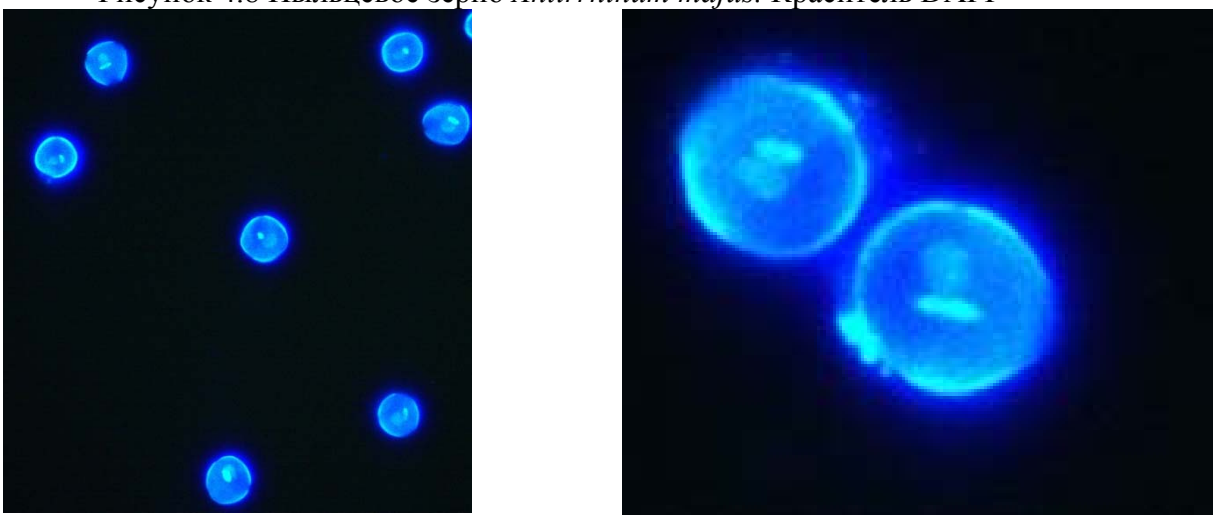


Рисунок 4.9 Пыльцевое зерно *Linaria cymbalaria.* Краситель DAPI

У большинства изучаемых видов пыльца двухядерная, содержит вегетативную и генеративную клетки с ядром. Вегетативная клетка занимает всю полость пыльцевого зерна и имеет выраженное округлое ядро. Генеративная клетка меньшего размера, палочковидной формы. Расхождений с литературными данными в

этом вопросе мы не обнаружили. У представителей разных семейств, входящих в изучаемый порядок *Lamiales* различий по количеству и форме ядер в пыльце мы не наблюдали.

4.2 Изучение фертильности пыльцы, вопросов хранения в связи с отдаленной гибридизацией

Прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок один из важнейших вопросов в процессе размножения растений, от него в большой степени зависит успех процесса оплодотворения, а следовательно и последующее формирование полноценных семян (Банникова В.П., 1968)

Для целей селекции важно изучение вопросов фертильности пыльцы, способов и условий хранения, сроков хранения и оценка способности к опылению у сохраненённой пыльцы. Вопросы подлежат разработке, так как изучаемые представители трёх семейств порядка *Lamiales* цветут в различные сроки, поэтому для проведения селекционной работы по отдаленной гибридизации возможно проведение таких опылений сохранённой и жизнеспособной пыльцой. К тому же, при длительных сроках хранения, возможна передача и транспортировка пыльцы на дальние расстояния. Вопросы межвидовой гибридизации и несовместимости связанной с ней изучены в работах (Банниковой Б.П. 1963, 1964), (Поддубная–Арнольди В.А., 1964) на пшенице и ржи, ведущих овошных культурах (Бухарова А.Р., Бухаров А.Ф., 2008), табаке (Банникова В.П., 1965, 1968, 1972, 1973), сцилле сибирской (Герасимова-Навашина Е.Н., 1957; Герасимова-Навашина Е.Н., Батыгина Т.Б., 1958, 1959), календуле лекарственной (Плиско М.А., 1971, 1977).

В селекционной работе, на этапе создания исходного селекционного материала важно знать какой жизнеспособностью, фертильностью и стерильностью обладает пыльца изучаемого вида.

У актиноморфных (махровых) форм *Antirrhinum*, которые должны быть стерильны, образовывалось небольшое количество пыльцы. При этом отмечено, что при уменьшении количества тычиночных нитей, в связи с махровостью лепестков цветка, в каждом отдельно взятом пыльнике, количество пыльцы больше, чем у простой формы с зигоморфным (простым) цветком (рисунок 4.10).

Рисунок 4.10 – Фертильная пыльца (краситель – ацетокармин, красный цвет) и стерильные пыльцевые зерна у *Antirrhinum majus*, карликовая махровая форма сорта «Твинни»

В редких случаях, у некоторых видов, например у *Linaria vulgaris*, отмечено большое количество стерильных пыльцевых зерен, в некоторых исследованных образцах, стерильных пыльцевых зерен более 50 % (рисунок 4.11).

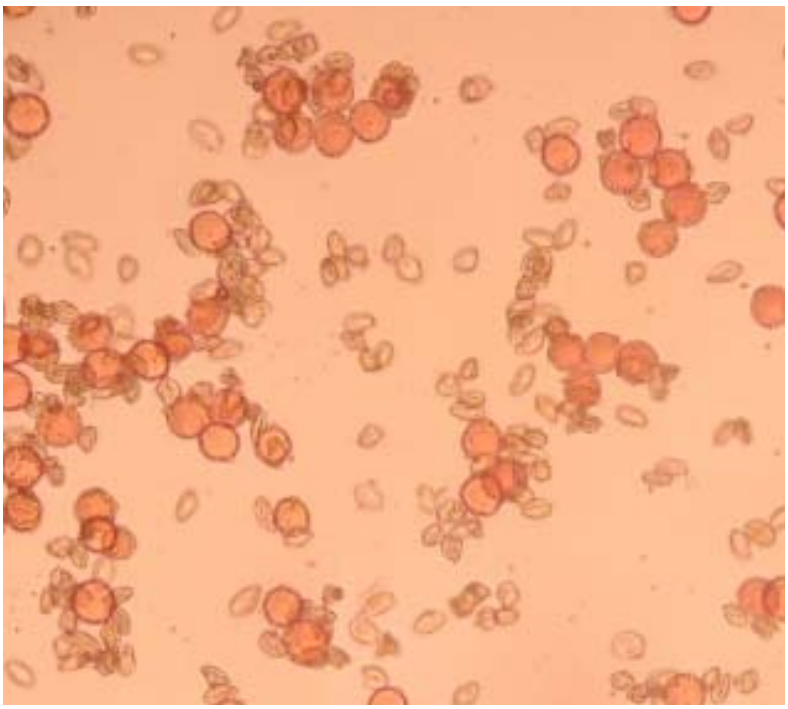
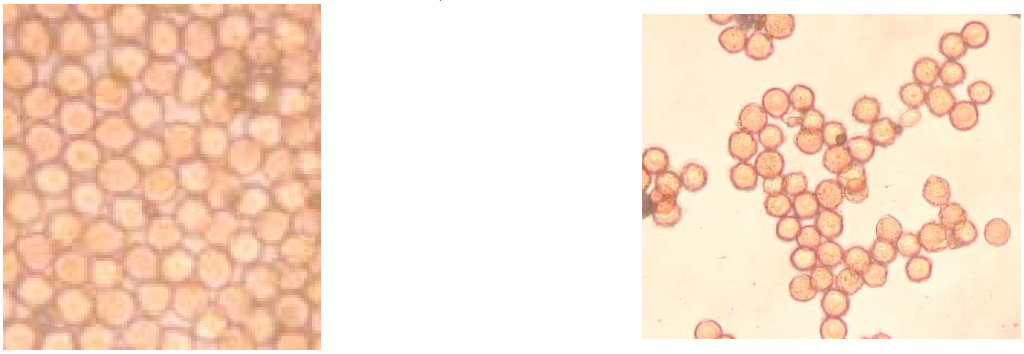


Рисунок 4.11 – Стерильная и фертильная пыльца *Linaria vulgaris*

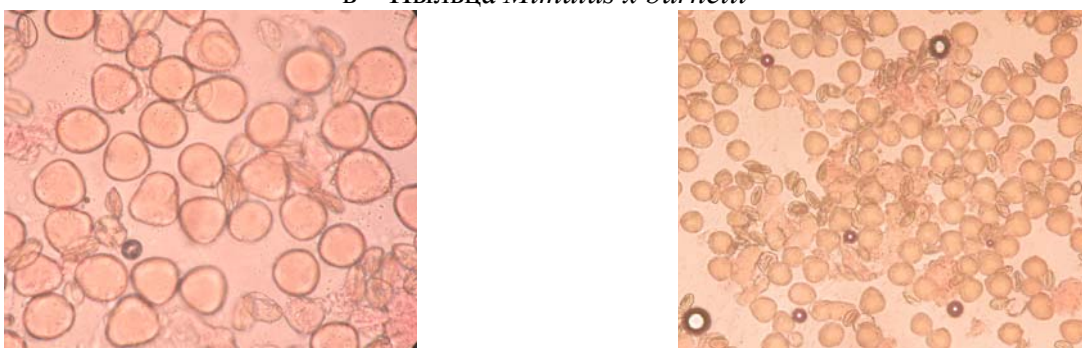
Для исследуемых объектов возможно применение различных способов хранения зрелой пыльцы, как по способу, так и по продолжительности хранения (рисунок 4.12а–г).

а – Пыльца *Asarina scandens*



б – Пыльца *Antirrhinum majus*

в – Пыльца *Mimulus x burnetii*



г – Пыльца *Penstemon hartwegii*

Рисунок 4.12 – Хранение пыльцы в эксикаторе с хлористым кальцием, без эксикатора у четырёх видов (*Asarina scandens, Antirrhinum majus, Mimulus x burnetii, Penstemon hartwegii)*

Изучали зрелую пыльцу, извлечённую из бутонов за день до раскрытия цветка, высушенную при комнатной температуре.

Изученные виды, подбирали таким образом, чтобы их цветение происходило в разные сроки, так как вопросы хранения пыльцы для них особенно актуальны. Так, например, *Mimulus x burnetii* начинает своё цветение в конце мая, *Antirrhinum majus* в середине июня, *Asarina scandens* в июле, *Penstemon hartwegii* в ав-

густе. Поэтому для отдаленной гибридизации, например между *Mimulus* и *Penstemon* требуется длительное сохранение пыльцы (более 30 суток). Очень важны для изучения не только сроки, но и способы хранения пыльцы, а также анализ потери фертильности во время хранения.

Фертильность пыльцы устанавливали при помощи окрашивания ацетокармином, свежесобраной пыльцы. К разряду фертильной отнесена пыльца с зернистой, окрашенной в тёмно-розовый цвет цитоплазмой. Стерильная пыльца может имееть другую форму и размер, с не окрашенным или фрагментарно окрашенным содержимым (рисунок 4.13).

Рисунок 4.13 – Пыльца (фертильная, стерильная) *Penstemon hartwegii*

Существует несколько способов хранения пыльцы. Самый простой и доступный, это хранение предварительно подсушенной пыльцы в бумажных пакетах при комнатной температуре или при пониженной температуре + 4–5 °С в холодильной камере. Данные способы не гарантируют сохранения фертильности пыльцы на длительный срок. Некоторые работы посвящены хранению пыльцы в эксикаторе с хлористым кальцием (глава 2, п. 2.3, 2.4).

При таком способе хранения пыльца защищена от излишней влажности воздуха, которая значительно снижает фертильность пыльцы. По полученным данным хранение в эксикаторе целесообразно применять, если требуется хранение более 30 суток. При хранении менее 30 суток, возможно хранение в обычных бумажных пакетах, с предварительным подсушиванием пыльцы на воздухе в условиях помещения (таблица 4.2).

Таблица 4.2 – Изучение фертильности пыльцы (%) при хранении в бумажных пакетах (1–40 суток), (2013–2014 гг.)

Вид	Пакет бумажный № 1 1–10-е сутки	Пакет бумажный № 2 11–20-е сутки	Пакет бумажный № 3 21–30-е сутки	Пакет бумажный № 4 31–40-е сутки
Asarina scandens	*57	54	45	25
Antirrhinum majus	76	69	44	36
Penstemon hartwegii	92	91	64	61
Mimulus x burnetii	75	44	30	15

Примечание – В таблице приведено среднее значение фертильности пыльцы по трём полям зрения микроскопа за два года исследования, %.

Из данных гистограммы видно, что практически у всех изучаемых культур фертильность пыльцы резко падает после 20-го дня хранения. Поэтому если опыление будет проведено в течение 20 суток хранения, то можно хранить такую пыльцу в бумажном пакете, а если более 20 суток, то рекомендуется использовать хранение пыльцы в эксикаторе (рисунок 4.14).

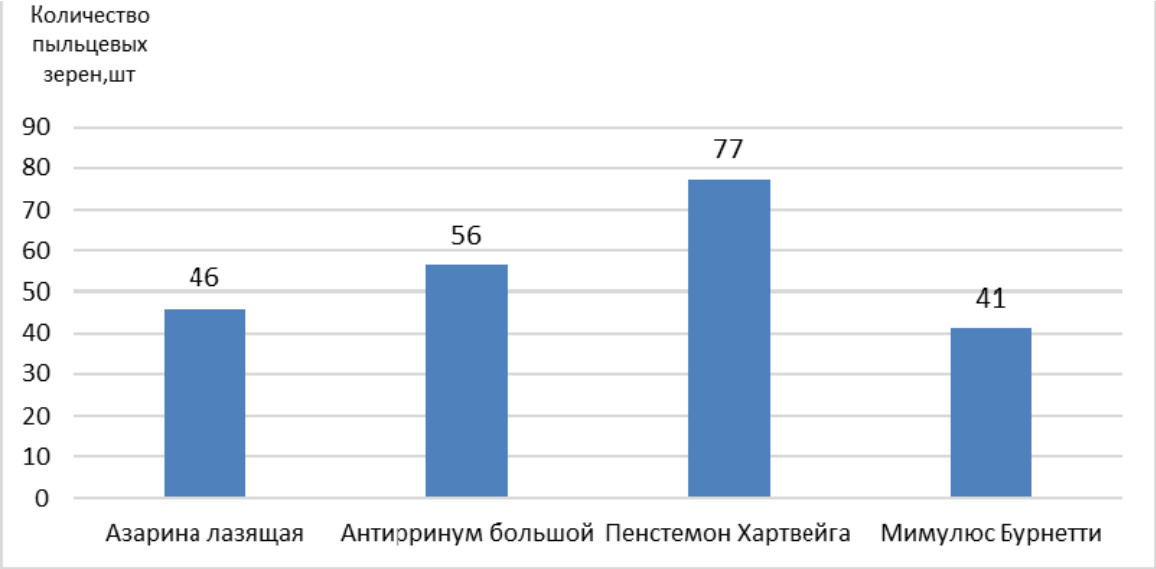


Рисунок 4.14 – Количество фертильных пыльцевых зу изученных видов зёрен в поле зрения, при хранении пыльцы в бумажных пакетах, штук ($НСР_{05}$ = 5,67)

По данным гистограммы на рисунке 4.14 достоверно отличаются по количеству фертильных пыльцевых зерен все изученные виды, кроме двух видов – *Asarina scandens* и *Mimulus x burnetii*, так как различие между значениями не превышает $НСР_{05}$ = 5,67.

Хранение пыльцы в бумажных пакетах было изучено в четыре срока: 1–10-е сутки; 11–20-е сутки; 21–30-е сутки; 31–40-е сутки. Каждые 10 суток проводили анализ фертильности пыльцы, используя ацетокарминовый метод.

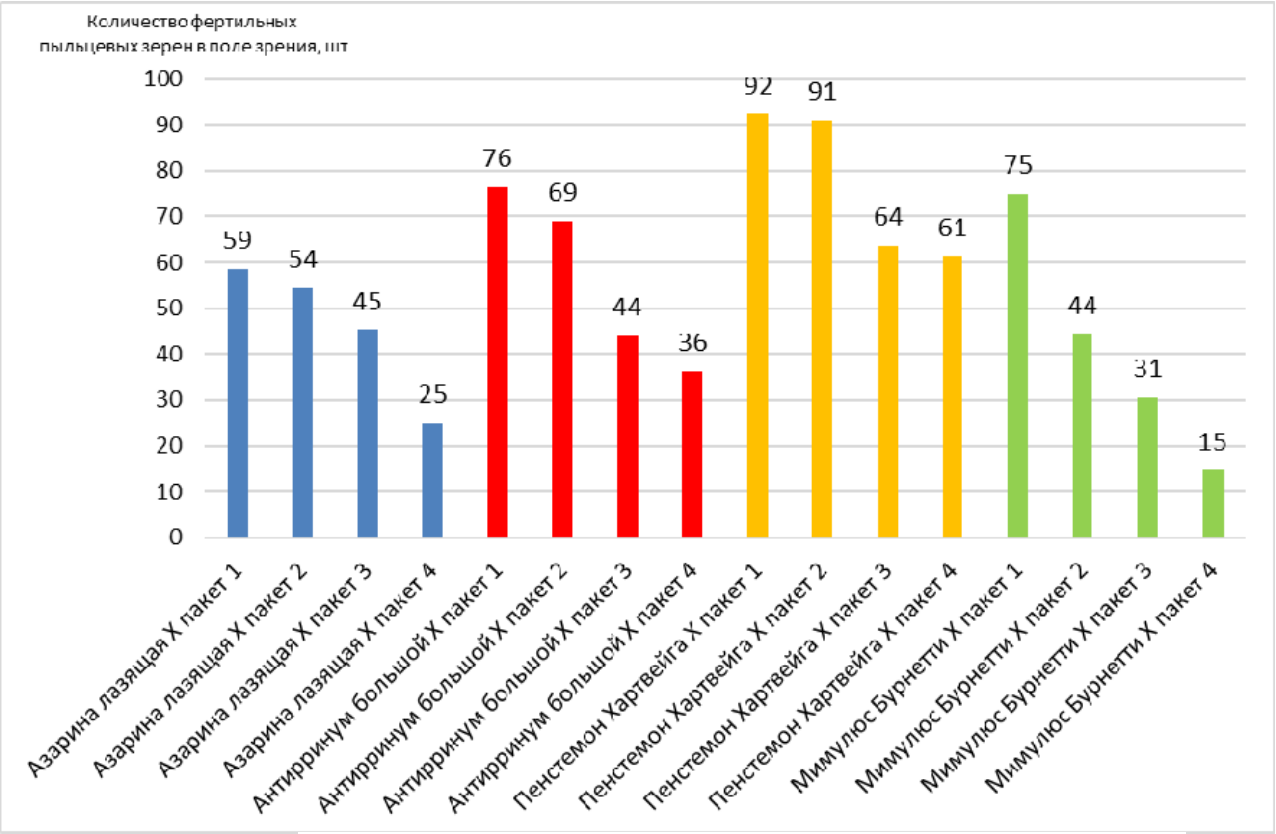


Рисунок 4.15 – Число пыльцевых зерен в поле зрения микроскопа при хранении в бумажных пакетах, штук ($НСР_{05}$ = 17,02)

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

По данным проведенного двухфакторного дисперсионного анализа можно сделать вывод, что наиболее существенное влияние оказывает фактор «Срок хранения пыльцы» доля которого составила 50 %, вторым важным фактором является «Вид», доля которого составила 37 %, взаимодействие факторов и случайная вариация незначительны. В большинстве случаев фактор «Вид» означает генотип конкретного растения, вида (рисунок 4.16, таблица 4.3).

В связи с тем, что пыльца большинства изученных видов после 20 суток хранения существенно потеряла фертильность, предпринята попытка изучить хранение и фертильность пыльцы в условиях эксикатора (таблица 4.3).

Полученные данные характеризуют хранение пыльцы в эксикаторе как продолжительное. Об этом можно судить по видам *Asarina scandens* (36 %),

Penstemon hartwegii (46 %), в начале хранения у всех видов фертильность пыльцы достаточно низкая, на уровне 36–75 % (по видам), что связано с тем, что с начала хранения пыльца влажная и свежая.

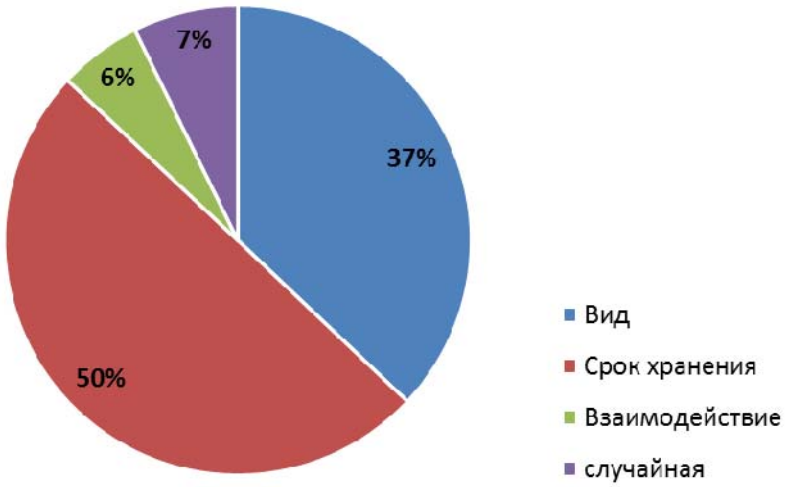


Рисунок 4.16 – Доли влияния факторов «Вид», «Срок хранения пыльцы» и их взаимодействие на фертильность пыльцы при хранении в бумажных пакетах (1–40-е сутки), %

Таблица 4.3 – Изучение фертильности пыльцы при различных по продолжительности сроках хранения (1–40-е сутки), в эксикаторе без предварительного подсушивания

Вид	Эксикатор № 1 1–10-е сутки	Эксикатор № 2 11–20-е сутки	Эксикатор № 3 21–30-е сутки	Эксикатор № 4 31–40-е сутки
Asarina scandens	36	35	33	34
Antirrhinum majus	67	68	65	73
Penstemon hartwegii	46	52	44	49
Mimulus x burnetii	75	69	67	71

Примечание – В таблице приведено среднее значение по трём полям зрения микроскопа.

Со временем хранения фертильность пыльцы не снижается, или снижается не существенно, что означает, что этот способ хранения пыльцы подходит для данных культур и их продолжительного хранения (более 30 суток) (рисунок 4.17).

Проанализировав полученные данные и сравнив различия между сроками хранения, можно сделать вывод, что различия между сроками хранения каждого из видов в эксикаторе не существенны, так как различия между средними значениями не превышают $НСР_{05}$ = 4,05. Количество фертильных пыльцевых зерен не уменьшается в зависимости от продолжительности хранения в эксикаторе. У *Asarina scandens* различия между всеми сроками хранения не существенны, значит, такую пыльцу, возможно, использовать для опыления с первых по 40-е сутки. У

Antirrhinum majus существенны различия между 1, 2, 3 и 4 сроками хранения. У *Penstemon hartwegii* различия не существенны между 1 и 3, 2 и 4 сроками хранения. У *Mimulus x burnetii* различия существенны между 1 и 2, 3, 4 сроками хранения.

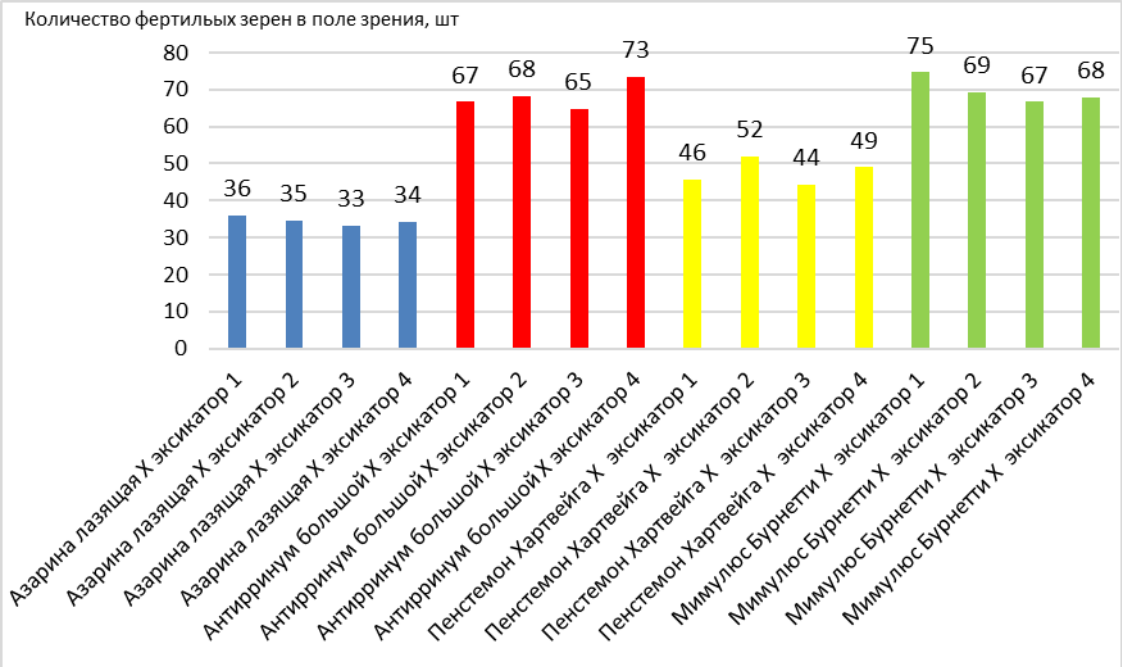


Рисунок 4.17 – Изучение фертильности пыльцы (число пыльцевых зёрен в поле зрения микроскопа, штук) при хранении в эксикаторе

Примечание – Эксикатор 1 (1–10-е сутки хранения), эксикатор 2 (11–20-е сутки хранения), эксикатор 3 (21–30-е сутки хранения), эксикатор 4 (31–40-е сутки хранения), ($НСР_{05}$ = 4,05)

По данным проведенного двухфакторного дисперсионного анализа можно сделать вывод, что наиболее существенное влияние на изменение фертильности пыльцы при хранении в эксикаторе оказывает фактор «Вид» доля которого по полученным данным составила 90 %. Случайная вариация составила 9 %. Остальные факторы и их взаимодействие не оказали существенного влияния на фертильность пыльцы при длительном хранении в эксикаторе (рисунок 4.18).

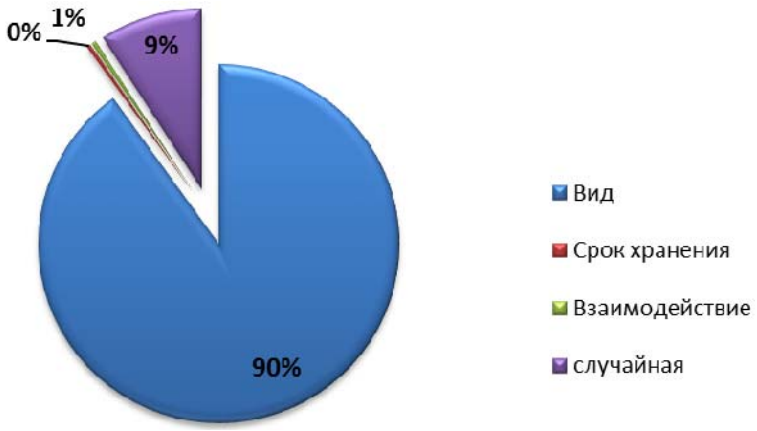


Рисунок 4.18 – Доли влияния факторов «Вид», «Срок хранения пыльцы» и их взаимодействия на изменение фертильности пыльцы при хранении в эксикаторе

4.3 Изучение жизнеспособности и фертильности пыльцы в зависимости от условий выращивания

Жизнеспособность пыльцы изучаемых видов определяли по следующим показателям: наличие большого процента фертильной пыльцы, продолжительность хранения, активный рост пыльцевых трубок на поверхности рыльца, тканях пестика, питательной среде. Все эти вопросы не отделимы от вопроса влияния условий среды или условий выращивания на жизнеспособность пыльцы и способность к эффективному опылению.

За все годы исследования систематически проводили учёты климатических данных (температура воздуха, осадки) за вегетационный период с мая по октябрь. Для сравнения условий года важны такие параметры как осадки и температура. Ниже приведены данные об изменении температуры воздуха с 2009 по 2020 годы (таблицы 4.4, 4.5).

Таблица 4.4 – Среднемесячная температура воздуха (°С), за годы исследования, данные Метеорологической обсерватории им. В.А. Михельсона, г. Москва

Год	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	За год, °С
2010	17,0	19,2	26,5	22,3	12,0	4,1	6,9
2011	14,7	19,4	23,8	18,9	12,2	6,7	6,9
2012	15,3	17,1	21,0	18,0	13,0	6,6	6,0
2013	17,1	20,0	19,0	18,5	10,3	6,7	6,9
2014	16,1	16,3	21,3	19,3	12,5	3,8	7,0
2015	14,3	17,9	18,4	17,7	14,0	4,5	7,5
2016	15,0	18,2	21,0	19,5	11,4	4,5	6,8
2017	11,0	14,3	17,9	18,8	12,9	5,0	6,3
2018	16,1	17,2	20,3	19,8	14,7	7,4	6,6
2019	16,2	19,6	16,7	16,4	12,4	8,8	7,9
2020	11,7	18,9	18,5	17,4	14,0	9,5	8,1

Таблица 4.5 – Среднемесячное количество осадков (мм) по годам исследования, по данным Метеорологической обсерватории им. В.А. Михельсона, г. Москва

Год	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	За год, мм
2010	56	54	8	57	61	42	563
2011	29	38	75	61	75	55	589
2012	68	99	50	77	47	138	**806**
2013	93	41	129	91	189	34	**932**
2014	58	82	9	64	37	33	461
2015	104	94	118	18	85	22	682
2016	55	52	108	152	62	57	**839**
2017	78	115	103	77	40	90	**839**
2018	44	54	85	20	76	54	579
2019	58	55	64	48	32	59	519
2020	163	201	181	40	67	53	**936**

В приведенных сводных данных по годам, не учитывали месяцы, в которые виды находились в условиях защищенного грунта.

При сравнении климатических данных за два года исследования (2012–2013 годы), можно сделать вывод, что в целом 2013 год был более влажным и теплым, чем 2012 год. В связи с похолоданием в июле 2013 жизнеспособность пыльцы была снижена из-за погодных условий. В июле 2013 года выпало в три раза больше осадков, чем в июле 2012 года. Чрезмерная влажность воздуха в июне–августе также негативно сказалась на жизнеспособности пыльцы (таблицы 4.4, 4.5).

В среднем фертильность пыльцы по всем изученным видам в 2012 году составила 72,1 % и была существенно выше, чем в 2013 (53,5 %), это непосредственно связано с условиями выращивания (года). Как и подтверждают метеоданные, 2013 год был более холодным и влажным, что существенно сказалось на качестве пыльцы у всех изученных видов.

По двум годам исследования особо выделяется *Antirrhinum majus*, так как, несмотря на погодные условия, показал высокую фертильность пыльцы в оба года исследования (75,6 и 72,8 % соответственно), у *Diascia barberae* фертильность в 2012 году составила – 90 %, у *Mimulus hybridus* – 79,8 %, в то же время в 2013 году в связи с прохладой погодой и высокой влажностью воздуха, она резко снизилась, почти на 40 %.

Также отмечено сильное снижение фертильности на 20–40 % у всех видов в 2013 году, в связи с погодными условиями, за иключением *Mimulus x burnetii* и *Antirrhinum majus*, которые оказались не чувствительны к изменению условий среды на момент цветения и образования пыльцы.

Фертильность пыльцы у *Mimulus x burnetii* практически не различалась по двум годам исследования и была на уровне чуть более 60 %. Самой низкой фертильностью пыльцы характеризовался *Penstemon hartwegii* 49 % в 2012 году и 40 % в 2013 году (таблица 4.6).

Важные факторы, влияющие на фертильность пыльцы у изученных видов – генотип растения (фактор «Вид») и его реакция на меняющиеся условия года. Установлено достоверное влияние изучаемых факторов: «Вид*Год» и их взаимодействия на изменчивость количества фертильных пыльцевых зерен у видов (таблица 4.7).

Таблица 4.6 – Фертильность пыльцы изучаемых видов (2012–2013 годы), %

Вид	Фертильность пыльцы, %	
	2012 год	2013 год
Mimulus x burnetii	66,6	**61,9**
Mimulus hybridus	**79,8**	38,7
Penstemon hartwegii	49,7	40,9
Diascia barberae	**90,0**	55,9
Antirrhinum majus	**75,6**	**72,8**
Asarina scandens	70,6	50,7
Среднее за год	72,1	53,5

Таблица 4.7 – Результаты двухфакторного дисперсионного анализа (матрица) об изменчивости количества фертильных пыльцевых зерен (%) у изученных видов в зависимости от вида и условий года (2012–2013 годы)

Источник вариации	SS	df	ms	g^2	F	F_{05}	F_{01}	p^{in} %	$НСР_{05}$
Общая	8421,1	34		397,9				100	
Вид	2937,5	5	587,5	95,0	17,6	2,6	3,9	24	10,5
Год	2676, 0	1	2676,0	146,8	80,3	4,3	7,8	37	4,0
Вид*Год	2008,1	5	401,6	122,7	12,1	2,6	3,9	31	17,2
Случайная	799,4	24	33,3	33,3				8	

Фертильность и стерильность пыльцы у изученных видов достоверно зависит от условий года – фактор «Год», доля влияния которого составила 37 %. Так же, отмечено сильное влияние совместного взаимодействия факторов у – «Вид и Год», доля влияния которых составила 31 %, доля фактора «Вид» (генотип), также велика и составляет 24 % (рисунок 4.19).

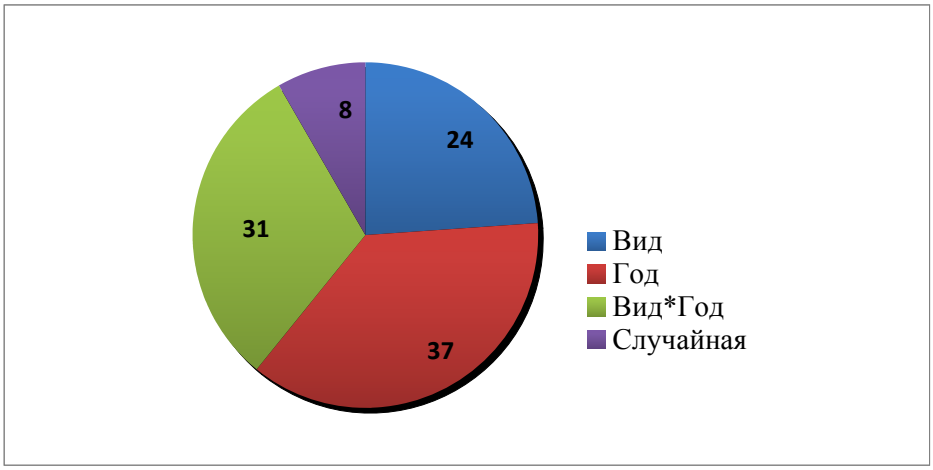


Рисунок 4.19 – Доли влияния изучаемых факторов: вид, условия года (год), взаимное влияние факторов и случайные факторы

Таким образом, наибольшее влияние на количество фертильных пыльцевых зёрен оказывают условия года и это можно объяснить изменением климатических факторов (температура, освещение, осадки). Вторым по силе фактором, является

взаимодействие факторов «Вид и год», и наименее всего влияет на количество фертильной пыльцы случайный фактор.

Поскольку двух лет исследования не достаточно для установления достоверного влияния условий выращивания на изменение фертильности пыльцы, то данное исследование было решено повторить и у 17 видов. В течение ещё двух лет (2017–2018 годы) исследовали фертильность и стерильность пыльцы в зависимости от условий года выращивания. Все четыре года исследования сильно различались по климатическим факторам. 2018 год был более влажный и холодный, чем 2017 год (таблица 4.8).

Таблица 4.8 – Изучение фертильности пыльцы у видов по двум годам исследования (2017–2018 годы), %

Название вида	Фертильность пыльцы, 2017 год	Фертильность пыльцы, 2018 год
1. *Asarina scandens*	**98,6**	64,2
2. *Bacopa diffusa*	81,8	41,3
3. *Veronica spicata*	94,7	69,1
4. *Chaenorhinum glariosum*	70,9	46,2
5. *Diascia barberae*	96,7	77,0
6. *Verbascum thapsus*	96,4	**88,0**
7. *Verbascum phoenicum*	97,6	66,3
8. *Antirrhinum majus*	93,4	**90,0**
9. *Linaria vulgaris*	**98,4**	71,5
10. *Mimulus hybridus*	87,2	50,0
11. *Digitalis purpurea*	68,6	49,7
12. *Nemesia strumosa*	94,6	81,0
13. *Scrophularia nodosa*	90,0	56,6
14. *Zaluzianskya capensis*	85,1	66,0
15. *Penstemon barbatus*	88,9	80,2
16. *Penstemon X hybridus*	**98,6**	**97,0**
17. *Penstemon hartwegii*	**97,9**	65,3
Среднее по году	**90,5**	**68,2**

В результате того, что 2018 год был более влажным и холодным, образующая пыльца у 17 изученных видов характеризовалась более низкой жизнеспособностью (68,2 %), чем 2017 год (90,5 %).

Некоторые виды оказались не чувствительны к меняющим условиям выращивания и по двум годам исследования характеризовались высокой фертильностью пыльцы более 80 %: *Antirrhinum majus, Verbascum thapsus*, *Penstemon barbatus, Penstemon x hybridus, Penstemon hartwegii*. Фертильность пыльцы всех изученных видов была выше 60 %, что достаточно для более эффективного опыления.

Установленно достоверное влияние вида, условий года выращивания и их взаимодействия на изменчивость числа фертильных пыльцевых зёрен у изученных видов. Генотип вида оказал существенное влияние и составил – 20 %, условия года – 33 %, взаимодействие двух факторов «Вид*Год» – 40 %, случайная вариация – 7 %. Таким образом, наибольшее влияние на число фертильных пыльцевых зёрен оказывают условия года выращивания, это можно объяснить постоянным изменением климатических факторов (температура, осадки) (рисунок 4.20).

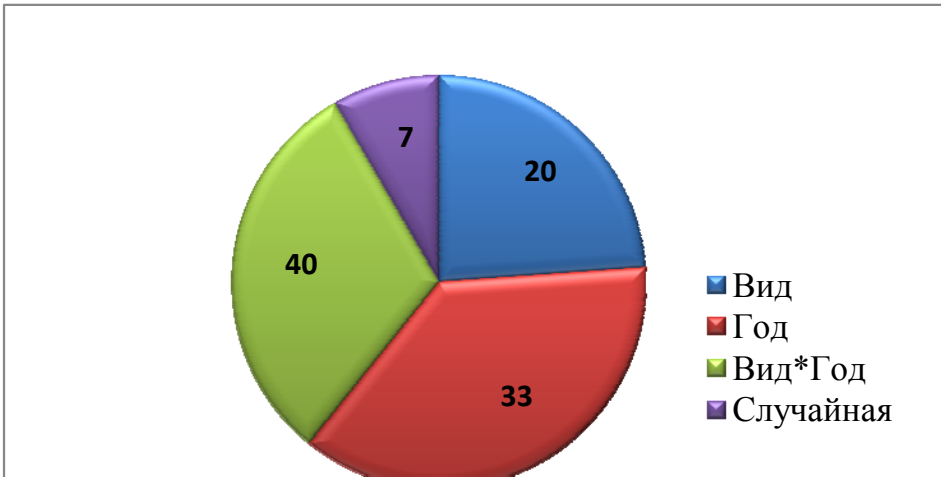


Рисунок 4.20 – Доли влияния изученных факторов (Вид, Год) и их взаимодействия на изменение фертильности пыльцы, в % (2017–2018 годы)

Взаимодействие факторов «Вид и Год» оказало существенное влияние на фертильность пыльцы изученных видов и составило 40 %. Фертильность пыльцы в первую очередь зависит от генотипа отдельно взятого растения (фактор «Вид», 20 %), а также взаимодействия генотипа растения и условий выращивания (года).

В итоге данные полученные в 2012–2013 годы подтверждаются данными за 2017–2018 годы. Максимальное влияние на образование фертильной пыльцы у видов порядка *Lamiales* оказал генотип растений и условия года.

4.4 Изучение роста пыльцевых трубок в тканях пестика при различных видах опыления

Рост пыльцевых тубок в тканях пестика подробно изучен в работах Вишняковой М.А. (1994) на представителях рода яблоня (*Malus domestica* Borkh.), Захаровой Е.В. (2002), на петунии гибридной (*Petunia hybrida* L.).

Рост пыльцевых трубок и прорастание пыльцы, является одним из важнейших этапов половой репродукции у растений. У видов порядка *Lamiales* гамето-

фитный тип самонесовместимости. В данных работах подробно разобран механизм опыления, гормональный баланс в системе «пыльца–пестик», выявлены и изучены активные вещества и гормоны, непосредственно влияющие на успех опыления (Вишнякова 1994, Захарова, 2002).

Изучение роста пыльцевых трубок в тканях пестика, необходимый для изучения вопрос, в связи с тем, что на питальной среде рост пыльцы может быть быстрым, особенно при оптимальной концентрации сахарозы, а в тканях пестика по каким-либо причинам замедляться. Эту причину и требовалось установить, а также место, в котором происходит остановка роста пыльцевых трубок в тканях пестика при несовместимом опылении.

Изучение роста пыльцевых трубок в тканях пестика, спустя 1–12 часов с момента опыления проводили в лаборатории генетики, селекции и биотехнологии овощных культур. У 10 видов порядка *Lamiales* была посеяна пыльца на стандартную питательную среду, содержащую 1 % агар-агар и 10 % сахарозу. Свежесобранную пыльцу наносили на остывшую каплю с питательной средой, нанесённую на предметное стекло. За время опыления (час) принято время посева пыльцы на питательную среду (таблица 4.9).

Таблица 4.9 – Изучение роста пыльцевых трубок в зависимости от времени с момента опыления (1–12 часов), 2015 год

Вид	Время опыления, час					
	1	2	4	6	8	12
Diascia barberae	–	–	–	–	+	+
Antirrhinum majus	–	+	+	+	+	+
Asarina scandens	–	–	–	+	+	+
Linaria vulgaris	–	–	–	–	+	+
Mimulus X hybridus	–	–	–	+	+	+
Digitalis purpurea	–	–	–	+	+	+
Nemesia strumosa	–	–	–	–	+	+
Penstemon X hybridus	–	–	–	–	–	+
Torenia Fournieri	–	–	–	+	+	+
Cymbalaria muralis	–	+	+	+	+	+

Примечание – «+» пыльцевые трубки есть; «–» пыльцевых трубок нет.

У двух видов – *Antirrhinum majus* и *Cymbalaria muralis* начало роста пыльцевых трубок отмечено достаточно быстро через 2 часа со времени опыления. У *Penstemon X hybridus* рост пыльцевых трубок так и не начался. Возможно, это связано с тем, что для успешного роста пыльцевых трубок данному виду требуется

повышенная концентрация сахарозы. У большинства видов начался рост пыльцевых трубок через 6–8 часов со времени опыления.

В литературных данных приведены данные о том, что для успешного опыления нужно подобрать не только сроки проведения опыления, но знать, как соотносится длина пестика и длина пыльцевой трубки у родительских линий. Также важно установить с какой скоростью, и на какую глубину, способны прорастать пыльцевые трубки изучаемых видов.

При отдаленной гибридизации необходимо подбирать родительские пары таким образом, чтобы длина пестика была немного короче, чем длина пыльцевых трубок. Поэтому в нашем исследовании мы изучили, как длину пыльцевых трубок при самонесовместимом и совместимом опылении, так и процесс ингибирования их роста. Это очень важный аспект для подбора исходного материала для скрещиваний, особенно при отдаленной гибридизации.

У 10 видов изучали рост пыльцевых трубок в тканях пестика при различных способах опыления цветков: самоопыление (самонесовместимое) и перекрестное опыление (совместимое), предварительно изолированных, в стадии окрашенного бутона, за один день до раскрытия. Перекрестное опыление проводили внутри растений одного вида, считая это совместимым опылением, при котором рост пыльцевых трубок происходит достаточно быстро.

Рост пыльцевых трубок наблюдали через 1, 2, 6, 8 и 12 часов с момента опыления, при помощи люминесцентной микроскопии при окрашивании раствором анилинового синего (рисунки 4.21–4.24). Методика окрашивания описана в главе 2, п. 2.4.

Предварительно определяли длину пестиков (средняя длина столбика у 5 штук у каждого вида, в мм) при помощи окуляр-микрометра под микроскопом МБС-1.

На каждом растении проводили опыление 10 цветков, средние данные по длине пыльцевых трубок при СНС (самонесовместимом или самоопыление, или автогамия) и СС (самосовместимом или перекрестном) опылении занесены в таблицу 4.10. Длину пыльцевых трубок измеряли спустя 24 часа от момента опыления, для того чтобы дождаться окончания их роста в длину.

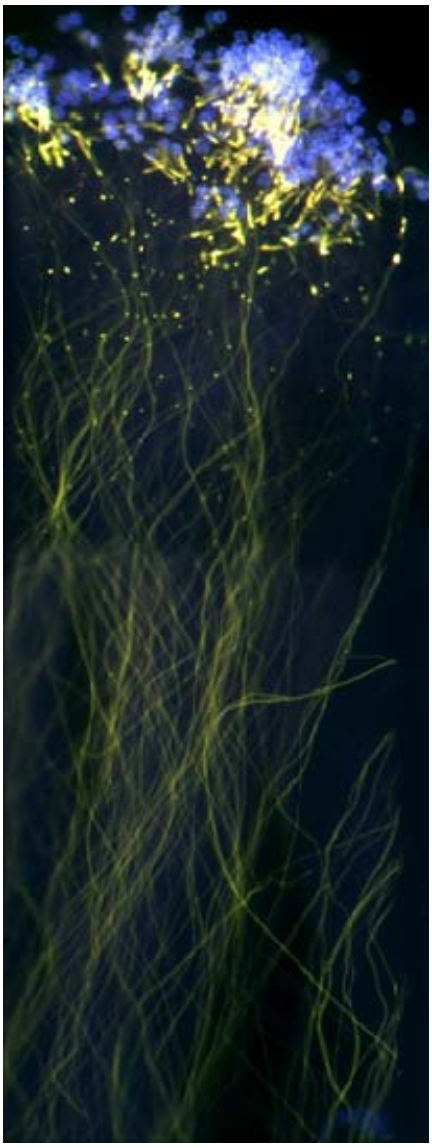


Рисунок 4.21 – Рост пыльцевых трубок у *Antirrhinum majus*, 4 часа с момента опыления

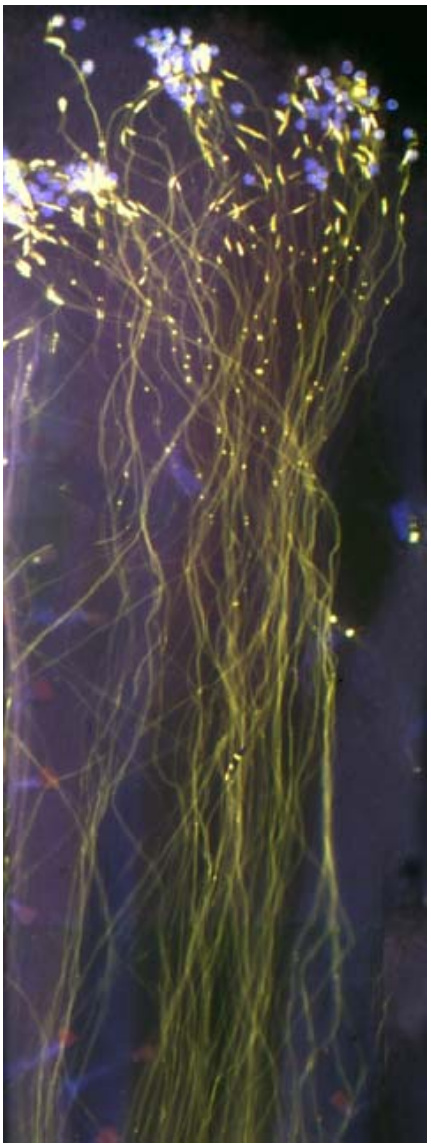


Рисунок 4.22 – Пыльцевые трубки у *Antirrhinum majus*, 12 часов со времени опыления

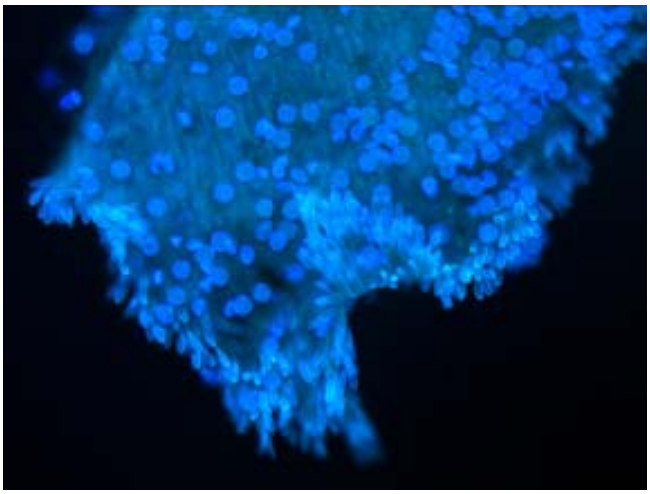


Рисунок 4.23 – Пыльник *Torenia Fournieri* с непроросшими пыльцевыми зернами, 2 часа со времени опыления

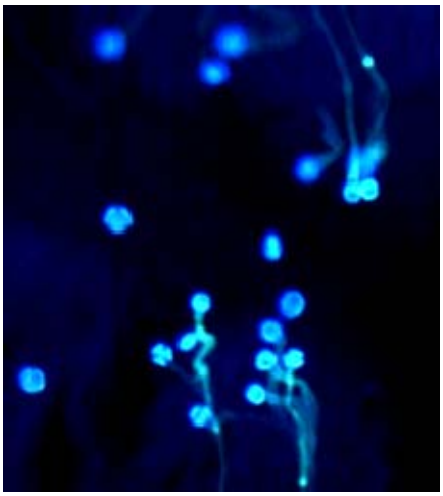


Рисунок 4.24 – Пыльцевые трубки *Torenia Fournieri* (проросшие и напроросшие), через 12 часов после опыления

Таблица 4.10 – Изучение роста пыльцевых трубок при несовместимом и совместимом опылении

Вид	Время от опыления, час	Длина столбика, мм	Длина трубок при СНС-опылении (автогамное), мкм	Длина трубок при СС-опылении (перекрестное), мкм	Коэффициент торможения роста пыльцевых трубок при СНСо/ССо
Antirrhinum majus	2	14,6 ± 0,2	6,2 ± 1,4	14,1 ± 3,3	0,42/**0,96**
Cimbalaria muralis	2	4,3 ± 0,1	1,2 ± 0,1	3,8 ± 0,5	**0,27**/0,88
Asarina scandens	6	10,1 ± 2,9	4,6 ± 0,2	8,6 ± 2,0	0,45/0,85
Mimulus hybridus	6	6,4 ± 0,2	2,7 ± 0,1	5,6 ± 1,3	0,42/0,87
Digitalis purpurea	6	16,3 ± 3,5	8,4 ± 0,1	12,4 ± 2,4	0,50/0,76
Torenia Fournieri	6	5,4 ± 0,2	2,8 ± 0,1	4,8 ± 1,2	0,48/0,88
Diascia barberae	8	3,1 ± 0,1	1,1 ± 0,1	2,9 ± 0,2	0,35/**0,95**
Linaria vulgaris	8	2,8 ± 0,1	0,5 ± 0,1	2,6 ± 0,1	**0,10**/**0,92**
Nemesia strumosa	8	1,6 ± 0,1	0,6 ± 0,1	1,4 ± 0,1	**0,30**/0,87
Penstemon hibridus	12	15,6 ± 0,2	6,6 ± 0,1	14,8 ± 2,2	0,42/**0,94**

Примечание – СНСо – самонесовместимое опыление, автогамное; ССо – совместимое опыление, перекрёстное опыление.

Исходя из полученных данных, приведенных в таблице 4.10, можно сделать следующие выводы:

– пыльца у всех изученных видов прорастала на рыльце пестика, как при совместимом (ССо), так и несовместимом опылении (СНСо);

– при СНС-опылении, своей пыльцой (автогамном), пыльцевые трубки прекращали свой рост через 24 часа. Ингибирование (торможение роста) у большинства видов происходило на различной грубине в тканях пестика, чаще всего это середина или нижняя треть от всей длины пестика;

– при СНС-опылении концы пыльцевых трубок разветвлялись (*Antirrhinum majus*), раздувались (*Penstemon hibridus*), растворялись тканями пестика (у большинства изученных видов), при этом не окрашивались красителем. Эти изменения объясняются образованием каллозы в тканях пестика. Причем при самоопылении (СНСо) ее образуется много (Захарова, 2002);

– коэффицент торможения (термин, по Вишняковой М.А., 1994) это отношение длины пути, пройденного пыльцевой трубкой до момента ингибирования к длине столбика. Чем ближе коэффициент торможения к 1, тем меньшее сопротивление встречают пыльцевые трубки на своем пути. Рассчитывают по формуле:

$$К = Дл\ пт. / Дл\ ст.,$$

где К – коэффициент торможения (0–1,0); Дл пт. – длина пыльцевой трубки, мкм; Дл ст. – длина столбика в цветке, мм.

Этот показатель условный, поэтому его применение косвенно характеризует рост или торможение пыльцевых трубок. Когда этот показатель стремится к нулю, это означает сильное торможение, при К = 1,0 или близкое к этому значению, означает, что пыльцевые трубки растут практически беспрепятственно. Самое сильное торможение пыльцевых трубок отмечено при СНС-опылении (К = 0,1) у *Linaria vulgaris*; 0,27 у *Cimbalaria muralis*; 0,3 у *Nemesia strumosa*; 0,35 у *Diascia barberae*. Самое слабое торможение испытывают пыльцевые трубки у *Torenia Fournieri* (К = 0,48) и *Digitalis purpurea* (К = 0,5).

При СС-опылении (перекрестном) самое меньшее торможение испытывали пыльцевые трубки у *Antirrhinum majus* К = 0,96; *Diascia barberae* – 0,95; *Penstemon hibridus* – 0,94; *Linaria vulgaris* – 0,92.

Самое слабое торможение испытывают виды: *Antirrhinum majus* (0,96), *Diascia barberae* (0,93), *Linaria vulgaris* (0,92), у остальных видов – коэффициент торможения при ССо варьировал от 0,85 до 0,88, минимальный показатель у *Digitalis purpurea* (0,76), что свидетельствует о том, что даже при перекрестном самосовместимом опылении в тканях пестика пыльцевые трубки встречают некоторое препятствие.

Наибольшей длины пыльцевые трубки достигают при перекрестном (СС-опылении) у видов с длинным столбиком (*Antirrhinum majus, Penstemon hibridus*), а наименьшая длина трубок отмечена у видов с коротким столбиком (*Cimbalaria muralis, Linaria vulgaris, Nemesia strumosa*) при СНС-опылении своей пыльцой. При перекрестном (СС-опылении) все пыльцевые трубки (большая часть) дорастают до завязи и происходит оплодотворение.

У видов, способных к частичному самоопылению пыльцевые трубки проникают глубже, чем у видов с ярко выраженной самонесовместимостью. Изучена продолжительность роста пыльцевых трубок при самонесовместимом опылении (СНС-опылении), выявлено что ингибирование (остановка роста) происходит через 24–48 часов. При перекрестном опылении пыльцевые трубки растут быстро и достигают завязи за 2–4 часа от момента опыления (*Antirrhinum majus, Cimbalaria muralis*), через 6 часов (*Asarina scandens Mimulus hybridus Digitalis purpurea, Torenia Fournieri*), через 8 часов (*Diascia barberae, Linaria vulgaris, Linaria vulgaris*), 12 часов (*Penstemon hibridus*). В общем, при совместимом опылении максималь-

ное время роста пыльцевых трубок составляет 12 часов, минимальное 2 часа. Быстрый рост пыльцевых трубок связан с отсутствием механических препятствий (пучки, тяжи) и выделением особых веществ тканями пестика (гормоны, сахара).

Широко известны и применяются в селекции два типа самонесовместимости: спорофитный, который преимущественно встречается у представителей семейства Крестоцветных (Капустных) (*Brassicaceae* Burnett.), и гаметофитный тип самонесовместимости. В отличие от спорофитного типа самонесовместимости, у которого все процессы останавливаются на рыльце пестика, при гаметофитном типе самонесовместимости, рост пыльцы начинается на поверхности рыльца и продолжается в тканях пестика (рисунок 4.25).

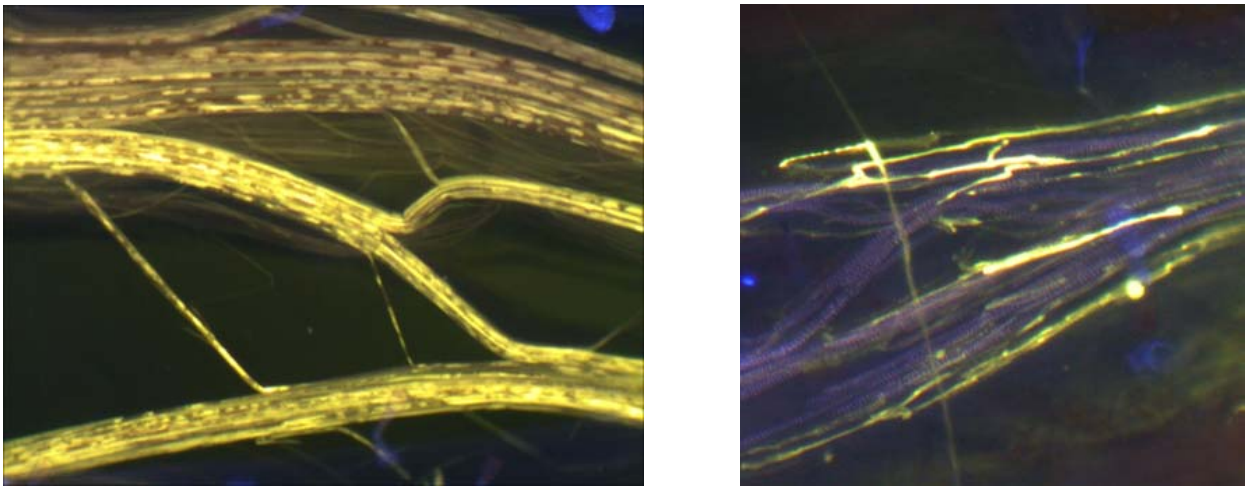


Рисунок 4.25 – Проводящие пучки *Antirrhinum majus*, 2 часа со времени опыления

При самонесовместимом типе опыления, при попадании своей пыльцы на рыльце пестика, она активно начинает свой рост, но через некоторое время в определенном месте происходит прекращение роста пыльцевых трубок.

Изучив механизм опыления у 20 декоративных представителей порядка *Lamiales*, можно сделать вывод, что у них самонесовместимость гаметофитного типа. У *Cimbalaria muralis* и *Antirrhinum majus* пыльцевые трубки просматриваются уже через 2 часа со времени опыления. У *Asarina scandens, Mimulus hybridus, Digitalis purpurea, Torenia Fournieri* пыльцевые трубки хорошо видны через 6 часов со времени опыления. У *Diascia barberae, Linaria vulgaris, Nemesia strumosa* пыльцевые трубки видны, через 8 часов, со времени опыления. У *Penstemon hibridus* пыльцевые трубки растут медленно и видны только через 12 часов. Было установлено, что при несовместимом опылении пыльцевые трубки сильно ветвятся, а при совместимом опылении растут по проводящим пучкам (рисунок 4.25).

У некоторых видов, таких как: *Linaria vulgaris*, *Nemesia strumosa* и *Diascia barberae*, рост пыльцевых трубок начался только через 8 часов после опыления, но пыльцевые трубки так и не достигли зародышевых мешков. В проводящих пучках при несовместимом опылении у некоторых видов (*Linaria vulgaris, Penstemon hibridus*) рост пыльцевых трубок прекращается или блокируется, так как было замечено резкое прерывание роста пыльцевых трубок в тканях пестика. Также отмечено, что пыльцевые трубки при самонесовместимом опылении начинали ветвиться в тканях пестика, растворяясь на концах.

4.5 Изучение роста пыльцевых трубок на различных по составу питательных средах

Изучение вопросов роста пыльцевых трубок на питательной среде необходимо учитывать в селекции на основе самонесовместимости при проведении самоопыления и перекрестного опыления при отдалённой гибридизации. Как правило, у большинства видов пыльца хорошо прорастает на стандартной питательной среде, но некоторым видам, с высокой степенью самонесовместимости, требуется повышенное содержание сахарозы или дополнительные вещества, стимулирующие рост пыльцевых трубок. Изучив рост пыльцевых трубок на питательной среде, можно сделать вывод о том, какой примерной длины достигнут, они при совместимом опылении. Данные размеры можно сопоставить с длиной столбика предполагаемого материнского растения и сделать предварительные выводы о возможности опыления.

Для изучения особенностей роста пыльцевых трубок на питательной среде применён метод проращивания пыльцы в камере Ван-Тигема у 8 видов порядка *Lamiales*. На чистое покровное стекло наносят каплю тёплого стерильного раствора агар-агар (1 %) с сахарозой (15–40 %). На остывшую каплю высевают исследуемую пыльцу (минимум в 5 камерах) и, перевернув покровное стекло, накрывают им кольцо камеры Ван-Тигема. Камеры с пыльцой ставят в термостат с температурой 20–30 °С. Через 1–24 часа камеры поочередно просматривают в микроскоп и подсчитывают число проросших пыльцевых трубок в поле зрения микроскопа (рисунки 4.26, 4.27).

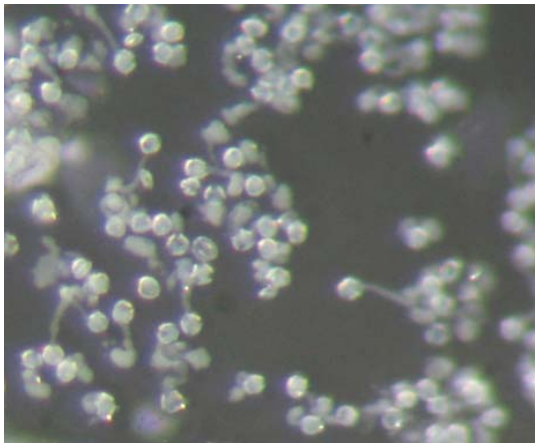


Рисунок 4.26 – Рост пыльцевых трубок Немезии зобовидной на стандартной питательной среде

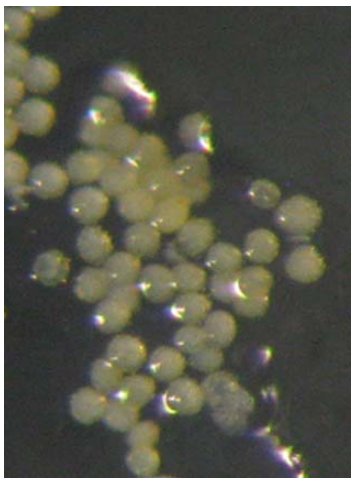


Рисунок 4.27 – Рост пыльцевых трубок Коровяка обыкновенного на стандартной питательной среде (рост отсутствует)

Для выращивания пыльцевых трубок использована стандартная питательная среда на основе сахарозы в различных концентрациях и 1 % агар-агара с добавлением различных регуляторов роста (таблица 4.11). Изучено влияние концентраций сахарозы на число пыльцевых трубок у изучаемых видов. Изучено влияние следующих концентраций сахарозы: 15 %; 30 %; 40 %. Концентрацию агар-агара не увеличивали, в связи с тем, что при более высокой концентрации (до 3 %) увеличивается плотность капли и пыльца прорастает с трудом.

Таблица 4.11 – Особенности роста пыльцевых трубок у изученных видов на различных по составу питательных средах с добавлением регуляторов роста

Вид	Концентрация сахарозы								
	15 % сахарозы				30 % сахарозы	40 % сахарозы			
	15 %	2,4Д	ИУК	ИУК + Кинетин		40 %	2,4-Д	ИУК	ИУК + Кинетин
Bacopa diffusa	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Antirrhinum majus	+ / +	+ / +	+ / +	+	+ / +	+ /–	–	–	–
Nemesia strumosa	–	–	+ / +	–	–	–	–	–	–
Linaria vuigaris	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Mimulus hibridus	+	+	+	+	+	+ /–	–	–	–
Scrophularia nodosa	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Zaluzianskia capensis	–	+	–	+ /–	–	–	–	–	+ /–
Asarina scandens	–	–	–	+	–	–	–	–	+ /–

Примечание – + / + пыльцевых трубок много; + пыльцевых трубок мало; + /– пыльцевых трубок очень мало; – пыльцевых трубок нет.

В связи с тем, что пыльца некоторых видов плохо прорастала на стандартной питательной среде, добавляли вещества стимулирующие рост пыльцевых трубок, это ИУК (индолилуксусная кислота), кинетин (синтетический цитокинин)

и 2,4-Д (дихлорфеноуксусная кислота). ИУК и кинетин – это ауксины, вляющие на процессы роста и корнеобразования, а вот 2,4-Д (2,4-дихлорфеноуксусная кислота), в некоторых случаях применяется как гербицид, а на злаковых травах как ауксин, стимулирующий корнеообразование.

Изучив рост пыльцевых трубок на различных по составу питательных средах, было установлено, что эффективней всего была среда с концентрацией сахарозы в 15 %. Рост пыльцевых трубок при определенных температурных условиях на стандартной среде (1 % агар-агар; 20 % сахароза) проходил в течение 24 часов, а не 48 часов, как указано в литературных данных.

Из добавленных регуляторов роста наиболее эффективным был ауксин ИУК (индолилуксусная кислота). Было обнаружено много пыльцевых трубок у *Antirrhinum majus* на среде с концентрацией сахарозы 15 % и с добавлением 2,4-Д, ИУК и кинетина, а также смеси ИУК и кинетина, и на среде с концентрацией сахарозы 30 %.

На среде с концентрацией сахарозы в 40 % у *Antirrhinum majus* было обнаружено незначительное число пыльцевых трубок, а у остальных видов не обнаружено совсем. Хотя в некоторых литературных источниках было отмечено, что чем выше концентрация сахорозы в питательной среде, тем быстрее начинают свой рост пыльцевые трубки. Отсутствие роста на данной среде связано стем, что влажные и теплые условия в термостате приводят к активному росту патогенов, в первую очередь плесневых грибов.

У *Mimulus hibridus* пыльцевые трубки малочисленны на среде с концентрацией сахарозы 15 %, а также с добавлением ауксинов 2,4-Д и ИУК и кинетина, смесь ауксина ИУК и кинетина и на среде с концентрацией сахарозы в 30 %. У *Nemesia strumosa* большое число пыльцевых трубок было обнаружено на среде с концентрацией сахарозы в 15 % с добавлением ауксина ИУК.

У *Zaluzianskia capensis* проросших пыльцевых зерен было обнаружено мало, они образовались только на среде с концентрацией сахарозы в 15 % с добавлением 2,4-Д и смеси ауксина ИУК и кинетина, а также на среде с концентрацией сахарозы в 40 % с добавлением смеси ауксина и ИУК.

У *Asarina scandens* пыльцевых трубок было обнаружено мало на среде с концентрацией сахарозы в 15 % с добавлением смеси ауксина ИУК, а также очень мало на среде с концентрацией сахарозы в 40 % с добавлением смеси ауксина ИУК.

Пыльца *Bacopa diffusa, Linaria vuigaris, Scrophularia nodosa* не проросла ни на одной питательной среде, кроме того данные виды характеризуются очень высокой степенью самонесовместимости при самоопылении в бутонах, практически не образуют семян (1–3 штуки на коробочку).

Заключение по главе 4

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, Prymaceae*

Изучены морфологические особенности пыльцы: форма и размер пыльцевого зерна. Установлено, что форма пыльцевого зерна характерна и одинакова для видов одного рода и семейства, а размер специфичен для каждого вида, в некоторых случаях рода. Фертильность пыльцы, также характерна для каждого вида, причём отличия между видами по фертильности пыльцы статистически достоверны. На изменение ферльности пыльцы оказаывают существенное влияние генотип растения, условия выращивания (год) и их совместное взаимодействие

По четырём годам исследования (2012–2013 и 2017–2018 годы) наименьшее число фертильных пыльцевых зёрен образовалось у представителей рода *Penstemon*, самое большое число фертильных пыльцевых зерён образовывалось у *Antirrhinum majus.*

В связи с проведением отдалённой гибридизации изучен рост пыльцевых трубок в тканях пестика и на питательной среде различного состава. 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 прорастала на рыльце пестика, как при совместимом, так и несовместимом опылении. При самоопылении опылении, своей пыльцой (автогамном), пыльцевые трубки прекращали свой рост через 12–24 часа от момента опыления. Торможение роста пыльцевых трубок у большинства видов происходило на различной грубине в тканях пестика, чаще всего это середина или нижняя треть от всей длины пестика. При самоопылении концы пыль-

цевых трубок разветвлялись (*Antirrhinum majus*), раздувались (*Penstemon hibridus*), растворялись тканями пестика (у большинства изученных видов), при этом не окрашивались красителем. Таким образом, для 20 видов порядка *Lamiales* был установлен гаметофитный тип самонесовместимости.

Для успешного прорастания пыльцы эффективней всего была среда с концентрацией сахарозы 15 %. Рост пыльцевых трубок при определенных температурных условиях на стандартной питательной среде (1 % агар-агар; 20 % сахароза) у большинства видов происходил в течение 12–24 часов, а не 48 часов, как указано в литературных данных.

Из добавленных в стандартную питательную среду регуляторов роста наиболее эффективным был ауксин ИУК. Обнаружено большое число пыльцевых трубок у *Antirrhinum majus* на питательной среде с концентрацией сахарозы 15 % и 30 % и с добавлением регуляторов 2,4-Д и ИУК, кинетина, смеси ауксина ИУК и кинетина.

Пыльца некоторых видов (*Bacopa diffusa, Linaria vuigaris, Scrophularia nodosa*) не проросла ни на одной питательной среде. Эти виды характеризуются очень высокой степенью самонесовместимости, поэтому при самоопылении в бутонах и практически не образуют семян.

Глава 5 СОЗДАНИЕ F_1 ГИБРИДОВ НА ОСНОВЕ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТИ

5.1 Схема селекционного процесса

Вопрос перехода цветоводства на промышленную основу, на сегодняшний день, стоит достаточно остро. Скорость этого процесса напрямую зависит от качественной и быстрой работы российских селекционеров, которые должны успевать следить за мировыми тенденциями в селекции и семеноводстве ведущих цветочных культур. Работу селекционера усложняют санкции, экономический кризис в стране, небольшие объемы и мощности производства своих семян большинства цветочных культур. К тому же климатические факторы средней полосы затормаживают селекционный процесс, приводя к удоражанию производства новых сортов и гибридов, в связи с выращиванием селекциооного материала некоторое время в защищенном грунте.

В основном гибридное семеноводство ведется за рубежом: в США, Японии, Германии. Большинство изученных нами культур, в условиях умеренной полосы, оптимально подходят для выращивания и семеноводства (рисунок 5.1).

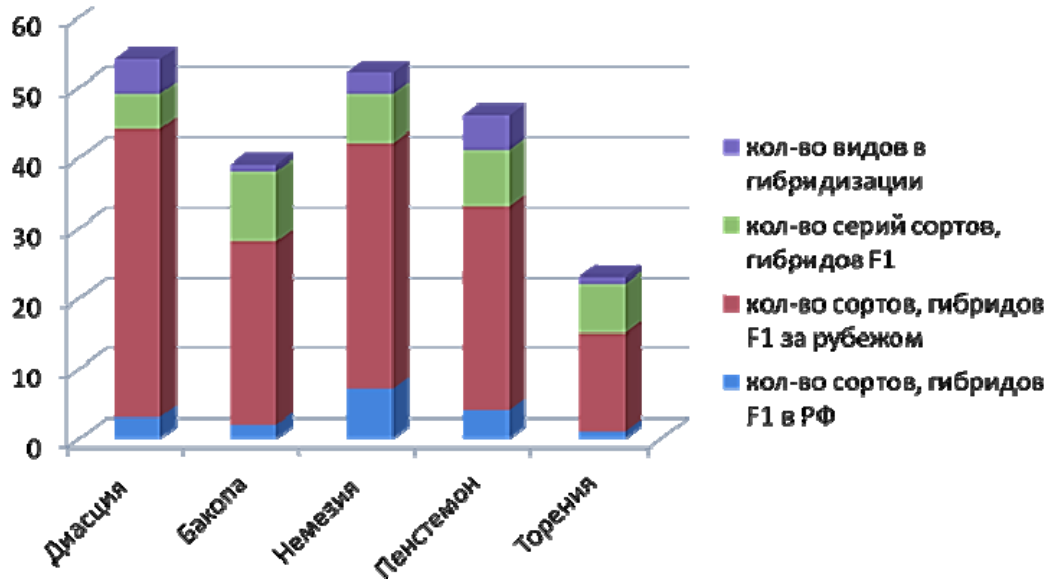


Рисунок 5.1 – Селекционные достижения у некоторых культур порядка *Lamiales* в России и за рубежом

Многие декоративные качества цветочных культур (компактнось, дружные всходы и начало цветения, продолжительность цветения, размер цветка или соцветия), уже давно стали не просто декоративными признаками, а ценными для

промышленного производства хозяйственными признаками. В основном, современный сортимент цветочных культур представлен F_1 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.

Одним из важных декоративных признаков являетмя «махровость цветка», когда часть тычинок цветка редуцирована в лепестки. С одной стороны, появление таких растений в селекционной работе приветствуется, с другой стороны, возникают трудности с размножением подобных растений.

В принципе схема создания исходного материала состоит из трех этапов. Первый этап включает в себя отбор дикорастущих форм, местных и интродуцированных сортов, создание искусственных гибридных популяций, полиплоидных форм, спонтанных мутаций.

На втором этапе создают чистые линии, которые гомозиготные по большинству нужных признаков, для этого проводят инбридинг (самоопыление) растений с хозяйственно ценными или декоративными признаками. Анализируют все полученное потомство в условиях открытого грунта. Выбраковывают малоценные растения, а также имеющие большое расщепление по изучаемым признакам. И наоборот, ценные экземпляры, полученные от самоопыления предыдущего поколения, при сильном расщеплении признаков, самоопыляют еще раз, с последующей оценкой потомства на однородность и выравненность. Инбридинг проводят до появления выравненности и однородности у потомства по ценным признакам, но не более чем до 5–6 поколения инбридинга, в связи с накоплением нежелательных признаков и инбредной депрессией.

На третьем этапе приступают к гибридизации между самонесовместимыми инбредными линиями. При анализе полученных гибридных комбинаций учитывают такие фенологические и морфологические признаки как: срок от посева до

цветения; от посева до плодоношения; продолжительность массового цветения. Эти показатели тесно взаимосвязаны с семеноводством изучаемых культур.

На участке испытаний в открытом грунте, при оценке родительских линий и гибридов, кроме таких качественных признаков, как окраска цветка, листьев, побегов, учитывали такие ценные количественные признаки, как количество цветоносов на растении, длина соцветия, диаметр растения, высота растения (соответственно группе), высота главного цветоноса, размер цветка и расстояние между цветками (плотность цветоноса) (рисунок 5.2).

I ЭТАП ОТБОР (создание исходного материала; оценка устойчивости; оценка декоративности; выделение ценных признаков)

↓

Ia ОЦЕНКА СТЕПЕНИ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТИ (исходные формы, сорта отечественной и зарубежной селекции)

II ЭТАП ИНБРИДИНГ (самоопыление до 5–6 поколения, выравнивание по хозяйственно ценным и декоративным признакам с учётом инбредной депрессии)

↓

IIa ОЦЕНКА СТЕПЕНИ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТИ (родительские инбредные самонесовместимые линии)

↓

III ЭТАП ГИБРИДИЗАЦИЯ (двухлинейная система на основе скрещивания самонесовместимых родительских линий)

↓

IIIa ОКС (родительских линий по ценным хозяйственным и декоративным признакам

↓

IIIb ИСПЫТАНИЯ (оценка и конкурсное испытание F1 гибридов; регистрация высокодекоративных кандидатов в сорта и гибриды по методике ГСИ)

Рисунок 5.2 – Этапы селекционного процесса создания гибридных семян на основе самонесовместимости

В основе селекционного процесса с декоративными цветочными культурами порядка *Lamiales* лежит использование 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 разработал и предложил схему селекционного процесса F1 гибридов на основе гаметофитной самонесовместимости. У видов, с однолокусной гаметофитной самонесовместимостью, этот способ значительно снижает затраты ручного труда, при массовом размножении инбредных линий, и дальнейших гибридных скрещиваниях. Основной проблемой, которая препятст-

вует практическому использованию в селекции гаметофитной самонесовместимости – трудность проведения инбридинга самонесовместимых линий, особенно размножение и поддержание (рисунок 5.3).

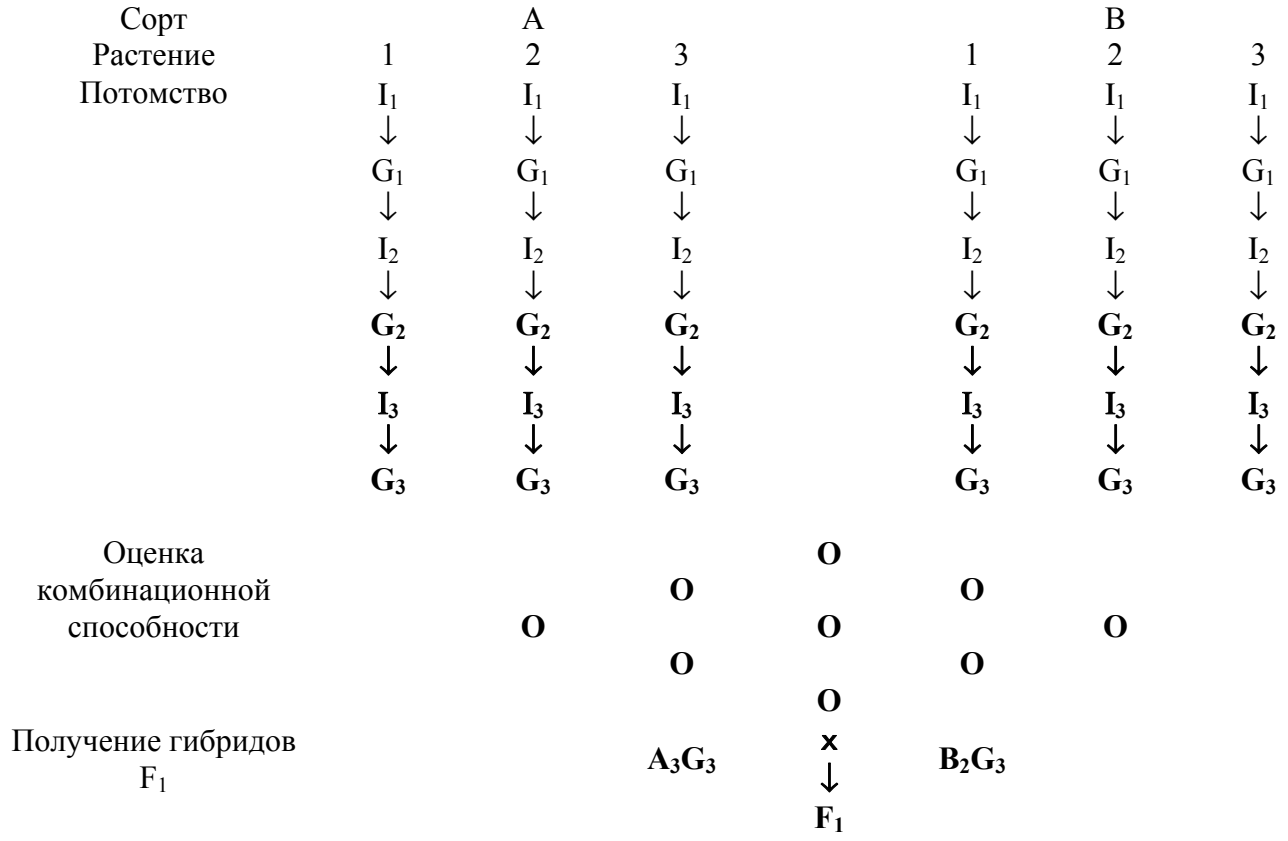


Рисунок 5.3 – Схема селекционного процесса на основе гаметофитной несовместимости, где I_1, I_2, I_3 – инбредные потомства; G_1, G_2, G_3 – потомства, полученные в результате взаимного опыления сибсов; О – высококачественные комбинации скрещиваний (Крючков А.В., 2005)

В процессе выведения инбредных самонесовместимых линий с однолокусной гаметофитной самонесовместимостью, подбирают нужную фазу (фаза окрашенного бутона) для изучаемых видов, когда степень самонесовместимости максимально снижена, проводят гейтеногамное опыление (пыльца с раскрытых цветков этого же растения). Самоопыляемое растение – это гетерозигота по разным аллелям гена несовместимости. Каждое полученное инбредное потомство представляет собой смесь генотипов в соотношении 1:2:1 из гомозигот по одному аллелю несовместимости, гетерозигот и гомозигот по другому аллелю несовместимости. Гетерозиготные растения не завязывают семян при самоопылении и при переопылении чужой пыльцой, от гомозиготных они отличаются по отсутствию семян. Гомозиготы будут образовывать семена от опыления пыльцой, с другим аллелем несовместимости, а полученные семена будут гетерозиготны. Выращен-

ные из них растения будут представлять собой самонесовместимую линию. Если все интересующие признаки: окраска цветка, высота, размер цветка, листа, достаточно выровненные, то ее можно использовать для оценки комбинационной способности в скрещиваниях с другими инбредными линиями, имеющими отличающийся набор аллелей гена самонесовместимости, а также для производства гибридных семян без кастрации, ручного опыления и изоляции (рисунок 5.3).

Схема, разработанная А.В. Крючковым в 2005 году, была оптимизирована. Для этого из неё исключили этап взаимного опыления сибсов, 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 5.4).

Сорт		A				B	
Растение	1	**2**	3		**1**	2	3
Потомство от с/о	I_1	$\mathbf{I_1}$	I_1		$\mathbf{I_1}$	I_1	I_1
Инбридинг (1–5-е поколение)	↓	↓	↓		↓	↓	↓
Оценка степени СНС линии	I_2	$\mathbf{I_2}$	I_2		$\mathbf{I_2}$	I_2	I_2
	↓	↓	↓		↓	↓	↓
Оценка степени СНС	I_3	$\mathbf{I_3}$	I_3		$\mathbf{I_3}$	I_3	I_3
	↓	↓	↓		↓	↓	↓
Оценка степени СНС	I_4	$\mathbf{I_4}$	I_4		$\mathbf{I_4}$	I_4	I_4
	↓	↓	↓		↓	↓	↓
Оценка степени СНС	I_5	$\mathbf{I_5}$	I_5		$\mathbf{I_5}$	I_5	I_5
				O			
Оценка ОКС (общей комби-			O		O		
национной способности)		O		O		O	
			O		O		
				O			
Получение гибридов F_1 на			A_2	×	B_1		
основе снс инбредных род.-х							
линий				↓			
Двухлинейный гибрид				$\mathbf{F_1}$			
				$\mathbf{A_2B_1}$			

Рисунок 5.4 – Оптимизированная схема селекционного процесса на основе гаметофитной самонесовместимости, где I_1, I_2, I_3 – инбредные потомства, где выделены родительские линии с высокой самонесовместимостью; О – высококачественные комбинации скрещиваний; F_1 – двухлинейный гибрид на основе гаметофитной самонесовместимости

На каждом этапе селекционого процесса до момента получения гибридных семян проводили оценку степени самонесовместимости родительских линий для

того чтобы в дальнейшем при гибридизации не призошло спонтанного самоопыления внутри родительской линии (рисунок 5.4).

Если растения полученной самонесовместимой инбредной линии неоднородны, то инбридинг лучших особей повторяют. Полученные из семян растения выращивают на изоточках или с применением изоляции для взаимного переопыления и получения следующих поколений самонесовместимых растений. Полученные растения, от повторного инбридинга, могут немного различаться по хозяйственно ценным 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 линий по большинству ценных признаков повышается.

По предложенной и оптимизированной схеме, за годы исследований (2005–2020 годы) созданы инбредные линии, сорта и гибриды F_1 большинства изучаемых видов (таблица 5.1).

Таблица 5.1 – Число инбредных линий, сортов, гибридов F_1, в том числе зарегистрированных в Госсорткомиссии

Вид	Инбредных линий	*Сортов	*Гибридов F_1	Зарегистр-но в Госреестре
Asarina scandens	4	1	–	–
Antirrhinum majus	18	6	2	6
Bacopa suterra	4	2	1	–
Diascia barberae	3	2	1	–
Mimulus hybridus	10	1	1	–
Digitalis purpurea	8	3	2	–
Nemesia strumosa	4	4	–	–
Penstemon hibridus	6	2	1	–
Torenia Fournieri	3	4	–	–

Примечание – *В колонке приведено общее число сортов и гибридов, полученное за годы исследования, но не прошедшее государственную регистрацию (кандидаты).

У части исследуемых видов не получены гибриды F_1, хотя имееются инбредные родительские линии. Это связано с тем, что на эффективность процесса гибридизации очень сильно влияют факторы среды, такие как температура воздуха, осадки, наличие опылителей. Поэтому в дальнейших исследованиях гибридизацию проводили в контролируемых условиях защищенного грунта, вручную.

За период проведения исследований установлено, что у большинства изученных видов с антоциановой окраской цветка, лист также имеет антоциановую окраску жилок. Поэтому данный признак был выделен, как маркерный, позволяющий на ранних этапах развития сеянцев, ещё на этапе семядольных листьев, определить окраску цветка у растений и провести анализ и выбраковку растений с нежелательной окраской цветка (рисунок 5.5).

Рисунок 5.5 – Маркерный признак у *Antirrhinum majus* (наличие антоциановой окраски листьев) для отбраковки гибридных сеянцев на стадии рассады

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 сибсов в пределах инбредного потомства. Причем любое полученное в результате опыления сибсов потомство будет самонесовместимой линией. Одновременно с этим проводится оценка комбинационной способности в скрещиваниях с другими самонесовместимыми линиями или сортами, имеющими другой состав аллей гена самонесовместимости.

5.2 Установление механизма гаметофитной самонесовместимости и создание на его основе инбредных родительских линий

Весь процесс создания инбредных линий строится на знаниях по биологии цветения изучаемой культуры. Зная продолжительность цветения одного цветка и

всего соцветия в целом, с опылением и без опыления, можно провести оптимизацию селекционного процесса.

Скорость раскрытия отдельных цветков в соцветии изучаемых видов зависит от генотипа растения и условий года. Самое быстрое раскрытие цветков отмечено у гибридов F_1 и связано с гетерозисным эффектом. На скорость раскрытия цветков за сутки оказывает существенное влияние генотип растения, а также условия года. Наибольшая скорость раскрытия (2 цветка за сутки) отмечена у гибридов и линий с тёмной окраской цветков. Этот эффект связан с большим нагреванием темноокрашенных цветков на солнце и ускорением процессов внутри цветка. Средняя продолжительность цветения одного цветка без опыления составляет от 4 до 9 суток и зависит от генотипа растения и условий выращивания.

В наших предыдущих исследованиях, на примере *Antirrhinum majus* установлено, что на показатели цветения (количество раскрывшихся цветков за сутки, продолжительность цветения одного цветка и всего соцветия, семенная продуктивность).

В течение четырёх лет проводили изучение биологии цветения у основных декоративных видов порядка *Lamiales.* Изучены биологические особенности цветения 13 видов: число цветков, раскрывающихся за сутки на растении, продолжительность цветения одного цветка с изоляцией и без. Наибольшее влияние на перечисленные признаки оказали генотип растения и факторы среды на момент цветения растений (таблица 5.2).

Таблица 5.2 –Число цветков, раскрывающихся за сутки и продолжительность цветения одного цветка (с изоляцией и без) у видов порядка *Lamiales* (2017–2020 годы)

Вид (культура)	Число раскр.-ся цветков за 1 сутки	Продолжительность цветения одного цветка, суток	
		Без изолятора	С изолятором
1. Penstemon x hybridus	*6,0 ± 0,4*	2–3	**10**
2. Scrophularia nodosa	**18,0 ± 1,3**	3	**10–12**
3. Digitalis purpurea	8,0 ± 0,5	2	**8–10**
4. Mimulus hybridus	*4,0 ± 0,1*	1–2	4–5
5. Torenia Fournieri	*5,0 ± 0,1*	2–3	6
6. Linaria vulgaris	**15,0 ± 2,2**	1–2	4–5
7. Antirrhinum majus	*5,0 ± 0,1*	1–2	**10–12**
8. Verbascum thapsus	**12,0 ± 2,1**	2	4–6
9. Diascia barberae	**11,0 ± 3,1**	1	4
10. Asarina scandens	6,0 ± 0,5	2–3	**6–8**
11. Angelonia angustifolia	7,0 ± 0,1	2	8
12. Cymbalaria muralis	*4,0 ± 0,3*	1	3
13. Zaluzianskia capensis	5,0 ± 0,2	2–3	5–6

Как видно из данных таблицы 5.2, почти у всех изученных видов раскрытие цветков происходит по-разному, также изученные виды существенно различаются 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, и все они видовые (дикие растения): *Scrophularia nodosa, Linaria vulgaris, Verbascum thapsus*.

Признак «Число цветков, раскрывшихся на растении за сутки» тесно связан с семенной продуктивностью. Чем больше цветков раскрывается на растении за сутки, тем больше завязывается семян.

Фаза «Продолжительность цветения, суток» особенно с изоляцией, также является важным селекционным аспектом. Чем дольше цветёт цветок и все растение в целом под изолятором, тем больше времени у селекционера, провести качественное и эффективное самоопыление.

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. Большее число самоопылений приводит к накоплению нежелательных признаков и инбредной депрессии, основные признаки которой приведены в таблице 5.3.

Таблица 5.3 – Признаки проявления инбредной депрессии у различных инбредных поколений (I–VI) видов порядка *Lamiales* (2017–2020 годы)

Признаки инбредной депрессии						
Инбредное поколение	Снижение высоты растения	Уменьшение размеров листа	Уменьшение размеров цветка	Отсутствие семян при самоопылении	Снижение устойчивости к болезням /вредителям	Снижение декоративности
I						+
II		+				+
III	+	+	+			+
IV	+	+	+			+
V	+	+	+	+	+	+
VI	+	+	+	+	+	+

В наших предыдущих исследованиях определена оптимальная фаза для эффективного проведения самоопыления – это фаза «Окрашенного бутона, за сутки до раскрытия». В данную фазу самонесовместимость сильно снижена, для некоторых видов (*Antirrhinum majus*) характерна протероандрия, пыльца созревает раньше пестика, она двухъядерная и возможно эффективное опыление данного бутона своей пыльцой или гейтоногамное опыление бутонов пыльцой, собранной с цветков этого же растения, в сязи с тем, что некоторым родам (*Penstemon, Nemesia, Diascia, Verbascum*) свойственна протерогиния, когда пыльца созревает позже пестика (рисунок 5.6).

Рисунок 5.6 – Подготовка бутона к гейтеногамному опылению (кастрация – удаление пыльников) у *Antirrhinum majus*

На первом этапе селекционного процесса создают исходные инбредные родительские линии. Процесс инбридинга продолжают до 5–7-го инбредного поколения, или до тех пор, пока все видимые морфологические признаки у получаемого потомства не перестанут отличаться. При этом обязательно учитывают степень несовместимости у полученных инбредных растений. Более длительный инбридинг может привести к накоплению нежелательных признаков, приводящих к гибели потомства.

Процесс инбридинга значительно ускоряется при использовании защищенного грунта. При использовании для инбридинга зимних 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.

Весь процесс получения инбредных линий строится на гейтеногамном опылении бутонов, за день до раскрытия цветка. В наших предыдущих исследованиях установлено, что именно в этот момент самонесовместимость у растения снижена и успех самоопыления очень высок. В начеле цветения цветка, в первые сутки цветения, она резко повышается, затем к 4–7 суткам цветения опять снижается и в этот момент возможно проведение самоопыления, но при этом возникают риски заноса чужеродной пыльцы, даже при соблюдении изоляционных мероприятий.

Полученные инбредные линии требуют повышенной агротехники, применения системы удобрения, стимуляторов цветения и плодообразования, средств защиты растений, в связи с тем, что сильно уступают, по своей устойчивости кболезням и вредителям сортам и гибридам.

На примере *Antirrhinum majus* приведены этапы гейтеногамного опыления для создания инбредных линий. Была установлена оптимальная фаза проведения опыления – окрашенный бутон, за сутки до раскрытия. В эту фазу самонесовместимость сниженна, и опыление происходит успешно. Также возможно опыление своей пыльцой (автогамное) изолированных цветков в возрасте 5–8 суток (рисунок 5.7).

Поскольку для большинства перекрёстноопыляемых культур большое значение имеет изоляция бутона или цветка, то важно её обеспечение с применением различных типов изоляторов из: ткани, марли, бумаги, ваты, тонкого акрила (паутинки), мешочков из лутрасила. Причем возможно изолировать как отдельно взятые цветки, так и соцветия полностью. Для изоляции цветков и бутонов, без применения дополнительных материалов и затрат на ручные работы, обеспечивают пространственную изоляцию на изоточках. Расстояние между соседними изоточками должно быть не менее 1–3 км. Это расстояние соответствует дальности лета пчелы. Большинство видов порядка *Lamiales* опыляются крупными насекомыми – шмелями, пчёлами.

По полученным данным, характер цветения линий и сортов у одного вида существенно различался по продолжительности цветения, однако есть сходство в числе цветков, распускающихся за одни сутки, суток цветения без опыления под изолятором, количестве суток цветения после опыления, и суток цветения у махровых и стерильных линий и сортов. У большинства изученных линий при перекрёстном опылении оплодотворение происходит достаточно быстро, венчики

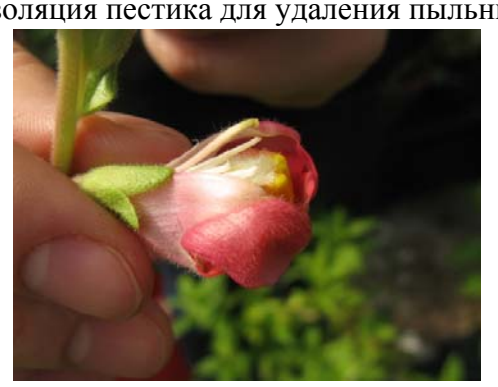
опыленных цветков в среднем опадают через 1–2 суток. При перекрёстном опылении цветок цветет в течение одного дня, затем венчик цветка опадает и завязывается полноценная коробочка с 80–200 семенами, в зависимости от вида.

1. Фаза окрашенного бутона (1 сутки до раскрытия цветка)

2. Вскрытие бутона по верхнему ребру, для извлечения тычинок

3. Изоляция пестика для удаления пыльников

4. Удаление пыльников (кастрация)



5. Бутон, готовый к гейтеногамному опылению (пыльцой с этого же растения)

6. Гейтеногамное опыление бутона пыльцой с этого же растения

7. Маркировка опыленных бутонов специальными бирками

8. Изоляция опыленных бутонов лутрасилом (паутинка)

Рисунок 5.7 – Этапы (1–8) гейтеногамного опыления бутонов у *Antirrhinum majus* при инбридинге

Для опеделения степени самонесовместимости у отдельного растения, проводят наблюдения за завязываемостью семян при контролируемых скрещиваниях. Устанавливается наличие несовместимости, при этом обращают особое внимание на следующие показатели: отсутствие семян от самоопыления под изолятором; наличие большого числа семян в одной коробочке при перекрестном опылении нескольких растений на изоточке; отсутствие семян при самоопылении отдельных цветков одного растения.

Размножение инбредных линий проводят путём гейтеногамного опыления окрашенных бутонов за сутки до раскрытия. Для некоторых видов возможно автогамное опыление бутонов своей пыльцой, так как для них характерна протероандрия. Для видов с выраженной протерогинией, возможно гейтеногамное опыление большего числа бутонов разного возраста, пыльцой с цветков первых суток цветения, с этого же растения. В селекционной работе по получению инбредных линий, важно знать возраст цветка, стадию цветения, при которых в большей или меньшей степени проявляется самонесовместимость.

Для большинства изученных видов установлена оптимальная стадия успешного опыления, это стадия окрашенного бутона, за сутки до раскрытия цветка и способ по оптимальный способ проведения – гейтеногамное опыление.

5.3 Семенная продуктивность инбредных родительских линий изучаемых видов

Учет семенной продуктивности растений, а особенно инбредных линий, очень важный показатель для селекции и семеноводства. 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 сильно сниженна. Линии, с высокой степенью самонесовместимости, практически не завязывают семян, даже при гейтеногамном опылении бутонов, тогда для их размножения применяют вегетативный способ – «зеленое черенкование» или технологию *in vitro* для массвого размножения родительских инбредных линий с высокой степенью самонесовместимости.

В связи с тем, что опыляемые виды перекрёстноопыляемые растения, то оплодотворение происходит достаточно быстро и венчики опылённых цветков всех изучаемых видов, опадают примерно через 1–3 суток, после чего завязывается полноценная коробочка, в которой от 80 до 200 штук семян.

В условиях открытого грунта большинство культур порядка *Lamiales* опыляют насекомые – шмели и пчёлы. Двугубое строение цветка, хорошо для этого приспособлено, поэтому в солнечную погоду, при наличии опылителей, цветок цветет всего один день, при этом отмечено, что темноокрашенные формы, в дневные часы опыляются интенсивнее, соответственно и завязываемость семян у них выше.

В связи с тем, что изучаемые виды перекрёстноопыляемые, то схема семеноводства новых сортов должна состоять из следующих этапов выращивания семян: суперэлита, элита, первая репродукция, последующие репродукции. На всех этапах проводится массовый и индивидуальный отбор, браковка, как отдельных растений, так и целых семей. Самый сложный и трудоёмкий этап – получение семян суперэлиты, который проводится методом индивидуального отбора с испытанием потомств (рисунок 5.8).

На первый год выращивания из пополяции исходных образцов отбирают лучшие сортовые растения и из них создают «семьи». Семена с каждого отобранного растения собирают раздельно. На второй год часть семян из каждой семьи высевают для испытаний (проведение отбора), при этом проводят браковку худших и отбор лучших семей. На третий год выращивания высевают вторую часть семян, отобранных в первый год и от лучших семей. Проводят браковку как семей целиком, так и отдельных растений. В оставленных семьях проводят прочистку, удаляя до 60–80 % растений. У оставшихся растений обрывают все цветки и завязи, так как они могли быть опылены пыльцой с отбракованных растений. Далее происходит переопыление лучших оставленных растений. Семена с них собирают в смеси и считают их суперэлитными (рисунок 5.8).

Для относительно однородных и стабильных сортов данную схему, возможно, ускорить и сократить до трёх лет выращивания, путём удаления всех худших растений и семей, жёсткой прочистки, удалением всех цветков и завязей.

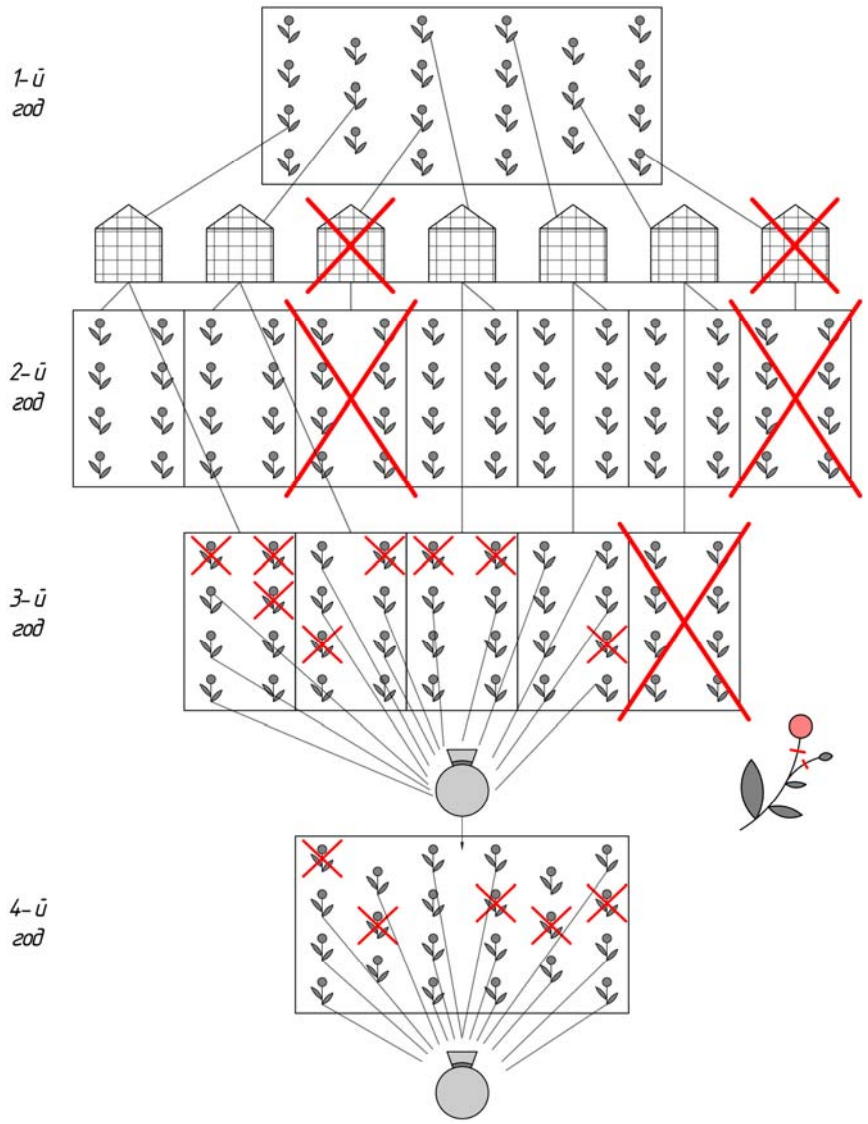


Рисунок 5.8 – Схема семеноводства элитных семян у однолетних перекрёсноопыляемых культур (метод индивидуального отбора с анализом потомств)

У изученных видов, получены перспективные инбредные линии на основе сортов зарубежной селекции для сравнения их семенной продуктивности. Названия линий и контрольных сортов приведены в таблице 5.4.

Таблица 5.4 – Инбредные родительские линии и контрольные сорта у видов порядка *Lamiales* в опыте по семенной продуктивности

Вид	Линия, сорт
1	2
Penstemon hibridus	Р-1, Р-4, Р12; Scarlet Red
Penstemon hartwegii	ПХ-1, ПХ-2, ПХ-3; Chanson
Asarina scandens	АЗ-2, АЗ-11, АЗ-14; Bridges White
Angelonia angustifolia	АН-1, АН5; Dark Blue
Antirrhinum majus	АБ-5, АБ-11, АБ-18, АБ-20; Dazzling Lips
Bacopa suttera	БР-1, БР-2, БР-4, БР-8; Double snow ball white
Diascia barberae	ДБ-1, ДБ-3, ДБ-4, ДБ-7; Pink Queen
Verbascum thapsus	КГ-2, КГ-6, КГ-12; Pink domino

Окончание таблицы 5.4

1	2
Mimulus hybridus	МГ-2, МГ-10, МГ-18; Royal Velvet; Twinkle
Digitalis purpurea	НП-1, НП-2, НП-5, НП-7; Foxy Mixed
Nemesia hybrida	НГ-1, НГ-3, НГ-5, НГ-8; Triumf
Nemesia strumosa	НЗ-1, НЗ-2, НЗ-3; Carnival
Torenia Fournieri	ТФ-1, ТФ-4, ТФ-7, ТФ-15; Duschess
Zaluzianskya capensis	ЗК-5; Midnight Candy

У самонесовместимых родительских линий важно изучение вопроса семенной продуктивности при опылении в бутонах, в связи с тем, что у перекрёстноопыляемых видов в раскрытом цветке проявление самонесовместимости максимальное и семена от самоопыления цветка не завязываются. Поэтому предпринята попытка изучить какое количество семян у самонесовместимой инбредной линии можно получить при гейтеногамном опылении (таблица 5.5).

Таблица 5.5 – Изучение семенной продуктивности видов порядка *Lamiales* при гейтеногамном опылении бутонов

Вид	Масса семян, грамм с 1 растения	Число семян в одной коробочке, штук при опылении, штук	Необходимость изоляции, цветок / соцветие
Asarina scandens	14,2	0,13 ± 0,04	Цветок
Bacopa diffusa	6,4	0,36 ± 0,05	Соцветие
Digitalis purpurea	40,0	0,52 ± 0,04	Цветок
Antirrhinum majus	12,2	0,24 ± 0,05	Цветок
Verbascum thapsus	8,0	0,11 ± 0,02	Цветок
Diascia barberae	14,0	0,10 ± 0,01	Соцветие
Torenia Fournieri	5,4	0,18 ± 0,04	Цветок
Angelonia angustifolia	3,2	0,12 ± 0,04	Соцветие
Nemesia strumosa	6,0	0,11 ± 0,02	Соцветие
Mimulus hybridus	11,0	0,30 ± 0,01	Цветок
$НСР_{05}$	2,64	–	–

Вопрос изоляции бутонов после опыления также необходимо учесть, 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 5.5).

Все изучаемые виды достоверно различаются по числу семян в одной коробочке при гейтеногамном опылении бутонов ($НСР_{05}$ = 2,64). 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.

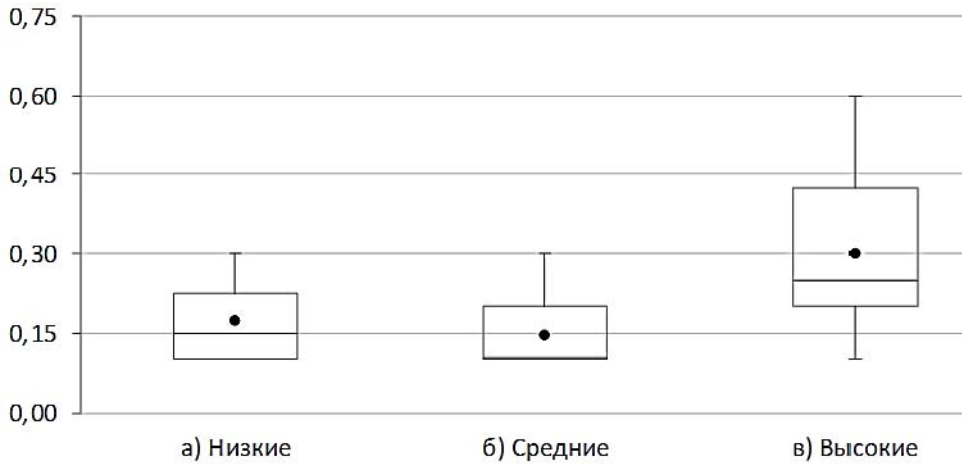
По массе семян с одного растения следует выделить линии у следующих видов: *Bacopa diffusa* (0,36), *Digitalis purpurea* (0,52), *Mimulus hybridus* (0,3), которые, несмотря на достаточно высокую степень несовместимости, образуют необходимое количество семян при гейтеногамном опылении в бутонах, для дальнейшего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

При образовании большого числа семян при гейтеногамном опылении (более 20 штук на коробочку), линия характеризуется низкой степенью самонесовместимости, что не способствует качественному селекционному процессу. Оптимальное число семян на одну коробочку у самонесовместимых линий, в зависимости от вида должно варьировать от 5 до 15 штук семян (рисунок 5.9).

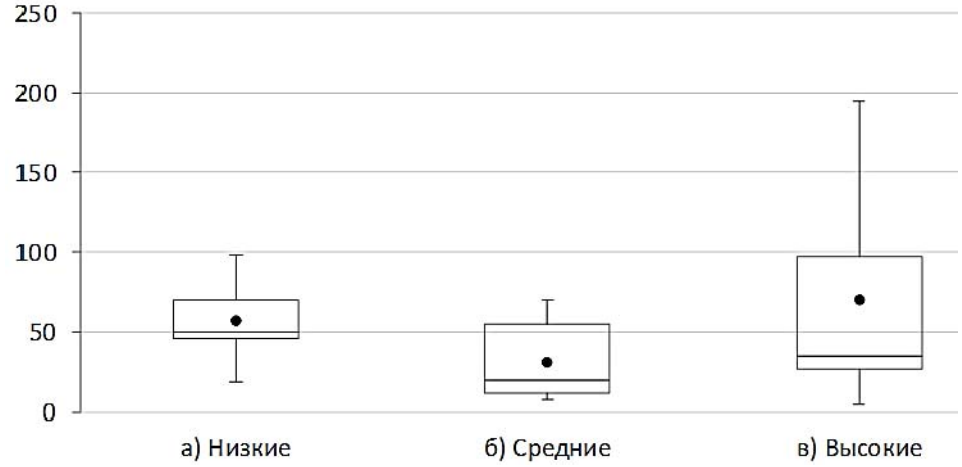
Рисунок 5.9 – Внешний вид растения инбредной линии ПХ-3 *Penstemon hartwegii*, семенная коробочка и семена

При статистической обработке полученных результатов выявлено, что данные по исследуемому показателю «Масса семян с одного растения, г.» и «Число семян в одной коробочке, шт.» доставерно различаются по группам растений по высоте, внутри групп между отдельными видами (рисунок 5.10).

Важный признак «Посев – начало завязывания семян, сутки», характеризует продолжительнсть селекционного процесса в сутках и позволяет четко определить сроки посева и количество семян на рассаду, в связи с семенной продуктивностью. Данные приведены в разрезе группировки видов по высоте (рисунок 5.11).



а



б

Рисунок 5.10 – Статистические показатели для каждого значения переменной «Высота растений, см» по показателям:
а – масса семян с одного растения, г.; б – число семян в одной коробочке, шт.

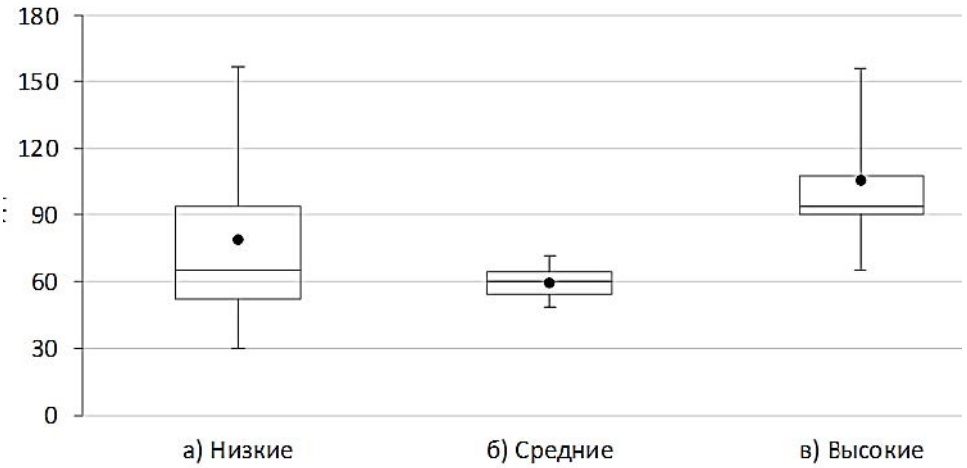
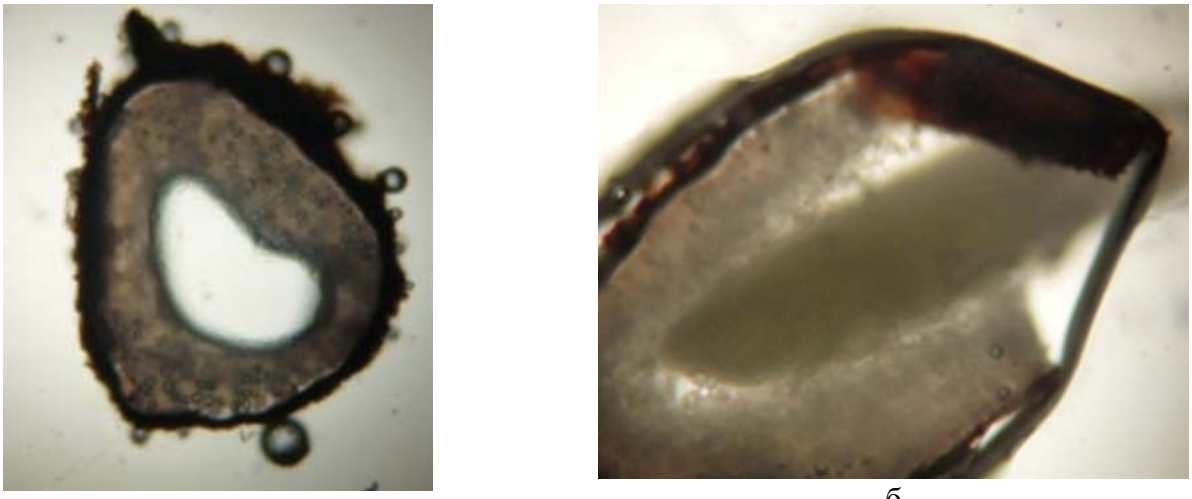


Рисунок 5.11 – Распределение данных по высотным группам по признаку «Посев – начало завязывания семян, суток»

При анализе семенной продуктивности, отмечено, что у некоторых видов, например у *Penstemon barbatus*, всхожесть семян очень низкая. Это связано с тем, что погодные условия и как следствие лёт опылителей сильно взаимосвязаны, по-

этому при неблагоприятных условиях завязываются коробочки с неполноценными семенами или вовсе без зародыша (рисунок 5.12).



а б

Рисунок 5.12 – Варианты развития зародыша в семенах у *Penstemon barbatus*:
а – не вызревший зародыш; б – нормальный зародыш

Таким образом, на семенную продуктивность изученных видов влияет не только генотип растения и условия среды, но и сроки проведения опыления, продолжительность периода от посева до начала созревания семян, полноценность семян.

5.4 Оценка комбинационной способности инбредных родительских линий по хозяйственно ценным признакам

В количественной генетике при помощи статистических методов можно изучить характер взаимодействия генов, которые контролируют определенные хозяйственно ценные признаки. За количественный признак, например «Высота цветоноса, см» отвечает сразу несколько генов, каждый из которых вносит свой вклад в проявление данного признака у исследуемого растения. Изучение наследования данного признака, позволяет подбирать исходные инбредные родительские линии, с целью получения высокорослых гибридов, с длиной соцветия от 50 см и высотой цветоносов от 70 см. Наследование даннного признака изучено на примере *Antirrhinum majus* и его самонесовместимых линиях срезочного назначения (рисунок 5.13).

В данной подглаве, в качестве примера приведена оценка комбинационной способности родительских инбредных линий высокорослого срезочного *Antirrhinum majus*. Родительские линии, в отличие от получаемых гетерозисных гибри-

дов, 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.

Antirrhinum majus линия Кт-9-5

Antirrhinum majus линия Р4-4

Рисунок 5.13 – Растения высокорослых инбредных линий *Antirrhinum majus* Кт-9-5 и Р4-4 срезочного назначения

Методы диаллельного анализа используются в количественной генетике для изучения особенностей наследования признаков, оценки комбинационной способности родительских форм и выделения лучших комбинаций. В нашей работе, при схеме скрещиваний – 8х8 было получено 64 различных комбинации, из них 56 F1 гибриды и 8 родительские линии.

Так как в оценке комбинационной способности приняли участие 8 инбредных линий высокорослого *Antirrhinum majus* срезочного назначения, то признак «Длина соцветия, см» оказался самым ценным и информативным. Под признаком «Длина соцветия» подразумевается длина цветущей части растения в сантиметрах, при этом высота всего цветоноса составляет от 70 см и выше. Причем у инбредных линий, в связи с большим количеством инбредных поколений, длина соцветия часто не превышает 30 см, что связано с сильной инбредной депрессией (таблица 5.6).

Таблица 5.6 – Длина соцветия (см) у F1 гибридов, родительских линий и эффекты ОКС самонесовместимых инбредных линий высокорослого *Antirrhinum majus* срезочного назначения, 2006–2007 годы

♀ \ ♂	А2-13	М1-3	Р4-4	ММХ-1	Б1-12	Ж18-9	Кт9-5	Б6-7
А2-13	30,45	28,30	36,50	19,10	27,30	28,15	22,00	26,20
М1-3	31,20	26,30	33,40	**56,30**	17,95	31,85	27,30	25,55
Р4-4	38,35	32,20	42,60	39,20	36,20	35,10	30,15	35,40
ММХ-1	24,35	26,20	30,50	16,20	25,30	25,55	17,25	23,45
Б1-12	**52,55**	26,50	33,25	19,80	28,90	26,50	30,65	40,35
Ж18-9	51,50	24,50	34,20	20,50	28,35	31,20	41,30	42,35
Кт9-5	48,10	20,15	**49,50**	18,40	33,50	26,30	46,20	40,45
Б6-7	**49,80**	27,40	40,60	26,70	28,20	38,35	40,25	30,20
Контроль сорт Рубин, средняя длина соцветия 20,5 см								
ОКС	**2,12**	–3,12	**4,96**	–6,58	–1,63	0,41	**1,71**	**2,13**
gr	8,89	–5,45	5,67	–4,87	–3,68	–1,52	–0,01	0,97
gi	–4,65	–0,79	4,25	–8,30	0,42	2,34	3,43	3,29
ME	13,54	–4,66	1,42	3,43	–4,10	–3,86	–3,44	–2,32
$\overline{F1}$–$\overline{p}$	4,08	2,83	–6,56	**10,41**	1,56	1,26	–14,39	4,38
НСР(х) = 2,21 НСР (окс) = 0,93 НСР(мэ) = 1,22								

Примечание – gr – эффект ОКС материнского компонента; gi – эффект ОКС отцовского компонента; ME – средний материнский эффект линии; F1–p – средний гетерозисный эффект линии.

По результатам диаллельного анализа скрещиваний между 8 самонесовместимыми родительскими линиями, отобрано 5 лучших гибридных комбинаций, для дальнейших испытаний и регистрации в Госсорткомиссии. Два гибрида высокорослого *Antirrhinum majus* срезочного назначения – F_1 Артур, F_1 Гошенька успешно прошли испытания и регистрацию в Госсорткомиссии в 2007 году, авторы Ханбабаева О.Е., Мамонов Е.В. (рисунок 5.14).

F_1 Гошенька (А2-13 × Б1-12)

F_1 Артур (М1-3 × ММХ)

Рисунок 5.14 – Гетерозисные гибриды высокорослого антирринума ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева (Ханбабаева О.Е., Мамонов Е.В., 2007)

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 и третьей группами по ОКС существенны ($НСР_{05}$ = 0,93).

Среди материнских линий, 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, как отцовский компонент.

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, линия ММХ – актиноморфный), причем взаимное скрещивание М1-3 х ММХ позволило получить гибрид с высотой цветоноса 56,3 см (F_1 Артур) (рисунок 5.15).

ММХ **М1-3**

Рисунок 5.15 – Растения линий ММХ и М1-3 с измененной формой цветка, 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 (таблица 5.7).

Также 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 (таблица 5.7).

Таблица 5.7 – Эффекты специфической комбинационной способности инбредных линий по признаку «Длина соцветия, см»

Линия	**А2-13**	**М1-3**	**Р4-4**	**ММХ-1**	**Б1-12**	**Ж18-9**	**Кт9-5**	**Б6-7**
М1-3	–1.15							
Р4-4	–1.56	–0.94						
ММХ-1	–5.71	**19.06**	**4.57**					
Б1-12	**7.54**	–4.92	–0.50	–1.13				
Ж18-9	**5.40**	–1.01	–2.62	–2.70	–3.25			
Кт9-5	–0.86	–6.76	**1.26**	**–9.20**	**0.10**	–0.22		
Б6-7	**1.85**	–4.93	–0.99	–2.37	**1.88**	**5.91**	**4.61**	
σ^2sij	21.03	76.77	5.65	85.92	16.11	14.97	25.61	15.68
$НСР_{(sp)}$ = 0,37								

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 варианс 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 F_1 гибридов у *Antirrhinum majus*, обусловлено общей комбинационной способностью, влияние которой в 3,5 раза превосходит специфическую комбинационную способность (таблица 5.8).

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 A, B, C (таблица 5.9).

Таблица 5.8 – 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. откл.	63	0,62	–	–

Таблица 5.9 – 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.
A	7	**423,00**	339,94	3,79
A_1	7	174,31	441,38	3,79
B	28	**126,19**	138,14	1,87
B_1	1	2,78	8,72	161,00
B_2	7	74,26	118,15	3,79
B_3	20	150,53	144,34	2,12
C	7	**305,91**	144,11	3,79
D	21	112,73	81,55	2,05
Общая	63	174,65	140,74	1,39

Особенно следует отметить влияние усредненных материнских эффектов (значимость фактора C) 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 нужно собирать раздельно.

При оценке компонентов генетической вариации, видно преобладание доминантных эффектов генов над аддитивными (H_1> D). Величина H_1>H_2 указывает на то, что частоты аллей не равны. Высокое значение показателя $H_2/4H_1$ (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 5.10).

Таблица 5.1.0 – Результаты оценки компонентов генетической вариации по признаку «Длина соцветия, см» родительских линий высокорослого *Antirrhinum majus*

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	$\frac{0,5\ F}{\sqrt{D(H_1-H_2)}}$	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 ± 0,13) поэтому в селекции на данный признак, следует отбирать исходные родительские линии с длинными соцветиями (таблица 5.11).

Таблица 5.12 – Парные коэффициенты корреляции признака «Длина соцветия, см» родительских линий высокорослого *Antirrhinum majus*

Показатель		Коэффициент	Ошибка
1	2		
ОКС	Xrr	**0,83**	0,13
Wr + Vr	Xrr	0,37	**0,48**
Wr + Vr	ОКС	0,11	0,41

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 варианс и ковариас потомств (Wr + Vr) и её ОКС слабая и не достоверная (0,37 и 0,11), что говорит об отсутствии связи и родительские линии с длинными соцветиями будут давать F1 гибриды с длинными соцветиями.

Анализ взаимосвязи варианс и коварианс, в целом, указывает на то, что в контроле признака преобладает неполное доминирование (показатель a = 5,9), а линия регрессиипересекает ось OVr, вне оси ординат (рисунок 5.16).

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) (рисунок 5.16).

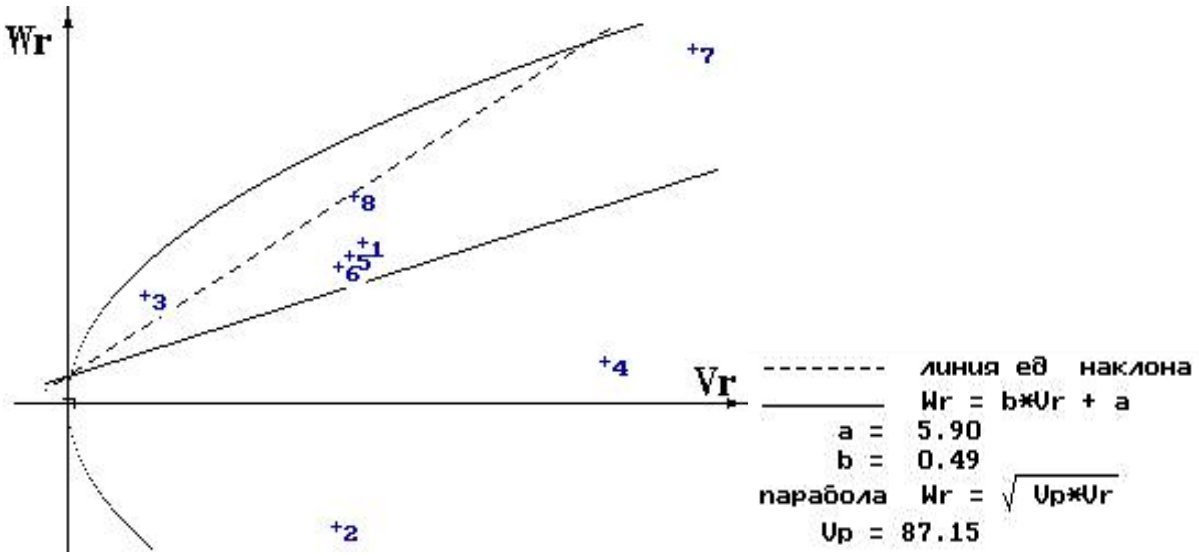


Рисунок 5.16 – График регрессии ковариаций (Wr) и вариаций (Vr) родительских линий высокорослого *Antirrhinum majus* по признаку «Длина соцветия, см»

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 варианс 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 (рисунок 5.16).

У родительских линий присутствуют гены, которые обладают неполным доминированием, причем комплементарное взаимодействие (эпистаз) выражено у них в различной степени. Наибольшую степень взаимодействия наблюдал 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.

Высоким эффектом общей комбинационной способности и наличием специфической комбинационной способности по признаку «Длина соцветия, см» от-

личаются линии Р-4 и А-2, их общая комбинационная способность достаточно велика при использовании, как по отцовской, так и по материнской линии.

Заключение по главе 5

Оптимизирована схема селекционного процесса, предложенная А.В. Крючковым (2005) по созданию F1 гибридов на основе гаметофитной самонесовместимости.

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 сибсов в пределах инбредного потомства. Причем любое полученное в результате опыления сибсов потомство будет самонесовместимой линией. Одновременно с этим проводится оценка комбинационной способности в скрещиваниях с другими самонесовместимыми линиями или сортами, имеющими другой состав аллей гена самонесовместимости.

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, на каждом из которых проанализированы хозяйственные и декоративные признаки и степень самонесовместимости. Затем проведено скрещивание двух самонесовместимых родительских линий по схеме 2-линейных гибридов и получены гибриды F1 на основе гаметофитной самонесовместимости.

Установлен для 20 видов, 4 семейств и всего порядка *Lamiales*, описанный ранее только для семейства *Scrophulariaceae,* механизм однолокусной гаметофитной самонесовместимости, перспективный для дальнейшей селекции на основе самонесовместимости.

Предложена ускоренная схема получения сортовых семян супер-элиты для перекрестноопыляемых культур, которая с успехом может быть применена для размножения инбредных родительских линий и получения новых высокодекоративных сортов у видов порядка *Lamiales*.

На семенную продуктивность изученных видов влияет не только генотип растения и условия среды, но и сроки проведения опыления, проложительность периода от посева до начала созревания семян, полноценность семян.

В результате проведенных диаллельных скрещиваний с последующим анализом по Грифингу и Хейману, выявлены наиболее ценные родительские линии, обладающие рядом хозяйственно ценных и декоративных признаков.

По результатам диаллельного анализа, наибольшим эффектом 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 разница между первой и второй и третьей группами по ОКС существенна ($НСР_{05}$ = 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, как отцовский компонент.

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 измененной формой цветка (М1-3 – махровый, ММХ – актиноморфный), и более крупными размерами, причем взаимное скрещивание М1-3 × ММХ позволило получить гибрид с высотой цветоноса 56,3 см (F_1 Артур).

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

Глава 6 МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ ПРИ СОЗДАНИИ НОВЫХ ПЕРСПЕКТИВНЫХ F_1 ГИБРИДОВ

6.1 Изучение и уточнение хромосомного набора у некоторых декоративных представителей порядка *Lamiales*

Считается что большинство видов и родов культурных растений, по своему происхождению обязаны естественнной полиплоидии, часто в сочетании с естественной гибридизацией. Факторы среды, особенно неблагоприятные, оказывают сильное влияние на микроспорогенез, в результате чего образуются гаметы не с гаплоидным, а с диплоидным набором хромосом.

В литературных источниках описаны хромосомные числа и ряды плоидности для цветковых растений, в том числе для родов и видов порядка *Lamiales*, но для дальнейшей селекционной работы, с применением методов полиплоидии и отдаленной гибридизации, важно их уточнение (Справочник «Хромосомные числа цветковых растений» под ред. З.В. Болховских, 1969).

У 12 видов порядка *Lamiales* изучен и подтвержден хромосомный набор и описаны плоидные ряды (таблица 6.1).

Таблица 6.1. – Хромосомные числа и плоидные ряды у видов порядка *Lamiales*

Род/Вид	Название (латынь)	Набор хромосом, 2n, плоидный ряд	Полученные данные
1	2	3	4
Ангелония	***Angelonia Humb.***	***20***	**–**
А. узколистная	*Angelonia angustifolia* Humb. Et Bonpl.	20	
Антирринум	***Antirrhinum L.***	***16, 18, 32***	**–**
А. большой	*Antirrhinum majus* L.	16, 18, 32	**16, 32**
Азарина	***Asarina Mill.***	***16, 18***	**–**
А. лазящая	*Asarina procumbens* Mill.	18	
Бакопа	***Bacopa Aubl.***	***64***	**–**
Б. раскидистая	*Bacopa diffusa* (Wild. Ex Cham & Schltdl	64	**60, 64**
Хеноринум	***Chaenorrhinum (DS) Reichenb.***	***14, 16, 18***	**–**
Х. галечный	*Chaenorrhinum minus* L.	14	
Диасция	***Diascia Link et Otto***	***16, 18***	**–**
Д. бородчатая	*Diascia barberae* Link et Otto	16	**16**
Наперстянка	***Digitalis L.***	***56, 112, 168***	**–**
Н. пурпурная	*Digitalis purpurea* L.	48	**48, 56**
Льнянка	***Linaria Mill.***	***16, 18, 24, 28, 36, 42, 56***	**–**
Л. цимбаловидная	*Linaria cymbalaria* (L.) Mill.	14	**14**
Л. полевая	*Linaria arvensis* (L.) Desf	12	

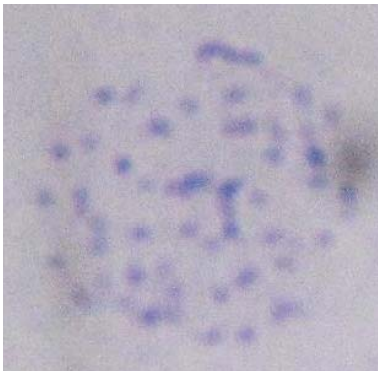
Окончание таблицы 6.1

1	2	3	4
Л. марокканская	*Linaria marrocana* Mill	12	
Мазус	***Mazus Lour***	***38, 104***	**–**
М. стелящийся	*Mazus radicans* (Hook.) Cheesem	104	
М. карликовый	*Mazus pumilo* R. Br.	38	
Мимулюс	***Mimulus L.***	***14, 16, 20, 24, 28, 30, 32, 48, 64, 90, 92***	**–**
М. Бурнетти	*Mimulus cardinalis* Dougl. (Burnettii Hort.)	16	**16, 24**
М. желтый	*Mimulus luteus* L.	60, 62, 64	**62**
М. крапчатый	*Mimulus guttans* DC	16, 28	**28**
Немезия	***Nemesia Vent.***	***18, 20***	–
Н. гибридная	*Nemesia hybrida* Vent.	18	
Н. зобовидная	*Nemesia strumosa* Benth.	18, 20	**18**
Пенстемон	***Penstemon Schmid.***	***16, 30, 32, 40, 48, 64, 96***	**–**
П. наперстянковый	*Penstemon digitalis* Nutt.	96	
П. бородатый	*Penstemon barbatus* (Can.) Roth.	16	**16**
Торения	***Torenia L.***	***16, 18, 20***	**–**
Т. Фуранье	*Torenia Furanierii* L.	18	
Вербаскум	***Verbascum L.***	***30, 32, 36, 48, 64***	**–**
В. густоцветковый	*Verbascum dentiflorum* Hurb.	64	**64**
В. черный	*Verbascum nigrum* L.	30	
В. фиолетовый	*Verbascum phoenicum* L.	32	
Вероника	***Veronica L.***	***14, 16, 18, 24, 28, 30, 32, 34, 36, 40, 42, 44***	**–**
В. колосковая	*Veronica spicata* L.	18	**14, 18**

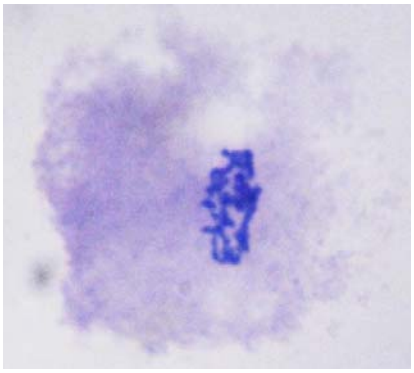
Данный хромосомный анализ проведён с целью подтверждения наличия у изучаемых видов плоидных рядов, особенно изменений, связанных с увеличением целых хромосомных наборов. Так как это имеет прямое отношение к межвидовой гибридизации, как правило, возникают новые гибридные растения (гибридные полиплоиды), обладающие ярко выраженными признаками. Часть таких растений, как правило, стерильна, это связано с нарушениями при расхождении хромосом в мейозе. Аллотетраплоиды и амфидиплоиды получают при помощи колхицина. В исследованиях Г.Д. Карпеченко (1924) получен межродовой капустно-редичный гибрид, содержащий 9 хромосом от редьки и 9 хромосом от капусты, не образующий пыльцы, т.е. стерильный и установлено, что при обработке колхицином у него удваивается число хромосом и восстанавливается фертильность.

Таким образом, плоидные ряды обнаружены и подтверждены у следующих видов: *Antirrhinum majus* (2n = 16, 18, 32); *Bacopa suttera* (2n = 60, 64); *Digitalis purpurea* (2n = 48, 56); *Linaria cymbalaria* (2n = 14), *Mimulus x Burnettii* (2n = 16, 24);

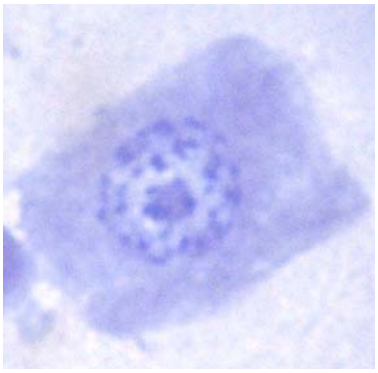
Mimulus luteus (2n = 62, 64), *Mimulus guttans* (2n = 28), *Nemesia strumosa* (2n = 18), *Verbascum dentiflorum* (2n = 64); *Veronica spicata* (2n = 14, 18) (рисунок 6.1).



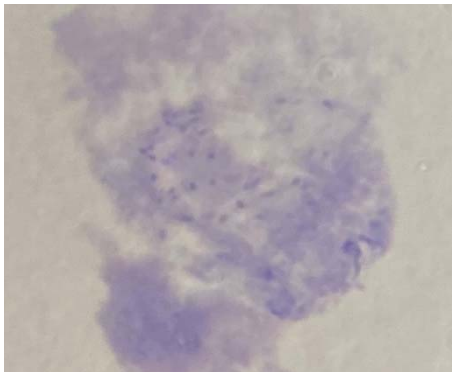
1. Mimulus luteus



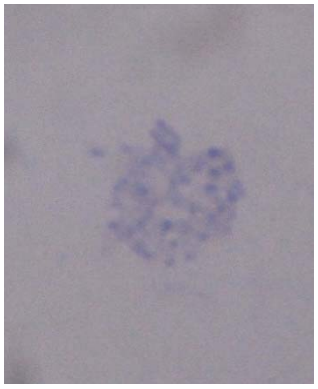
2. *Nemesia strumosa*



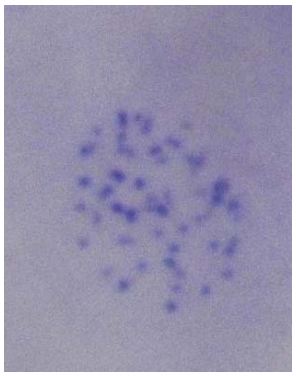
3. *Verbascum dentiflorum*



4. *Digitalis purpurea*



5. *Penstemon barbatus*



6. *Mimulus guttans*

Рисунок 6.1 – Метафазные пластинки видов порядка *Lamiales* (1–6) при подсчёте хромосом

При подсчете хромосом в препаратах, приготовленных методом распластывания клеток, у некоторых видов отмечено небольшое расхождение в пару хромосом. Скорее всего, это связано с тем, что для данного метода проводится мацерация клеток и содержимое метафазной пластинки может растекаться при подсушивании препарата и часть хросом может не визиализироваться в поле зрения микроскопа.

Видов, имеющих одинаковый набор хромосом, или сходные плоидные ряды могут скрещиваться между собой при определенных условиях при получении отдаленных гибридов. Для отдалённой гибридизации у цветочных культур важна разработка методов и способов селекции на основе полиплоидии.

6.2 Полиплоидия. Оптимизация идентификации и получения полипоидов при помощи мутагенов

6.2.1 Получение полиплоидных форм косвенным методом

Большинство ценных сортов и форм у декоративных культур получено методами полиплоидии. Селекцию на повышение плоидности у растений, проводи-

ли с целью получения устойчивых и высокоурожайных сортов, форм и гибридов у культурных растений. Растения с удвоенным набором хромосом характеризуются высокой жизнеспособностью, устойчивостью к болезням и вредителям и более мощным ростом. Такие растения сохранялись и в природе, при неблагоприятных или быстро меняющихся факторах среды, при естественном отборе. Кроме того, они отличались высокой плодовитостью или семенной продуктивностью.

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 – цветок, лист, 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 тетраплодный сорт *Antirrhinum majus* «Махаон» АС № 48030 (рисунок 6.2).

Рисунок 6.2 – Тетраплоидный сорт «Махаон» высокорослого *Antirrhinum majus* (авторы Ханбабаева О.Е., Мамонов Е.В., 2008)

Тетраплоидные сорта у *Antirrhinum majus* представляют собой одно из интересных улучшений этой культуры. Данные растения имеют определенные преимущества и выделяется, как по морфологическим, так и по хозяйственно ценным признакам.

У других изученных видов, так же как у *Antirrhinum majus* отмечено, что тетраплоидные растения отличаются более крупным цветком, мощным ростом и ветвлением, плотными, крупными соцветиями, суженными междоузлиями, реже компактностью. Практически по всем важнейшим хозяйственно ценным признакам тетраплоидные сорта в два раза превосходят, обычные диплоидные.

Поскольку все морфологические изменения связаны с применением колхицина, препарата нарушаещего нормальное деление клеток, разрушающего веретено деления, то в данном исследовании особое внимание уделено подбору фазы роста растений, для проведения обработки, а также необходимой концентрации препарата. В наших предыдущих исследованиях установлено, что оптимальной для обработки является фаза семядольных – первых настоящих листьев. При превышении допустимых концентраций колхицина отмечены сильные выпады 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 определить наличие полиплоидии у растения. Для наглядности эксперимента были взяты сорта и одна инбредная линия *Antirrhinum majus* из различных садовых групп (высокорослый, универсальный, низкий, карликовый), отличающиеся по назначению, высоте, размерам цветка и листа. Обработку растений проводили однократно различными концентрациями водного раствора колхицина в фазу семядольных листьев. В качестве косвенного метода изучения плоидности растений применяли йодное окрашивание устьичных клеток листа и подсчёт хлоропластов в замыкающих клетках устьиц (таблица 6.2).

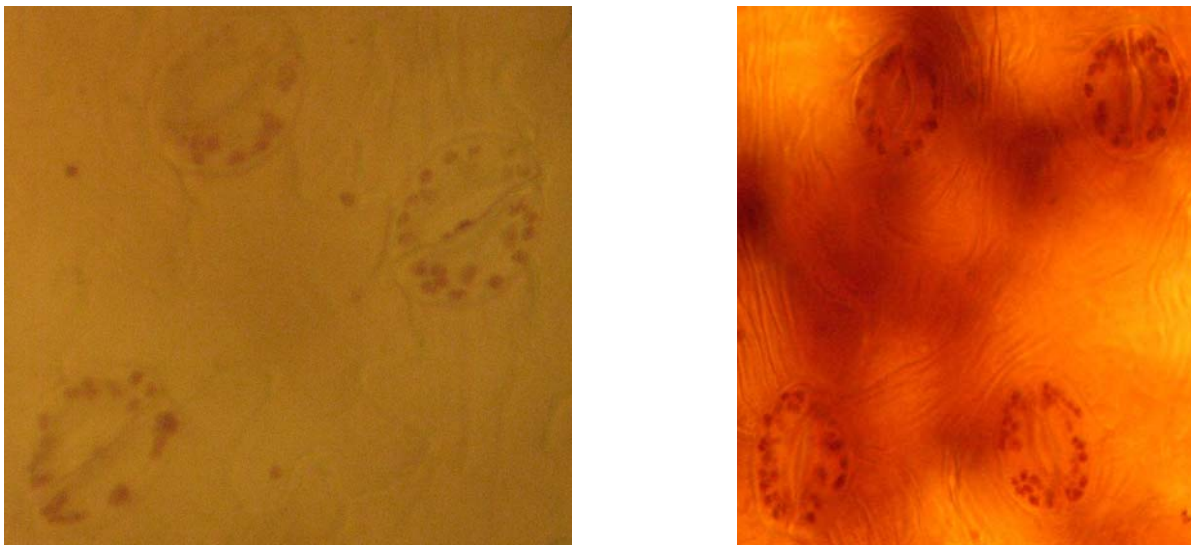
По результатам проведенного двухфакторного дисперсионного анализа установлены доли влияния факторов. Доля влияния генотипа растения (сорта) на число хлоропластов в замыкающих клетках устьиц составило 18 %, концентрации колхицина 29 %, взаимодействие этих факторов – 33 %. На случайные факторы пришлось 20 %. Столь высокая доля случайных факторов связана с малым количеством растений и повторностей в опыте. Следовательно, самое сильное влияние оказывает взаимодействие факторов «Сорт» и «Концентрация колхицина».

Таблица 6.2 –Число хлоропластов в замыкающих клетках устьиц
(по данным Заренковой Е.Г., Ханбабаевой О.Е.)

Вариант	Учётное растение			Среднее по варианту
	1-е	2-е	3-е	
Сорт Клоуны (универсальный)				
Контроль	14,80	15,80	14,00	14,87
0,05 % р-р	15,13	14,97	14,90	15,00
0,01 % р-р	23,57	23,03	23,47	23,36
0,002 % р-р	19,07	18,87	18,90	18,94
Сорт Монарх (высокорослый)				
Контроль	19,90	19,60	18,80	19,43
0,05 % р-р	19,80	18,90	18,77	19,16
0,01 % р-р	20,90	24,00	20,57	21,82
0,002 % р-р	18,83	18,53	19,40	18,92
Сорт Том Тамб (карликовый)				
Контроль	14,27	15,03	14,80	14,70
0,05 % р-р	14,33	15,00	18,47	15,93
0,01 % р-р	18,80	17,60	18,93	18,44
0,002 % р-р	23,15	23,06	15,21	20,47
Инбредная линия Лз-Пл (низкий)				
Контроль	16,80	17,03	16,40	16,74
0,05 % р-р	23,00	20,79	25,07	22,95
0,01 % р-р	20,80	20,37	20,43	20,53
0,002 % р-р	19,39	23,50	29,97	24,29
Результаты				
Источник вариации				$НСР_{05}$
Фактор А (Сорт)				1,06
Фактор В (Концентрация колхицина)				1,06
Взаимодействие факторов А×В				2,54

Сильное изменение числа хлоропластов, в сторону увеличения, отмечено у высокорослого сорта *Antirrhinum majus* «Монарх» и универсального «Клоуны», при концентрации колхицина – 0,01 %, во втором варианте. При концентрации 0,002 %, визуальных отличий, а также увеличения числа хлоропластов в замыкающих клетках устьиц не отмечено. У карликового сорта «Том Тамб» и низкорослой линии Лз-Пл, наоборот, максимальное увеличение числа хлоропластов в замыкающих клетках устьиц отмечено в третьем варианте, при 0,002 % концентрации колхицина (рисунок 6.3).

На рисунке 6.3, видно двухкратное увеличение числа хлоропластов (14 справа и 28 слева) в замыкающих клетках устьиц. Хотя визуально, по внешним признакам, у низких и карликовых сортов очень затруднительно определить наличие полиплоидии.



а б

Рисунок 6.3 – Хлоропласты в замыкающих клетках устьиц у карликового сорта *Antirrhinum majus* «Том Тамб»: (а – контроль без обработки; б – концентрация раствора колхицина 0,002 %)

Низкорослая линия – Лз-Пл, пестролистность которой обусловлена наличием вируса пестролистности, существенно отличалась от всех изучаемых сортов. Увеличение числа хлоропластов в клетках устьиц отмечено при всех концентрациях раствора колхицина. Самое сильное изменение в замыкающих клетках устьиц отмечено у вариантов, обработанных 0,05 % и 0,002 % концентрациями

Поскольку обработанные и контрольные растения были высажены в условиях открытого грунта, то проводены наблюдения на предмет выпадов растений от чрезмерной концентрации колхицина (рисунок 6.4).

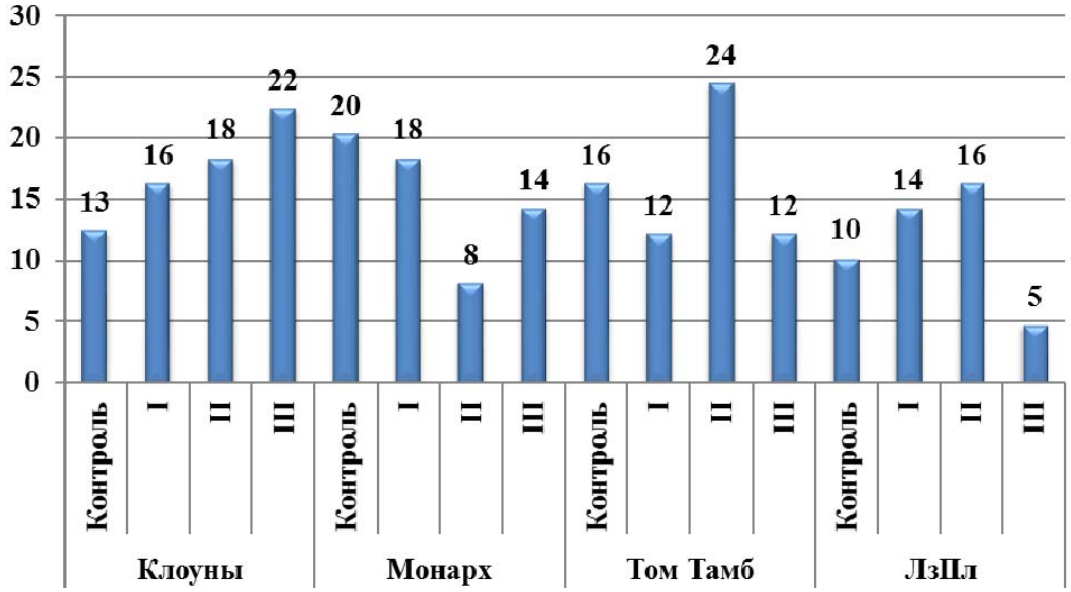


Рисунок 6.4 – Выпады растений у изучаемых сортов *Antirrhinum majus* через 100 суток после обработки растворами колхицина, % (концентрация I – 0,05 % р-р; концентрация II – 0,01 % р-р; концентрация III – 0,002 % р-р)

Как видно из рисунка 6.4 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 небольшие концентрации колхицина иногда стимулируют рост растений. У карликовых сортов результаты более однородны: наиболее губительной для растений оказалась 0,01 % концентрация колхицина. Но, для сорта Том Тамб остальные концентрации оказали стимулирующее воздействие, в то время как у линии Лз-Пл, 0,05 % концентрация угнетала практически все растения, а при концентрации колхицина – 0,002 % выпады отсутствовали (рисунок 6.5).

Рисунок 6.5 – Растения *Antirrhinum majus* линии Лз-Пл после обработки 0,002%-м раствором колхицина

Применяемые концентрации колхицина для сильного угнетения растений слишком малы, поэтому значительная часть выпадов началась спустя 3–4 недели у слаборослых растений и через 4–6 недель у среднерослых и высоких.

Следовательно, при однократной обработке, в стадии семядольных листьев, колхицин имеет длительное последействие.

Установлено достоверное влияние концентрации раствора колхицина и генотипа растения на количество хлоропластов в замыкающих клетках устьиц. Наибольшее влияние на количество хлоропластов в замыкающих клетках устьиц в

листьях оказывает взаимодействие факторов «Сорт» и «Концентрация колхицина» (доля влияния составила 33 %) и сама концентрация колхицина (доля влияния 29 %). Для карликовых сортов наиболее губительной для растений оказалась 0,01 % концентрация колхицина, у высокорослого сорта Монарх – 0,05 %.

С обработанных растений было получено первое генеративное потомство и по нему проведён анализ наличия полиплоидии у потомства. Анализ потомства проводили визуально на участке испытаний в условиях открытого грунта. Семена, собранные с четырёх сортов, высевали в теплице по стандартной агротехнике. Затем по 100 растений каждого сорта и одной инбредной линии высадили в условиях открытого грунта и провели визуальную оценку потомства (таблица 6.3).

Таблица 6.3 – Анализ генеративного потомства растений сортов *Antirrihinum majus*, имеющих визуальные признаки полиплоидии, %

Сорта	Кол-во растений, штук	% растений с видимыми признаками полиплоидии	% растений без видимых признаков полиплоидии
Монарх	100	57	43
Клоуны	100	48	52
Том Тамб	100	18	82
Линия ЛзПл	100	11	89

В условиях открытого грунта проводили отбор, предположительно плоидных растений по визуальным признакам. Это значительно сокращает работу селекционера, достаточно трудоёмкий приём определения плоидности прямым методом путём подсчёта хромосом. Наибольшее число растений с видимыми признаками полиплоидии, чаще всего это крупный цветок, лист и компактность растений, отмечено у сорта Монарх (57 %). У растений из групп низкие и карликовые сложно установить наличие плоидности визуально, поскольку размеры цветка и листа практически не различаются у диплоидных и полиплоидных растений.

6.2.2 Получение полиплоидных форм прямым методом

Прямой метод анализа наличия полиплоидии является самым достоверным. Он заключается в подсчете хромосом (изучении кариотипа) в метафазных пластинках молодых корешков обработанных растений (активных точек роста). Для данного анализаприменяли способ замачивания и проращивания семян в растворе колхицина.

Для исследования взяли три высокорослых срезочных сорта *Antirrhinum majus*, отечественной селекции: Рубин, Снежинка, Канарейка. Для опытов не использовали гетерозисные гибриды, так как при проведении визуальной оценки, эффект гетерозиса может помешать выявлению полиплоидии. Агротехника выращивания рассады и растений в окрытом грунте – стандартная. Обработку опытных растений проводили в фазу семядольных листьев, путем опрыскивания, водным раствором колхицина в семи концентрациях, %: 0,05; 0,1; 0,2; 0,3; 0,4; 0,5; 1 (маточный раствор).

На начальном этапе, проводили визиальный осмотр обработанных и контрольных растений, для выявления видимых признаков полиплоидии: мощный рост; кустистость; карликовость, связанная с укорочением междоузлий; удлинение цветоноса; изменение окраски; изменение формы и размера цветка; угнетение роста; пожелтение побегов и листьев; отсутствие цветения. Затем проводили общий подсчёт числа выявленных визуальных отклонений от контроля (таблица 6.4).

Таблица 6.4 – Наличие признаков у трёх сортов Antirrhinum majus, коррелирующих с уровнем плоидности, после обработки растворами колхицина в фазе семядольных листьев

Сорт – концентрация р-ра, %	Мощность габитуса	Кустистость	Укорачивание междоузлий	Удлинение цветоноса	Изменение окраски	Изменение формы цветка	Укрупнение цветка	Всего признаков
Снежинка								
I – 0,05	+			+		+		3
II – 0,1	+						+	2
III – 0,2	+	+	+	+			+	5
IV – 0,3	+	+		+			+	4
V – 0,4	+			+				2
VI – 0,5				+			+	2
VII – 1		+					+	2
Рубин								
I – 0,05				+	+			2
II – 0,1						+	+	2
III – 0,2	+	+	+		+	+	+	6
IV – 0,3		+		+	+	+		4
V – 0,4	+	+			+			3
VI – 0,5	+		+		+	+		4
VII – 1		+	+		+			3
Канарейка								
I – 0,05	+	+	+					3
II – 0,1	+	+					+	3
III – 0,2	+	+		+		+	+	5
IV – 0,3	+			+		+	+	4
V – 0,4	+		+			+		3
VI – 0,5			+				+	2
VII – 1	+			+			+	3

Исходя из данных таблицы 6.4 можно сделать вывод, что на всех трех сортах наибольшее количество признаков, коррелирующих с уровнем плоидности, наблюдали после обработки раствором колхицина с концентрацией – 0,2 %. При определении визуальных изменений, выделили их общее колиство равное 4 или 5, как предварительное, и предположили о наличии плоидности, при данной концентрации. 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, по-видимому, 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). Ниже приведена гистограмма распределения количества, предварительно полиплоидных, растений *Antirrhinum majus* по сортам и концентрациям (рисунок 6.6).

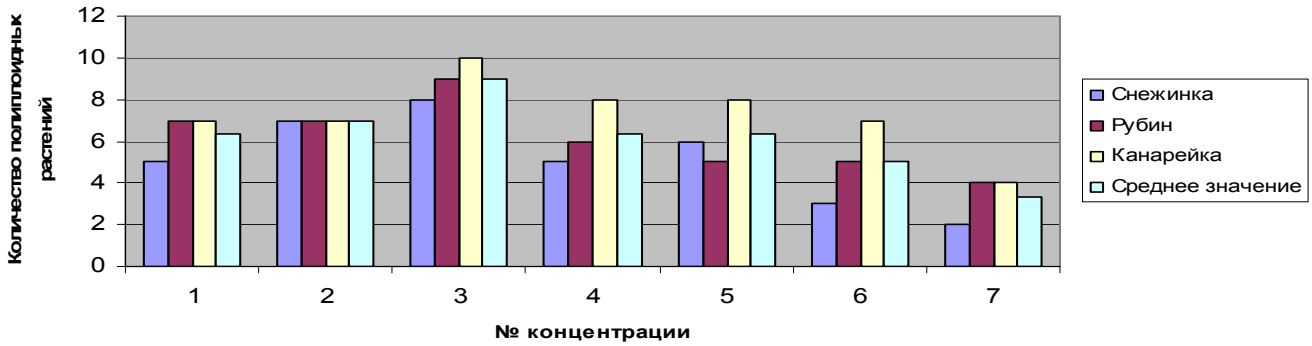


Рисунок 6.6 – Число растений *Antirrhinum majus* с видимыми признаками плоидности в зависимости от концентрации водного раствора колхицина

После обработки раствором колхицина, особенно в высокой концентрации (маточный раствор) наступает гибель 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 (рисунок 6.7).

Поскольку целью исследования было изучить не только влияние концентраций колхицина на проявление полиплоидии, но и оптимальную фазу и крат-

ность обработки, то в дальнейшем была проведена следующая обработка в фазе четырёх настоящих листьев.

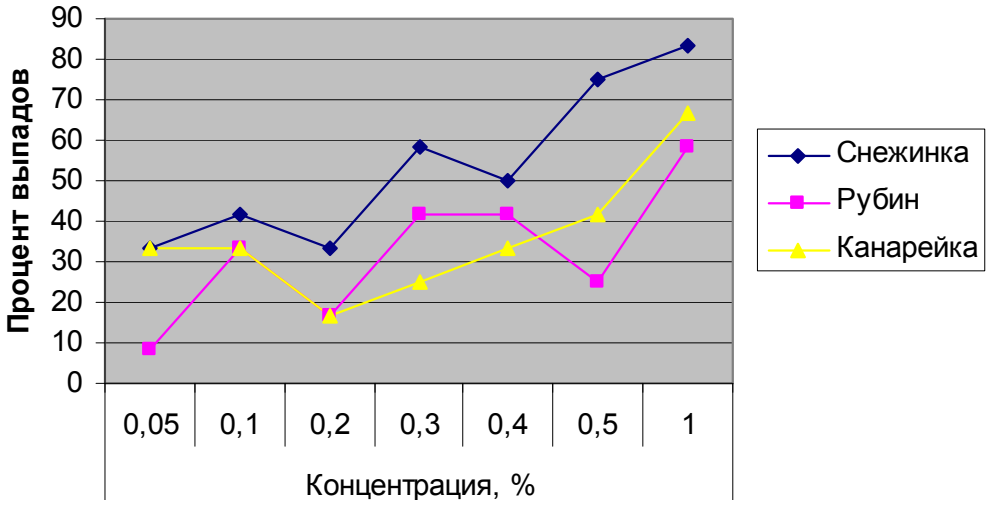


Рисунок 6.7 – Число выпадов учетных растений *Antirrhinum majus* по трём сортам после обработки водным раствором колхицина в концентрациях от 0,05 до 1 %

Для этого использовали пять концентраций раствора колхицина, %: 0,05; 0,1; 0,2; 0,3; 0,4; 0,5, исключив 1%-й маточный раствор. По аналогии с предыдущим опытом, проводили визуальную оценку обработанных растений, в условиях открытого грунта, в сравнении с контрольными растениями без обработки (таблица 6.5).

Таблица 6.5 – Наличие признаков у двух сортов высокорослого *Antirrhinum majus*, коррелирующих с уровнем плоидности, после обработки растворами колхицина в фазе 4 настоящих листьев

Сорт / концентрация, %	Мощность	Кустистость	Укорачив. междоузлий	Удлинение цветоноса	Изменение окраски	Изменение формы цветка	Укрупнение цветка	Всего признаков
Снежинка								
I–0,05				+			+	**2**
II–0,1	+	+		+			+	**3**
III–0,2	+	+		+			+	**3**
IV–0,3	+			+			+	**3**
V–0,4	+			+				**2**
Рубин								
I–0,05							+	**1**
II–0,1					+	+	+	**3**
III–0,2	+					+	+	**3**
IV–0,3	+				+		+	**3**
V–0,4			+			+		**2**

У двух изученных сортов уменьшилось число визуально определяемых отклонений в развитии до 3. Максимальное число изменений отмечено при концентрациях от 0,1 до 0,3 %. Полученные данные подтверждают информацию о том,

что в стадии взрослых растений, восприимчивость к опрыскиванию раствором колхицина у растений снижается. Поэтому оптимальной считается однократная обработка и фаза семядольных листьев (рисунок 6.8).

Рисунок 6.8 – Всходы *Antirrhinum majus*. Фаза развития сеянцев – «семядольные листья»

В связи с обзорными работами, посвященными влиянию кратности обработок растений, в различных фазах роста, изучено влияние двухкратной обработки на примере двух высокорослых сортов *Antirrhinum majus* – Рубин и Снежинка. Повторная обработка проведена в фазу четырёх настоящих листьев (рисунок 6.9).

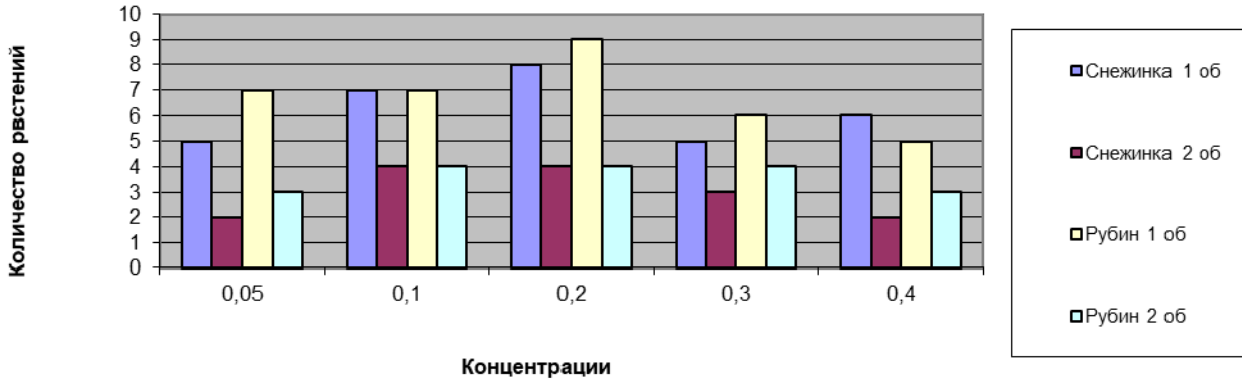


Рисунок 6.9 –Число полиплоидных растений у двух сортов *Antirrhinum majus* после двух обработок водным раствором колхицина в концентрациях: 0,05; 0,1; 0,2; 0,3; 0,4 % (оценка проведена по визуальным признакам)

У двух изученных сортов Рубин и Снежинка повторая обработка привела к образованию 2–3 растений с нужными признаками, по всем изученным концентрациям, в то время как при первой обработке, в среднем отмечено по 7–9 растений с искомыми признаками. Максимальное число предположительно плоидных растений после первой обработки отмечено у сорта Снежинка, при концентрации водного раствора колхицина – 0,2 %, (9 растений) и сорта Рубин

при той же концентрации (8 растений). Исходя из полученных данных, можно сделать вывод, что повторная обработка в фазу четырёх настоящих листьев оказалась малоэффективной.

В литературных данных у зарубежных авторов указано, что при замачивании семян перед посевом, в растворе колхицина на несколько часов, увеличивается вероятность получения полиплоидных растений. Семена *Antirrhinum majus* трёх высокорослых сортов: Канарейка, Рубин, Снежинка, замочили в водном (0,5 %) растворе колхицина в чашках Петри на 1, 2, 3 часа, с концентрацией. Агротехника выращивания растений из обработанных семян стандартная. Затем произвели подсчет возможно полиплоидных растений, по перечисленным выше признакам (таблица 6.6).

Таблица 6.6 – Результаты замачивания семян в 0,5%-м водном растворе колхицина у трёх изучаемых сортов *Antirrhinum majus* с признаками плоидности, %

Сорт	Всего, растений, штук	Экспозиция, час		
		1	2	3
Снежинка	100	17	33	0
Рубин	100	17	33	33
Канарейка	100	0	33	17

Исходя из полученных данных, можно сделать вывод, что 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 при всех концетрациях дало неплохие результаты.

При более высоких концентрациях для замачивания семян, отмечены сильные выпады до 100 % растений. Впоследствии этого, проводили однократную обработку растений в фазе семядольных листьев, а затем просматривали корешки у проростков этих растений, на предмет наличия плоидности.

Чуть позже, исследование влияния обработки водным раствором колхицина было повторено на других сортах, с оценкой доли влияния (%) такого важного фактора, как Генотип растения (Сорт), для того чтобы удостоверится, что не только концентрация колхицина и фаза обработки существненно влияют на изменение плоидности у растений.

В исследовании приняли участие четыре сорта *Antirrhinum majus* из разных садовых групп: универсальные сорта Цвет Сакуры и Клоуны, карликовый сорт «Том Тамб», высокорослый сорт Монарх. Оценивали изменение размеров цветка (ширина, см) у опытных растений. Обработку растений проводили в стадии семядольных листьев, водным раствором колхицина с концентрацией 0,01 % (рисунок 6.10).

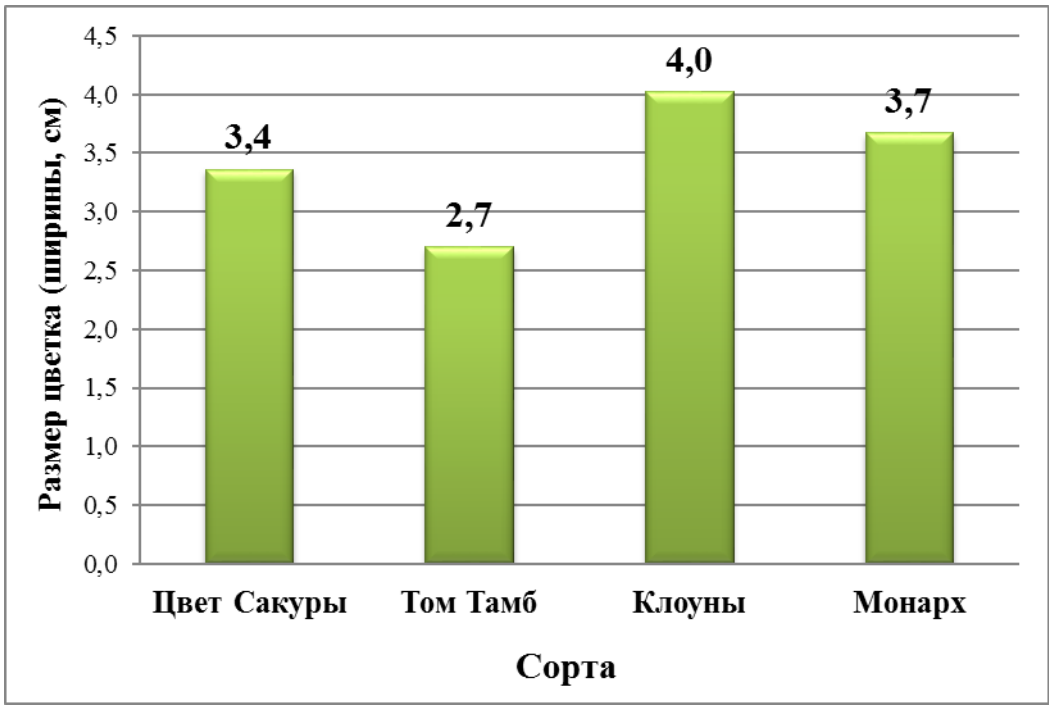


Рисунок 6.10 – Групповые средние об изменении размеров цветка (ширина, см) у четырёх сортов *Antirrhinum majus* (НСР $_{05}$ = 0,26)

На рисунке 6.10 приведены групповые средние, подтверждающие достоверное различие между размерами цветка (ширина, см) у четырёх сортов из различных высотных садовых групп *Antirrhinum majus*. По результатам однофакторного дисперсионного анализа, установлено достоверное влияние генотипа растения (сорта) на изменение размеров цветка (таблица 6.7, рисунок 6.11).

Таблица 6.7 – Результаты однофакторного диперсионного анализа данных об изменении размеров цветка (ширины, см) у четырёх сортов *Antirrhinum majus*

Источник вариации	**SS**	**df**	**ms**	**σ^2**	**F_A**	**F_{05}**	**F_{01}**	**p^{in} %**	**HCP_{05}**
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**	**0,260**
Случайная	1,68	36	0,05	0,05				**13**	

Установленно достоверное влияние сорта на изменение размеров цветка (ширины, см) у сортов *Antirrhinum majus* в зависимости от обработки водным рас-

твором 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 отличаются друг от друга.

Затем было изучено, как повлияла обработка на изменение высоты растений (см) у четырёх сортов *Antirrhinum majus* (рисунок 6.11).

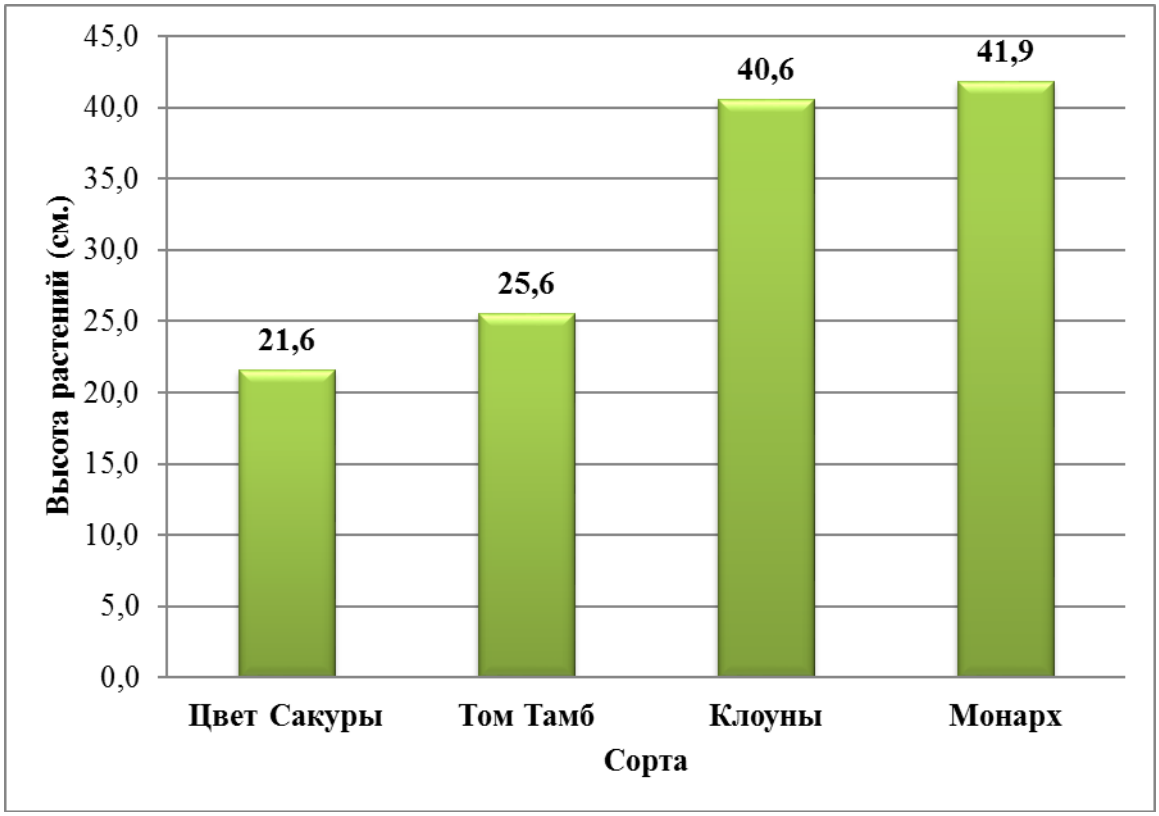


Рисунок 6.11 – Групповые средние об изменении высоты растений, см у четырёх сортов *Antirrhinum majus* (НСР $_{05}$=2,19)

Таблица 6.8 – Результаты однофакторного дисперсионного анализа данных об изменении высоты растений у сортов *Antirrhinum majus* в зависимости от обработки водным раствором колхицина, 0,01 % концентрации

Источник вариации	SS	df	ms	σ^2	F_A	F_{05}	F_{01}	p^{in} %	$НСР_{05}$
Общая	3319,81	39		106,34				100	
Фактор А (Генотип = Сорт)	3200,20	3	1066,73	3,32	67,34	2,88	4,40	**97**	**2,190**
Случайная	119,60	36	3,32	109,66				**3**	

Установленно достоверное влияние генотипа растения (сорта) на изменение высоты растений у четырёх изученных сортов *Antirrhinum majus* в зависимости от обработки водным раствором колхицина, 0,01 % концентрации Доля влияния исследуемого фактора составила 97 %, доля влияния случайных отклонений 3 %.

Максимальное изменение высоты растений *Antirrhinum majus* наблюдали у сорта Монарх (41,9 см), минимальное у сорта Цвет Сакуры (21,6 см). Все сорта *Antirrhinum majus*, за исключением пары Монарх и Клоуны, достоверно отличались по высоте друг от друга (НСР $_{05}$=2,19).

Для точного установления наличия полиплоидности применяют прямой метод подсчета хромосом в делящихся клетках корневой меристемы. В литературе описано несколько вариантов данного метода. Подробное их описание приведено в Главе 2, подразделе Методика. В качестве усовершенствованого метода был применен четвёртый вариант. Исходя из результатов предыдущих опытов, проростки с длиной корешка до 0,5 см из семян с растений, обработанных колхицином, помещали на сутки в фиксатор Карнуа 3:1, затем на сутки в квасцы и после этого окрашивали в 3 % растворе ацетокармина, в течение суток при комнатной температуре. От обработанных таким образом корешков, отрезали корневые меристемы и просматривали препараты в 45 % уксусной кислоте. При окраске данным методом хромосомы хорошо видны, и удалось подсчитать их число. У изученных диплоидных сортов хромосомный набор был 2n = 16, у наблюдаемых обработанных образцов – тетраплоидным (2n = 4x = 32) (рисунок 6.12).

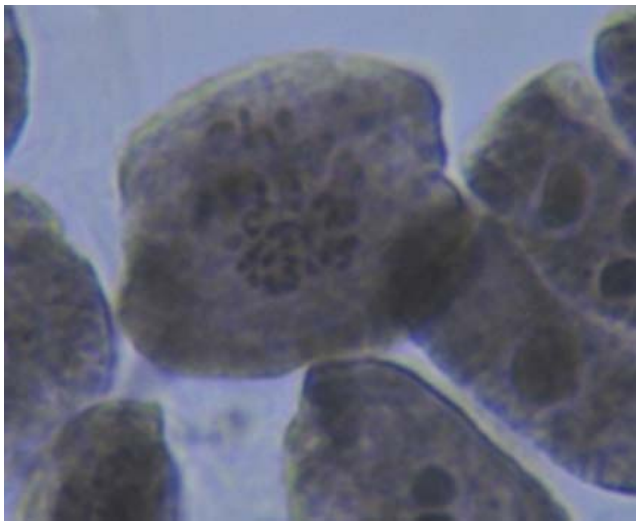


Рисунок 6.12 – Тетраплоидное растение *Antirrhinum majus* (2n = 4x = 32)

За годы исследований, было получено несколько тетраплоидных растений *Antirrhinum majus,* из их потомства отобраны также тетраплоидные растения (кандидаты в сорта), для передачи их на Госсортрегистрацию.

Тетраплоидные сорта *Antirrhinum majus*, по своим декоративным и хозяйственно ценным качествам не уступают гетерозисным гибридам, а по не которым

показателям, даже превосходят их по некоторым признакам: размер цветка, интенсивность окраски, сильный аромат. В плане селекционной работы, они более просты в поддержании и размножении (рисунок 6.13).

а б

Рисунок 6.13 – Универсальные тетраплоидные сорта *Antirrhinum majus* (кандидаты в сорта): а – «Тетра Махаон ТСХА»; б – «Тетра Рубин ТСХА»

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 некоторых растений и значимому снижению высоты растений, укрупнению размеров цветка по сравнению с контролем.

Установлено, что наибольшее количество растений с ярко выраженными визуальными признаками полиплоидности наблюдается при обработке растений раствором колхицина в концентрациях 0,2 и 0,3 %.

Оптимальной фазой для обработки раствором колхицина является фаза семядольных листьев, причем однократная. Повторные обработки оказались малоэффективными, а в некоторых случаях даже губительными для растений.

Замачивание семян в растворе колхицина с длительностью экспозиции 1–4 часа приводит к большому проценту гибели растений.

Для карликовых сортов наиболее губительной для растений оказалась 0,01 % концентрация колхицина. У среднерослого сорта Клоуны максимальные выпады были при 0,002 % концентрации, у сорта Монарх при 0,05 % через 40–90 дней выращивания.

Установлена возможность определения плоидности у обработанных растений прямым цитологическим методом, а также подтверждено, что в результате обработки водным раствором колхицина, получены тетраплоидные растения.

6.3 Новые селекционные формы, выделенные в результате исследования

Мутации у растений являются движущим фактором в получении новых оригинальных форм и сортов. Они могут быть как спонтанными, так и индуцированными человеком, например воздействием специальными веществами (мутагенами), специальным излучением, радиоактивными волнами и т. п. По внешним признакам, чаще всего визуально, наблюдались доминантные мутации, которые встречались у гетерозиготных растений, реже рецессивные, которые характерны для гомозиготных растений.

Некоторые авторы выделяют хромосомные мутации, относя их к спонтанными, они возникают в соматических клетках растений и сохраняются в потомстве при семенном и вегетативном размножении.

Поскольку самым удобным объектом для изучения вопроса о том, как именно проявляются спонтанные мутации при семенном размножении, является *Antirrhinum majus*, то данный блок исследований проводили в основном, на нём и других культурах, характеризующихся крупным цветком: *Digitalis purpurea, Penstemom hartwegii, Asarina scandens, Mimulus hybridus*. Последний вид характеризуется высокой степенью проявления спонтанных мутаций и многие из которых привели к появлению новых видов (*Mimulus x hybridus, Mimulus x bernetti*).

У *Antirrhinum majus* на 1000 высеянных растений, встречается от 10 до 20 растений с предположительно спонтанными мутациями, из них только 1–3 растения могут быть перспективно оригинальны, если подтвердится 100 % наследование интересующего признака в семенном потомстве.

В результате проведенных исследований, определён маркерный признак «Антоциановой окраски семядольных листьев сеянцев», помогающий определить окраску цветка, у ещё не цветущих растений. Данная окраска приводит к образованию цветков красной, пурпурной и тёмно пурпурной окраски, при её отсутствии окраска цветка может быть белой или жёлтой. Данный маркерный признак оптимально применять у культур с продолжительным периодом выращивания у родов (*Penstemon, Antirrhinum, Asarina, Digitalis*), до цветения 60 дней и более, для выбраковки растений по окраске цветка (рисунок 6.14а, б, в).

Рисунок 6.14а – Сеянцы *Antirrhinum majus*, антоциановая окраска семядольных листьев

Рисунок 6.14б – Рассада *Antirrhinum majus*, возраст 6 недель, антоциановая окраска взрослых листьев

Рисунок 6.14в – Рассада *Antirrhinum majus*, возраст 6 недель, без антоциановой окраски листьев

Интересная спонтанная мутация у *Antirrhinum majus*, была отобрана в 2004 году и впоследствии зарегистрирована как сорт «Рубиновая звезда» (авторы О.Е. Ханбабаева, Е.В. Мамонов, 2007). В норме цветки большинства представителей порядка *Lamiales* – зигоморфные. За образование зигоморфного цветка отвечает ген *Cycloidea*^{Radiales} *(CYC)*, влияющий на верхнюю (ближнюю к главной оси) тычинку, превращая ее в стаминодий, модифицирующий развитие лепестков. При повреждении генов А – класса, большая часть лепестков превращается в тычинки, что приводит к образованию уродливых цветков с низкой декоративностью. У мутантных форм при мутации CYC цветок становится радиально-симметричным, все тычинки одинаково хорошо развиты.

Ниже приведена фотофиксация наиболее интересных выделенных и отобранных форм у *Antirrhinum majus* со спонтанными мутациями (рисунок 6.15а–и).

Рисунок 6.15а – Универсальный сорт Рубиновая звезда
(оригинатор ФГБОУ ВПО РГАУ-МСХА, авторы О.Е. Ханбабаева, Е.В. Мамонов, 2007 год)

Рисунок 6.15б – Карликовая линия ММХ-Ж7
с махровым жёлтым цветком, фертильная

Рисунок 6.15в – Линия ММХ-ОР-1 с махровым
розово-оранжевым цветком, фертильная

Рисунок 6.15г – Фасциация (сростание) у высокорослого сорта «Снежинка»,
стерильная форма (побег, соцветие)

Рисунок 6.15д – Гаплоидная карликовая розовоцветковая форма, стерильная

Рисунок 6.15е – Пестролепестная инбредная линия БИЗ-11, универсального назначения, фертильная

Рисунок 6.15ж – Низкорослый сорт «ЦВЕТ САКУРЫ» (оригинатор ФГБОУ ВПО РГАУ-МСХА, авторы Ханбабаева О.Е., Заренкова Е.Г., 2012 год)

Рисунок 6.15з – Карликовая линия КР-8, фертильная

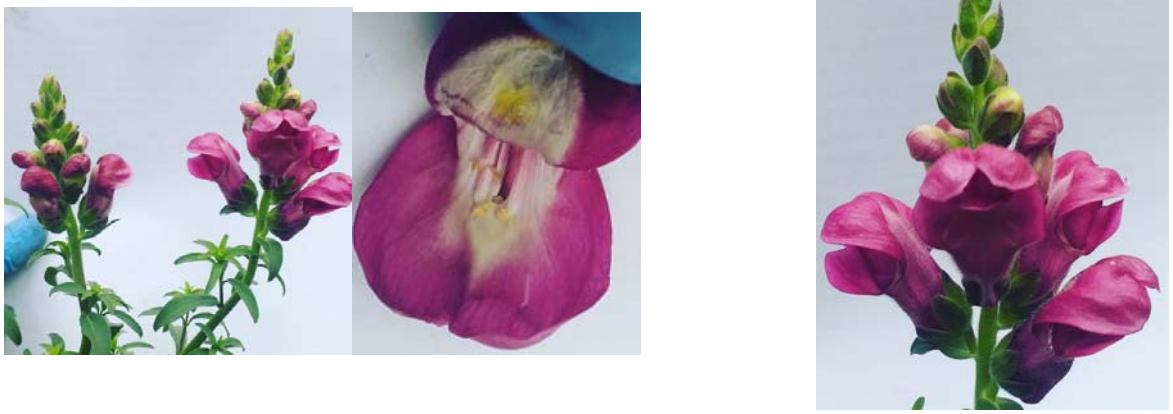


Рисунок 6.15и – Высокорослая инбредная линия ВР-5, срезочного назначения, фертильная

Таким образом, без применения специальных химических веществ и других способов воздействия на растения, на примере модельного объекта – *Antirrhinum majus*, путём простого отбора некоторых сеянцев, предположительно имеющих спонтанную мутацию, возможно получение новых оригинальных сортов.

6.4 Отдаленная гибридизация

В главе 4 исследования подробно изложены вопросы хранения пыльцы и её жизнеспособности, в связи длительным хранением и дальнейшим применением в отдалённой гибридизации.

В условиях средней полосы, у большинства изученных видов, цветение начинается в начале июля и продолжается до конца августа, но есть виды, например *Digitalis purpurea* с раннелетним окончанием цветения или *Asarina scandens*, зацветающая в конце июля – начале августа, *Penstemon Hartwegii*, начинающий цвести в конце августа – начале сентября. Поэтому для этих видов применяют длительное хранение предварительно собранной и высушенной пыльцы в бумажных пакетах или эксикаторе.

В отдалённой гибридизации выделяют два направления – межвидовая и межродовая гибридизация. Межвидовая гибридизация, иногда происходит естественным путём, в природных условиях и даёт начало образованию новых видов, например виды рода *Mimulus* успешно скрещиваются между собой, если совпадает ареал их произрастания и сроки цветения.

Результаты межвидовой гибридизации приведены на примере четырёх видов рода *Mimulus*: *M. x burnetti, M. lutea, M. cardinalis, M. grandiflora.*

Проведены прямые и обратные скрещивания по диаллельной схеме 4Х4. Знаком «плюс» отмечены успешные скрещивания и завязавшиеся коробочки с семенами, знаком «минус» отмечены коробочки без семян. Через год из полученных семян выращено гибридное потомство и проведна оценка жизнеспособности пыльцы: S – стерильная комбинация (коробочка образовалась, но в ней отсутствуют семена); F – фертильная комбинация (полноценная коробочка с семенами). Затем у полученного семенного потомства проводили оценку фертильности пыльцы (таблица 6.9).

Таблица 6.9 – Результаты межвидовой гибридизации среди видов рода *Mimulus* по схеме диаллельных скрещиваний (4×4), (2021–2020 годы)

♀ \ ♂	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. Виды рода Мимулюс: МБ – М. Бурнетти; МЖ – М. жёлтый; МК-1 – М. крапчатый; МК-2 – М. крупноцветковый.

Комбинации скрещиваний, у которых не оразовалось 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 6.16).

По результам прямых и обратных диаллельных скрещиваний получено пять фертильных межвидовых гибридов (F_1МЖХМК-2; F_1МК-1ХМЖ; F_1МБХМК-1; F_1МЖХМБ-1; F_1МБХМЖ), которые приняли участие в дальнейших комплексных испытаниях. Фертильнсть пыльцы определяли ацетокарминовым методом (рисунок 6.17).

Остальные комбинации оказались в последствии стерильными, то есть не образующие пыльцы (МК-2 × МБ; МК-2 × МК-1; МК-1 × МК-2). В четырёх случаях опыление не произошло, и коробочки не завязались (МК-1 × МБ; МК-2 × МЖ; МЖ × МК-1; МБ × МК-2), данные скрещивания из дальнейших исследований были исключены, как неперспективные (рисунок 6.18).

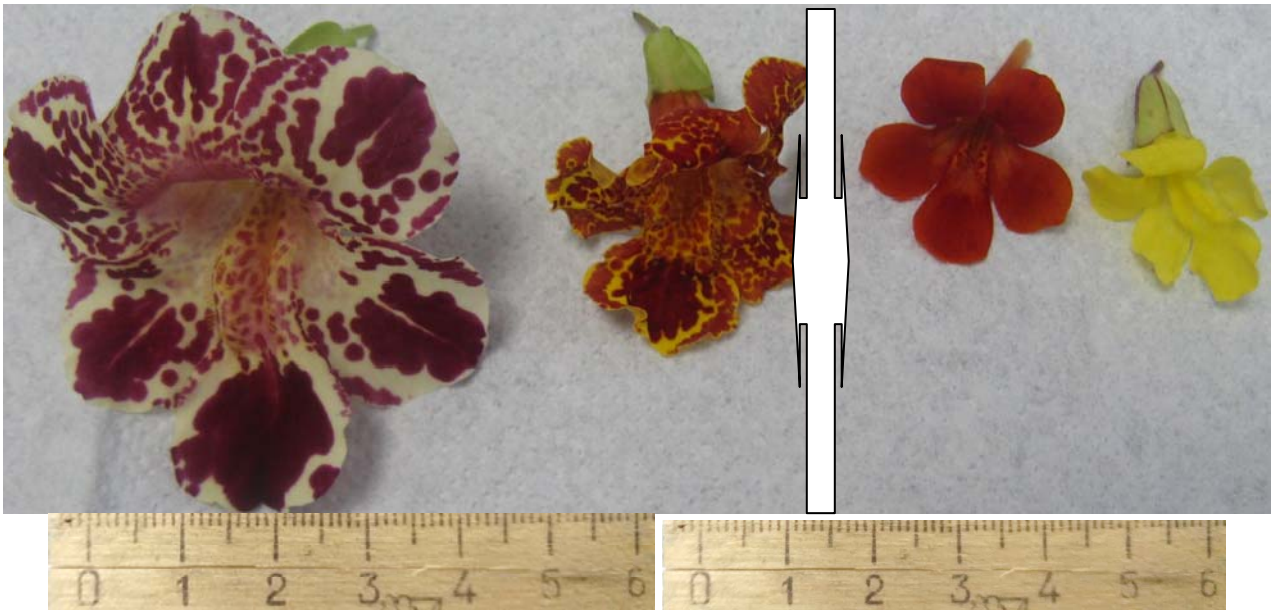


Рисунок 6.16 – Цветок гибридных сеянцев видов рода *Mimulus* (слева), исходные родительские виды (справа)

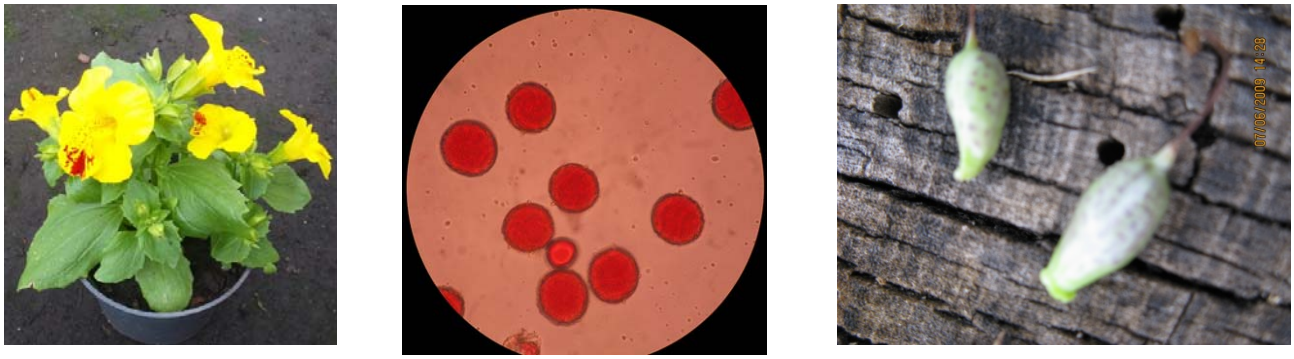


Рисунок 6.17 – Внешний вид межвидового гибрида *M. luteus и M. cardinalis*, фертильная пыльца, коробочки с семенами

F_1МЖХМК-2

M. luteus

M. cardinalis сорт Леопард

F_1МБХМК-1

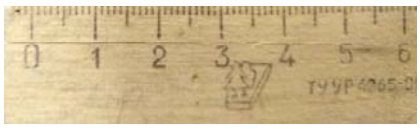
M. x burnetti

M. cardinalis

F_1МК-1ХМЖ

M. x burnetti

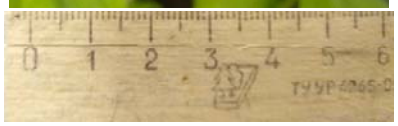
M. luteus



F_1МЖХМБ-1

M. luteus

M. cardinalis
сорт Леопард



F_1МБХМЖ

M. cardinalis сорт Леопард

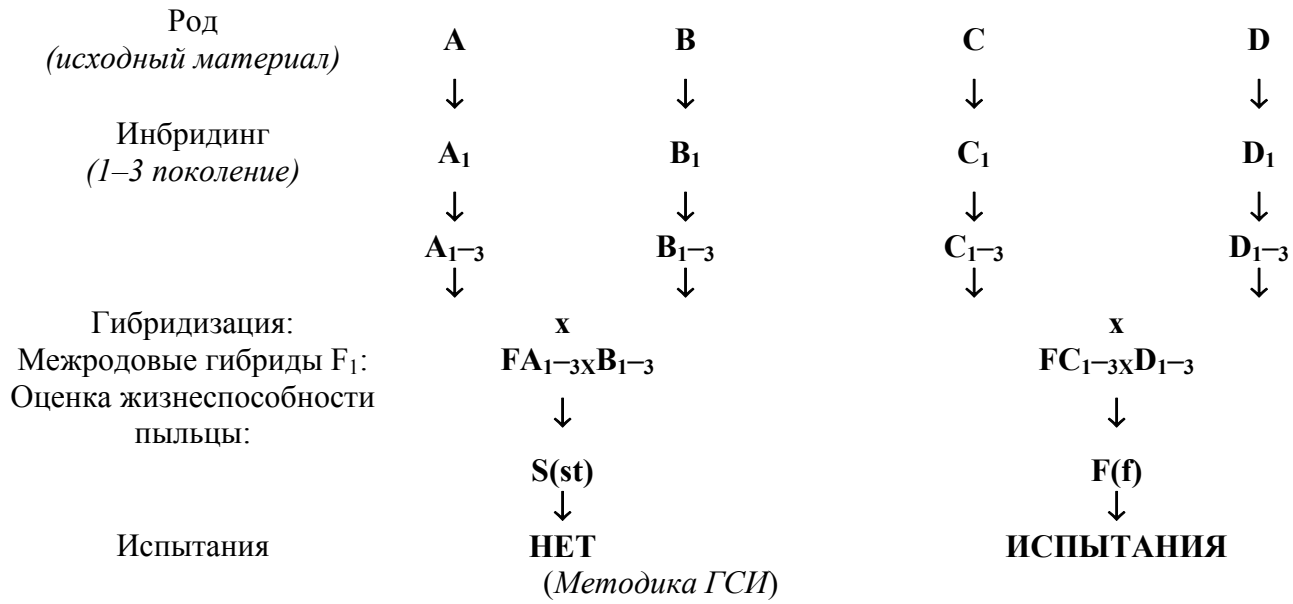
M. cardinalis

Рисунок 6.18 – Перспективные гибридные комбинации межвидовых скрещиваний (слева) и родительские линии (справа) у видов рода *Mimulus*

В связи с успешной межвидовой гибридизацией, в дальнейшем исследовании изучили возможность межродовой отдалённой гибридизации. В данном исследовании приняли участие 10 изучаемых родов, 10 наиболее ярких видов каждого рода. Характеристика данных видов приведена в главе 2, пункте 2.1.

По литературным данным известно, что успех опыления при межвидовой гибридизации зависит не только от хромосомного набора скрещиваемых видов, но и от соотношения длины их пестиков. Причем допускается и даже благоприятно, если материнские растения, имееют пестики короче, чем отцовские, в таком случае эффективность опыления выше.

Ниже приведена схема селекционного процесса получения межродовых гибридов у представителей порядка *Lamiales*, также основанная на создании инбредных линий 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 6.19).



(*Методика ГСИ*)

Рисунок 6.19 – Схема селекционного процесса создания межродовых гибридов у видов из родов порядка *Lamiales*

Виды, имеющие очень мелкий цветок, из данного блока исследования исключены, в связи с тем, что являются очень трудоёмкими для проведения ручного опыления в бутонах. Проведены прямые и обратные межвидовые скрещивания по диаллельной схеме 10×10. Знаком «плюс» отмечены успешные скрещивания и завязавшиеся коробочки с семенами, знаком «минус» отмечены коробочки без семян. В дальнейшем определяли жизнеспособность пыльцы у гибридных комбинаций: «F» – полученное потомство имеет фертильную пыльц, «S» – полученное потомство имеет стерильную пыльцу (таблица 6.10).

Таблица 6.10 – 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 – РБ-5 – инбредная линия антирринума большого, низкий, малиновая окраска цветка; НПР-1 – инбредная лигия наперстянки пурпурной, розовый цветок; ПХК-1 – инбредная линия пенстемона хартвейга, красный цветок; МБ – инбредная линия мимулюса бурнетти, оранжевый цветок; Аз-С7 – инбредная линия азарины лазящей, синий цветок; ДР-1 – инбредная линия диасции бородчатой, розовый цветок; Тор-С3 – инбредная линия торении фуранье, синий цветок; ЛМ-2 – инбредная линия льнянки марокканской, белый цветок; М – инбредная линия мазуса ползучего, синий цветок; ББ-4 – инбредная линия бакопы раскидистой, белый цветок.

По результатам полученных данных, установлена возможность получения девяти успешных гибридных комбинации, самое большое количество успешных комбинаций (3) отмечено при использовании *Antirrhinum majus* в качестве отцовского или материнского компонента, а также (2) при использовании *Asarina scandens* в качестве отцовского компонента (рисунки 6.20, 6.21).

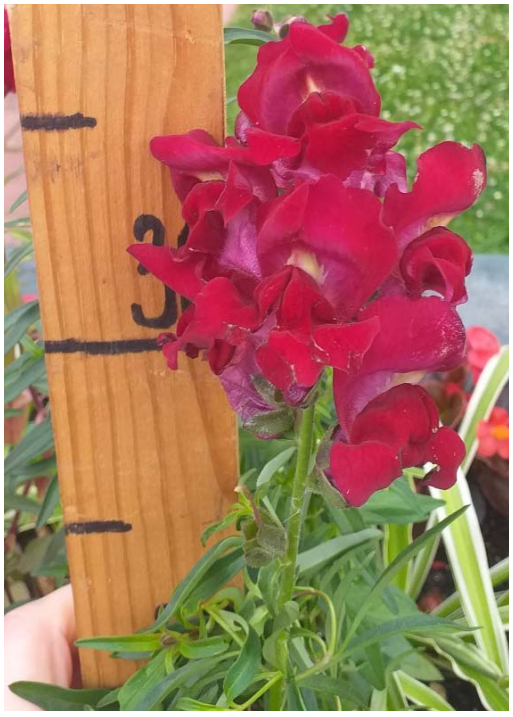


Рисунок 6.20 – Родительская линия *Antirrhinum majus* РБ-5

Рисунок 6.21 – Родительская линия *Asarina scandens* Аз-С7

Ниже приведена фотофиксация полученных межродовых гибридов между линиями *Antirrhinum* и *Asarina*. В данном случае эффективными и успешными оказались как прямые, так и обратные скрещивания (рисунок 6.22).

Рисунок 6.22 – Межродовые гибриды *Antirrhinum* и *Asarina* (слева), родительские линии (справа)

В литературных данных указано, что на эффективность опыления при межродовой гибридизации, сильное влияние оказывают различия по длине пестиков у переопыляемых видов. Считается, что у вида, выбранного в качестве материнского компонента, пестик должен быть короче, чем у отцовского растения, тогда пыльцевые трубки быстрее и эффективнее достигают завязи. В нашем случае длина пестиков *Antirrhinum* и *Asarina* оказалась одинаковой.

Затем проведена оценка фертильности пыльцы, полученных гибридных комбинаций и для дальнейших испытаний в грунте рекомендованы следующие гибридные комбинации – F_1АзС7×РБ-5; F_1РБ-5×АзС7. Оценка хозяйственно ценных и декоративных признаков гибридных комбинаций проведена в условиях открытого грунта на испытательном участке. Полученные гибридные комбинации по комплексу признаков набрали 80 и 85 баллов (рисунки 6.23–6.25).

Заключение по главе 6

Для установления плоидности у обработанных водным раствором колхицина растений, возможно, применять визуальный осмотр растений, косвенный и прямой методы цитологического анализа кариотипов. Лучшим методом для цитологического анализа кариотипа у *Antirrhinum majus*, как модельного объекта, яв-

ляется выдержка проростков (до 1 см) из семян обработанных растений, последовательно: 24 часа в фиксаторе, 24 часа в квасцах, 24 часа в ацетокармине, с дальнейшим просмотром препаратов и подсчетов хромосом.

Рисунок 6.23 – Межродовой гибрид F_1РБ-5×АзС7

Рисунок 6.24 – Фертильная пыльца гибридной комбинации F_1РБ-5×АзС7

Рисунок 6.25 – Межродовой гибрид F_1АзС7×РБ-5

Обработка растений водным раствором колхицина (0,01 % концентрация) привела к существенному и достоверному снижению высоты растений у сортов двух изучаемых садовых групп, а также отмечено существенное влияние на изменение размера цветка у карликовых сортов «Том Тамб» и Цвет Сакуры.

Применение обработки растений водным раствором колхицина существенно сокращает затраты на применение трудоемких селекционных приемов, в то же время полученные тетраплоидные растения, не уступают гетерозисным гибридам, по декоративным и хозяйственно ценным признакам.

Таким образом, можно сделать вывод, что межвидовые и межродовые комбинации среди видов и родов представителей порядка *Lamiales* возможны, с учетом вопросов длительного хранения пыльцы, оптимального подбора пар для скрещиваний и фазы проведения опыления.

Разработана и оптимизирована для большинства изученных видов схема селекционного процесса для проведения отдаленной гибридизации на основе гаметофитной несовместимостипри помощи оыления бутонов за день до раскрытия цветка.

Для дальнейших испытаний в грунте рекомендованы следующие гибридные комбинации – F_1АзС7×РБ-5; F_1РБ-5×АзС7. Оценка гибридных комбинаций проведена в условиях открытого грунта на испытательном участке и гибридные комбинации по комплексу признаков набрали 80 и 85 баллов

В результате гибридных скрещиваний получено 5 межвидовых гибридов и 2 межродовых, которые успешно прошли испытания по методике государственного сортоиспытания (ГСИ) в условиях открытого грунта и набрали высокие баллы (более 80 баллов) при оценке на хозяйственно ценные и декоративные качества и рекомендуются для промышленного производства.

Глава 7 СЕЛЕКЦИОННО-ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЁМЫ ВЫРАЩИВАНИЯ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ ПОРЯДКА LAMIALES

7.1 Селекционно-технологические аспекты создания и размножения инбредных линий у видов порядка *Lamiales*

В проведенных ранее исследованиях изучена семенная продуктивность инбредных линий у видов порядка *Lamiales* (глава 5, пункт 5.3) и установлено, что для индивидуальной изоляции отдельного цветка удобно применять в качестве изолирующего материала – спанбонд (паутинку), для видов с крупным цветком – изоляцию отдельных бутонов, а для видов с мелкими генеративными органами – мешочки из лутрасила на соцветие целиком (рисунок 7.1, 7.2).

Рисунок 7.1 – Индивидуальный изолятор для бутона из спанбонда (паутинка)

Рисунок 7.2 – Изолятор для соцветия – мешок из лутрасила

Изолировать целиком соцветия, не очень эффективно, так как для проведения опыления в стадии бутонов, требуется его переодически снимать, а также крепить к индивидуальной опоре, поэтому вероятность заноса чужерожной пыльцы достаточно велика. При индивидуальной изоляции бутонов, у видов с крупным цветком, подобных проблем не существует (рисунок 7.1).

В условиях защищенного грунта возможно проведение инбридинга до 3–4 раз за год, поэтому, в зависимости от вида. В связи с этим у некоторых видов удалось получить различное число инбредных родительских самонесовместимых линий (таблица 7.1).

Таблица 7.1 – Число инбредных линий у видов порядка *Lamiales*

Вид	Инбредные линии	Число линий
Penstemon x hybridus	Р-1, Р-4, Р-12	3
Penstemon hartwegii	ПХ-1, ПХ-2, ПХ-3	3
Asarina scandens	Аз-2, Аз-11, Аз-14	3
Angelonia angustifolia	АН-1, АН-5	2
Antirrhinum majus	АБ-5, АБ-11, АБ-18, АБ-20, АБР-24	5
Bacopa diffusa	БР-1, БР-2, БР-4, БР-8	4
Diascia barberae	ДБ-1, ДБ-3, ДБ-4, ДБ-7	4
Verbascum thapsus	КГ-2, КГ-6, КГ-12	3
Mimulus hybridus	МБ, МЖ, МГ-10, МК-1, МК-2	5
Digitalis purpurea	ДП-1, ДП-2, ДП-5, ДП-7	4
Nemesia strumosa	НГ-1, НГ-3, НГ-5, НГ-8	4
Nemesia зобовидная	НЗ-1, НЗ-2, НЗ-3	3
Torenia Fournieri	ТФ-1, ТФ-4, ТФ-7, ТФ-15	4

При получении линий и проведении инбридинга в условиях защищенного грунта учитывали степень самонесовместимости полученных линий. Если при самоопылении у растения образовывалось более 30 % семян от количества семян при перекрестном опылении (100 %), то данное растение характеризовалось низкой степенью несовместимости и исключалось из дальнейшей селекционной работы. Это сделано из-за того, что при переопылении родительских линий в условиях открытого грунта, не должно завязываться семян от самоопыления, снижая тем самым качество полученных гетерозисных гибридов. Ниже приведены данные по образованию семян у изучаемых видов при гейтеногамном опылении бутонов, вручную, в условиях защищенного грунта (таблица 7.2).

Таблица 7.2 – Завязываемость семян у инбредных линий изучаемых видов при гейтеногамном опылении бутонов (число семян на одну коробочку, штук) (2015–2018 годы)

Вид растения	Инбредные линии	Число семян в коробочке при гейтеногамном опылении, шт.
Penstemon x hybridus	Р-4	18,4
Penstemon hartwegii	ПХ-3	16,0
Asarina scandens	Аз-2	14,2
Angelonia angustifolia	АН-1	3,2
Antirrhinum majus	АБ-18	12,2
Bacopa diffusa	БР-8	6,4
Diascia barberae	ДБ-7	14,0
Verbascum thapsus	КГ-12	8,0
Mimulus hybridus	МГ-10	11,0
Digitalis purpurea	ДП-5	40,0
Nemesia strumosa	НГ-8	6,0
Nemesia зобовидная	НЗ-1	8,4
Torenia Fournieri	ТФ-7	5,4
$НСР_{05}$	–	1,1

По данным таблицы 7.2 можно сделать вывод, что завязываемость семян у изучаемых видов за 2015–2018 годы достоверно и существенно различалась, так различие значений между видами больше, чем наименьшее среднее различие на 95 % уровне значимости ($НСР_{05}$ = 1,1).

Незначительное количество семян в коробочке при самоопылении (3–10 штук на коробочку), у некоторых видов (*Angelonia, Torenia, Verbascum, Nemesia, Bacopa*) привело к трудностям в дальнейшем размножении и поддержании данных линий, особенно если у видов с мелкими цветками. В связи с этим, массовое размножение подобных линий проводили на специальных изолированных участках – изоточках или путём вегетативного размножения. Все изученные виды – это перекрестноопыляемые растения, поэтому минимальное расстояние между изоточками по пересечённой местности должно составлять не более 3 км. На каждой изоточке высаживали от 10 до 100 растений каждой размножаемой инбредной линии, в стадии рассады, выращенной в защищенном грунте. При наступлении массового цветения проводили прочистки, выбраковывая нетипичные экземпляры. По мере созревания семян проводили сбор коробочек, с последующим досушиванием в сухом прохладном помещении.

В конце вегетационного периода, после массового сбора семян, на изоточках проводили проверку инбредных линий на чистоту и однородность, по методу средней пробы. На следующий вегетационный сезон, при высадке родительских линий для дальнейшей гибридизации, в начале фазы цветения, проводили сортовые прочистки, удаляя растения, с нехарактерными признаками.

7.2 Технологические аспекты: агротехника инбредных линий и изучение влияния биологически активных веществ на рост и развитие растений инбредных линий в защищённом грунте

Выращивания рассады родительских линий и лучших гибридных комбинаций для испытаний в условиях открытого грунта, проводиди по стандартной агротехнике, принятой для выращивания однолетних цветочных культур (глава 2, п. 2.2).

Посев семян инбредных линий на рассаду проводили в зимних остеклённых теплицах по технологии, описанной в главе 2. При выращивании рассады учитывали такие неблагоприятные факторы, как влажность субстрата, грибные инфекции, высокая тем-

пература воздуха выше 18 °С, недостаточное освещение (рассаде однолетних культур требуется 15–20000 Лк), выращивание без прищипки на ранних стадиях развития (в фазе 2–3 узлов), негативная реакция на пересадку в стадии старше трёх пар листьев.

Некоторые изученные виды: *Antirrhinum, Diascia, Nemesia, Mimulus* можно выращивать прямым посевом в грунт в мае, с последующим прореживанием всходов (10–15 см).

Условия защищенного грунта важны для выращивания качественной и здоровой рассады, особенно инбредных линий, в связи с накопленной ими инбредной депрессией.

Параметры теплицы: освещенность, влажность почвы, температура воздуха, должны быть оптимальными для выращиваемых линий и самое главное, контролируемыми. Современный уровень автоматизации и оснащения теплиц позволяет это сделать. Важным фактором, при выращивании рассады, является освещенность. Данные по освещенности в условиях защищенного грунта приведены по среднестатистическому году, на примере 2018 года (рисунок 7.3).

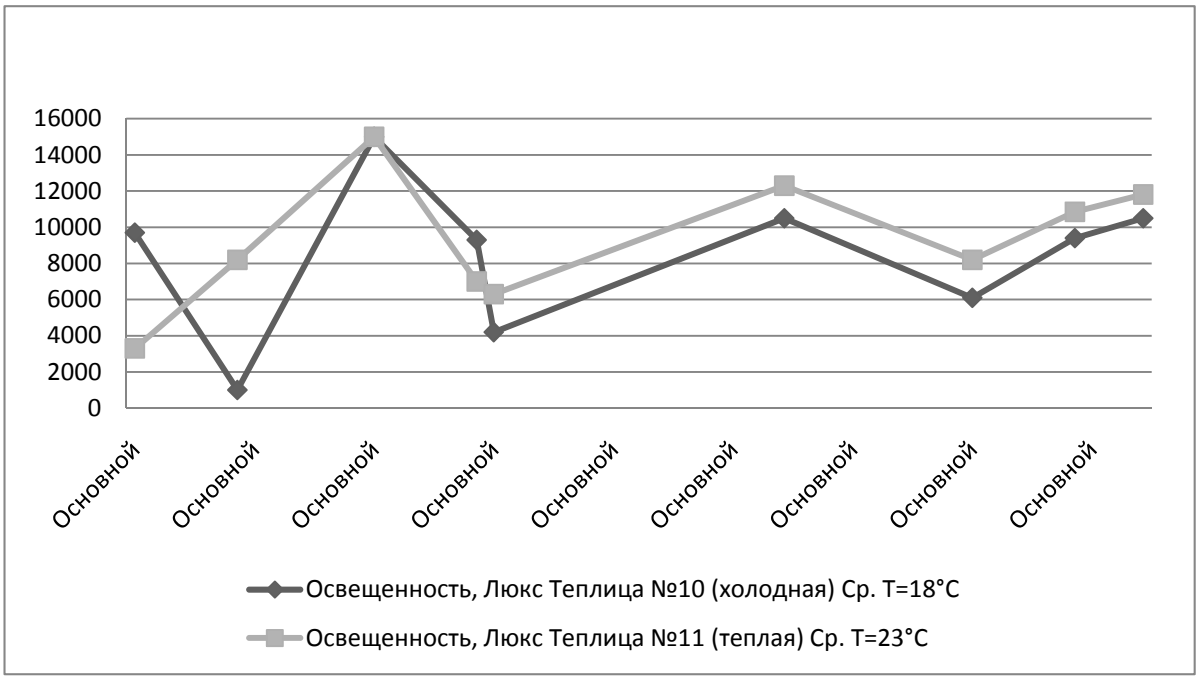


Рисунок 7.3 – Освещенность в условиях защищенного грунта при выращивании рассады инбредных линий (24.02.2018 – 21.04.2018), лк

Освещенность в условиях теплиц изучена за три зимне-весенних месяца с февраля по апрель. Они характеризовались самыми невыравненными параметрами по освещенности и оказывали существенное влияние на качество рассады. В те периоды, когда освещенность в защищенном грунте, падала ниже 10000 Лк, рассаде

требовалось дополнительное досвечивание, чтобы растения не вытягивались. Досвечивание проводили традиционными натриевыми лампами. Сейчас применяется современная система досвечивания энергосберигающими светодиодными лампами или фитолампами, со специальным полезным для растений, спектром освещения.

При отсутствии дополнительного освещения приходилось проводить трудоёмкий приём – прищипку или заменять её на обработку препаратами, содержащими хлормекватхлорид, сдерживающими рост растений в высоту, например препаратами «Атлет» и «Регги».

Посев родительских линий проводили в остекленной отапливаемой теплице на территории УНПЦ «Овощная опытная станция имени В.И. Эдельштейна». Дополнительное освещение не применяли. Семена высевали в контейнеры с торфом и присыпали тонким слоем прокалённого речного песка для уменьшения испарения влаги, улучшения контакта семян с субстратом и снижения вероятности появления грибных болезней. Контейнеры с посевами прикрывали однослойной полиэтиленовой пленкой с регулярным ежедневным проветриванием и удалением конденсата. Пленку снимали после появления всходов (рисунок 7.4–7.18).

Рисунок 7.4 – Посев семян по поверхности (речной песок)

Рисунок 7.5 – Поддержание влажности всходов

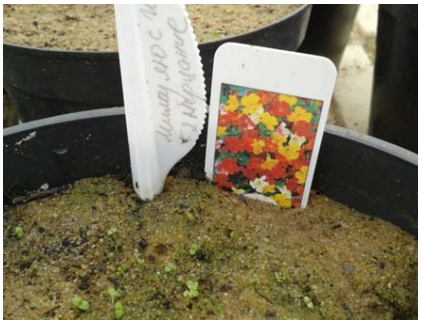


Рисунок 7.6 – Всходы *Mimulus hybrida*

Рисунок 7.7 – Посевы *Antirrhinum majus*, посевной ящик

Рисунок 7.8 – Пикировка рассады *Penstemon hartwegii* в кассеты (фаза семядольных листьев)

Рисунок 7.9 – Рассада *Verbascum thapsus*, 6 недель от посева

Рисунок 7.10 – Заболевание «чёрная ножка» у рассады *Antirrhinum majus*

Рис. 7.11 – Рассада *Mimulus hybrida*, 9 недель от посева

Рисунок 7.12 – Рассада *Nemesia strumosa* в контейнере, 10 недель от посева

Рисунок 7.13 – Растения *Nemesia strumosa*, открытый грунт, 10 недель

Рисунок 7.14 – Растения *Penstemon hartwegii*, открытый грунт, 18 недель

Рисунок 7.15 – Растения *Antirrhinum majus*, 15 недель от посева

Рисунок 7.16 – Растения *Diascia barberae*, открытый грунт, 14 недель от посева

Рисунок 7.17 – Растения *Mimulus hybrida*, открытый грунт, 6 недель от посева

Рисунок 7.18 – Растения *Zaluisianskia capensis*, открытый грунт, 10 недель от посева

Данные по срокам посева семян, появления всходов и пикировке растений в условиях защищенного грунта, за 2013 и 2014 годы, приведены в таблице 7.3.

Таблица 7.3 –Даты сроков посева, появления всходов и пикировки у изучаемых видов (2013–2014 годы)

Вид / сорт / гибрид	Посев		Появление всходов		Пикировка	
	2013 г.	2014 г.	2013 г.	2014 г.	2013 г.	2014 г.
Antirrhinum majus Tom Thumb	23.03	23.03	01.04	02.04	12.04	16.04
Penstemon hartwegii F_1 Chanson	23.03	23.03	04.04	07.04	16.04	23.04
Zaluisianskia capensis F_1 Midnight Candy	23.03	23.03	04.04	07.04	16.04	23.04
Mimulus hybrida F_1 Twinkle	23.03	–	04.04	–	16.04	–
Mimulus hybrida F_1 Leopard	–	01.03	–	13.03	–	26.03
Nemesia strumosa F_1 Carnival	23.03	23.03	01.04	02.04	16.04	23.04

Оба исследуемых года были достаточно выровненные по условиями в теплице во время посева и последующего выращивания рассады. Резких скачков температуры и освещённости не отмечено. Посев семян на рассаду проводили в 2013 и 2014 в один и тот же день – 23 марта. В 2014 году всходы появились на 1–3 дня позже, чем в 2013 году. Растения во время проведения опыта регулярно поливали, появившиеся сорняки удаляли.

Всходы *Antirrhinum majus* и *Nemesia strumosa* в 2013 году были сильно поражены «чёрной ножкой», комплексным грибным иногда и присоединившимся бактериальным заболеванием. В 60-е годы в Америке, из-за данного заболевания перестали выращивание растений антирринума на срезку, в связи с тем, что большинство сортов были к нему очень чувствительны. При посеве частей пораженных растений *Antirrhinum* на питательную среду выявили несколько возбудителей данного заболевания: *Alternaria sp., Fusarium sp*, *Pythium, Penicillium* и *Mucor* (приложение Д).

Чистые культуры грибов выделяли путём посева грибного налёта на агаризованную питательную среду Чапек. Небольшое количество мицелия набирали посевной иглой, затем приподнимали крышку чашки Петри и наносили на поверхность агаризованной среды кусочек мицелия. Далее чашки с мицелием помещали в термостат и инкубировали при +23–25 °С. Путем многократных пересевов (как минимум три пересева) получали чистые культуры (изоляты). Идентификацию выделенных культур проводили путём анализа их культурально-морфоло-

гических характеристик невооруженным глазом и в поле зрения микроскопа (Соколова Л.М., 2011).

Рисунок 7.19 – Пораженное растение (часть стебля) Antirrhinum majus

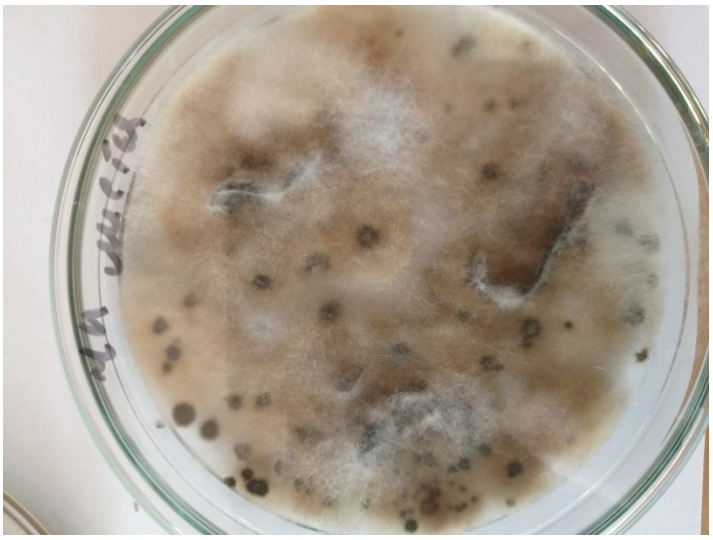


Рисунок 7.20 – Возбудители заболевания «чёрная ножка»: *Alternaria sp., Fusarium sp.*, *Pythium sp., Penicillium sp.* и *Mucor sp*. Грибница со спороношением на питательной среде Чапек

Данные по выделению патокомплекса выделенных патогенов представлены на рисунках 7.21–7.23, в таблице 7.5, приложении Д.

Рисунок 7.21 – Пораженное растение (корень)

Рисунок 7.22 – *Alternaria* sp.

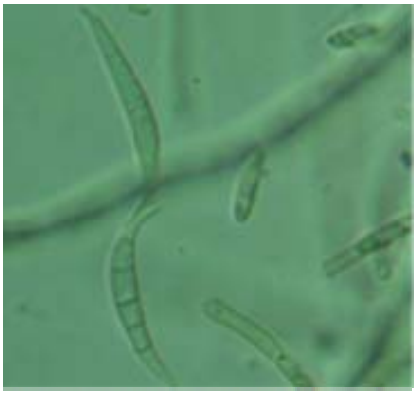


Рисунок 7.23 – *Fusarium* sp.

После того как при раскладке проявился мицелий, была проведена идентификация мицелия при помощи микроскопа «Биомед-6» с фото насадкой при увеличении 40/0.65 (160/0.17). Так же во время микроскопирования, выявлены грибные патогенны из родов *Alternaria, Fusarium, Pythium, Penicillium* и *Mucor* представитель низших плесневелых грибов.

В работе над устойчивостью нам необходимо создание инфекционного фона для отбора исходного материала для селекции на устойчивость к определенным патогенам.

Для этого необходима чистая культура наиболее вредоносных патогенов. По результатам микроскопирования были отобраны наиболее яркие и разные по своей морфологии патогенны из родов *Alternaria* и *Fusarium* (таблица 7.4).

Таблица 7.4 – Характеристики колоний *Fusarium,* выделенных с корня

Признак	Описание	
Цвет мицелия	Серый	
Край мицелия	Ровный	
Поверхность мицелия	Ровная, пушистая	
Профиль мицелия	Плоский	
Структура колонии	Однородная	
Реверс	Белый	
Образование конидий	Обильное	
Форма колонии	Округлые	
Размер колоний	2–10 мм	
Число перегородок у конидии	От 2 до 6мм	

В ходе многократных пересевов до получения чистой культуры патоген из рода *Alternaria* нами был отбракован, так как он оказался не патогенен (т.е. пересевался вместе с *Fusarium* и в итоге был подавлен). В наши исследования мы вовлекли патогенные штаммы из рода *Fusarium.* Было получено около 10 штамов патогенов из рода.

Затем выделенного возбудители перенесли на стерильную питательную среду и определили до рода. Преобладающим оказался гриб *Fusarium* (таблица 7.4). В таблице приведена характеристика наиболее опасногопосевов и молодых растений антирринума штамм *Fusarium.* Данный патоген обитает в области корневой системы растений и является наиболее вредоносным для сеянцев.

Пораженные им растения угнетены, плохо развиваются, слабо цветут или погибают совсем.

Описание остальных штаммов из рода *Fusarium* приведены в приложении Д.

В ходе наших исследований было выделено в чистую культуру 10 штаммов патогена из р. *Fusarium,* которые отличались по цветовой гамме мицелия, форме конидий, размеру и числу перегородок, структуре.

В дальнейшем будет проведен ПЦР анализ выделенных штаммов для определения до вида и проведен опыт по определению агрессивности штаммов. Агрессивные штаммы будут вовлечены в селекционный процесс для отбора толерантных исходных форм.

Для профилактики появления и распространения данного грибного заболевания распикированную рассаду слегка подсушивали и применяли систематические обработки от грибных заболеваний.

Сеянцы у большинства изученных видов очень чувствительны к условиям выращивания, это связано с тем, что при инбридинге в течении 5–6-го поколения у родительских линий накапливается инбредная депрессия и снижается устойчивость к болезням и вредителям. Поэтому все технологические приемы выращивания направлены на снятие инбредной депрессии у родительских линий и снижение числа выпадов при выращивании на стадии рассады. Всходы у *Penstemon hartwegii* в 2014 были сильно изрежены, это связано с отсутствием дружности всходов у данного вида. По полученным нами данным можно сделать вывод, что период «посев – всходы» и фаза начала пикировки у изучаемых видов и сортов существенно различаются и составляют: *Nemesia strumosa* – 8 дней, пикировка на 16 день от всходов; *Mimilus hybrida* – 11 день, пикировка на 12 день от всходов; *Penstemon hartwegii* – 14 дней, пикировка на 19 день от всходов; *Antirrhinum majus* – 8 дней, пикировка на 10 день от всходов. Самым коротким периодом «посев – всходы» характеризуются *Nemesia strumosa* и *Antirrhinum majus*, самым продолжительным *Penstemon hartwegii*.

Раньше всех приступают к пикировке *Antirrhinum majus*, затем пикируют *Mimilus hybrida*, *Penstemon hartwegii*, *Nemesia strumosa*. Это связано с тем, что семена *Nemesia* покрыты специальной оболочкой, которую нужно механически нарушить, и тогда к массовой пикировке сеянцев у данного вида можно приступать уже на 8–10-й день от посева (рисунок 7.24).

При выращивании рассады в условиях защищенного грунта нужно своевременно проводить профилактические мероприятия по борьбе с вредителями и болезнями. Ежедневно проводить осмотр ловушек и кассет, на предмет наличия вредителей. В условиях защищенного грунта качество рассады сильно страдает

из-за грибных и бактериальных заболеваний, вредителей (голых слизней, трипса, клеща), факторов среды (ожоги, переувлажнение, низкая влажность воздуха и субстрата, недостаток элементов питания) (рисунок 7.25).

Рисунок 7.24 – Рассада *Antirrhinum majus* сорта Wheite Arrow, 8 недель от посева, фаза начала цветения (проблемы выращивания – недолив и перелив субстрата, ожоги, недостаток элементов питания, хлороз листьев)

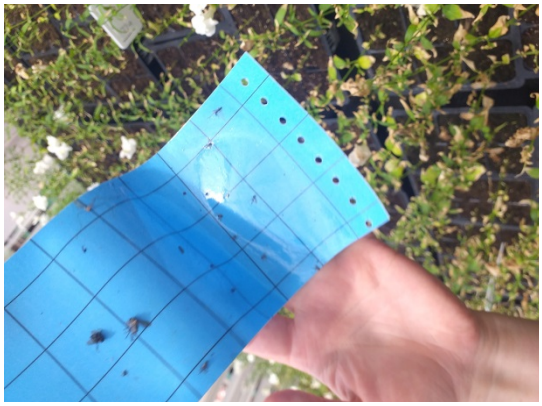


Рисунок 7.25 – Клейкие ловушки с летающими вредителями

Своевременный осмотр и профилактика заболеваний, борьба с вредителями, высокий уровень агротехники, помогают избежать снижения качества рассады и выпадов у растений.

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

Описанные в приложении Б стимуляторы испытывали и применяли в различные фазы роста и развития растений, в связи с тем, что у инбредных линий изученных видов, в зависимости от периода вегетации отмечены проблемы, мешавшие дальнейшему размножению и поддержанию родительских линий.

В группе стимуляторов роста объединены следующие препараты: «Янтарин», «Домоцвет», «Оберег», «Проросток», «Рибав-Экстра», «Экопин», «Эпин-Экстра», «Циркон». Данные препараты стимулировали рост вегетативной части и корневой системы, снимали стресс при посадке или пересадке, при неблагоприятных факторах среды, в целом, положительно зарекомендовали себя у большинства изученных инбредных линий. Кроме того, большинство из них снимало сильную инбредную депрессию у некоторых видов, нокопившуюся к 5–6 поколению инбридинга.

Очень высокоэффективной для поддержания инбредных линий оказалась группа препаратов, стимулирующих цветение и плодоношение («Бутон», «Цветень», «Гибберсиб»). Растения большинства инбредных линий переходили в фазу начала цветения на 10–14 суток раньше, завязывание семян происходило в более короткие сроки, чем у растений без обработки.

Третья группа препаратов «Атлет» и «Регги», оказала сильное воздействие на растения большинства изученных видов, в формировании компактных и кустистых растений, не требующих трудоёмкого приема – прищипки.

7.2.1 Технология применения стимуляторов роста у инбредных родительских линий

В дальнейших исследованиях изучено, как повлияли обработки препаратом «Бутон», как одного из самых перспективныхриению у представителей порядка *Lamiales*, на изменение морфологических признаков обрабатываемых растений, и важные хозяйственно ценные признаки: фаза начала цветения, продолжительность цветения и общую декоративность. Проведен ряд однофакторных опытов, расчётные таблицы приведены в приложении В (таблица 7.5).

По результатам проведённ3ого однофакторного анализа можно сделать вывод, что изучаемый фактор «Обработка препаратом» оказало существенное и достоверное влияние на изучаемые морфологические признаки.

Таблица 7.5 – Изучение влияния обработки препаратом «Бутон» на изменение морфологических количественных признаков у инбредных линий порядка *Lamiales* (2018–2019 годы)

Кратность обработок	Признаки					
	Высота растения, см	Диаметр растения, см	Число соцветий, шт.	Число цветков на растении, шт.	Длина соцветия, см	Диаметр соцветия, см
Penstemon hartwegii (линия **ПХ-1**)						
Без обработки	63,6	30,3	1,8	18,3	22,4	9,5
Однократно	73,8	33,8	2	54,6	29,7	11,8
$НСР_{05}$	6,54	–	–	12,17	4,45	1,02
Доля влияния фактора, %	**48**	**–**	**–**	**78**	**51**	**66**
Zaluzianskia capensis (линия **ЗК-5**)						
Без обработки	27,8	22,6	5,5	27,9	6,0	3,3
Однократно	28,5	27,9	8,4	33,4	7,8	4,6
$НСР_{05}$	–	3,78	1,28	5,18	0,97	0,25
Доля влияния фактора, %	–	**43**	**67**	**27**	**59**	**91**
Nemesia strumose (линия **НЗ-3**)						
Без обработки	36,8	13,5	1,2	7,9	7,5	5,0
Однократно	35,7	19,7	3,2	15,6	7,1	5,7
$НСР_{05}$	–	3,53	0,57	3,59	–	0,51
Доля влияния фактора, %	–	**38**	**72**	**48**	**–**	**28**
Mimulus hybrida (линия **МГ-10**)						
Без обработки	15,4	19,3	3,4	8,8	6,1	7,9
Однократно	18,5	20,3	3,4	13,5	6,2	7,8
$НСР_{05}$	2,17	–	–	3,29	–	–
Доля влияния фактора, %	**26**	**–**	**–**	**26**	**–**	–

Примечание – Без обработки – контроль, однократно – вариант с однократной обработкой препаратом «Бутон», «–» влияние фактора отсутствует.

В варианте с *Penstemon hartwegii* (линия ПХ-1) было выявлено достоверное положительное влияние препарата на такие морфологические признаки, как: «Высота растения, см», доля влияния фактора составила 48 %; «Количество цветков на растении, штук» – 78 %; «Длина соцветия, см» – 51 %, «Диаметр соцветия, см» – 66 %. Максимальное влияние оказала обработка препаратом на признаки «Количество цветков на растении, штук», доля влияния составила 78 %, а также на признак «Диаметр соцветия, см», доля влияния – 66 %.

Растения из группы с однократной обработкой препаратом «Бутон» превосходили контрольные: по высоте растений на 10,2 см, по количеству цветков на растении на 36 штук, по длине соцветия на 7,3 см, по диаметру соцветия на 2,3 см.

На диаметр куста и количество соцветий на растениях у линии ПХ-1 существенного влияния обработка препаратом не оказала.

В варианте опыта с *Zaluzianskia capensis* (линия ЗК-5) было установлено достоверное положительное влияние обработки препаратом «Бутон» на следующие морфологические признаки: «Диаметр растения, см», «Количество соцветий на растении, штук», «Длина соцветия, см», «Диаметр соцветия, см». Самое большое влияние изучаемый фактор оказал на признаки: «Количество соцветий, штук» и составил 67 % и «Диаметр соцветия, см» – 91 %.

Так у растений из группы с однократной обработкой, было отмечено: увеличение диаметра растения на 5,3 см; длина соцветий обработанных препаратом растений была на 1,8 см больше; диаметр соцветий на 1,3 см больше, чем у необработанных растений. В контрольной группе наблюдали в среднем меньшее количество соцветий на растении (на 3 шт.) и количество цветков на растении (на 6 шт.). Данные обеих групп растений по высоте не имели достоверных различий. Все учтённые показатели соответствовали заявленным производителем для данного препарата.

В варианте опыта с *Nemesia strumosa* (линия НЗ-3) применение препарата «Бутон» оказало существенное влияние на признаки: «Диаметр растения, см», «Количество соцветий на растении, штук» – (72 %) и «Количество цветков на растении, штук» – (48 %) и незначительное влияние на признак «Диаметр соцветия, см» – 28 %.

Диаметр растения в группе обработанных достоверно превысил диаметр растений контрольной группы на 6,2 см. Также в группе обработанных растений наблюдали большее число соцветий (на 2 штуки) и большее число цветков (на 8 штук) по сравнению с контролем. У растений контрольной группы диаметр соцветий был меньше, в среднем на 0,7 см, чем у растений с однократной обработкой препаратом «Бутон».

В варианте опыта с *Mimulus hybrida* (линия МГ-10) незначительную долю влияния оказал изучаемый фактор на признаки: «Высота растения, см» и «Количество цветков на растении, штук» – по 26 %.

Группа растений, обработанных препаратом, достоверно превышала контрольную группу по высоте растения на 3,1 см., по количеству цветков на расте-

нии на 4,7 штук. По диаметру растения, количеству соцветий на растении, длине и диаметру соцветия существенных различий между группами не выявлено.

Затем проводили изучение влияния обработки препаратом «Бутон» на продолжительность фаз развития растений: от появления всходов до начала цветения; начала и конца цветения каждого растения (продолжительность цветения), в связи с тем, что производитель препарата заявил о том, что обработка препаратом оказывает существенное влияние именно на эти фазы развития растений. Фазой начала цветения считали день раскрытия лепестков первого цветка в соцветии основного побега. Фазой конца цветения – день, когда на растении не оставалось нераскрытых бутонов, целиком весь этот период называют «продолжительность цветения, суток» (таблица 7.6).

Таблица 7.6 – Изучение влияния обработки препаратом «Бутон» на продолжительность фазы «Появление всходов до начала цветения», суток, (2018–2019 годы)

Кратность обработок	**ПХ-1**	**ЗК-5**	**НЗ-3**	**МГ-10**
Без обработки	127,7	72,1	69,9	41,2
Однократно	119,9	66,0	67,8	40,9
$НСР_{05}$	5,54	5,70	0,98	–
Доля влияния фактора, %	**68**	27	48	–

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

В результате исследования установлено, что обработка препаратом «Бутон» сократила период фазы «Появление всходов – начало цветения» у линии ПХ-1 и составила 68 %, линии ЗК-5 – 27 % и НЗ-3 – 48 %. Самое существенное влияние оказала обработка препаратом на изучаемую фазу у линии ПХ-1, в то время как у линии МГ-10 влияния фактора данного фактора не отмечено. Вероятно, это связано с тем, что растения *Penstemon hartwegii*, до указанной фазы растут длительно – около 120 дней, а у *Mimulus hybrida* этот период составляет всего около 40 дней.

У линии ПХ-1 продолжительность периода от появления всходов до начала цветения была достоверно длиннее, чем в контрольной группе на 7,8 дней. Аналогично в вариантах с линиями ЗК-5 и НЗ-3, у которых растения из контрольных групп зацветали в среднем на 6,1 и 2,1 дня соответственно позже, чем растения, обработанные препаратом «Бутон». Наибольшая доля влияния обработки препаратом – 68 % отмечена у линии ПХ-1.

Одним из важных учётных признаков для растений открытого грунта является фаза «Продолжительность цветения, дней», 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 % (таблица 7.7).

Таблица 7.7 – Изучение влияния обработки препаратом «Бутон» на фазу «Продолжительность цветения, суток» у инбредных линий изучаемых 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 $_{05}$	9,57	11,3	2,37	1,23
Доля влияния фактора, %	**55**	**33**	**48**	**28**

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

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 hybrida* на 1,8 суток соответственно.

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.

Поскольку производитель препарата «Бутон» рекомендовал двух-четырёхкратную обработку препаратом «Бутон», то было проведено изучение влияния кратности обработки на изменение морфологических и декоративных качеств у изучаемых видов.

Изучено влияние одно-, двух-, трех- и четырёхкратной обработки препаратом «Бутон» на изменение морфологических особенностей, сроков цветения и декоративные качества *Antirrhinum majus* сорта *Tom Thumb* (таблица 7.8).

В группе растений с двухкратной обработкой наблюдали наибольшее количество соцветий и количество цветков на растении. Наименьшее количество соцветий и цветков на растении выявлено в группе с четырехкратной обработкой. Самая большая длина соцветия зафиксирована в группе с двухкратной обработкой, наименьшая длина соцветий – в группах с трёх- и четырёхкратной обработками.

Таблица 7.8 – Влияние числа обработок препаратом «Бутон» на морфологические особенности и сроки цветения *Antirrhinum majus* сорта *Tom Thumb*, 2019 год

Число обработок (фактор А)	Высота растения, см	Диаметр куста, см	Число соцветий, шт.	Число цветков на растении, шт.	Длина соцветия, см	Диаметр соцветия, см	Период «всходы–начало цветения», суток	Цветение, сутки
0	28,6	30,7	8,9	32,1	8,1	5,8	84,9	82,9
1	30,4	28,5	7,7	24,6	8,3	6,4	82,6	89,8
2	31,9	30,9	9,6	36,2	8,5	6,3	78,7	97,5
3	29,8	32,3	7,2	23,4	5,7	6,1	83,4	88,4
4	32,1	32,6	6,1	21,6	5,7	6,1	86,3	86,6
$НСР_{05}$	0,65	–	0,66	5,80	0,69	0,36	4,53	5,84
Доля влияния фактора А, %	**15**	**–**	**18**	**39**	**72**	**13**	**14**	**31**

В контрольной группе (без обработки) выявлена наименьшая продолжительность цветения и наименьший диаметр соцветия по сравнению с другими вариантами опыта.

Аналогичная динамика прослеживалась по признаку «Продолжительность периода цветения, суток». При увеличении числа обработок от одной до двух, произошло увеличение продолжительности цветения с 82,9 до 97,5 суток, а при дальнейшем увеличении числа обработок до четырёх, наблюдали снижение продолжительности цветения до 86,6 суток в группе растений с четырёхкратной обработкой. Также отмечена тенденция к сокращению периода от появления всходов до начала цветения с 84,9 до 78,7 суток, при увеличении числа обработок до двух и увеличении этого же периода при последующих обработках до 86,3 суток.

Таким образом, наибольший эффект от применения препарата «Бутон» отмечен при двухкратной обработке растений *Antirrhinum majus*, при дальнейших обработках отмечено снижение показателей по учётным признакам.

На основании результатов исследования можно сделать вывод, что однократная обработка препаратом «Бутон» оказала достоверно положительное влияние на морфологические особенности у изучаемых видов порядка *Lamiales*.

При обработке препаратом существенно увеличилась высота растений у *Penstemon hartwegii, Mimulus hybrida*; диаметр растения и количество соцветий у *Zaluzianskia capensis*, *Nemesia strumosa* и *Mimulus hybrida*; увеличились размеры соцветия у *Penstemon hartwegii* и *Zaluzianskia capensis*; увеличился диаметр соцветия у *Nemesia strumosa*.

Применение препарата «Бутон» существенно увеличило количество цветков на растении, у всех изучаемых видов.

Рекомендуемая производителем, двухкратная обработка препаратом «Бутон» оказала положительное достоверное влияние на большинство важных хозяйственно ценных и декоративных признаков.

У всех обработанных растений наблюдали достоверно более длительный период цветения. При изучении полученных данных о продолжительности цветения, можно сделать однозначный вывод, что обработка препаратом «Бутон» на основе натриевых солей гиббереллиновых кислот оказала существенное влияние на продолжительность и качество цветения представителей порядка *Lamiales***.**

7.2.2 Технология выращивания инбредных линий методом зеленого черенкования

Некоторые изучаемые виды характеризуются высокой степенью самонесовместимости в сочетании с длительным переиодом от посева до цветения. В связи с этим, возникают трудности в селекции, размножении и поддержании инбредных линий некоторых видов. Линии *Penstemon hartwegii*, при размножении инбредных линий семенным путём имеют длительный период выращивания (более 110 дней), а в условиях защищенного грунта, это не всегда рентабельно. Поэтому, виды с длительным периодом выращивания размножали вегетативно – «зелёными черенками».

Черенкование проводили в июле, и весной в марте, с маточных растений, в условиях защищенного грунта. При выращивании маточных растений в условиях открытого грунта, осенью, до наступления устойчивых заморозков, маточные растения пересаживали в теплицу, сильно обрезали, оставляя 2–3 узла от основания, проводили профилактические обработки от зимующих вредителей и болезней.

В феврале–марте приступали к черенкованию молодых отросших побегов. Укореняемость черенков составляет 80 % при летних сроках и 65 % при весенних. Растения, выращенные из черенков, зацветали на 6–8 недель раньше, чем растения, выращенные из семян (рисунок 7.26).

Таким образом, применение вегетативного размножения существенно сокращает сроки выращивания растений в защищенном грунте, а кроме того, позво-

ляет эффективно и быстро размножить инбредные линии, имеющие очень высокую степень несовместимости и как следствие образующие очень мало семян для воспроизводства линии при проведении самоопыления.

Рисунок 7.26 – Укорененный черенок (летнее черенкование) (слева) соцветие (справа) *Penstemon hartwegii* (линия ПХ-3)

В современных условиях пооизводства возможно при менение ускоренной технологии размножения – in vitro. Для большинства изученных видов данная технология оптимально подходит для ускоренного и массового размножения ценных инбредных родительских линий с высокой степенью самонесовместимости, не образующих семян от самоопыления и в бутонах. Полученные таким способом родительские линии при скрещивании между собой будут давать 100% гетерозисные гибриды высокого качества.

7.2.3 Изучение влияния состава субстрата на рост и развитие растений инбредных родительских линий

Важное влияние на рост, развитие и декоративные качества инбредных линий оказывает состав почвенного субстрата. На примере вида *Mimulus hybrida*, изучено влияние состава субстрата на развитие растений инбредных линий. Представители рода *Mimulus* относится к влаголюбивым растениям, поэтому основное качество, которым должен обладать субстрат, помимо плодородности – способ-

ность накапливать и хорошо удерживать влагу. Кроме того, из всех изученных видов, у представителей вида *Mimulus* самый короткий период от посева до начала цветения –35–45 суток, поэтому данный вид оптимально подходил для изучения данного вопроса.

Для большинства изученных видов, в связи с инбредной депрессией и накоплением признаков, снижающих устойчивость растений к болезням и вредителям, остро встаёт вопрос добавления в субстрат веществ с бактерицидными свойствами, способных длительное время обеззараживать почву.

Для подбора оптимального состава почвенного субстрата, к низинному минерализованному торфу, в соотношении один к трём, добавлены компоненты, призванные улучшить водопроницаемость, влагоёмкость и воздухоёмкость полученного грунта:

1. Песок перлитовый вспученный ГОСТ 10832–91;
2. Древесный уголь (крупная фракция, 0,5–1 см);
3. Глина бентонитовая (ТУ 2164-012-54524596–2015;

мелкая фракция, 0,1–0,2 см).

4. Вермикулит вспученный (ГОСТ 12865–67).
5. Перлит вспученный ГОСТ (10832–2009).
6. Гидрогель на основе полиакриламида.

В процессе эксперимента высадили 50 растений – по 10 штук в каждый вариант субстрата с указанными добавками (1–6), и по 10 штук в контейнеры с торфом, без каких – либо дополнительных компонентов, в двухкратной повторности. Контейнеры с высаженным посадочным материалам, поставили в теплицу с температурой воздуха +15–18 °С, данная температура является оптимальной для развития растений.

В качестве контроля был взят низинный деминерализованный торф. Он представляет собой массу, состоящую из разложившихся остатков растений, с кислотностью pH 3,5–5,5. Низинный торф является более однородным за счет продуктов своего происхождения: перепревшие остатки травянистой и древесной растительности (рисунок 7.27).

В 10 контейнеров с низинным торфом, в соотношении 1:3 был добавлен древесный уголь, раздробленный на кусочки до 1,0 см в диаметре. Он способству-

ет рыхлости и водопроницаемости почвы, предупреждает закисание, обеззараживает субстрат.

Рисунок 7.27 – Низинный деминерализованный торф

В таком же соотношении добавляли гидрогель. Его предварительно замочили в воде (5 г на 1 литр воды) на 12 часов, затем смешали с торфом в соотношении 1:3. В отличие от других компонентов, гидрогель быстрее всех накапливает воду и максимально отдаёт её растениям. При использовании гидрогеля, как компонента субстрата, снижается потеря воды и питательных веществ из-за вымывания, уменьшается испарение воды из почвы, усиливается рост растений. Питательные вещества и вода постоянно доступны корневой системе, при высыхании почвы, полимер (гидрогель) отдает ей до 95 % абсорбированной воды.

Ещё одним из компонентов субстрата был вермикулит, благодаря своей слоистой структуре, очень хорошо накапливает воду и своевременно отдает её растениям. Кроме того, он является источником доступного минерального питания для корневой системы растений. Использование этой добавки приводит к повышению пористости и рыхлости получаемого субстрата, а также предотвращается закисание субстрата. Субстрат с использованием вермикулита не слеживался в контейнерах, на поверхности не образовывалась корка, корни растений хорошо развивались и равномерно занимали всё пространство контейнера. Использование вермикулита позволило сократить полив с четырех раз в неделю до двух раз, так как вермикулит (в отличие от перлита) накапливает, а затем долго отдаёт воду растению (рисунок 7.28).

Следующая, используемая нами добавка к торфу – перлит. Перлит является высокоэффективной разрыхляющей добавкой к почве, улучшая её структуру и

повышая продуктивность. По происхождению это природная горная порода, представляющая собой вулканическое стекло.

Рисунок 7.28 – Вермикулитовый песок, гранулы

Перлитовый песок обладает хорошей способностью смачиваться водой, хорошо удерживать и отдавать её при необходимости обратно. В составе перлита преобладает кремний и в небольшом количестве оксиды других металлов (70–75 % SiO_2; 12–14 % Al_2O_3; 3–5 % NaO, примерно столько же K_2O, до 1 % Fe_2O_3, CaO, MgO). Кроме того, в перлите содержится 2–5 % связанной воды. В силу своей природы и химического состава перлит, как и любое, стекло инертен, химически и биологически стоек. Перлит так же, как и в других вариантах, был добавлен в контейнеры с торфом в соотношении – одна доля перлита на три доли торфа (1:3).

Другим компонентом, используемым в создании почвенного субстрата, стала глина бентонитовая. Бентонит – природное минеральное ископаемое, морского происхождения. Основной компонент, которого монтмориллонитовая глина, наличие которой обеспечивает способность впитывать влагу и образовывать комочки. Выскокачественные бентонитовые глины с высоким содержанием монтмориллонита имеют максимально возможную для глин связующую способность и являются естественным природным абсорбентом. Глина была добавлена в той же пропорции, что и описанные выше компоненты. Для опытов была выбрана бентонитовая глина как активный биостимулятор растений. Она обладает рядом важных свойств: большое содержание доступных растению микроэлементов (кремний (до 80 %), железо, магний, марганец, кальций и др.), пористая структура, что существенно влияет на воздухообмен, влагонакопительную способность, характер

распределения компонентов минерального питания в системе почва-растение, препятствует развитию плесени, грибов, размножению вредителей. Применение диатомитовой глины позволило сократить число поливов в два раза, грунт не покрывался плесенью и не слеживался (рисунок 7.29).

Рисунок 7.29 – Бентонитовая глина, гранулы

Проведен однофакторный дисперсионный анализ для изучения доли влияния фактора А «Состав субстрата» на хозяйственно ценный признак «Количество цветов, раскрывшихся за сутки на цветоносах, за сутки» (таблицы 7.10).

Таблица 7.10 – Результаты однофакторного дисперсионного анализа данных об изменчивости признака «Число цветков, раскрывшихся за сутки на цветоносах, шт.» у *Mimulus hybrida* в зависимости от состава субстрата

Источник вариации	SS	df	ms	σ^2	F	F_{05}	F_{01}	p^{in}, %	$НСР_{05}$
Общая	185	59		11,6				**100**	
Факториальная	27	3	9	8,7	3,2	2,8	4,2	**76**	2,3
Случайная	158	56	2,8	2,8				**24**	

Состав субстрата (фактор А) достоверно влияет на декоративные качества изученных растений и признак «Число цветков, раскрывшихся цветоносах, шт.», то есть, нулевая гипотеза об отсутствии влияния отвергается. Доля влияния фактора А «Состав субстрата» составила 76 % от общей вариации, доля случайных отклонений составила 24 %. Среднее количество цветков, измеренное у растений, высаженных в грунт с содержанием бентонитовой глины достоверно меньше остальных средних. Среднее количество цветков, распустившееся в течение суток у растений, высаженных в грунт с добавлением вермикулита, превышает средние значения по другим составам (таблица 7.7).

Состав субстрата достоверно влияет на изменение количества раскрывшихся цветков на цветоносах у линии *Mimulus hybrida* МГ-10, то есть, нулевая гипотеза об отсутствии влияния субстрата отвергается. Доля влияния фактора «Состав субстрата» составила 76 % от общей вариации, доля случайных отклонений составляет 24 %.

Среднее количество цветков, измеренное у растений, высаженных в грунт с содержанием бентонитовой глины достоверно меньше, остальных средних. Среднее количество цветков, распустившееся в течение суток у растений линии МГ-10, высаженных в грунт с добавлением вермикулита, превышает средние значения других компонентов субстрата. То есть добавление в состав субстрата вермикулита, привело к увеличению количества цветков на растении.

Таким образом, добавление в субстрат вермикулита в соотношении 1:3 улучшает свойства субстра и приводит к существенному увеличению цветков на растении, а добавление бентонитовой глины хорошо и надолго обеззараживает субстрат.

7.3 Оценка экономической эффективности выращивания рассады однолетних цветочных культур в условиях защищенного грунта

Для оценки экономической эффективности выращивания рассады цветочных культур, в условиях защищенного грунта, взяли данные небольшого тепличного комплекса, находящегося в Московской области, с площадью защищенного грунта 8400 м^2.

Цветочные культуры выращиваются в круглогодичном обороте совместно с рассадой овощных культур, которые затем реализуются или высаживаются в открытый грунт. Большинство операций (набивка кассет, горшков, посев, пикировка, расстановка, подкормка, прополка) в данном хозяйстве проводится вручную, в связи с небольшими объёмами работ и дешевизной местной рабочей силы. Преимущественно все операции проводятся также вручную (таблица 7.11).

Таблица 7.11 – Тарифная ставка механизированных и ручных работ в зависимости от класса работ, 2018 год

Ставка	Класс работ					
	1	2	3	4	5	6
Тарифная ставка механизаторов	85,4	94,5	105,7	119	133,7	150,5
Тарифная ставка ручной труд	54,95	63,0	72,8	82,6	93,8	105

При первом и втором классе работ тарифная ставка ручного и механизированного труда различается в 1,5–2 раза.

Механизация большинства процессов позволит более эффективно использовать существующую технику и проводить закупку новой. Для оптимизации всех процессов при выращивании рассады необходимо разработать такую технологию выращивания, при которой не нужно будет изменять калибровку работающей техники для каждой отдельной культуры, а можно все необходимые культуры из оборота сеять, пикировать и высаживать, при одних и тех же настройках посевной и рассадопосадочной техники.

Ниже приведена рассадопосадочная линия *Urbanati Alfa*, совмещенная с набивщиком кассет и палеток *RN 12 Urbinati*, размещенная в тепличном комплексе. Эта линия предназначена для посева и пикировки овощных и цветочных культур. Данная техника закуплена более 10 лет назад, эксплуатируется ежегодно в течение двух зимне-весенних месяцев (февраль–март). Стоимость данного оборудования составляла 4 миллиона рублей (на 2011 год) (рисунки 7.30–7.34).

Рисунок 7.30 – Внешний вид комплексной линии «набивка кассет–посев»

Рисунок 7.31 – Посевная машина барабанного типа

Рисунок 7.32 – Автоматизация набивки кассет торфом, линия *RN 12 Urbinati*

Рисунок 7.33 – Контейнер для торфа, линия для подачи паллет и кассет

Рисунок 7.34 – Калибровка барабанной сеялки

Посевная машина барабанного типа линии *Urbinati Alfa* имеет производительность до 1200 палеток за смену, благодаря поперечному расположению палеток. Поддоны, составляющие линию, двигаются по наполнительному конвейеру, что позволяет достичь максимальной равномерности при наполнении ячеек. Имеется возжность регулировки степени набивки (низкой, средней или высокой плотности). Система чистки очищает лотки от избыточного грунта, который полностью перерабатывается без каких-либо потерь. Формирователь лунок обеспечивает отцентрированное расположение палетки и абсолютно правильную форму отверстия. Система может работать с семенами, как малого, так и большого калибра. Вся система работает при низком уровне шума, легко настраивается, долговечна, ремонтопригодна (рис. 7.30–7.35).

Таблица 7.12 – Характеристика рассадопосадочной линии *Urbinati Alfa*

Производительность	Alfa: от 200 до 1200 палеток (кассет)
Размер палеток (кассет)	Alfa: 600×400 мм Alfa A: 750×400 мм Alfa E: 750×500 мм
Вес	2030 кг
Вакуумный насос	Модель PVA 1300
Расход воздуха	Макс. 200 л / мин
Потребление воды	Макс. 25 л/мин при 2 атмосферах
Характеристика двигателя	9,5 кВт 400В 3Ф 50/60 Гц

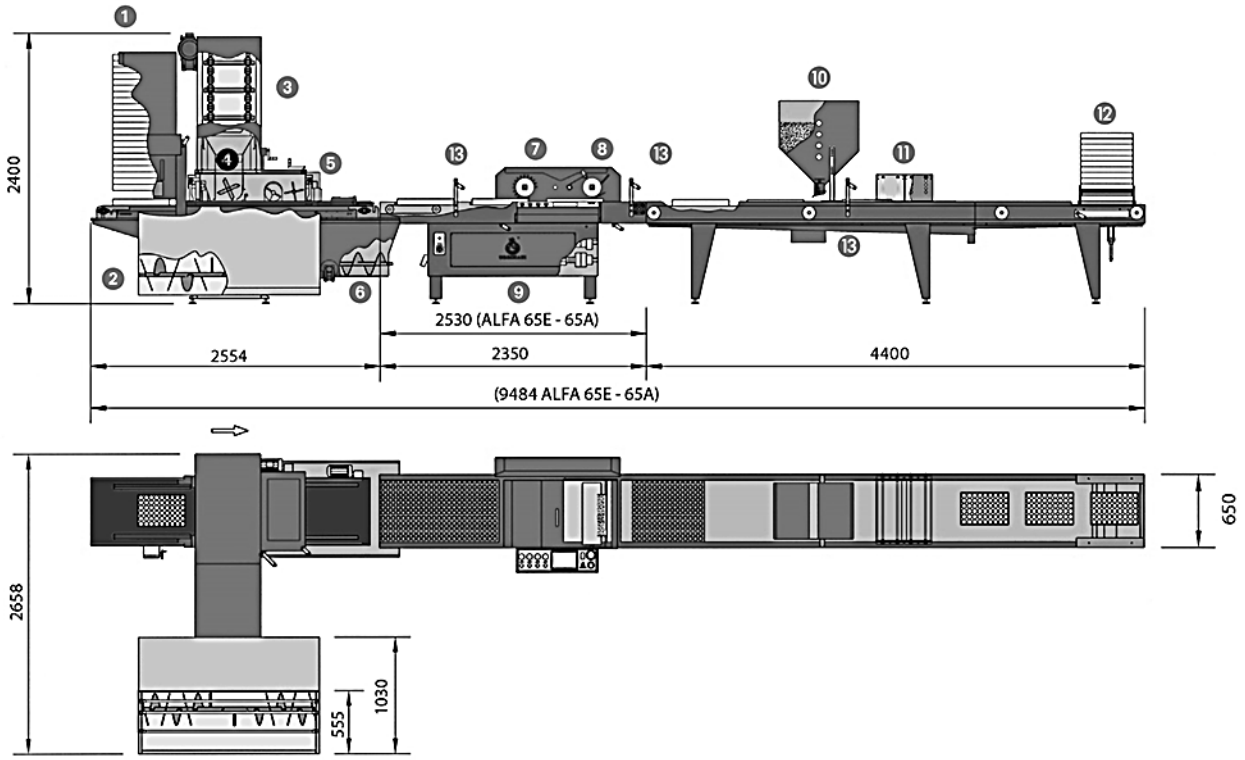


Рисунок 7.35 – Схема рассадопосадочной и посевной линии *Urbinati Alfa*:
1 – пневматическая машина для выборки тары с двухтактным движением для поддонов из пенополистирола; 2 – ёмкость для почвы 1200 л с мешалкой; 3 – ковшевой погрузчик с двойной цепью; 4 – аппарат для заполнения поддонов с четырёхлопастным линейным ротором; 5 – щётка для очистки поддонов с двойным шнеком; 6 – система рециркуляции избытков грунта; 7 – ведомый лункокопатель с щёткой для очистки; 8 – посевной барабан диаметром 169 мм со вставками, воздушные штанги с двойными рядами сопел и колеблющейся пластиной для посева, молотки с регулируемой скоростью для улучшения размещения семян в центре отверстия; 9 – электрическая панель и сенсорный экран; 10 – крышка барабана для вермикулита, с корректировкой скорости и дозировки, емкостью 230 л; 11 – поливное устройство с 4 оросительными стержнями; 12 – автоматический балансовый штабелеукладчик; 13 – самоцентрующая система для корректировки ширины поддонов с рукоятями; 14 – рама с гальванизацией и окраской эпоксидной грунтовкой и порошком

Согласно технологической карте, приведенной в приложении Г, итоговая стоимость 1000 штук растений рассады цветов составила 622 рубля (расчёт на 2018 год). Норма высева на 1 м^2 – 110 штук семян. Себестоимость 1 штуки рассады составила 4 рубля 62 копейки. Валовый сбор рассады с данной площади – 922200 штук растений. Средняя цена реализации цветочной рассады: для оптовых покупателей 20 руб за штуку, для розничных покупателей – 40 рублей.

Прибыль рассчитывали, как разницу между ценой реализации и затратами на производство одной штуки рассады.

Рентабельность по затратам рассчитывали, как прибыль, разделённую на затраты и умноженную на 100 %. По расчетам она составила 785,3 %.

Рентабельность по продажам рассчитывали, как прибыль, разделённую на выручку (цена одной штуки рассады) и умноженную на 100 %. По расчетам она составила 88,7 %.

Ниже приведены все виды, объёмы и сроки проведения работ, производимых в хозяйстве, при выращивании рассады цветочных культур (таблица 7.13).

Таблица 7.13 – Объёмы и сроки проводения работ при выращивании рассады однолетних цветочных культур, 2018 год

Наименование работ	Объём работ				Сроки проведения работ	
	ед.из.	в физическом выражении	эт. смен. выработка	в у.э. га	Срок начала работы	рабочих дней
1	2	3	4	5	6	7
Чистка снега	час	84	0,04	3,4	Февраль	1
Чистка снега	час	15	0,42	6,3	Февраль	1
ИТОГО февраль				**9,7**	**0,0**	**2,0**
Расстановка стеллажей	час	210	0,35	73,5	Март	4
Завоз ящиков, кассет и торфа	час	56			Март	2
Набивка торфом ящиков и кассет	час	88		0	Март	15
Расстил пленки	час	88			Март	15
Расстановка ящиков и кассет	час	88		0	Март	15
Посев семян цветов	час	55	0,21	11,6	Март	10
Уход за посевами и всходами	час	756			Март	20
ИТОГО март						
Завоз ящиков, кассет и торфа	час	56	0,75	42	Апрель	2
Набивка торфом ящиков и кассет	час	88	0,71	62,5	Апрель	15
Расстил пленки	час	88			Апрель	15
Расстановка ящиков и кассет	час	88		0	Апрель	15
Посев семян цветов	час	55	0,75	41,3	Апрель	10
Пикировка цветов	час	770		0	Апрель	20
Уход за рассадой цветов	час	1512		0	Апрель	30
Прополка теплиц	час	168		0	Апрель	3
Подпикировка рассады цветов	час	84		0	Апрель	3
ИТОГО апрель						
Уход за рассадой цветов	час	1512		0	Май	30
Завоз ящиков, кассет и торфа	час	56		0	Май	2
Набивка торфом ящиков и кассет	час	88		0	Май	15
Расстил пленки	час	88		0	Май	15
Расстановка ящиков и кассет	час	88		0	Май	15
Пикировка цветов	час	550		0	Май	15
Окашивание территор	100 м кв	84		0	Май	1
Подпикировка рассады цветов	час	84			Май	3
Прополка рассады цветов	час	840			Май	10
ИТОГО май						

Окончание таблицы 7.13

1	2	3	4	5	6	7
Уход за рассадой цветов	час	1512		0	Июнь	30
Погрузка рассады	час	840			Июнь	15
Разгрузка кассет	час	168			Июнь	5
Уборка теплиц	час	840			Июнь	10
ИТОГО июнь						
Уборка теплиц	час	**840**			Июль	**10,0**
Обработка ядохимикат.	час	6	1,72	10,3	Июль	1
Обработка ядохимикат.	час	6		0	Июль	1
Подвоз и отвоз кассет	час	280	0,75	210	Июль	15
Мойка кассет	час	2016		0	Июль	15
ИТОГО июль				**9,7**	**0,0**	**2,0**

Приведен фрагмент экономического анализа показателей при замене ручных операций по набивке и расстановке кассет, палеток, посеву, пикировке при помощи автоматизированной посевной линии *Urbinati Alfa* и набивальщика *Urbinati RN 12* (таблица 7.14).

Таблица 7.14 – Экономические показатели и анализ замене ручного труда на автоматический

Вид работ	Ед. изм.	Кол-во, цена
Производительность палеток	час	150
Рассады в одной палетке	штук	48
Время работы в сезон	час	896
Выработка машины за сезон, растений	штук	6451200
	млн	6,4512
Загрузка	%	14,29
Цена машины	руб.	4000000
	млн	4,0
Срок службы машины	лет	20
	час	17920
Затраты электроэнергии в час	кВт	9,5
Тариф за 1 кВч	руб.	3,94
Всего затрат электроэнергии за сезон		33556,51
Амортизация в сезон	руб.	200000
Содержание объкта основных средств	руб.	40000
Всего в сезон	руб.	273556,51
В расчете на одно растение	руб.	0,296634697
В расчете на одно растение при полной загруженности машины	руб.	0,042403974
Экономия на ручном труде	–	0,07

Ниже приведено движение денежных средств, рублей, по месяцам выращивания. Причем учтено, что с июля по декабрь, движение денежных средств не происходит (рисунок 7.36).

Рисунок 7.36 – Движение денежных средств, рублей, по месяцам выращивания

На современном рынке цветочной продукции важно не только вырастить качественную и конкурентноспособную рассаду, но и своевременно реализовать выращенную продукцию. В условиях импортозамещанения это возможно.

Ниже приведен экономический анализ расчёта уровня рентабельности при использовании рассадопосадочной линии *Urbinati Alfa* и набивщика кассет *RN 12* по цене линии 4 миллиона рублей (2011 год) и загруженности линии в течение двух месяцев (таблица 7.15).

Таблица 7.15 – Экономическая эффективность выращивания рассады цветочных культур в севообороте защищенного грунта на примере тепличного хозяйства, Московская область

Показатели	С механизацией	Без механизации
Всего затрат	4098512	
Затрат на 1 сотку площади	23420,07	
Затрат на 1 штуку рассады (без пикировки)	4,44	
Затрат на 1 штуку рассады (с пикировкой)	4,49	
Цена реализации 1 штуки	40	40
Прибыль от реализации 1 штуки	35,60	35,48
Рентабельность по затратам, %	800,0	785,3
Рентабельность по продажам, %	88,9	88,7

В исследованиях и расчетах, проведенных в 2013–2014 годах, на примере выращивания антирринума большого, в рассаде, и в горшечной культуре, реализуемой круглогодично, рентабельность подобного производства была выше 75 %, а при применении специальных технологических приёмов выращивания (прищипка, досветка, обработка) достигла 100 %. При расчётах учитывали, что в стоимость одного дня выращивания входила подготовка теплицы к посеву, посев, пикировка рассады, полив, прополка, расстановка (Заренкова Е.Г., Ханбабаева О.Е., 2013).

При выращивании рассады без применения специальных приёмов выручка от реализации 400 штук растений с 1 м^2 составляла 4800 рублей с 1 м^2, а с приме-

нением дополнительных приёмов (досвечивание, прищипка, обработка стимуляторами) – 5000 рублей с 1 м^2. Прибыль с 1 м^2 составила 1920 рублей, без применения специальных приёмов, прищипка 2162,8 рублей; ретардантов 2095,2 рублей; досвечивания 3065,4 рублей.

Рентабельность также сильно возрастала при применении специальных приёмов: от 66,7 % специальных без приёмов; 82 % при применении прищипки; 77,5 % при применении ретардантов; 158,4 % при применении досвечивания. Кроме того, применение приёмов порзволяет на 5–8 дней сократить сроки выращивания растений.

При анализе эффективности применения специальных приёмов выявлено, что прищипка и обработка ретардантами, в связи с переходом к цветению всего растения, позволили меньше количество дней содержать растения в теплице. Это привело к снижению себестоимости на 0,4–0,6 рублей с одной штуки рассады и увеличению рентабельности на 10,8 и 15,3 %.

Таким образом, механизация некоторых процессов, привела к незначительному увеличению рентабельности по продажам и составила – 88,9 %, в то время как без механизации и с применением дешёвого ручного труда – 88,7 %, при этом следует учитывать, что сроки посева и пикировки сильно растягиваются, а это приводит к снижению качества получаемой продукции, отсутствию выровненности получаемой рассады и соответственно снижается уровень реализации готовой продукции.

Заключение по главе 7

Инбредные родительские линии у некоторых изученных видов (*Angelonia, Torenia, Verbascum, Nemesia, Bacopa)* достаточно сложно размножать и поддерживать в условиях защищенного грунта. В связи с этим, массовое размножение инбредных линий возможно на специальных изолированных участках – изоточках или путём вегетативного размножения, также возможно по технологии in vitro. Это существенно сокращает (на 4–6 недель) сроки выращивания инбредных самонесовместимых родительских линий.

Все изученные виды – перекрёстноопыляемые, поэтому минимальное расстояние между изоточками по пересечённой местности должно составлять не ме-

нее 3 км. В конце каждого вегетационного периода, после массового сбора семян, проводят проверку инбредных линий на чистоту и однородность. При необходимости проводят одну-две сортовые прочистки за сезон.

Подбор субстрата и его компонентов для выращивания инбредных растений очень важно для дальнейших этапов селекции. Лучше всех изученных компонентов зарекомендовал себя вермикулит, добавляемый в соотношении 1:3 к низинному деминерализованному торфу. Добавление в субстрат бентонитовой глины в соотношении 1:3 повышает влагоудерживающую способность субстрата, обеспечивает растение доступными элементами питания, но не сказывается на продолжительности цветения и других исследованных признаках. Таким образом, добавление в субстрат вермикулита в соотношении 1:3 улучшает свойства субстра и приводит к существенному увеличению цветков на растении, а добавление бентонитовой глины хорошо и надолго обеззараживает субстрат.

При оценке экономической эффективности выявлено, что большинство трудоёмких процессов необходимо механизировать, применяя выскопроизводительную посевную и рассадную линию *Urbinati Alfa* и комплекс для набивки кассет *Urbinati RN* 12.

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. Рентабельность по продажам с применением данного комплекса составила 88,8 %. Применяется для выращивания рассады как цветочных, так и овощных культур, при сходстве технологий посева.

Небольшие хозяйства на момент посева и пикировки могут группироваться с хозяйством, где расположена данная линия. Это повысит загруженность рассадопосадочной линии и позволит в крайчайшие сроки провести посевную компанию.

Применение данной посевной линии возможно только при 100 % загрузке её в периоды массового посева семян и выращивания рассады. В изученном хозяйстве данный комплекс при загруженности в течение двух месяцев, оказался рентабельным. Но 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.

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

8.1 Оценка декоративности представителей порядка Ясноткоцветные

Оценку декоративности проводили по общепринятой методике государственного сортоиспытания (ГСИ), разработанной для антирринума большого у 20 изученных видов, 55 линий, из них 7 кандидатах в сорта, 7 гетерозисных гибридов (приложение А).

При проведении оценки учитывали следующие показатели:

1. Окраска цветка и устойчивость к выгоранию – максимальная оценка (5 баллов) дается за чистую, яркую окраску, однотонную окраску цветка, устойчивось к выгоранию; низшую оценку (1 балл) – за малоинтересную окраску цветка, плохую устойчивость к выгоранию (если первоначальная окраска сохраняется не более 3–5 дней). Так как дневной свет изменчив, окраску цветка определяли в специальном помещении при искусственном дневном свете или в середине дня при естественном свете, в помещении, без доступа прямого солнечного света. Окраску определяют на белом фоне. Спектральный состав освещения искусственным дневным светом должен соответствовать CIE *(Standart of Proffered Daylight D6500 u British Standart 950, Part. 1).*

2. Величина цветка – максимальную оценку давали за крупный по размерам цветок (более 3 см в диаметре), низшую за небольшие размеры цветка (мене 2,5 см).

3. Качество цветоноса – максимальную оценку получал сорт, у которого цветонос прочный, для срезочных сортов длинный, не менее 60 см, минимальную – за тонкий, неустойчивый, малопрочный цветонос.

4. Куст – максимальная оценка дается за красивую компактную форму куста, с хорошей облиственностью побегов; минимальная – за куст малокомпактный, с малым количеством побегов 2–3 порядка, с редкой облиственностью, имеющий недекоративный вид.

5. Ремонтантность – максимальную оценку получал сорт, имевший высокую ремонтантность (не менее 9–12 побегов второго или третьего порядка); минимальную – сорт, дающий не более 3–4 побегов второго и третьего порядка.

6. Обилие цветения – максимальную оценку получал сорт, у которого в период массового цветения 75–80 % всех побегов заканчивается соцветием и соцветия покрывают всё растение, минимальную оценку давали сорту, когда в период массового цветения только 50 % всех побегов оканчивалось соцветиями;

7. Оригинальность – максимальную оценку давали за оригинальную, совершенно новую окраску (синюю, голубую, фиолетовую, сиреневую), форму и величину соцветия, количество цветков на цветоносе и т.д. минимальную – за какой-либо отдельный отличительный признак, ухудшающий декоративные качества сорта.

8. Состояние растений – максимальную оценку получал сорт, у которого все растения имели здоровый вид, хороший рост, изреженность полностью отсутствовала; минимальную – за средний рост, несколько угнетенный вид и изреженность (глазомерно) на 10 %.

Оценку декоративности проводили по карточкам оценки декоративности вида, линии, сорта, гибрида (таблица 8.1).

Таблица 8.1 – Карточка оценки декоративной ценности *Antirrhinum majus* сорта Канарейка, 2009 год

Название признака	Оценка по 5-балльной шкале	Коэффициент значимости признака	Оценка по 100-балльной шкале
1. Окраска цветка, устойчивость к выгоранию	4	**4**	16
2. Размер цветка	3	**1**	3
3. Соцветие	3	**4**	12
4. Качество цветоноса	3	**2**	6
5.Габитус, прочность, декоративность	3	**2**	6
6. Ремонтантность	3	**2**	6
7. Обилие цветения	4	**2**	8
8. Оригинальность	3	**2**	6
9. Состояние растений, высота	4	**1**	4
Итого баллов	24	–	**67**

По разработанной методике декоративности проведена оценка всего исходного материала для селекции и 55 исходных родительских линий у 13 родов, 16 видов. Для перехода к дальнейшей селекционной работе оцениваемому виду, сорту, линии, необходимо набрать 70 баллов и выше по 100-балльной шкале.

В зависимости от изучаемого рода, вида и его морфологических и фенологических особенностей количество и значимость учётных признаков может изме-

няться. При таком объединении нескольких изучаемых сортов в одну карточку оценки декоративности, удобно проводить сравнение полученных результатов и рекомендовать лучшие из них для проведения комплексной оценки и дальнейшей селекционной работы. Приведена карточка оценки декоративности 7 сортов мимулюса гибридного (таблица 8.2).

Таблица 8.2 – Карточка оценки декоративной ценности сортов *Mimulus hybrida* (открытый грунт, хорошо освещенный участок)

Признак	Сорта мимулюса гибридного						
	«Максисмус Еллоу»	«Максисмус Оранж»	«Мэджик Вайт виз Блотч»	«Мэджик Формула микс»	«Мэджик Вайт флем»	«Мэджик Еллоу виз Блотч»	«Максимус Еллоу виз Блотч»
Окраска цветка и устойчивость к выгоранию	20	12	20	16	20	16	16
Размеры цветка	5	5	4	4	4	5	5
Габитус, прочность, декоративность	10	10	8	10	8	10	10
Обилие цветения	8	10	6	8	6	10	10
Оригинальность	10	10	10	8	10	8	8
Состояние растения, высота	5	5	5	5	5	4	4
Ремонтантность	10	10	10	8	10	8	8
Соцветие	8	8	10	10	10	8	8
Итого	**76**	**70**	**73**	**71**	**73**	**71**	**71**

В главе 7, п. 7.2 подробно изучено как влияют обработки стимуляторами роста на морфологические и фенологические признаки изучаемых видов. Ниже приведена оценка декоративности 6 родов и видов, по двум годам исследования (2013–2014 годы), в зависимости от кратности обработки стимулятором цветения «Бутон». Производитель заявляет, что данный препарат существенно повышает общую декоративность у однолетних цветочных культур (таблицы 8.3–8.7).

Однократная обработка препаратом «Бутон» оказала существенное влияние на декоративность растений *Penstemon hartwegii* F_1 Chanson, повысив декоративность с 77 до 88 баллов, в среднем по 2 годам исследования.

Однократная обработка препаратом «Бутон» оказала не очень существенное влияние на декоративность растений *Zaluzianskia capensis* F_1 Midnight Candy, повысив декоративность с 82 до 86 баллов, в среднем по 2 годам исследования.

Таблица 8.3 – Карточка оценки декоративных качеств *Penstemon hartwegii* F_1 Chanson после применения обработки препаратом «Бутон» (2013–2014 гг.)

Название признака	Количество обработок			
	2013 г.		2014 г.	
	0*	1*	0	1
Окраска цветка, устойчивость к выгоранию	20	20	20	20
Размер цветка	5	5	5	5
Соцветие	16	20	16	20
Качество цветоноса	8	8	8	8
Габитус, прочность, декоративность	8	8	6	8
Ремонтантность	4	4	4	4
Обилие цветения	6	10	6	10
Оригинальность	8	8	8	8
Состояние растений, высота	3	4	3	5
Итого баллов	**78**	**87**	**76**	**88**

Примечание – 0 – без обработки препаратом «Бутон»; 1 – с обработкой препаратом «Бутон».

Таблица 8.4 – Карточка оценки декоративных качеств *Zaluzianskia capensis* F_1 Midnight Candy после применения обработки препаратом «Бутон» (2013–2014 гг.)

Название признака	Количество обработок			
	2013 г.		2014 г.	
	0*	1*	0	1
Окраска цветка, устойчивость к выгоранию	20	20	20	20
Размер цветка	4	5	4	5
Соцветие	16	16	16	16
Качество цветоноса	6	6	6	6
Габитус, прочность, декоративность	8	8	8	8
Ремонтантность	8	8	8	8
Обилие цветения	8	10	8	10
Оригинальность	8	8	8	8
Состояние растений, высота	3	5	5	5
Итого баллов	**81**	**86**	**83**	**86**

Примечание – 0 – без обработки препаратом «Бутон»; 1 – с обработкой препаратом «Бутон».

Таблица 8.5 – Карточка оценки декоративных качеств *Nemesia strumosa* F_1 Carnival после применения обработки препаратом «Бутон» (2013–2014 гг.)

Название признака	Количество обработок			
	2013 г.		2014 г.	
	0*	1*	0	1
Окраска цветка, устойчивость к выгоранию	16	16	16	16
Размер цветка	5	5	5	5
Соцветие	8	16	8	12
Качество цветоноса	6	6	6	6
Габитус, прочность, декоративность	6	6	6	6
Ремонтантность	4	4	4	4
Обилие цветения	8	10	8	10
Оригинальность	8	8	8	8
Состояние растений, высота	2	3	2	3
Итого баллов	**63**	**74**	**63**	**70**

Примечание – 0 – без обработки препаратом «Бутон»; 1 – с обработкой препаратом «Бутон».

Однократная обработка препаратом «Бутон» оказала существенное влияние на декоративность растений немезии зобовидной F_1 Carnival, повысив декоративность с 63 до 72 баллов, в среднем по 2 годам исследования.

Таблица 8.6 – Карточка оценки декоративных качеств *Mimulus hybrida* F_1 Twinkle после применения обработки препаратом «Бутон» (2013 г.)

Название признака	Количество обработок	
	0*	1*
Окраска цветка, устойчивость к выгоранию	16	16
Размер цветка	4	4
Соцветие	12	16
Качество цветоноса	8	8
Габитус, прочность, декоративность	8	8
Ремонтантность	4	4
Обилие цветения	6	8
Оригинальность	8	8
Состояние растений, высота	3	4
Итого баллов	**69**	**76**

Примечание – 0 – без обработки препаратом «Бутон»; 1 – с обработкой препаратом «Бутон».

Однократная обработка препаратом «Бутон» оказала существенное влияние на декоративность растений *Mimulus hybrida* F_1 Twinkle, повысив декоративность с 69 до 76 баллов.

Таблица 8.7 – Карточка оценки декоративных качеств *Mimulus hybrida* F_1 Leopard после применения обработки препаратом «Бутон» (2014 г.)

Название признака	Количество обработок	
	0*	1*
Окраска цветка, устойчивость к выгоранию	20	20
Размер цветка	4	4
Соцветие	12	16
Качество цветоноса	8	8
Габитус, прочность, декоративность	8	10
Ремонтантность	4	4
Обилие цветения	6	8
Оригинальность	8	8
Состояние растений, высота	3	4
Итого баллов	**73**	**82**

Примечание – 0 – без обработки препаратом «Бутон»; 1 – с обработкой препаратом «Бутон».

Однократная обработка препаратом «Бутон» оказала существенное влияние на декоративность растений *Mimulus hybrida* F_1 Leopard, повысив декоративность с 73 до 82 баллов.

В опытах с *Antirrhinum majus* (как модельным объектом), изучена эффективность применения максимально возможной, по рекомендации приоизводителя, четырехкратной обработки препаратом «Бутон» (таблица 8.8).

Таблица 8.8 – Карточка оценки декоративных качеств *Antirrhinum majus* большого Tom Thumb после применения четырёхкратной обработки препаратом «Бутон» (2013–2014 гг.)

Название признака	Количество обработок					Количество обработок				
	2013 г.					2014 г.				
	0*	1*	2*	3*	4*	0	1	2	3	4
Окраска цветка, устойчивость к выгоранию	16	16	16	16	16	16	16	16	16	16
Размер цветка	3	4	4	5	5	3	3	4	5	5
Соцветие	12	12	16	8	8	16	16	16	8	8
Качество цветоноса	8	8	8	4	4	8	8	8	4	2
Габитус, прочность, декоративность	6	6	10	4	4	6	6	8	4	4
Ремонтантность	6	8	10	4	4	6	8	10	4	4
Обилие цветения	8	8	10	4	4	8	8	10	4	4
Оригинальность	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
Состояние растений, высота	5	5	5	4	3	5	5	5	3	3
Итого баллов	**70**	**73**	**85**	**55**	**54**	**74**	**76**	**83**	**54**	**52**

Примечание – 0 – без обработки препаратом «Бутон»; 1 – с 1-кратной обработкой препаратом «Бутон»; 2 – с 2-кратной обработкой; 3 – с 3-кратной обработкой; 4 – с 4-кратной обработкой.

Однократная и 2-кратная обработка, по двум годам исследования, препаратом «Бутон» оказала существенное влияние на декоративность растений антирринума большого и привела к повышению декоративности с 72 баллов до 84 баллов. Дальнейшая обработка препаратом «Бутон» привела к резкому снижению декоративности до 55 баллов при 3-кратной обработке, 53 баллов при четырёхкратной обработке. Это связано с токсическим накоплением гиббереллиновых кислот в растении, которые привели к потере декоративности обработанных растений (рисунок 8.1).

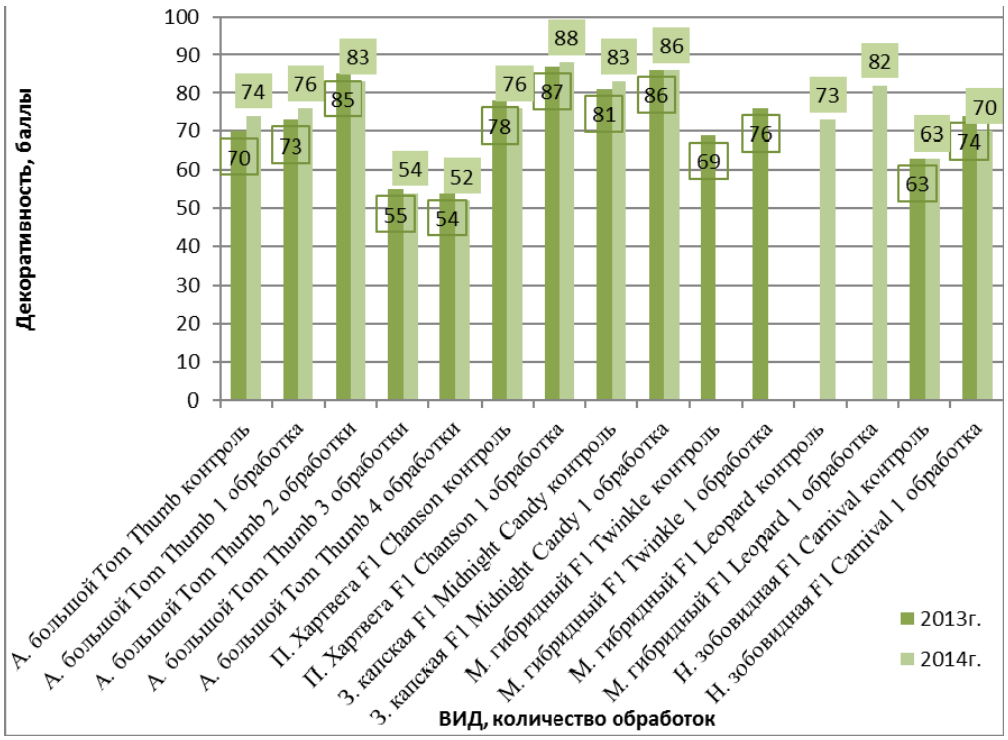


Рисунок 8.1 – Оценка декоративных качеств в зависимости от ккратности обработки препаратом «Бутон» представителей порядка Яснотоцветные (2013–2014 годы)

Хозяйственно-биологические признаки при оценке декоративных культур учитывают косвенно, например такие как «Поражаемость болезнями и вредителями», «Устойчивость к полеганию». Наиболее значимые из них, особенно для практического использования или промышленного цветоводства (продуктивность цветения, способность вегетативно размножаться, семенная продуктивность, устойчивость в грунте) должны тщательно и систематически учитываться.

У пенстемона Хартвега за яркую окраску цветков, устойчивость к выгоранию обе исследуемые группы получили высший балл. В группе с однократной обработкой были отмечены более крупные цветки, более плотные и крупные соцветия, растения были более развиты. У обеих групп была отмечена высокая прочность побегов в начале цветения, с последующим полеганием к концу цветения.

Обе группы растений залужанскии капской при оценке их декоративных качеств получили высокие баллы за устойчивость цветков к выгоранию, за плотные соцветия, за прочные побеги, ремонтантность и оригинальность. По остальным показателям растениям контрольной группы были снижены баллы за меньший размер цветка, менее обильное цветение. Растения, обработанные препаратом «Бутон» имели более привлекательный и здоровый вид. В обеих группах отмечена склонность побегов растений к полеганию, наклону цветоносов, особенно сильно выраженную после дождя.

У немезии зобовидной обе группы получили хорошие оценки за окраску цветков, их устойчивость к выгоранию, ремонтантность и оригинальность. Оценку «отлично» оба варианта опыта получили за крупные цветки. Средние оценки за качество цветоноса, прочность побегов и общую декоративность обе группы получили из-за неустойчивых соцветий, благодаря которым растения полегали и теряли декоративность. Обработанные растения получили более высокие баллы по сравнению с контрольной группой за плотные, крупные и более качественные соцветия и за обильное цветение. Состояние растений в обеих группах оценили как «ниже среднего». К концу цветения побеги почти полностью оголялись, растения имели очень низкую декоративность.

Влияние обработки препаратом «Бутон» на декоративные качества мимулюса гибридного F_1 Twinkle проявилось у обработанных растений в увеличении количест-

ва цветоносов, продолжительности и качества цветения. Растения в обеих группах имели крупные цветки, хорошо устойчивые к выгоранию. Растения контрольной группы были менее облиственны и имели склонность к оголению нижних частей побегов, поэтому получили оценку ниже. Обработанные растения отличались качественными соцветиями, прочными побегами, устойчивыми к полеганию, компактным габитусом, хорошей облиственностью, здоровым видом и мощным развитием.

При оценке влияния обработки препаратом «Бутон» на декоративные качества мимулюса гибридного F_1 Leopard контрольная группа получила также меньшее количество баллов. В обеих группах отметили крупные цветки с яркой, устойчивой к выгоранию окраской. За оригинальность, ремонтантность и качество цветоноса им присвоены высокие баллы. Растения в группе с однократной обработкой отличались плотными, хорошо сложенными соцветиями, обильным цветением, прочными и компактными кустами. В контрольной группе оценки были снижены из-за внешней угнетенности растений, оголения нижних частей побегов, что повлияло на общую декоративность растений.

Обработка препаратом «Бутон» оказала положительное влияние на декоративные качества представителей порядка Ясноткоцветные. Обработанные растения имели более качественные, плотные соцветия на прочных, устойчивых цветоносах. В основном, растения отличались компактностью, прочностью, мощным ростом побегов. Также в этих группах отмечено более продолжительное и обильное цветение.

При оценке влияния числа обработок препаратом «Бутон» на декоративные качества антирринкма большого наибольшее количество баллов было присвоено группе растений с двукратной обработкой и наименьшее количество баллов группе с четырехкратной обработкой. Группы с трех- и четырехкратной обработкой получили наивысший бал за размер цветка, в то же время соцветия на растениях были рыхлыми, неплотными. Растения полегали и имели очень непрочные цветоносы. За обилие цветения и ремонтантность эти группы получили низкие баллы из-за малого количества цветоносов 3-го и последующих порядков ветвления и количества цветков на кусте.

Группе с 2-кратной обработкой были присвоены высшие баллы за ремонтантность, обилие цветения и состояние растений. Это связано с тем, что в этой группе зафиксировано наибольшее количество цветоносов и наибольшее количе-

ство цветков на растении. Растения имели здоровый вид, были хорошо развиты, имели плотные соцветия, прочные цветоносы, хотя отмечался незначительный наклон соцветий в сторону. Большая часть растений были компактными, прочными. В связи с этим группа получила хорошую оценку по следующим признакам: соцветие, качество цветоноса, прочность и декоративность.

Контрольная группа и группа с однократной обработкой заняли промежуточное положение. Обе группы получили хорошие оценки за устойчивость цветков к выгоранию и высшие баллы за состояние растений. Соцветия в контрольной группе были менее плотными, но имели более прочные цветоносы. За обилие цветков растения контрольной группы получили высший балл. По прочности и декоративности кустов обе группы уступали группе с 2-кратной обработкой, за что получили средние оценки.

Таким образом, на основании опыта можно сделать вывод, что для достижения максимальной продолжительности цветения и наилучшей декоративности растений целесообразно проводить 2-кратную обработку препаратом «Бутон», увеличение количества обработок снижает качество растений, продолжительность цветения и увеличивает период от появления всходов до начала цветения.

За время проведения исследований наибольшая декоративность отмечена у группы растений *Antirrhinum majus* с двухкратной обработкой препаратом «Бутон», у *Penstemon hartwegii* и *Zaluzianskia capensis* с однократной обработкой. Наименьшей декоративностью отличались группы *Antirrhinum majus* с трех- и четырёхкратной обработками, а также контрольные группы *Nemesia strumosa* и *Mimulus hybrida* F_1Twinkle.

Таким образом, на основании опыта можно сделать вывод, что для достижения максимальной продолжительности цветения и наилучшей декоративности растений целесообразно проводить двухкратную обработку растений препаратом «Бутон».

8.2 Оценка хозяйственно ценных признаков исходного материала, родительских линий, сортов, гибридов

При оценке хозяйственно ценных признаков применяли комплексный метод сравнительной сортооценки декоративных культур В.Н. Былова. Данный метод

дополнен в соответствии с методикой оценки декоративных культур государственного сортоиспытания (ГСИ) (приложение А, таблица А.1).

При использонии указанных методик оценки признаков, все количественные показатели (высота растений, количество побегов, размер цветка, переод вегетации) применён перевод в относительные велечины (баллы), что упрощает отбор и позволяет выделить лучшие по декоративным признакам родительские линии, сорта и гибриды, наиболее полно отвечающие требованиям современного производства.

При проведении первичной оценки из всего объёма исходного материала выделены перспективные виды для дальнейшей работы. Оценка проведена в период массового цветения по 5-балльной шкале. В результате данной оценки исключены малоценные виды. Виды, набравшие 4 балла, оставлены для дальнейшей работы. Из оставленного материала, путём инбридинга, получены родительские линии и кандидаты в сорта.

Затем проведена сравнительная сортооценка перспективных видов, линий, сортов, называемая оценкой декоративности культур на отличимость и однородность (методика государственной сорткомиссии). Отобранные виды, линии, сорта сгруппированы по комплексу хозяйственно ценных признаков, а также по срокам цветения. В связи с тем, что виды цветут в разные сроки, они разделены на группы, по срокам цветения и сбора пыльцы, для дальнейшей отдалённой гибридизации. После данной группировки проведён отбор в узких группах. Проведена оценка по признакам: окраска цветка, форма и размер цветка, размер соцветия, размер цветоноса, общее количество цветков в соцветии, число одновременно открытых цветков, общее состояние растений, оригинальность, по 100-балльной шкале. Для ценных признаков применён переводной коэффициент. Чем выше коэффициент, тем более значим признак. Самые высокие коэффициенты 4 и 5 у декоративных признаков: размер и окраска цветка, оригинальность, махровость.

Затем проведена оценка по хозяйственным и биологическим признакам. Данная оценка не менее значимая, чем декоративность. К оцениваемым признакам отнесены наиболее важные из хозяйственных признаков: продолжительность вегетации, способность к семенному и вегетативному размножению, устойчи-

вость окраски к выгоранию, устойчивость к болезням и вредителям, факторам среды. Сюда же относят показатели экономической эффективности массового производства и дальнейшего поддержания сорта, гибрида. Максиимальная оценка составила 50 баллов.

Далее проведена сравнительная оценка отобранных видов, сортов, линий по результатам двух предыдущих оценок: декоративности сорта, с учётом полезных хозяйственных и биологических признаков. Выделяют лучшие сорта для массового размножения, с учётом всего комплекса признаков.

На заключительном этапе проведена комплексная оценка и отбор лучших сортов, линий, гибридов. Выделены кандидаты в сорта, получившие наиболее высокие оценки, что является свидетельством наиболее полного удовлетворения требованиям производства. При максимальной комплексной оценке 150 баллов (100 баллов за декоративность, 50 баллов за биологическую и хозяйственную оценку), данные сорта (кандидаты) включаются в рекомендуемый ассортимент. Пороговое значение для них: не менее 90 баллов за декоративные признаки и 35–40 баллов за хозяйственные и биологические качества.

Таким образом, комплексная оценка в пределах 130–140 баллов свидетельствует о высокой ценности сорта (кандидата) для производства. При равных суммарных оценках, предпочтение отдают сорту, у которого выше балл за декоративность.

Наиболее важные хозяйственные и декоративные признаки описаны в главе 3 пункте 3.1. В данной главе остановимся на изучении и оценке комплексного признака – декоративности. Декоративность растения оценивается в баллах и складывается из различных количественных и качественных признаков. Наиболее значимые признаки имеют переводной коэффициент выше, чем менее значимые. Максимальный балл за декоративность – 100, но такая оценка встречается редко. Для рекомендации по перспективности оцениваемые экземпляры должны набрать не менее 75 баллов.

В результате исследования получены ценные и перспективные сорта, линии, гибриды у 13 видов декоративных представителей порядка *Lamiales*, рекомендуемые для массового производства и озеленения (таблица 8.9).

Таблица 8.9 – Перспективность для селекции, комплексная оценка, направления использования линий, сортов, гибридов у видов порядка *Lamiales*

Вид (линия, кандидат в сорта, гибрид)	Перспект-ть для селекции, группа (1–3)*	Первичная оценка, max = 5 баллов	Хоз.-биол. оценка max = = 50 баллов	Декор-ть, max = = 100 баллов	Комплексная оценка, max = = 155 баллов	Направление использования, значимые признаки (для линий, сортов, гибридов)
1	2	3	4	5	6	7
1. Азарина лазающая (линии Аз-2, Аз-11, Аз-14, Аз-С7, F_1 Аз-С7хРБ-5)	1	4	40	70	**114**	Ампельная и горшечная культура, контейнеры
Линия А3-С7	1	4	35	75	**114**	Крупный цветок, синяя окраска, мощная однолетняя лиана
Линия Аз-2	1	4	35	70	**109**	Белая окраска, обильное цветение
Линия Аз-14	1	5	40	75	**120**	Крупный цветок, розовая окраска
F_1 Аз-С7хРБ-5	1	5	45	80	**130**	Пелорический цветок бледно розово-белой окраски. Высокорослый
2. Ангелония узколистная (линии АН-1, АН-5)	1	5	35	80	**120**	Контейнерная, горшечная, срезочная культура, все типы цветников
Линия АН-1	1	4	35	75	**114**	Обильное, продолжительное цветение, сиреневая окраска цветка
3. Бакопа раскидистая (линии БР-1, БР-2, БР-4, БР-8)	2	4	35	70	**109**	Контейнеры, вертикальное цветочное оформления
Линия БР-8	2	4	35	70	**109**	Белая окраска цветка, продолжительное цветение
4.Вероника седая (кандидаты в сорта Синева ТСХА, Розочка ТСХА)	2	4	25	60	89	Цветники природного стиля, миксбордер, срезка
Сорт Синева ТСХА	1	5	45	85	**135**	Устойчивость в срезке, тёмно-синяя окраска
Сорт Розочка ТСХА	1	5	40	85	**130**	Для цветников в природном стиле, срезка, насыщенная тёмно-розовая окраска

Продолжение таблицы 8.9

1	2	3	4	5	6	7
5. Диасциябородчатая (линии ДБ-1, ДБ-3, ДБ-4, ДБ-7)	2	4	35	70	**109**	Контейнеры, вертикальное цветочное оформление, пейзажные цветники
Линия ДБ-1	2	4	40	70	**114**	Крупный цветок, ярко-розовая окраска
6. Вербаскум фиолетовый (КГ-2, КГ-6, КГ-12, кандидат в сорта Фиолетовый ТСХА	2	4	35	65	**104**	Пейзажные цветники, солитер
Сорт Фиолетовый ТСХА	2	4	45	70	**119**	Крупный цветок, тёмно-фиолетовой окраски
7. Антирринум большой (линии АБ-5, А2-13, АБ-18, АБ-20, АБР-24, РБ-5, Лз-Пл, ММХ, ММХ-Ж7, ММХ-ОР-1, Биз -11, КР-8, ВР-5, КТ9-5, Р4-4, М1-3, кандидаты в сорта: Тетра Махаон ТСХА, Тетра Рубин ТСХА, F_1 РБ-5ХАзС7	1	5	40	85	**130**	Все типы регулярного и пейзажного цветочного оформления, городские и частные сады, контенерное озеленение, горшечная культура, срезка, флористика
Линия Лз-Пл	1	4	40	70	**114**	Пёстрый лист, пёстрый цветок, светлой окраски с малиновыми штрихами и крапинами
Линия ММХ	1	4	40	75	**119**	Оригинальная форма цветка (трубчатый, актиморфный), тёмно-малиновая окраска
Тетра Махаон ТСХА	1	5	50	85	**140**	Крупный цветок, жёлто-бордовая окраска
Тетра Рубин ТСХА	1	5	50	80	**135**	Крупный цветок тёмно-малиновая окраска
F_1 РБ-5ХАзС7	1	5	50	85	**140**	Универсальный, крупный цветок, пелорического типа, малиновой окраски

Продолжение таблицы 8.9

1	2	3	4	5	6	7
8. Мимулюс гибридный (линии МБ, МЖ, МГ-10, МК-1, МК-2, межвидовые гибриды: МЖхМК-2; МБ-1хМК-1, МК-1хМЖ; МЖхМБ-1; МБхМЖ)	2	4	35	60	99	Цветочное оформление прибрежных территорий, тенистых и влажных почв, контейнерное озеленение
F_1МЖхМК-2	2	4	40	75	**119**	Крупный, жёлтый цветок, с крапом на губе
F_1МБхМК-1	2	4	40	70	**114**	Крупный светло-жёлтый цветок с многочисленными малиновыми пятнами
F_1МК-1хМЖ	2	4	40	75	**119**	Крупный цветок, пятнистый, жёлто-красной окраски
F_1МЖхМБ-1	2	4	35	70	**109**	Крупный жёлтый цветок с малиновыми пятнами на лепестках
F_1МБхМж	2	4	40	75	**115**	Крупный жёлтый цветок с малиновыми пятнами и крапом
9. Наперстянка пурпурная (линии НП-1, НП-2, НП-5, НП-7)	1	5	40	75	**120**	Цветочное оформление, контейнерное озеленение, флористика
Линия НП-2	1	5	45	80	**130**	Крупный цветок, белая окраска, высота растений до 60 см
10. Немезия гибридная (Нз-1, Нз-2, Нз-3, кандидат в сорта Эльф ТСХА, Дочь красной вдовы ТСХА)	1	4	40	75	**119**	Цветочное оформление, контейнеры, вертикальное озеленение
Сорт Эльф ТСХА	1	5	50	80	**135**	Крупный цветок белой окраски с жёлтым центром
Сорт Дочь красной вдовы ТСХА	1	5	40	85	**130**	Крупный цветок бело-красной окраски с чёрным пятном в центре

Окончание таблицы 8.9

1	2	3	4	5	6	7
11. Пенстемон гибридный (линии Р-1, Р-4, Р-12)	1	4	40	80	**124**	Цветочное офлормление, срезка
Линия Р-4	1	4	45	80	**130**	Обильное, продолжительное цветение, розовая окраска цветков
12. Пенстемон Хартвейга (линии ПХ-1, ПХ-2, ПХ-3)	1	5	45	65	**115**	Цветочное оформление, озеленение, горшечная культура, срезка, флористика
Линия ПХ-1	1	5	50	80	**135**	Крупный цветок, красно-белой окраски
13. Торения Фуранье (линии ТФ-1, ТФ-4, ТФ-7, ТФ-15)	1	5	40	80	**125**	Контейнеры, вертикальное цветочное оформление, горшечная культура
Линия ТФ-7	1	5	45	80	**130**	Обильное и продолжительное цветение. Тёмно-вишнёвая окраска цветков

Примечание – *1–3 – группы по перспективности (1 – перспективный, 2 – можно рекомендовать, но с ограничениями, 3 – неперспективный); в колонке «Вид» указаны и перечислены полученные перспективные селекционные достижения, ниже приведено описание лучших из них.

За годы исследований (2010–2020 годы) создано 55 родительских линий у 13 видов, из них 12 линий рекомендованы, как высоко перспективные для создания F_1 гибридов, 7 линий рекомендованы как кандидаты в сорта, получено 7 ценных гетерозисных гибридов, среди них 5 межвидовых у рода мимулюс и 2 межродовых (между родами *Antirrhinum* и *Asarina*).

Ценные и перспективные для дальнейшей селекции виды и их линии, сорта, гибриды набрали по результатам комплексной оценки более 100 баллов, причём для рекомендации в производство необходимо набрать от 130 баллов, по результатам комплексной оценки. 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.

К первой группе отнесены перспективные виды, их линии, сорта, гибриды: *Asarina scandens, Angelonia angustifolia, Penstemon x hybridus, Penstemon hartwegii, Antirrhinum majus, Torenia Fournieri, Nemesia hybrida, Digitalis purpurea.* Все они, по результатам комплексной оценки и по сумме набранных баллов рекомендованы для массового производства и городского озеленения.

Ко второй группе по перспективности отнесены следующие виды, их линии, сорта, гибриды: *Bacopa diffusa*, *Veronica spicata*, *Diascia barberae*, *Verbascum phoenicum*, *Mimulus 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.

К ценным и перспективным можно отнести: гибрид *Asarina* и *Antirrinum,* набравший 140 баллов, кандидаты в сорта у *Veronica spicata* – «Синева ТСХА» (135 баллов) и «Розочка ТСХА» (130 баллов); все перечисленные родительские линии *Antirrhinum majus* (130 баллов), кандидаты в сорта у *Antirrhinum majus* – «Тетра Махаон» (140 баллов) и «Тетра Рубин» (135 баллов); линию *Digitalis purpurea* НП-2 – 130 баллов; кандидаты в сорта у *Nemesia hybrida* «Эльф ТСХА» (135 балло), «Дочь красной вдовы ТСХА» (130 баллов); линию Р-4 *Penstemon x hybridus*, набравшую 130 баллов; линию *Penstemon hartwegii*, набравшую 135 баллов; линию *Torenia Fournieri* ТФ-7, набравшую 130 баллов.

Остальные линии, кандидаты в сорта, гибриды набрали от 100 до 129 баллов. Показатель ниже 100 баллов, у исходного вида *Mimulus hybrida* и его некоторых линий (99 баллов) и исходного вида *Veronica spicata* (89 баллов), что связано с низкой декоративностью и хозяйственной ценностью. В то же время межвидовые гибриды *Mimulus,* набрали высокие баллы при комплексной оценке (109–119 баллов), что свидетельствует о проявлении гетерозисного эффекта при межвидовой гибридизации. Данных баллов недостаточно для рекомендации данных гибридов для массового производства и огородского озеленения.

Все перечисленные выше линии, сорта, гибриды можно рекомендовать для дальнейшей селекционной работы, как перспективные, для массового размножения и городского озеленения.

Заключение по главе 8

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 F_1 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 производство необходимо набрать от 130 баллов. Рекомендуемые виды, линии, сорта, гибриды относятся только к первой группе перспек-

тивности. 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 hybrida, 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: *Bacopa diffusa*, *Veronica spicata*, *Diascia barberae*, *Verbascum phoenicum*, *Mimulus 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 двухкратную обработку препаратом «Бутон».

По результатам проведённой селекционной работы для массового производства и целей городского озеленения и дальнейшей селекционной работы рекомендуются: гибрид *Asarina* и *Antirrhinum* F_1 АзС7хР-5; 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 hybrida* «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 ($r = 0,81$) 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, Bacopa, Diascia, Digitalis*. Так как перечисленные роды относятся к семействам порядка *Lamiales*, а именно: *Plantaginaceae, Scrophulariaceae, Linderniaceae, Prymaceae*, 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 прорастала 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.

Рост и длина пыльцевых трубок в тканях пестика и на искусственной питательной среде сильно отличаются, поэтому проведен анализ и установлены особенности роста пыльцевых трубок на питательной среде, что актуально для видов с высокой степенью самонесовместимости, образующих небольшое количество семян при самоопылении. 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*) 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, Bacopa 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, послеперасадочного стресса, влияния негативных факторов (резкое повышение температуры, засуха, переувлажнение), подбор оптимальных по составу субстратов для выращивания, прищипка и другие приёмы выращивания.

Высокоэффективной для поддержания инбредных линий оказалась группа препаратов («Бутон», «Цветень», «Гибберсиб»), стимулирующих цветение и плодоношение. 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. Двукратная обработка препаратом «Бутон» в фазу начала бутонизации повышала декоративность растений, увеличивала продолжительность цветения и семенную продуктивность изученных растений.

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

В качестве субстрата для выращивания инбредных линий рекомендуется минерализованный низинный торф с добавлением вермикулита, как влагоудержи-

вающего 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* (F_1АзС7×РБ-5); *Antirrhinum* × *Asarina* (F_1РБ-5×АзС7); пять фертильных межвидовых гибрида F_1 у *Mimulus* (F_1 МЖ×МК-2; F_1 МК-1×МЖ; F_1 МБ×МК-1; F_1 МЖ×МБ-1; F_1 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: F_1 Артур (АС № 48032), F_1 Гошенька (АС № 48028).

Для получения высокодекоративных тетраплоидных растений применялся метод полиплоидии, основанный на обработке сеянцев 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.

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; выпады растений.

На основе полиплоидии получены ценные кандидаты в сорта у *Antirrhinum majus* – «Тетра Махаон» и «Тетра Рубин», которые рекомендуется применять в озеленении. Необходимо массово размножать полученные тетраплоидные сорта у *Antirrhinum* и *Mimulus*, диплоидные сорта *Verbascum, Veronica, Nemesia* наряду с гибридами F_1, так как они имеют менее затратное производство и высокий декоративный эффект при использовании в озеленении.

При оценке полученного селекционного материала на всех этапах селекционного процесса использовалась оптимизированная комплексная методика, основанная 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 порядка *Lamiales.* Линии рекомендуются, как перспективные: 16 родительских линий для создания F_1 гибридов; 7 линий как кандидаты в сорта; 7 гетерозисных гибридов, среди них 5 межвидовых гибридов и 2 межродовых гибрида.

ПЕРЕЧЕНЬ УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ И СОКРАЩЕНИЙ

°С – градус Цельсия

кг – килограмм

г – грамм

л – литр

шт. – штук

мкм – микрометр

мкл – микролитр

t – температура

др. – другие

г. – город

им. – имени

rpm – число оборотов центрифуги

лк – люкс

НВ – влажность

ПВХ – поливинилхлорид

ПЦР - полимеразная цепная реакция

ФАС – флурохром (анилиновый синий)

ИУК – индолилуксусная кислота

2,4-Д – дихлор фоноксиуксусная кислота

DAPI – (4', 6-диамидино-2-фенилиндол, дигидрохлорид) – синий флуоресцентный ядерный краситель

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агаджанян, А.М. Гибридизация между видами *Lycopersicon esculentum, Lycopersicon peruvianum* / А.М. Агаджанян // Биологический журн. Армения. – 1973. – Т. 26. – № 12. – С. 64–71.

2. Аксенов, Е.С. Декоративные растения: травянистые растения / Е.С. Аксенов, Н.А. Аксенова. – 2-е изд. – Москва: ФБФ/ABF, 1997.

3. Алёхин, А.А. Оценка влияния некоторых факторов на изменчивость феноинтервала «период вегетации» у гибридных сеянцев груши селекции РГАУ-МСХА / А.А. Алёхин, А.В. Исачкин, Д.В. Тонких // Докл. ТСХА. – Москва: Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева, 2006. – Вып. 278. – С. 463–467.

4. Андреева, И.И. Практикум по анатомии и морфологии высших растений. Часть 1: учебное пособие / И.И. Андреева, Л.С. Родман, А.В. Чичёв. – Москва: ИКЦ «Колосс», 2019. – 144 с.

5. Барыкина Р.П. [и др.]. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. – Москва: Изд-во МГУ, 2004. – 312 с.

6. Безбородова, С.И. Естественная и искусственная гаметофитная самонесовместимость цветковых растений и рибонуклеазы / С.И. Безбородова // Биотехнология. – 1993. – Т. 1. – С. 5–8.

7. Березкина, И.В. Оптимизация подбора ассортимента и колористика городских цветников г. Москвы / И.В. Березкина, О.Е. Ханбабаева // Естественные и технические науки. – 2019. – № 8(134). – С. 55–60.

8. Березкина, И.В. Изучение биологических особенностей однолетних цветочных культур при различных типах посадки / И.В. Березкина, А.С. Мазаева, О.Е. Ханбабаева // Научная жизнь. – 2018. – № 8. – С. 97–105.

9. Бессонова, В.П. Влияние загрязнения окружающей среды на мужскую фертильность декоративных цветочных растений / В.П. Бессонова, Л.М. Фендюр, Т.Н. Пересыпкина // Бот. журнал. – 1997. – Т. 82. – № 5. – С. 38–45.

10. Бессонова, В.П. Состояние пыльцы как показатель загрязнения среды тяжелыми металлами / В.П. Бессонова // Экология. – 1992. – № 4. – С. 45–50.

11. Бессонова, Е.С. Анализ цветочного оформления на примере цветочных выставок города Москвы / Е.С. Бессонова, О.Е. Ханбабаева // Вестник ландшафтной архитектуры. – 2018. – № 14. – С. 26–30.

12. Бессонова, Е.С. Оформление цветников на примере цветочных выставок города Москвы / Е.С. Бессонова, О.Е. Ханбабаева // Вестник ландшафтной архитектуры. – 2017. – № 11. – С. 10–12.

13. Болховских З.В. [и др.]. Хромосомные числа цветковых растений: Справочник. – Ленинград: Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. – 927 с.

14. Боровиков, В. STATISTICA: искусство анализа данных на компьютере (с CD-ROM) / В. Боровиков. – 2-е изд. – Санкт-Петербург: Питер, 2003.

15. Буханцов, В.Г. Декоративные растения в оформлении водоемов / В.Г. Буханцов, И.В. Иванова, О.Е. Ханбабаева. – Москва: МЭСХ, 2019. – 109 с.

16. Ботаника: учебник для вузов. В 4 т. / Под ред. А.К. Тимонина, И.И. Сидоровой. – Москва: Изд. центр «Академия», 2007. – Т. 3. – 576 с.

17. Бохан, А.И. Селекция и семеноводство корнеплодных овощных культур / А.И. Бохан. – Москва, 2019.

18. Бухарова, А.Р. Отдаленная гибридизация овощных пасленовых культур: монография / А.Р. Бухарова, А.Ф. Бухаров. – Мичуринск: Изд-во МичГАУ, 2008. – 274 с.

19. Бухаров, А.Ф. Разнокачественность семян: теория и практика (Обзор) / А.Ф. Бухаров // Овощи России. – 2020. – № 2. – С. 23–31.

20. Былов, В.Н. Интродукция и селекция цветочно-декоративных растений / В.Н. Былов. – Москва: Наука, 1978. – С.7–32.

21. Былов, В.Н. Сортоизучение и основы сортоценки многолетников / В.Н. Былов // Опыт выращивания луковичных и клубнелуковичных, многолетних цветочных растений. – Москва: Колос, 1964.

22. Былов, В.Н. Основы сортоизучения и сортооценки декоративных растений при интродукции / В.Н. Былов // Бюл. ГБС. – 1971. – Вып. 81. – С. 69.

23. Васильева, О.Ю. Создание цифровой семенотеки однолетних декоративных растений / О.Ю. Васильева, М.Я. Сарлаева // Вестник КрасГАУ. – 2021. – № 9 (174). – С. 24–29.

24. Васильева, О.Ю. Эколого-биологические особенности однолетних декоративных растений при подзимнем посеве в условиях континентального климата / О.Ю. Васильева, М.Я. Сарлаева // Самарский научный вестник. – 2021. – Т. 10. – № 1. – С. 142–150.

25. Ващенко, Т.Г. Создание и использование самоопыленных линий сахарной свеклы в селекции на гетерозис: автореферат на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук / Ващенко Т.Г. – Ленинград, 1987. – 17 с.

26. Верзилов, В.Ф. Регуляторы роста и их применение в растениеводстве / В.Ф. Верзилов. – Москва: Наука, 1971. – 144 с.

27. Веселова Т.Д., Гревцова Н. А., Джалилова Х.Х. [и др.]. О возможности выявления видов индикаторов загрязнения окружающей среды на основании анализа состояния мужской генеративной сферы у цветковых растений // Бюл. Моск. общ-ва испытателей природы. – 1996. – Т. 101. – Вып. 4. – С. 69–72.

28. Вишнякова, М.А. Структурные и функциональные основы несовместимости растений: автореферат на соискание ученой степени доктора биологических наук / Вишнякова М.А. – Санкт-Петербург, 1994. – 37 с.

29. Вишнякова, М.А. Структурные основы действия генов самонесовместимости у цветковых растений / М.А. Вишнякова // Генетика. – 1994. – Т. 30. – № 10. – С. 1381–1391.

30. Вуколов, Э.А. Основы статистического анализа. Практикум по статистическим методам и исследованию операций с использованием пакетов Statistica и Excel / Э.А. Вуколов. – Москва: Форум, 2004. – 464 с.

31. Голубинский, И.Н. Биология прорастания пыльцы / И.Н. Голубинский. – Киев: Наукова думка, 1974. – 368 с.

32. Горенштейн, Н.М. Возможности и трудности генетического анализа у растений с гаметофитной самонесовместимостью / Н.М. Горенштейн // Генетика. – 1994. – Т. 30. – С. 35–55.

33. Горенштейн, Н.М. Теоретические ожидаемые расщепления на генотипические и фенотипические классы в F2 и беккроссах для дигенно-контролируемых признаков, сцепленных с S-геном, при моногенном гаметофитном контроле самонесовместимости / Н.М. Горенштейн // Генетика. – 1993. – Т. 29. – № 7. – С. 1129–1156.

34. Гудкова, Т.И. Физиолого-цитологические исследования причин стерильности пыльцы яровой пшеницы в условиях пониженных температур / Т.И. Гудкова // Научные труды СПбАУ. – 2000. – Вып. 394. – С. 103–108.

35. Деменко, В.И. Микроклональное размножение садовых растений: уч. пособие / В.И. Деменко. – Москва: ФГОУ ВПО РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева, 2007. – 56 с.

36. Демьянова, Е.И. Автогамия / Е.И. Демьянова // Эмбриология цветковых растений. Определения и концепции. – Санкт-Петербург, 2000. – Т. 2. – С. 112–115.

37. Джеффри, Чарлз. Биологическая номенклатура / Чарлз Джеффри; пер. с англ. – Москва: Мир, 1980. – С. 113.

38. Дрягина, И.В. Селекция и семеноводство цветочных культур / И.В. Дрягина, Д.Б. Кудрявец. – Москва: Агропромиздат, 1986. – 256 с.

39. Евдокимова, Л.И. Биохимическая природа мутантов по окраске цветков у мака снотворного (*Papaver somniferum* L.) / Л.И. Евдокимова, А.В. Ратькин // Известия РАН. Сер. Биол. – 1999. – № 5. – С. 527–533.

40. Ерошевская, А.С., Терешонкова Т.А., Фаравн Х., Леунов В.И. Подходы к селекции томата для различных типов малообъемной технологии // Картофель и овощи. – 2019. – № 10. – С. 26–28.

41. Ефремова, Н.Н. Экспрессия генов в эпидерме для исследования развития цветка и выведения сортов львиного зева методом трансформации: автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Ефремова Н.Н. – Краснодар, 1999. – 32 с.

42. Жужжалова, Т.П. Особенности роста пыльцевых трубок при совместимых и несовместимых скрещиваниях сахарной свеклы / Т.П. Жужжалова // Пути повышения прдуктивности и качества сахарной свеклы. – Воронеж, 1983. – С. 11–19.

43. Жужжалова, Т.П. Влияние ионизирующей радиации на оплодотворяющую способность пыльцы сахарной свеклы / Т.П. Жужжалова, Н.С. Агафонов // Мат-лы II Всесоюзной конференции по сельхоз. радиологии. – Обнинск, 1984, 1984. – Ч. II. – С. 43–44.

44. Жужжалова, Т.П. Методические указания определения потенциальной завязываемости семян и подбора пар при гибридизации сахарной свеклы по росту пыльцевых трубок / Т.П. Жужжалова, В.В. Знаменская. – Рамонь: ВНИИСС, 1985. – 4 с.

45. Жученко, А.А. Адаптивный потенциал культурных растений / А.А. Жученко. – Кишинёв: Изд-во «Штиинца», 1988. – 786 с.

46. Заренкова, Е.Г. Влияние ретардантов на декоративность карликового львиного зева (*Antrrhinum majus* L.) / Е.Г. Заренкова, О.Е. Ханбабаева // Научная конференция молодых ученых и специалистов, посвященная 170-летию со дня рождения К.А. Тимирязева: сборник статей. 2014. – С. 38–39.

47. Заренкова, Е.Г. Низкорослый антирринум / Е.Г. Заренкова, О.Е. Ханбабаева // Цветоводство. – 2013. – № 4. – С. 30–31.

48. Заренкова, Е.Г. Разработка элементов технологии выращивания сортов карликового львиного зева в контейнерах / Е.Г. Заренкова, О.Е. Ханбабаева // Доклады Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2012. – № 284–1. – С. 590–592.

49. Захарова, Е.В. Гормональный баланс системы пыльца-пестик петунии в прогамной фазе оплодотворения: автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Захарова Е.В.; Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева. – Москва, 2002. – 26 с.

50. Захарова, Е.В. Содержание фитогормонов в репродуктивных органах петунии (*Petunia híbrida*) совместимого, самонесовместимого и стерильного клонов / Е.В. Захарова, Л.В. Ковалева // Труды Всерос. научно-практической конференции. – Брянск, 1999. – С. 85–86.

51. Захарова, Е.В. Участие этилена и ауксина в регуляции роста пыльцевых трубок петунии / Е.В. Захарова, Л.В. Ковалева, В.Ю. Ракитин // Тез. докл. Всерос. конф., посв. 275-летию СПГУ. – Санкт-Петербург, 1999. – С. 85–86.

52. Зонтиков, Д.Н., Зонтикова С.А., Малахова К.В. [и др.]. Получение гаплоидных растений *Rubus arcticus* L. методом культуры микроспор *in vitro* // Сельскохозяйственная биология. – 2020. – Т. 55. – № 1. – С. 128–136.

53. Ибрагимова, Э.Э. Оценка последствий аэротехногенного загрязнения окружающей среды выбросами автомобильного транспорта по их гаметоцидному влиянию на высшие растения / Э.Э. Ибрагимова // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2010. – Вып. 2. – С. 192–199.

54. Иванова, М.И. Реализация семенной продуктивности лука беловатого (*Allium album* Fiisch. Ex M. Bieb. *Amaryllidaceae Jaume* St.-Htl.), в условиях московской области / М.И. Иванова, А.И. Кашлева, А.Ф. Бухаров // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2021. – Т. 15. – № 1. – С. 47–52.

55. Иванова, И.В. Декоративное садоводство: учебное пособие / И.В. Иванова, Ю.Г. Пономарева, О.Е. Ханбабаева. – Москва: Московский государственный агроинженерный университет им. В.П. Горячкина, 2014. – 348 с.

56. Иванова, И.В. Декоративное садоводство с основами ландшафтного проектирования (часть I): учебное пособие / И.В. Иванова, О.Е. Ханбабаева. – Москва: Изд-во РГАУ-МСХА, 2013. – 247 с.

57. Иванова, И.В. Каменистый сад: учебное пособие / И.В. Иванова, О.Е. Ханбабаева. – Москва: Московский государственный агроинженерный университет им. В.П. Горячкина, 2012. – 120 с.

58. Исачкин, А.В. Влияние различных типов изоляторов на завязываемость семян львиного зева (*Antirrhinum majus* L.) / А.В. Исачкин, О.Е. Ханбабаева // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2010. – № 5. – С. 115–120.

59. Исачкин, А.В. Влияние факторов среды на завязываемость семян у линий высокорослого львиного зева (*Antrrhinum majus* L.) / А.В. Исачкин, О.Е. Ханбабаева // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2012. – № 2. – С. 87–93.

60. Исачкин, А.В., Соловьев А.А., Ханбабаева О.Е. [и др.]. Изучение влияния обработок водным раствором колхицина на изменение признаков у двух садовых групп львиного зева (*Antrrhinum majus* L.) // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2014. – № 4. – С. 5–17.

61. Исачкин, А.В. Влияние факторов среды на завязываемость семян у линий высокорослого львиного зева (*Antrrhinum majus* L.) / А.В. Исачкин, О.Е. Ханбабаева // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2012. – № 2. – С. 87–93.

62. Исачкин, А.В. Перспективы микроклонального размножения антуриума Андре / А.В. Исачкин, В.Д. Богданова // Доклады ТСХА. – Москва: Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева, 2009. – Вып. 281. – С. 205–208.

63. Калашникова, Е.А. Получение посадочного материала древесных, цветочных и травянистых растений с использованием методов клеточной и генной инженерии: учеб. пособие / Е.А. Калашникова, А.Р. Родин. – Изд. 2-е, испр. и доп. – Москва: МГУЛ, 2001. – 73 с.

64. Киселева, К.В. Флора средней полосы России. Атлас-определитель. Флора средней полосы России. Атлас-определитель / К.В. Киселева, С.Р. Майоров, В.С. Новиков; под ред. проф. В.С. Новикова. – Москва: ЗАО «Фитон+», 2010. – 544 с.

65. Ковалева, Л.В. Межклеточные отношения в системе пыльца пестик в прогамной фазе оплодотворения / Л.В. Ковалева // Успехи совр. биологии. – 1991. – Т. 3. – Вып. 5. – С. 782–796.

66. Ковалева, Л.В. Гаметофитная самонесовместимость у петунии: динамика углеводов в процессе роста пыльцевых трубок / Л.В. Ковалева, Э.Н. Комарова // Физиология растений. – 1993. – Т. 40. – № 2. – С. 260–264.

67. Ковалева, Л.В. Этилен и рост пыльцевых трубок / Л.В. Ковалева, Е.В. Захарова, А.А. Добровольская // Молодые ученые возрождению сел. хоз-ва России в XXI в. – Брянск, 2000. – С. 44–47.

68. Ковалева, И.С., Мацнева А.Е., Ханбабаева О.Е., Мазаева А.С. Введение в культуру *in vitro* и клональное микроразмножение перспективного сеянца смородины черной (*Rubes nigrum* L.) // Вестник КрасГАУ. – 2019. – № 12 (153). – С. 43–48.

69. Козлова, Е.А. Изучение совместного действия препаратов силиплант, эпин-экстра и циркон на морфологический признак «цветок» у линий петунии (*Petunia X hybrida* Vilm.) на примере линии МР-11 / Е.А. Козлова, А.К. Раджабов, О.Е. Ханбабаева // Естественные и технические науки. – 2018. – № 7 (121). – С. 24–27.

70. Козловская, Л.Н. Практикум по ботанике: в 2. Ч. 2. Систематика высших растений: учебное пособие / Л.Н. Козловская, Л.С. Родман, А.В. Чичев. – Москва: БИБКОМ, ТРАНСЛОГ, 2017. – 80 с.

71. Колесникова, Е.Г. Коллекция летников в лаборатории цветоводства ВНИИССОК: некоторые итоги работы за 1986-1996 годы / Е.Г. Колесникова // Сб. науч. тр. Всерос. НИИ селекции и семеноводства овощных культур. 1998. – Вып. 35. – С. 253–258.

72. Колесникова, Е.Г. Однолетние цветы / Е.Г. Колесникова. – Москва: МСП, 2003. – 192 с.

73. Коновалов, А.А. Группы сцепления с участием S-генов у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) и сходные группы сцепления у других видов растений / А.А. Коновалов // Журн. общ. биологии. – 1994. – Т. 55. – № 3. – С. 318–327.

74. Корнев, А.В., Соколова Л.М., Ховрин А.Н. [и др.]. Создание линий – опылителей моркови столовой // Картофель и овощи. – 2020. – № 9. – С. 37–40.

75. Корчагина, А.В. In vitro размножение пеларгонии королевской (*Pelargonium grandiflorum* (Andrews.) Willd.) / А.В. Корчагина, А.В. Поляков // Естественные и технические науки. – 2015. – № 11 (89). – С. 177–181.

76. Коцарева, Н.В. Влияние предпосевной обработки семян и некорневых подкормок на семенную продуктивность цинии изящной / Н.В. Коцарева, Е.С. Полежаева // Инновации в АПК: проблемы и перспективы. – 2017. – № 1 (13). – С. 89–97.

77. Коцарева, Н.В. Изменчивость признаков в отборах цинии изящной / Н.В. Коцарева, Е.С. Полежаева // Инновации в АПК: проблемы и перспективы. – 2017. – № 3 (15). – С. 102–107.

78. Коцарева, Н.В. Научные основы ведения семеноводства овощных и цветочных культур в условиях Юго-запада ЦЧР: диссертация на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук / Коцарева Н.В.; Всероссийский научно-исследовательский институт селекции и семеноводства овощных культур. – Москва, 2013.

79. Коцарева, Н.В., Попленкина О.Н., Молчанов В.И., Брянина А.Ю. Изучение влияния рассадного и безрассадного способов выращивания на семенную продуктивность цинии изящной в условиях белгородской области // Проблемы сельскохозяйственного производства на современном этапе и пути их решения: материалы международной научно-производственной конференции. – 2012. – С. 16–18.

80. Коцарева, Н.В., Полежаева Е.С., Смирнова И.Н., Гурова К.П. Повышение декоративных качеств цинии изящной при использовании предпосевной подготовки семян и некорневой подкормки // Проблемы сельскохозяйственного производства на современном этапе и пути их решения: материалы международной научно-производственной конференции. – 2012. – С. 64–67.

81. Круглова, А.Е. Оценка качества пыльцевых зерен в зрелых пыльниках остролодочника сходного в условиях интродукции / А.Е. Круглова // Вестник Удмуртского университета. – 2011. – Вып. 1. – С. 67–74, 76.

82. Круглова, А.Е. Периодизация морфогенеза пыльника остролодочника сходного / А.Е. Круглова // Интродукция растений: теоретические, методические и прикладные проблемы: материалы междунар. науч. конф. – Йошкар-Ола, 2009. – С. 178–181.

83. Круглова, Н.Н. Анализ развития пыльников и пыльцевых зерен амброзии трехраздельной и циплохены дурнишниколистной: возможные критические стадии / А.Е. Круглова // Вестник ОГУ. – 2009. – № 6. – С. 176–178.

84. Круглова, Н.Н. Критические фазы развития спорогенной клетки пыльника: к постановке проблемы / Н.Н. Круглова // Цитология. – 2001. – Т. 43. – № 3. – С. 86–87.

85. Крючков, А.В. Использование гаметофитной самонесовместимости в селекции гибридов F1 растений / А.В. Крючков // Докл. ТСХА. – Москва: Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева, 2005. – Вып. 277. – С. 412–417.

86. Крючков, А.В. Комбинационная способность линий пекинской капусты при выращивании в весеннем и осеннем обороте / А.В. Крючков, С.Г. Монахос // Докл. ТСХА. – Москва: Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева, 2005. – Вып. 277. – С. 417–422.

87. Крючков, А.В. Проявление комбинационной способности самонесовместимых инбредных линий среднеспелой белокачанной капусты в зависимости от метеорологических условий в год выращивания F1 гибридов / А.В. Крючков, С.Г. Монахос // Известия ТСХА. – 1983. – № 3. – С.130–135.

88. Крючков, А.В. Проявление самонесовместимости у белокачанной капусты в зависимости от условий выращивания / А.В. Крючков, А. Гтиэрес // Известия ТСХА. – 1986. – № 4. – С. 45–48.

89. Кудрявец, Д.Б. Атлас декоративных растений / Д.Б. Кудрявец, Н.А. Петренко. – М.: КРОН-ПРЕСС, 1996. – 128 с.

90. Кудрявец, Д.Б. Как вырастить цветы / Д.Б. Кудрявец, Н.А. Петренко. – Москва: Просвещение, 1993. – 176 с.

91. Кузнецов, В.А. Реакция астры и антирринума на длину дня в связи с местом репродукции семян / В.А. Кузнецов // Сб. тр. аспирантов и молодых научных сотрудников (ВНИИ растениеводства), 1967. – № 8. – С. 371–376.

92. Лагутин, А.А. Фиторемедиационные свойства гиацинта (*Eichornia crassipes* (Mart.) Solms) / А.А. Лагутин, О.Е. Ханбабаева // Вестник ландшафтной архитектуры. – 2019. – № 18. – С. 52–57.

93. Лазарева, О.В. Методические аспекты анализа функциональных особенностей пыльцы в целях палиноиндикации / О.В. Лазарева, Н.Б. Лаврова // Геология и полезные ископаемые Карелии. – 2012. – № 15.

94. Левко, Г.Д. Однолетние цветы / Г.Д. Левко. – Москва: АСТ; изд-во «Астрель», 2001. – 144 с.

95. Левко, Г.Д. Наследование признака «длина соцветия» у душистого горошка / Г.Д. Левко, Е.В. Мамонов, Е.Е. Орлова // Докл. ТСХА. – Москва: Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева, 2003. – Вып. 275. – С. 331–334.

96. Левко, Г.Д. Наследование признака «узел закладки соцветия» у душистого горошка (*Lathyrus odoratus* L.) / Г.Д. Левко, Е.В. Мамонов, Е.Е. Орлова // Докл. ТСХА. – Москва: Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева, 2005. – Вып. 277. – С. 442–445.

97. Левко, Г.Д. Теоретическое обоснование и практическое использование методов селекции и семеноводства цветочных культур: диссертация на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук / Левко Г.Д.; Всероссийский научно-исследовательский институт селекции и семеноводства овощных культур. – Москва, 2009.

98. Леунов, В.И. Вклад АНРСК в развитие селекции и семеноводства в России / В.И. Леунов, И.М. Коноваленко // Картофель и овощи. – 2021. – № 3. – С. 3–7.

99. Леунов, В.И. Особенности селекционной работы с однолетними цветочными культурами на примере Пенстемона Хартвейга / В.И. Леунов, О.Е. Ханбабаева // Тенденции развития науки и образования. – 2021. – № 73. – Ч. 1. – С. 114–117.

100. Лобзова, А.В. Изучение биологических особенностей и оценка декоративных качеств сортов хосты / А.В. Лобзова, О.Е. Ханбабаева // Доклады Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2011. – № 283–1. – С. 762–766.

101. Лудилов, В.А. Влияние яровизации на изменение сроков цветения родительских линий пекинской капусты / В.А. Лудилов, А.В. Лазарев // Докл. ТСХА. – Москва: Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева, 2005. – Вып. 277. – С. 425–429.

102. Лысиков, А.Б. Львиный зев / А.Б. Лысиков // Цветники. – 2008.

103. Мазаева, А.С. Изучение фертильности пыльцы декоративных представителей семейства Норичниковые (*Scrophulariaceae* Juss.) / А.С. Мазаева // Студенческая наука: Московская научно-практическая конференция.

104. Мазаева, А.С. Изучение фертильности пыльцы декоративных представителей семейства норичниковые (*Srophulariaceae* Juss.) / А.С. Мазаева, О.Е. Ханбабаева // Национальная ассоциация ученых (НАУ). – 2014. – № IV.

105. Малецкий, С.И. О происхождении гаметофитных генов у самонесовместимых видов растений / С.И. Малецкий // Генетика. – 1996. – Т. 5. – № 1. – С. 159–167.

106. Малецкий, С.И. Гены самонесовместимости контролируют у цветковых растений

перекрёстное оплодотворение / С.И. Малецкий // Соровский образовательный журнал. – 1996. – № 12. – С. 19–25.

107. Мамонов, Е.В. Гаметофитная самонесовместимость инбредных линий львиного зева (*Antirrhinum majus* L.) в зависимости от возраста цветка и условий среды / Е.В. Мамонов, О.Е. Ханбабаева // Известия. ТСХА. – 2008. – № 1. – С. 95–100.

108. Мамонов, Е.В. Преодоление гаметофитной самонесовместимостиу антирринума путем гейтеногамного опыления бутонов / Е.В. Мамонов, О.Е. Ханбабаева // Докл. ТСХА. – Москва: Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева, 2009. – Вып. 281. – С. 237–239.

109. Матвеева, Т.С. Полиплоидия у декоративных растений / Т.С. Матвеева // Тр. МОИП. – 1962. – Т. 5. – С. 333–359.

110. Методика проведения испытаний на ООС по антирринуму: Офиц. бюл. // Гос. комис. РФ по испытанию и охране селекц. достижений, 2007. – № 9. – С. 910–921.

111. Методика проведения испытаний на отличимость, однородность и стабильность, № 12-06/39 от 30.10.2007. – Москва: ФГБУ Государственная комиссия Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений, 2007. – 74 с.

112. Миркин, Б.М. Высшие растения: краткий курс систематики с основами науки о растительности: учебник / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, А.А. Мулдашев. – 2-е изд., перабот. – Москва: Логос, 2002. – 256 с.

113. Митрофанова, О.В. Методические указания по диагностике болезней цветочных культур и меры борьбы с ними / Сост. О.В. Митрофанова, А.С. Кольцова. − Ялта: Гос. Никит. ботан. сад, 1977. – 23 с.

114. Михеев, Ю.Г., Леунов В.И., Ванюшкина И.А. [и др.]. Создание нового исходного материала овощных культур с ценными хозяйственными признаками для условий приморского края // Картофель и овощи. – 2020. – № 7. – С. 33–36.

115. Монахос, Г.Ф. Комбинационная способность линий огурца при выращивании в открытом и защищенном грунте / Г.Ф. Монахос, Т.В. Иванова // Докл. ТСХА. – Москва: Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева, 2006. – Вып. 278. – С. 491–496.

116. Монахос, С.Г., Нгуен М.Л., Безбожная А.В., Монахос Г.Ф. Связь плоидности с числом хлоропластов в замыкающих клетках устьиц у диплоидных и амфидиплоидных видов *Brassica* // Сельскохозяйственная биология. – 2014. – № 5. – С. 44–54. – DOI: 10.15389/agrobiology.2014.5.44rus

117. Муравьёва, И.В. Массовое размножение петунии ампельной (*Petunia X hybrid* Vilm.) *in vitro* / И.В. Муравьёва, М.А. Азопкова, А.В. Поляков // Актуальные проблемы биологической и химической экологии: сборник материалов VI Международной научно-практической конференции; отв. ред. Д.Б. Петренко. – 2019. – С. 51–54.

118. Мусаев, Ф.Б.О., Прияткин Н.С., Бухаров А.Ф. [и др.]. Анализ разнокачественности семян лука кристофа (*Allium cristophii* Trautv.) с помощью цифровой морфометрии // Овощи России. – 2020. – № 2. – С. 32–37.

119. Назарова, М.Н. Влияние температурных условий формирования пыльцы вишни войлочной на ее фертильность и частоту выхода геномных мутаций / М.Н. Назарова, Е.А. Истомина // Селекционно-генетические проблемы развития садоводства в средней полосе европейской части России. – Мичуринск, 1995. – С. 134–136.

120. Нгуен М.Л., Та Ч.Х.Т., Хуен Т.Н.В.Т, Воронина А.В. Каллусообразование в культуре пыльников момордики (*Momordica charantia* L.) в зависимости от стадии развития микроспор и состава питательной среды // Сельскохозяйственная биология. – 2019. – Т. 54. – № 1. – С. 140–148. – DOI: 10.15389/agrobiology.2019.1.140rus

121. Орлова, Е.Е. Наследование признака «высота растения» у душистого горошка (*Lathyrus odoratus* L.) / Е.Е. Орлова, Е.В. Мамонов, Г.Д Левко. // Докл. ТСХА. – Москва: Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева, 2001. – Вып. 273. – Ч. 2. – С. 177–181.

122. Опимах, В.В. Селекция свеклы столовой (Beta vulgaris L.) в Беларуси / В.В. Опимах, А.И. Бохан // Методы и технологии в селекции растений и растениеводстве: материалы IV Международной научно-практической конференции. – 2018. – С. 148–150.

123. Острякова, Г.В. Селекция и семеноводство однолетних декоративных растений: диссертация (в форме научного доклада) на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук / Острякова Г.В. – Л., 1990.

124. Пантюхина, В.А., Новиков Д.В., Савиных Н.П., Новиков В.В. Сравнительный анализ первичной структуры гена 18SPPHK представителей разных экобиоморф рода Veronica L. (*Scrophulariaceae*) // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. – 2012. – № 2-3. – С. 169–173.

125. Петрова, Е.Ю. Морфологическое проявление самонесовместимости у ряда сортов абрикоса / Е.Ю. Петрова, М.А. Вишнякова // Научно-техн. бюл. ВИР. – 1992. – Вып. 230. – С. 70–72.

126. Пивоваров, В.Ф., Бондарева Л.Л., Шмыкова Н.А. [и др.]. Создание гибридов капусты белокачанной (*Brassica oleracea* L. *convar. capitata var. alba* DC) нового поколения с использованием линий удвоенных гаплоидов // Сельскохозяйственная биология. – 2017. – № 52(1). – С. 143–151. – DOI: 10.15389/agrobiology.2017.1.143rus.

127. Поляков, А.В. Влияние кремнийорганических регуляторов роста на урожайность и качество чеснока озимого / А.В. Поляков, Т.В. Алексеева, С.В. Логинов // Известия ФНЦО. – 2019. – № 1. – С. 146–149.

128. Поляков, А.В. Влияние нитрата серебра на ускорение и эффективность каллусогенеза моркови столовой (*Daucus carota* L.) / А.В. Поляков, М.А. Демидкина // Естественные и технические науки. – 2013. – № 4 (66). – С. 113.

129. Потапов, С.П. [и др.] Методика постановки опытов с плодовыми, ягодными и цветочно-декоративными растениями: пособие для учителей / Под ред. В.А. Комисарова. – Москва: Просвещение, 1982. – 239 с.

130. Пухальский, В.А. Введение в генетику / В.А. Пухальский. – Москва: КолосС, 2007. – 224 с.

131. Пухальский, В.А., Соловьев А.А., Бадаева Е.Д., Юрцев В.Н. Цитология и цитогенетика растений. – Москва: Изд-во МСХА, 2004. – 118 с.

132. Пухальский, В.А., Соловьев А.А., Бадаева Е.Д., Юрцев В.Н. Практикум по цитологии и цитогенетике растений. – Москва: КолосС, 2007. – 198 с.

133. Пшеницын, Л.А. Связь окраски цветков с количественными признаками у *Antirrhinum majus* L. / Л.А. Пшеницын // Ботанические исследования. – Барнаул, 2003. – Т. 2. – С. 91–92.

134. Ратькин, А.В. Образование флавоноидных пигментов в процессе развития окраски у мутантов душистого горошка (*Lathyrus odoratus* L.) / А.В. Ратькин // Известия РАН. – Сер. Биол. – 1999. – № 5. – С. 527–533.

135. Реброва, О.Ю. Статистический анализ медицинских данных. Применение пакета прикладных программ STATISTICA: учеб. пособие / О.Ю. Реброва. – Москва: Медиа Сфера, 2006. – 305 с.

136. Руднев, И.И. Влияние способов выращивания на посевные качества семян бархатцев отклоненных сорта оранжевый ковер / И.И. Руднев, Н.В. Коцарева, О.Н. Попленкина // Материалы международной студенческой научной конференции. – 2015. – С. 24.

137. Савиных, Н.П. Модель побегообразования как основа адаптаций цветковых растений / Н.П. Савиных, С.В. Шабалкина // Сибирский экологический журнал. – 2020. – Т. 27. – № 3. – С. 282–296.

138. Савиных, Н.П. Онтогенез вероники широколистной (*Veronica teucrium* L.) / Н.П. Савиных, С.В. Артемьева, О.П. Ведерникова // Онтогенетический атлас растений. – Йошкар-Ола, 2007. – С. 203–210.

139. Савиных, Н.П. Род Вероника: морфология и эволюция жизненных форм / Н.П. Савиных. – Киров: Вятский государственный гуманитарный университет, 2006.

140. Сигналова, О.Б. Львиный зев / О.Б. Сигналова // В мире растений. – 2005. – № 3. – С. 22–29.

141. Сигналова, О.Б. Львиный зев / О.Б. Сигналова // В мире растений. – 2005.

142. Смирнова Д.С., Ушанов А.А., Богданова В.Д., Монахос С.Г. Изучение размеров цветочных бутонов и стадии развития микроспор для культуры пыльников огурца // Докл. ТСХА. – Москва: Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева, 2012. – Вып. 284. – Ч. 1. – С. 478–480.

143. Смиряев, А.В. Генетика популяций и количественных признаков / А.В. Смиряев, А. Кильчевский. – Москва: Колосс, 2007. – 272 с.

144. Соколова, Л.М. Применение последовательных отборов пи селекции моркови столовой на устойчивость к *Fusarium sp*. и *Alternaria sp*. / Л.М. Соколова, А.Ф. Бухаров, М.И. Иванова // Аграрная наука. – 2020. – № 6. – С. 78–83.

145. Сурина, Е.И. Влияние инцухта на формообразование у чайно-гибридных роз // Интродукция и селекция цветочно-декоративных растений / Е.И. Сурина. – Москва: Наука, 1978. – С. 59–63.

146. Суриков, И.М. Несовместимость и эмбриональная стерильность растений / И.М. Суриков. – Москва: Агропромиздат, 1991. – 220 с.

147. Старцев, С.В. Влияние концентрации регуляторов роста в культуре цветоложа капусты брокколи (*Brassica oleracea var. italica*) / С.В. Старцев, А.В. Поляков, В.В. Введенский // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Агрономия и животноводство. – 2013. – № 2. – С. 20–26.

148. Суриков, И.М. Соотношение длины тычинок и столбиков цветка яблони в связи с проблемой самонесовместимости / И.М. Суриков, М.А. Вишнякова // С.-х. биология. – 1988. – № 6. – С. 39–42.

149. Сытов, Б.А. Практическая селекция цветочных культур во ВНИИССОК / Б.А. Сытов // Селекция и семеноводство. – 2000. – № 1. – С. 40–42.

150. Сычева, А.Д. Изучение биологических особенностей однолетних цветочных культур при выращивании в различных типах контейнеров / А.Д. Сычева, О.Е. Ханбабаева // Вестник ландшафтной архитектуры. – 2018. – № 14. – С. 72–75.

151. Сычева, А.Д. Анализ цветочного ассортимента растений средней полосы России на примере г. Апрелевка / А.Д. Сычева, О.Е. Ханбабаева // Вестник ландшафтной архитектуры. – 2017. – № 11. – С. 64–67.

152. Ткаченко, К.Г. Семейство *Lamiaceae* – перспективы использования эфирных масел для разработки новых абиотических препаратов / К.Г. Ткаченко // Инновационное развитие экономики: материалы второго Крымского инновационного форума. ФГБУН «НИИСХ Крыма». – Научно-технический союз Крыма, 2020. – С. 114–121.

153. Ткаченко, К.Г. Перспективы развития тематических коллекций в ботанических садах / К.Г. Ткаченко // Ботанические сады как центры изучения и сохранения фиторазнообразия: труды Международной научной конференции, посвященной 140-летию Сибирского ботанического сада Томского государственного университета. – 2020. – С. 187–189.

154. Ткаченко, К.Г. Разнокачественность плодов и семян, определяющая ритмы развития особей нового поколения / К.Г. Ткаченко // *Hortus Botanicus*. – 2020. – Т. 15. – С. 226–253.

155. Ткаченко, К.Г. Методические аспекты изучения латентного периода растений / К.Г. Ткаченко // Охрана и рациональное использование лесных ресурсов: материалы X международного форума; Дальневосточный государственный аграрный университет; Управление лесного и степного хозяйства округа г. Хэйхэ, провинции Хэйлунцзян (КНР); Министерство лесного хозяйства и пожарной безопасности Амурской области. – 2019. – С. 194–197.

156. Ткаченко, К.Г. Сохранение флористического разнообразия в ботанических садах и основные направления работ с коллекционными видами растений / К.Г. Ткаченко // Региональные бо-

танические исследования как основа сохранения биоразнообразия: материалы Всероссийской (с международным участием) научной конференции, посвященной 100-летию Воронежского государственного университета, 100-летию кафедры ботаники и микологии, 95-летию Воронежского отделения Русского Ботанического общества; под редакцией В.А. Агафонова. – 2018. – С. 191–195.

157. Ткаченко, К.Г. Контроль качества плодов и семян / К.Г. Ткаченко // Охрана экологической среды и рациональное использование мелкоягодных ресурсов: материалы IX Международного форума. – 2017. – С. 1–7.

158. Трейвас, Л.Ю. Болезни и вредители декоративных садовых растений: Атлас определитель / Л.Ю. Трейвас. – Москва: Фитон+, 2007. – 192 с.

159. Туровцева, Н.М. Жизнеспособность пыльцы у отдаленных гибридов сортов и видов сливы / Н.М. Туровцева, Г.А. Курсаков // Бюл. науч. инф. Всерос. науч.-иссл. ин-та генет. и селекции плодовых раст. им. Мичурина. – Мичуринск, 1995. – Вып. 52. – С. 24–30.

160. Удалова, Е.Г. Болезни и вредители садовых растений / Е.Г. Удалова. – Санкт-Петербург: Издательский дом «Нева», 2006. – 160 с.

161. Ушакова, И.Т. История и научная деятельность сектора селекции и семеноводства цветочных культур / И.Т. Ушакова, Г.Д. Левко // Известия ФНЦО. – 2020. – № 1. – С. 164–173.

162. Федулова, Т.П. Генетико-селекционное изучение исходного материала сахарной свеклы с применением биохимических маркеров: автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических сельскохозяйственных наук / Федулова Т.П. – 1995. – 22 с.

163. Федулова, Т.П. Молекулярные маркеры в процессе создания и идентификациисортов сахарной свеклы / Т.П. Федулова, Т.П. Жужжалова, А.В. Корниенко // Актуальные проблемы сельхоз. биотехнологии в растениеводстве, животноводстве и ветеринарии. – Москва, 1996. – 84 с.

164. Федоров, А.А. Жизнь растений. Т. 6 / А.А. Федоров, А.Л. Тахтаджян. – Москва: Просвещение, 1982. – 543 с.

165. Фисенко, И.Н. Обнаружение компонентов реликтовой гаметофитной системы несовместимости в межвидовом скрещивании гречихи / И.Н. Фисенко // Актуал. пробл. генетики. – Москва, 2003. – № 1. – С. 275–276.

166. Френкель, Р. Механизмы опыления, размножения и селекции / Р. Френкель, Э. Галун. – Москва: Колос, 1982. – 384 с.

167. Хавкин, Э.Е. Генетическая регуляция морфогенеза растений / Э.Е. Хавкин // Физиология растений. – 1998. – Т. 45.– № 5. – С. 763–777.

168. Халафян, А.А. Statistica 6. Статистический анализ данных / А.А. Халафян. – 3-е изд. – Москва: Бином-Пресс, 2007. – 512 с.

169. Ханбабаева, О.Е. Гаметофитная самонесовместимость в селекции львиного зева (*Antirrhinum majus* L.): монография / О.Е. Ханбабаева. – Москва: Изд-во РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, 2011. – 143 с.

170. Ханбабаева, О.Е. Анализ ассортимента и колористики парадных цветников городских парков / О.Е. Ханбабаева // Доклады ТСХА. – 2019. – С. 643–648.

171. Ханбабаева, О.Е. Мультимедийное учебное пособие «Размножение декоративных растений»: свидетельство о регистрации базы данных RU 2013620650 / О.Е. Ханбабаева. – Заявка № 2013620364 от 17.04.2013.

172. Ханбабаева, О.Е. Мультимедийное учебное пособие «Миксбордер»: свидетельство о регистрации базы данных RU 2016620241, 16.02.2016 / О.Е. Ханбабаева. – Заявка № 2015621614 от 18.12.2015.

173. Ханбабаева, О.Е. Мультимедийное учебное пособие «Классификация декоративных растений»: свидетельство о регистрации базы данных RU 2016620228, 16.02.2016 / О.Е. Ханбабаева. – Заявка № 2015621618 от 18.12.2015.

174. Ханбабаева, О.Е. Розы канадской селекции в городском озеленении / О.Е. Ханбабаева // Тенденции развития науки и образования. – 2020. – № 65-1. – С. 40–42.

175. Ханбабаева, О.Е. Роль дождевых садов в экологии городских пространств / О.Е. Ханбабаева // Фундаментальные и прикладные исследования по приоритетным направлениям биоэкологии и биотехнологии: сборник материалов III Всероссийской научно-практической конференции; гл. ред. Е.И. Антонова. – 2020. – С. 83–86.

176. Ханбабаева, О.Е. Особенности агротехники и селекционной работы с некоторыми однолетними представителями семейства Норичниковые (*Scrophulariaceae* Juss.) / О.Е. Ханбабаева // Доклады ТСХА. – 2015. – С. 134–137.

177. Ханбабаева, О.Е. Изучение влияния факторов среды на рост и развитие однолетних цветочных культур / О.Е. Ханбабаева // Культура. Наука. Образование: актуальные вопросы; БОУ ВО «Чувашский государственный институт культуры и искусств» Минкультуры Чувашии. – Чебоксары, 2020. – С. 118–125.

178. Ханбабаева, О.Е. Методика сравнительной сортооценки декоративных культур / О.Е. Ханбабаева, И.В. Березкина // Научная жизнь. – 2020. – Т. 15. № 6 (106). – С. 734–742.

179. Ханбабаева, О.Е. Изучение вопросов хранения пыльцы в связи с межвидовой гибридизацией у декоративных представителей семейства Норичниковые (*Scrophulariaceae* Juss.) / О.Е. Ханбабаева, И.В. Березкина, В.Н. Сорокопудов // Вестник КрасГАУ. – 2019. – № 8 (149). – С. 40–46.

180. 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 ТСХА. – 2013. – № 5. – С. 92– 99.

181. Ханбабаева, О.Е. Перспективы озеленения урбанизированных территорий / О.Е. Ханбабаева, П.О. Джус // Фундаментальные и прикладные исследования по приоритетным направлениям биоэкологии и биотехнологии: сборник материалов III Всероссийской научно-практической конференции; гл. редактор Е.И. Антонова. – 2020. – С. 86–90.

182. Ханбабаева, О.Е. Получение полиплоидных форм у карликового львиного зева (*Antirrinum majus* L.) / О.Е. Ханбабаева, Е.Г. Заренкова // Докл. ТСХА. – Москва: Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева, 2013. – Вып. 285. – С. 207–210.

183. Ханбабаева, О.Е. Классификация львиного зева (*Antrrhinum majus* L.) и направления использования его в ландшафтном дизайне / О.Е. Ханбабаева, Е.Г. Заренкова // Вестник ландшафтной архитектуры. – 2013. – № 1. – С. 100–101.

184. Ханбабаева, О.Е., Цветоводство с основами ландшафтного дизайна: учебное пособие / О.Е. Ханбабаева, И.В. Иванова, С.В. Тазина. – Москва: МЭСХ, 2019. – 150 с.

185. Ханбабаева, О.Е. Влияние генотипа линии и способа опыления на завязываемость семян у высокорослого львиного зева (*Antirrinum majus* L.) / О.Е. Ханбабаева, А.В. Исачкин // Докл. ТСХА. – Москва: Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева, 2009. – Вып. 281. – С. 201–203.

186. Ханбабаева, О.Е. Направления использования представителей семейства Норичниковые (*Scrophulariaceae* Juss.) в декоративном садоводстве / О.Е. Ханбабаева, А.В. Исачкин // Доклады ТСХА. – 2010. – С. 557–559.

187. Ханбабаева, О.Е. Способ опыления линий петунии с гаметофитным типом самонесовместимости: патент на изобретение RU 2608507C, 18.01.2017 / О.Е. Ханбабаева, Е.А. Козлова. – Заявка № 2015130636 от 24.07.2015.

188. 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.

189. 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.

190. Ханбабаева, О.Е. Изучение роста пыльцевых трубок у отдельных представителей семейства Норичниковые (*Scrophulariaceae* Juss.) / О.Е. Ханбабаева, А.С. Мазаева // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. – 2015. – № 12-1. – С. 64–69.

191. Ханбабаева, О.Е. Изучение самонесовместимости в связи с развитием мужского гаметофита у отдельных представителей семейства Норичниковые (*Scrophulariaceae* Juss.) / О.Е. Ханбабаева, А.С. Мазаева // Международный научный журнал. – 2016. – № 2. – С. 92–94.

192. Ханбабаева, О.Е. Особенности цветения и оплодотворения львиного зева (*Antirrhinum majus* L.) / О.Е. Ханбабаева, Е.В. Мамонов // Докл. ТСХА. – Вып. 278. – Москва: МСХА, 2006. – С. 505–509.

193. Ханбабаева, О.Е. Влияние температурного фактора на проявление гаметофитной самонесовместимости у львиного зева (*Antirrhinum majus* L.) / О.Е. Ханбабаева, Е.В. Мамонов // Докл. ТСХА. – Вып. 279, ч. 1. – Москва: МСХА, 2007. – С. 480–483.

194. Ханбабаева, О.Е. Влияние состояния цветка и условий среды на проявление гаме-

тофитной самонесовместимости у львиного зева / О.Е. Ханбабаева, Е.В. Мамонов // Известия ТСХА. – 2008. – № 1. – С. 95–100.

195. Ханбабаева, О.Е. Современный подход к классификации львиного зева (*Antirrhinum majus* L.) по декоративным признакам / О.Е. Ханбабаева, Е.Е. Орлова, В.В. Цивына // Докл. ТСХА. – Вып. 278. – Москва: МСХА, 2006. – С. 372–375.

196. Харечко-Савицкая, Е.И. Цитология и эмбриология сахарной свеклы / Е.И. Харченко-Савицкая // Свекловодство. – 1940. – Т. 1. – С. 453–546.

197. Хортова, Е.В. Особенности цветения и опыления видов и сортов рода Мимулюс (*Mimulus* L.) / Е.В. Хортова, О.Е. Ханбабаева // Докл. ТСХА. – Москва: Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева, 2013. – Вып. 285. – С. 210–213.

198. Хортова, Е.В. Направления использования декоративных представителей рода Мимулюс в ландшафтной архитектуре / Е.В. Хортова, О.Е. Ханбабаева // Вестник ландшафтной архитектуры. – 2013. – № 1. – С. 101–104.

199. Царев, А.П. Селекция и репродукция лесных древесных пород: учебник / А.П. Царев, С.П. Погиба, В.В. Тренин. – Москва: Логос, 2003. – 520 с.

200. Цицин, Н.В. Интродукция и акклиматизация растений в СССР за 50 лет / Н.В. Цицин // Бюл. ГБС. – 1968. – Вып. 69. – С. 3.

201. Чернядьев, И.И. Онтогенетические изменения фотосинтетического аппарата / И.И. Чернядьев // Прикладная биохимия и микробиология. 2000. – Т. 36. – № 6. – С. 611–625.

202. Чистова, А.В. Элементы технологии создания удвоенных гаплоидов моркови / А.В. Чистова, С.Г. Монахос // Докл. ТСХА. – Москва: Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева, 2012. – Вып. 284. – Ч. 1. – С. 483–486.

203. Шаврова, Л.А. Фузариоз цветочно-декоративных растений в защищенном грунте / Л.А. Шаврова, Л.И. Милина // Ботан. исслед. за Поляр. кругом. – Кировск, 1990.

204. Шкаликов В.А., Белошапкина О.О., Букреев Д.Д. [и др.]. Защита растений от болезней: учебник для студентов высш. учеб. заведений; под ред. В.А. Шкаликова. – 3-е изд. испр. и доп. – Москва: Колос, 2010. – 404 с.

205. Юдаева, Е.В. Селекция сельдерея корневого (*Apium graveolens* L.) в условиях центрального региона России / Е.В. Юдаева, А.И. Бохан // Агроэкологические аспекты устойчивого развития АПК: материалы XV Международной научной конференции. – 2018. – С. 580–583.

206. Юдаева, В.Е. Изучение генетической коллекции моркови столовой (*Daucus carota* L.) / Е.В. Юдаева, А.И. Бохан // Современное экологическое состояние природной среды и научно-практические аспекты рационального природопользования. – 2018. – С. 855–857.

207. Якимов, Л.М. Длительное хранение пыльцы растений при сверхнизкой температуре / Л.М. Якимов // Биология, экология и физиология культурных и лесных растений: межвузовский сб. научных тр. – 1999. – С. 312–328.

208. Adams K.L., Wendel J.F. (2005) Polyploidy and genome evolution in plants. Curr Opin Plant Biol 8(2):135–141.

209. Albach, D.C. et al. 2009. Phylogenetic placement of Triaenophora (formerly Scrophulariaceae) with some implications for the phylogeny of Lamiales. Taxon 58:749–756.

210. Albach, D.C., Meudt, H.M. & Oxelman, B. 2005. Piecing together the «new» Plantaginaceae. American Journal of Botany 92: 297–315.

211. Alden, B., S. Ryman, & M. Hjertson. 2012. Svensk Kulturväxtdatabas, SKUSvensk Kulturväxtdatabas, SKUD (Swedish Cultivated and Utility Plants Database; online resource). – URL: www.skud.info.

212. Anderson-Cook, C.M.: Regression and ANOVA: an integrated approach using SAS software. – Amer. Statistics 58: 172–173, 2004.

213. Attree, S. M.; Fowke, L. C. Embryogeny of gymnosperms: advances in synthetic seed technology of conifers. Plant Cell Tissue Organ Cult. 35: 1–35; 1993.

214. Bal U., Shariatpanahi M.E., Castro A.J. [et. al.]. Pseudo-embryogenic strutures in anther and isolated microspore cultures in vitro: a cautionary guide // Czech J. Genet. Plant Breed., 2012 48 (2): 51–60. – DOI: 10.1722/176/2011-CJGPB.

215. Blackmore S., Wortley A.H., Skvarla J.J., Rowley J.R. / Pollen wall development in flowering plants // New Phytol., 2017, 174 (3): 483–489. – DOI: 10.1111/j.1469-8137/2007/02060.x

216. Beardsley, P.M. & Olmstead, R.G. 2002. Redefining Phrymaceae: the placement of Mimulus, tribe Mimuleae, and Phryma // American Journal of Botany 89: 1093–1102.

217. Boyle T.U. Characteritics of selfincompatability in Schlumbergia truncate and S. buckleyi // Sexual plant reproduction. – 1996. – V. 9, N 1. – P.49–53.

218. Braun J., Stosser R. Narben – und Griffelstructur und Einfluss auf Pollenkeimung, – schlauchwachtum und Fruchtangsatz beim Apfel. // Angew. Botanic. – 1985. – V. 59, N1/2. – P. 53–65.

219. Brooks R.J., Tobias A.M., Lawrence M.J. Allele frequency distribution of a population with overlapping generations and variation in plant size // Herediti. – 1997. – Vol. 79, pt 4. – P. 330–360.

220. Brunt A.A., Crabtrcc K., Dallwitz M.J. [et. al.]. Plant Viruses Online // Descriptions and lists from the VIDE database. 1997. In: (cds.). 10 Nov. 2002.

221. Buivitis K., Ozolina L., [et. al.]. Main trends in breeding Chrysanthemum and Gerbera for cut flowers in Latvia // Eksperimentine-biologija. – 1992. – № 3-4. – S. 61–62.

222. Burchi G., Mercuri A., De Benedetti L. [et. al.]. Transformation methods applicable to ornamental plants // Plant Tissue Cult. Biotech. 2:94–104; 1996.

223. Bussche P. von dem. Transgenic plants in agriculture – the farmers view // Vortr. Fur Pflanzenzuchtung.Bonn, 1996; H. 33. – S. 80–82.

224. Chaturvedi R., Razdan M.K., Bhojwani S.S. (2003) Production of haploids of neem (Azardirachta indica A. Jurs.) by another culture. Plant Cell Rep 21:531–537.

225. Chaturvedi, R., Razdan, M.K., Bhojwani, S.S. An efficient protocol for the production of triploid plants from endosperm callus of neem, Azadirachta indica A.Juss. – J. Plant Physiol. 160: 557–564, 2003.

226. Cheliak W.M., Klimaszewska K. Genetic variation in somatic embryogenic response in open-pollinated families of black spruce. Theor. Appl. Genet. 82: 185–190; 1991.

227. Comba L., Corbet S.A., Hunt H. [et. al.] / The role of genes influencing the corolla in pollination of Antirrhinum majus L. (Great Britain) // Plant Cell Environm. – 2000. – Vol. 23, N 6. – P. 639–647.

228. Cowda J.V.N. Genotipic and phenotypic correlations in Antirrhinum (Antirrhinum majus L.) // Crop Res., 1997; Vol. l3, N 2. – P. 409–414.

229. Cremer F., Lonnig W.-E., Saedler H., Huijser P. The delayed terminal flower phenotype is caused by a condition mutation in the CENTRODIALIS gene of snapdragon // Plant Physiol., 2001. – Vol. 126, N 3. – P. 1031–1041.

230. Cremer F.; Havelange A.; Saedler H., Huijser P. Environmental control of flowering time in Antirrhinum majus // Physiol. Plantarum, 1998. – Vol. 104. – P. 345–350.

231. David B. Lowry, John H. Willis. A Widespread Chromosomal Inversion Polymorphism Contributes to a Major Life-History Transition, Local Adaptation, and Reproductive Isolation // PLoS Biol. 2010. 8(9): e1000500. Doi:10.1371/journal.pbio.1000500.

232. Das T., Mitra G. // Plant Cell, Tissue and Organ Cult. – 1990. – Vol. 22, № 2. – P. 95–103.

233. Deng T. [et. al.]. 2019. Phylogenetics of Mazaceae (Lamiales), with special reference to intrageneric relationships within Mazus. Taxon 68:1037–1047. – DOI: 10.1002.

234. Dickinson H.G. Selfincompatibility in Howering plants // Bioassays. – 1990. – Vol. 12. – N 4. – P. 155–161.

235. Dudareva N, Pichersky E. Biochemical and molecular genetic aspects of floral scens // Plant Physiol. – 2000. – Vol. 122, N 3. – P. 627–633.

236. Durham, R.E.; Korban, S.S. Effects of explant size, pretreatment, and light intensity on shoot regeneration from in vitro-grown apple leaves. In: Schmidt, H.; Kellerahls, M., ed. Progress in temperate fruit breeding. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ.; 1994:355–359.

237. Eom S.H., Yang H.S., Weston L.A. (2006) an evaluation of the allelopathic potential of selected perennial groundcovers: Foliar volatiles of catmint (Nepeta × faassenii) inhibit seedling growth. J. Chem Ecol 32:1835–1848.

238. Evald A.; Reiser W.; Schwenkel H.G.; Zerche S. Samenbidung und Saatgut qualitat bei Zierpflanzen: EinProjekt des IGZ Grossbeeren. Erfurt // Vortr. Fur Pflanzenzuchtung. Boon, 1998; H. 44. – S. 173–179.

239. Ferguson C.J., Jansen R.K. (2002) A chloroplast DNA phylogeny of eastern Phlox (Polemoniaceae): implications of congruence and incongruence with the ITS phylogeny. Am J. Bot 89:1324–1335.

240. Fischer E. [et. al.]. Phylogeny of the Linderniaceae new genus of Linderniella, as well as new combinations within Bonnaya, Craterostigma, Lindernia, Micranthemum, Torenia и Vandellia / 2013. Willdenowia 43: p. 230–232.

241. Florence Negre; Christine M Kish. Regulation of methylbensonate Emission after Pollination in Snapdragon and Petunia Flowers // Plant Cell; Rockvill, Dec. 2003. – Vol. 15. Iss. 12. – P. 2992.

242. Fraga M., Alonso M., Borja M. Shoot Regeneration Rates of Perennial Phlox are Dependant on Culvar and Explant Type // Hort. Science. – 2004. –Vol. 39 (6). – P. 1373–1377.

243. Franklin, M. J. Lawrence, V. E. Franklin-Tong (1995). «Cell and molecular biology of self-incompatibility in flowering plants» // Heredity. – 1995. – Vol. 65, pt 6. – P. 122–131.

244. Garnock-Jones P. [et al.]. Botanical names in southern hemisphere Veronica (Plantaginaceae): sect. 2007 / Detzneria, sect. Hebe, and sect. Labiatoides. Taxon 56:571–582.

245. Galazka J., Niemirowicz-Szczytt K. Review of research in haploid production in cucumber and other cucubits // Folia Horticulturae, 2013, 25(1): 67–78. – DOI: 10.2478/fhort-2013-0008.

246. Glover B.J.; Martin C. The role of petal cell shape and pigmentation in pollination success in Antirrhinum majus L. (Великобритания) // Heredity, 1998. – Vol. 80, pt 6. – P. 778–784.

247. Gmitter, F.G., Ling, X.B., Deng, X.X.: Induction of triploid plants from endosperm calli in vitro // Theor. Appl. Genet. 80: 785–790, 1990.

248. Goto T., Kageyama Y., Konishi K. Effects of cell volume transplant age in cell flat on growht and flovering after transplanting in Antirrhinum majus L. and initial growht after transplanting in Mattihila incana R.Br. // Scient. Rep. Fac. Agr. Okayama Univ-Okayama, 1999. Vol. 88. – P. 47–55.

249. Gu X.F., Yang A.F., Meng H., Zhang J.R. (2005) / In vitro induction of tetraploid plants from diploid Zizyphus jujuba Mill. cv. Zhanhua // Plant Cell Rep 24:671–676.

250. Hadi, M. Z.; McMullen, M. D.; Finer, J. J. Transformation of 12 different plasmids into soybean via particle bombardment. Plant Cell Rep. 15:500–505; 1996.

251. Hammerschlag, F.A. Somaclonal variation. In: Hammerschlag, F. A.; Litz, R.E., ed. Biotechnology of perennial fruit crops. Wallingford, UK: C.A.B. Intl.; 1992:35–56.

252. Han J.S. Pollen tube growth in style of Hibiscus syriacus L. After self-and crosspollination between selfcompatible and sterile groups // J. Corean Soc. Hort. Sci. – 1994. – V. 35, N 6. – P. 623–630.

253. Hansen A.L., Gertz A., Joersbo M., Andersen S.B. Antimicrotubule herbicides for in vitro chromosome doubling in Beta vulgaris L. ovule culture (1998) // Euphytica 101:231–237.

254. Heinrich, A. Blickdichte Blütenpracht am Meter: Staudenhecken. *G'plus*. 2011, *5*, 43–45. (In German) DOI: 10.21256/zhaw-1913.

255. Heinrich, A. Im Praxistest für trockene Standorte: Storchschnäbel. *G'plus*. 2010, *11*, 22–24. (In German) Doi: 10.21256/zhaw-1920.

256. Henderson, K.P., Taji, A.M. and Williams, R.R. 1994. Effects of reduced humidity and paclobutrazol on acclimatisation of tissue-cultured plants. Int. Plant Propag. Soc.

257. Hong-Yun Wang; Yong-Biao Xue. Subcellular Localization of the S Locus F-box Protein AhSLF-S2 in Pollen and Pollen Tubes of Self-Incompatible Antirrhinum // Acta bot. sinica, 2005; Vol. 47, N 1. – P. 76–83.

258. Hoshino Y.; Turkan I.; Mii M. Transgenic bialaphos-resistant snapdragon (Antirrhinum majus L.) produced by Agrobacterium rhizogenes transformation // Sc. hortic., 1998; Vol. 76, N2 1/2, P. 37–57.

259. Hoshino, Y., Miyashita, T., Thomas, T.D.: In vitro culture of endosperm and its applications in plant breeding: approaches to plant breeding. – Sci. Hort. 130: 1–8, 2011.

260. Hudson A.D.; Carpenter R.; Coen E.S. Phenotypic effects of short-range and aberrant transposition in Antirrhinum majus (Великобритания) // Plant molec. Biol., 1990; T. 14. N 5, p. 835–844.

261. Hurka W. Assimilations belichtung von Antirrhinum-Jungpflanzen // Dt. Gartenbau, 1990; T.44. N 19. – S. 1269–1270.

262. Ibrahim A.M., Kayat F.B., Hussiin Z.E. [et al.] / Determination of suitablemicrospore stage and callusinduction from anthers of kenaf (Hibiscus cannabinus L.) // The Scientifc World Journal, 2014, 2014: Article ID 284342 (). – DOI: 10.1155/2014/284342.

263. Jain. A., G.R. Rout, and S.N. Raina. 2002. Somatic embryogenesis and plant regeneration from callus cultures of Phlox paniculata Linn. Scientia Hon. 94:137–143. Jap. Soc. Hort. Sci. 68: 397–401.

264. Kadota M, Niimi Y (2002) In vitro induction of tetraploid plants from a diploid Japanese pear cultivar (Pyrus pyrifolia N. cv. Hosui). Plant Cell Rep 21:282–286.

265. Kavanagh K.L., Lee D.H., Drew A.P., and Maynard C.A. 1993 // The effects of GA3 and organic solvents on acclimatization of tissue culture propagated black cherry (Prunus serotina Ehrh.) plantlets // For. Sci. 39(4):644–654.

266. Keller J. Zur Rolle in vitro-Kultur in Genbanken // Vortr. Pfl anzenzüchtg. – V. 27. – 1994. – S. 287–295.

267. King J.R. The storage of polen – particulare by the freeze drying method. Bull. Torrey Bot. Club 92, 270 (1965).

268. Kingsbury, N. Ornamental Herbaceous Vegetation for Public Places in Maritime Climates – Potential and Problems, Acta Horticulturae, 2004. – Vol. 643. – Pp. 51–56.

269. Koul, K.K., Raina, S.N. (1996): Male and female meiosis in diploid and colchitetraploid Phlox drummondii Hook. (Polemoniaceae). – Bot. J. Linn. Soc. 122: 243–259.

270. Korchagin A.V., Polyakov A.V., Sharafova O.F. Features of doubled haloid technology obtaining of royal geranium (Pelargonium grandiflorum) in microspore culture // Potato and Vegetables. – 2015. – № 9. – C. 27–29.

271. Leduc N., Douglas G.G. Monnier M. Pollination in vitro: effects on the growth of pollen tubes, seed set and gametophytic selfincompatibility in Trifolium pretense L. and T. repens L // Theoret. appl. Genet, 1990; – T. 80. N 5. – P. 657–664.

272. Leitch I.J., Bennett M.D. (1997) Polyploidy in angiosperms. Trends Plant Sci 2:470–476.

273. Lendvai G., Levin D.A. (2003) Rapid response to artificial selection on flower size in Phlox. Heredity 90:336–342.

274. Li H., Zhang J., Zhang Q. (2005). Recent advances in horticultural studies of Phlox and its major cultivated species // Acta Hortic Sin 32:954–959.

275. Lord, E. M. Adhesion and guidance in compatible pollination / E.M. Lord // J. Exp. Bot. – 2003. – P. 47–54.

276. Mackay. W.A. D. Sankhla, and N. Sankhla. 1999. Micropropagation of superior selections of perennial phlox. In Vitro Cell. Dev. Biol. – Plant 35:49.

277. Martin W.J. Stimart D.P. Early generation evaluation in Antirrhinum majus for prediction of cutfloverpost harvest longevity. A.m. Soc. Hortic.Sc., 2003. – Vol. 128, N 6. – P. 876–880.

278. McClure B.A.; Haring V.; Erbert P.R. Molecular genetics and biology of self-incompatibility in nicotiana alata, an ornamental tobacco (Австрия) // Austral. J. Plant Physiol, 1990; T. 17. N3. – P. 345–353.

279. Merkle, S.A. Strategies for dealing with limitations of somatic embryogenesis in hardwood trees. Plant Tissue Cult. Biotech. 3:112–121; 1995.

280. Miyashita T., Ohashi T., Shibata F. [et al.]. Plant regeneration with maintenance of the endosperm ploidy level by endosperm culture in Lonicera caerulea var. emphyllocalyx // Plant Cell Tissue Organ Cult. 98: 291–301, 2009.

281. Negre F. Negre, Kish C.M., Boatright J., Underwood B. Regulation of Methilbenzoat Emission after Pollination in Snapdragon and Petunia Flowers // Plant Cell; Rockville, Dec 2003. – Vol. 15, Iss. 12. – P. 29–32.

282. Nemtinov V.I., Kostanchuk Yu.N., Motyleva S.M. [et al.]. The field and laboratory stydy of the collection samples of onion breed Allium cepa L. // Potravinarstvo. 2019. – Vol. 13. № 1. – P. 58–64.

283. Newbury H.J. Fungal resistance: insolation of a plant R gene by transposon tagging // Biotechnology in agriculture ser. – Wallingford, 1992; N 7. – P. 109–134.

284. Ogutcen, E. & J. C. Vamosi. 2016. A phylogenetic study of the tribe Antirrhineae: genome duplications and long-distance dispersals from the Old World to the New World. Amer. J. Bot. 103:1071–1081. DOI: 10.3732.

285. Oliveira, M.M.; Miguel, C.M.; Raquel, M.H. Transformation studies in woody fruit species // Plant Tissue Cult. Biotech. 2:76–93; 1996.

286. Otto S.P., Whitton J. (2000) Polyploid incidence and evolution. Ann Rev Genet 34:401. – 437.

287. Oyama, R.K. & D.A. Baum. 2004. Phylogenetic relationships of North American Antirrhinum (Veronicaceae). Amer. J. Bot. 91:918–925. Note: supports treatment in broad sense.

288. Oxelman B., Kornhall P., Olmstead R.G., Bremer B. 2005. Further disintegration of the Scrophulariaceae // Taxon 54(2): 411–425.

289. Patil S.S.D., Rane D.A. Combining ability studies in China Aster // J. Mahar. Agric Univ. – 1994. – V. 19, N 3. – P. 418–420.

290. Petersen K.K., Hagberg P, Kristiansen K. (2003) Colchicine and oryzalin mediated chromosome doubling in different genotypes of Miscanthus sinensis. Plant Cell Tissue Organ Cult 73:137–146.

291. Pinto, A.C.R., Demate, M.E.S. P., Santos, D.M.M., Barbosa, S., Crest, S. Growth regulators for in vitro propagation of Tilandsia gardneri (Bromeliaceae) // Acta Hort. 1002: 51–57, 2013.

292. Predieri S. (2001) Mutation induction and tissue culture in improving fruits. Plant Cell Tissue Organ Cult 64:185–210.

293. Qud J.S.N.; Schnedeeiders H.; Koob A.J.; Grinsven M.Q.J.M. van. Breeding of transgenic organa Petunia hybrida varieties // Euphytica. – 1995. – V. 84, N3. – P. 175–181.

294. Reddy E.N., Muthuswami S. [et al.] Heterosis and combining ability for yield and yield components in African marigold (Tagetes erecta L.) // South Indian Hort. – 1998. – V. 36, N 1. – P. 51–61.

295. Ren J., Wu P., Trampe B., Tian X., Lubbersttend T., Chen S. Novel technologies in doubled haploid line development // Plant Biotechnol. J., 2017, 15 (11): 1361–1370 (). – DOI: 10.1111/pbi.12805.

296. Sanieewska A.; Giebel J. Inhibition of snapdragon rust development by thiosalicylic acid // Progress in plant protection. – Poznan, 2004. – Vol 44, N 2. – P. 1064–1067.

297. Schettini E.; Vox G. Effects of the radiometric properties of innovative biodegradable mulching materials on snapdragon cultivation. // Scientia Horticulturae, May 2007, Vol. 12. – P. 456–461.

298. Schutzki, R.E., A. Guide for the Selection and Use of Plants in the Landscape, Extension Bulletin Michigan State University E-2941, November, 2005. – Pp. 1–8.

299. Shlapakova S.N., Beriozkina I.V., Hanbabayeva O.E., Sorokopudov V.N., Lukashov Ye.S. Selection of herbaceous plant assortment for park groud cover using plants of natural phytocoenosis // BIO Web of Conferences. – 2020. – C. 00246.

300. Shmykova N.A., Shumilina D.V., Suprunova T.P. Doubled haploid production in Brassica L. species // Russian Jornal of Genetics: Applied Reserarch, 2016, 6 (1): 68–77 (). – DOI: 10.1134/S2079059716010123.

301. Schroeder K.R.; Stimart D.P. Adventitious shoot on excised hypocotyls of Antirrhinum majus L. in vitro (США) // HortScience, 1999. – Vol. 34, N 4. – P. 736–739.

302. Secerov-Fiser V.; Vujosevic A. Root system development in African marigold (Tagetes erecta) and snapdragon (Antirrhinum majus L.) on different growing media // Rev.Res. Work Fac. Agr. / Univ. Belgrade, 1998; Vol. 43, N 1. – P. 87–92.

303. Shao J., Chen C., Deng X. (2003) In vitro induction of tetraploid in pomegranate (Punica granatum) // Plant Cell Tissue Organ Cult 75:241–246.

304. Smith, R.H. Plant Tissue Culture: Techniques and Experiments. – 3rd Ed. Elsevier, New Delhi 2013.

305. Song H., Lou Q., Luo X., Wolukau J.N., Diao W., Qian C., Chen J. Regeneration of doubled haploid plants by androgenesis of cucumber (Cucumis sativus L.) / // Plant Cell Tiss.Org., 2007, 90: 245–254. – DOI: 10.1007/s11240-007-9263-y.

306. Sullivan K.J.; Pasian C.C. Evaluation of two growing systems for cut snapdragon production: tray vs. ground bed // Hort Science, 2000; Vol. 35, N l. – P. 25–27.

307. Supena E.D.J., Subharsono S., Jacobsen E., Clusters J.B.M. (2006). Successful development of a shed microspore culture protocol for doubled haploid production Indonesian hot pepper (Capsicum annum L.) // Plant Cell Rep. 25:1–10.

308. Takatsu Y.; Kasumi M.; Manabe T. et al. Temperature effects on interspecific hybridization between Gladiolus x grandiflora and G. tristis // Hort. Science, 2001; Vol. 36, N 2. – P. 341–343.

309. Tassinari P.; Zuccherelli S.; Sansavini S. Contributoalio studio dellebasi biologico-molecolar idellincompatibilita gametofitica delpero (Pyrus communis L.) // Riv. Fruttic. Ortofloric., 2001; Vol. 63, N 6. – P. 81–86.

310. Thao N, Ureshino K, Miyajima I, Ozaki Y, Okubo H (2003). Induction of tetraploids in ornamental Alocasia through colchicine and oryzalin treatments // Plant Cell Tissue Organ Cult 72:19–25.

311. Thomas, T.D., Bhatnagar, A.K., Bhojwani, S.S. Production of triploid plants of mulberry (Morus alba L.) by endosperm culture // Plant Cell Rep. 19: 395–399, 2000.

312. Thomas, T.D., Chaturvedi R.: Endosperm culture: a novel method of plant improvement // Plant Cell Tissue Organ Cult. 93: 1–14, 2008.

313. Thorogood D., Kaiser W.J., Jones J.G. Self-incompatibility in ryegrass // Heredity, 2002; Vol. 88, N 5. – P. 385–390.

314. Tsianis M.; Schneeberger R.; Golz J. F. The maize rough sheath gene and leaf development programs in monocot and dicot plants // Science, 1999; Vol. 284, N 5411. – P. 154–156.

315. Van Duren M., Mopurgo R., Dolezel J., Afza R. (1996). Induction and verification of autotetraploids in diploid banana (Musa acuminata) by in vitro techniques / // Euphytica 88:25–34.

316. Vargas, P. et al. 2004. Molecular evidence for naturalness of genera in the tribe Antirrhineae (Scrophulariaceae) and three independent evolutionary lineages from the New World and the Old // Pl. Syst. Evol. 249:151–172.

317. Vernonica E. Franklin-Tong and F.C.H. Franklin. The different mechanisms of gametophytic self-incompatibility. School of Biosciences, The University of Birmingham, Edgbaston, Birmingham B152 TT, UK.

318. Wolfe, A. D. et al. 2006. Phylogeny, taxonomic affinities, and biogeography of Penstemon (Plantaginaceae) based on ITS and cpDNA sequence data // J. Bot. 93:1699–1713.

319. Yiping, x., Yinzhen, Gu., and Ding, Yi. Perennials Selection and Planting Design for Flower Borders in City // Landscape of Hangzhou, China, Acta Horticulturae, 2007, vol. 762. – P. 341–345.

320. Anther culture and haploid plant regeneration in purple cone flower (Echinacea purpurea L.) / Zhao F-C, Nilanthi D, Yang Y-S, Wu H (2006) // Plant Cell Tissue Organ Cult 86:55–62.

321. Zhang, X. The preliminary study on poliploid of Antirrhinum majus L. / Xiaofang Zhang, Yue Hua // Acta horticulturae sinica. – 1990. – Vol. 17. – № 1. – P. 76–80.

322. Zuberi M.I. Gametophitic-sporophitic incompatibilityin the Cruciferae-Raphanus sativus // Heredity, 1998; T. 61. N3. – P. 355–366.

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Федеральное государственное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 48026

Антирринум

РУБИНОВАЯ ЗВЕЗДА

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от **14.01.2008**

ПО ЗАЯВКЕ **№ 9252691** С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА **22.08.2007**

Заявитель(и)
ХАНБАБАЕВА ОЛЬГА ЕВГЕНЬЕВНА

Автор(ы) : **ХАНБАБАЕВА ОЛЬГА ЕВГЕНЬЕВНА**
МАМОНОВ Е.В.

Зарегистрировано в Государственном реестре селекционных достижений, допущенных к использованию

Председатель ***В.В. Шмаль***

Зак. 05-2099. МТ Гознака.

Федеральное государственное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 48032

Антирринум

АРТУР

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от **14.01.2008**

ПО ЗАЯВКЕ **№ 9252694** С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА **22.08.2007**

Заявитель(и)
ХАНБАБАЕВА ОЛЬГА ЕВГЕНЬЕВНА

Автор(ы) : **ХАНБАБАЕВА ОЛЬГА ЕВГЕНЬЕВНА**
МАМОНОВ Е.В.

Зарегистрировано в Государственном реестре селекционных достижений, допущенных к использованию

Председатель ***В.В. Шмаль***

Зак. 05-2099. МТ Гознака.

Федеральное государственное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 48028

Антирринум

ГОШЕНЬКА

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от **14.01.2008**

ПО ЗАЯВКЕ **№ 9252692** С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА **22.08.2007**

Заявитель(и)
ХАНБАБАЕВА ОЛЬГА ЕВГЕНЬЕВНА

Автор(ы) : **ХАНБАБАЕВА ОЛЬГА ЕВГЕНЬЕВНА**
МАМОНОВ Е.В.

Зарегистрировано в Государственном реестре селекционных достижений, допущенных к использованию

Председатель ***В.В. Шмаль***

Зак. 05-2099. МТ Гознака.

Федеральное государственное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 48030

Антирринум

МАХАОН

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от **14.01.2008**

ПО ЗАЯВКЕ **№ 9252693** С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА **22.08.2007**

Заявитель(и)
ХАНБАБАЕВА ОЛЬГА ЕВГЕНЬЕВНА

Автор(ы) : **ХАНБАБАЕВА ОЛЬГА ЕВГЕНЬЕВНА**
МАМОНОВ Е.В.

Зарегистрировано в Государственном реестре селекционных достижений, допущенных к использованию

Председатель ***В.В. Шмаль***

Зак. 05-2099. МТ Гознака.

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 60280

Антирринум

ЦВЕТ САКУРЫ

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от **16.10.2013**

ПО ЗАЯВКЕ **№ 8756930** С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА **29.11.2012**

Патентообладатель(и)
ФГОУ ВПО РГАУ- МСХА ИМ. К. А.ТИМИРЯЗЕВА

Автор(ы) : **ХАНБАБАЕВА ОЛЬГА ЕВГЕНЬЕВНА**
ЗАРЕПКОВА Е.Г.

Зарегистрировано в Государственном реестре охраняемых селекционных достижений

Председатель *В.С. Волощенко*

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ

НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ

№ 7038

Антирринум
Antirrhinum majus L.

ЦВЕТ САКУРЫ

Патентообладатель
ФГОУ ВПО РГАУ- МСХА ИМ. К. А.ТИМИРЯЗЕВА

Авторы -
ЗАРЕНКОВА ЕКАТЕРИНА ГЕННАДЬЕВНА
ХАПБАБАЕВА ОЛЬГА ЕВГЕНЬЕВНА

ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 8756930 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 29.11.2012 г.
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 16.10.2013 г.

Председатель *В.С. Волощенко*

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ

ПАТЕНТ

НА ИЗОБРЕТЕНИЕ

№ 2608507

СПОСОБ ОПЫЛЕНИЯ ЛИНИЙ ПЕТУНИИ С ГАМЕТОФИТНЫМ ТИПОМ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТИ

Патентообладатель: ***Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования "Российский государственный аграрный университет - МСХА имени К.А. Тимирязева" (ФГБОУ ВО РГАУ - МСХА имени К.А. Тимирязева) (RU)***

Авторы: ***Ханбабаева Ольга Евгеньевна (RU), Козлова Елена Анатольевна (RU)***

Заявка № **2015130636**
Приоритет изобретения **24 июля 2015 г.**
Дата государственной регистрации в Государственном реестре изобретений Российской Федерации **18 января 2017 г.**
Срок действия исключительного права на изобретение истекает **24 июля 2035 г.**

Руководитель Федеральной службы по интеллектуальной собственности

Г.П. Ивлиев

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ

ПАТЕНТ

НА ИЗОБРЕТЕНИЕ

№ 2743966

Способ клонального микроразмножения флокса метельчатого

Патентообладатель: ***Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования "Российский государственный аграрный университет - МСХА имени К.А. Тимирязева" (ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева) (RU)***

Авторы: ***Мазаева Анна Сергеевна (RU), Акимова Светлана Владимировна (RU), Ковалева Ирина Сергеевна (RU), Мацнева Анна Евгеньевна (RU), Ханбабаева Ольга Евгеньевна (RU)***

Заявка № **2020119114**
Приоритет изобретения **09 июня 2020 г.**
Дата государственной регистрации
в Государственном реестре изобретений
Российской Федерации **01 марта 2021 г.**
Срок действия исключительного права
на изобретение истекает **09 июня 2040 г.**

Руководитель Федеральной службы
по интеллектуальной собственности

Г.П. Ивлиев

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ

СВИДЕТЕЛЬСТВО

о государственной регистрации базы данных

№ 2013620651

Мультимедийное учебное пособие «Однолетние цветочные культуры»

Правообладатель(ли): ***Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Российский государственный аграрный университет - МСХА имени К.А. Тимирязева» (ФГБОУ ВПО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева) (RU)***

Автор(ы): ***Ханбабаева Ольга Евгеньевна (RU)***

Заявка № **2013620363**

Дата поступления **17 апреля 2013 г.**

Зарегистрировано в Реестре баз данных

27 мая 2013 г.

Руководитель Федеральной службы по интеллектуальной собственности

Б.П. Симонов

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ

СВИДЕТЕЛЬСТВО

о государственной регистрации базы данных

№ 2013620649

Мультимедийное учебное пособие
«Декоративная дендрология. Покрытосеменные растения»

Правообладатель(ли): ***Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Российский государственный аграрный университет - МСХА имени К.А. Тимирязева» (ФГБОУ ВПО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева) (RU)***

Автор(ы): ***Ханбабаева Ольга Евгеньевна (RU)***

Заявка № **2013620365**
Дата поступления **17 апреля 2013 г.**
Зарегистрировано в Реестре баз данных
27 мая 2013 г.

Руководитель Федеральной службы по интеллектуальной собственности

Б.П. Симонов

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ

СВИДЕТЕЛЬСТВО

о государственной регистрации базы данных

№ 2016620246

Луковичные культуры

Правообладатель: ***Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Российский государственный аграрный университет - МСХА имени К.А. Тимирязева» (ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева) (RU)***

Автор: ***Ханбабаева Ольга Евгеньевна (RU)***

Заявка № **2015621615**
Дата поступления **18 декабря 2015 г.**
Дата государственной регистрации
в Реестре баз данных ***17 февраля 2016 г.***

Руководитель Федеральной службы по интеллектуальной собственности

Г.П. Ивлиев

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ

СВИДЕТЕЛЬСТВО

о государственной регистрации базы данных

№ 2016620228

Классификация декоративных растений

Правообладатель: ***Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Российский государственный аграрный университет - МСХА имени К.А. Тимирязева» (ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева) (RU)***

Автор: ***Ханбабаева Ольга Евгеньевна (RU)***

Заявка № **2015621618**
Дата поступления **18 декабря 2015 г.**
Дата государственной регистрации
в Реестре баз данных ***16 февраля 2016 г.***

Руководитель Федеральной службы по интеллектуальной собственности

Г.П. Ивлиев

Таблица А.1

Федеральное государственное бюджетное учреждение «Государственная комиссия Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений»

Декоративные культуры: астра китайская, антирринум, виола триколор, гвоздика, горошек душистый, левкой

ОПИСАНИЕ СОРТА,
представленного для включения в государственное сортоиспытание *

I. Культура *Львиный зев, антирринум*

II. Садовая группа *низкие (папит)*

III. Ботаническое определение в латинской транскрипции (рода, вид, разновидность)
Antirrhinum majus L.

IV. Название сорта *ЦВЕТ САКУРЫ*

Селекционный номер (синоним) *ЛЗ-ПЛ*

V. Наименование заявителя и его адрес
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования Российский государственный аграрный университет МСХА имени К.А. Тимирязева (ФГБОУ ВПО РГАУ - МСХА имени К.А. Тимирязева), 127550 г. Москва, ул. Тимирязевская, 49

VI. История выведения, создания, выявления *самоопыление, инбридинг*
исходные формы *смесь карликового львиного зева F_2 «Frosted Flames» фирмы «Johnsons»*
год скрещивания *2005* **год посева** *2005–2012*
год отбора элитного сеянца *2006*

VII. Назначение сорта
клумбы, ковровые цветники, бордюры, рабатки, контейнеры

VIII. Основные достоинства сорта (в сравнении с контролем)
Хорошо выраженная пестролистность в верхней части и пастельно-розовая окраска крупных цветков

IX. Какие отрицательные свойства отмечены у сорта
Временная потеря декоративности после сильных дождей

X. Для каких областей, краев, республик и их зон рекомендуется данный сорт
3, Москвы и Московской области

* Заполняется на пишущей машинке. При печати документа на компьютере используется шрифт отличный от основного бланка: – *курсив, при необходимости полужирный* ***курсив*** и ***полужирный курсив с подчеркиванием.***

XI. Хозяйственно-биологическая характеристика сорта по данным первичного изучения
Год начала первичного сортоизучения *2012*
количество растений *100*

№ п/п	Показатели	Ед. изм.	Рекомендуемый сорт
1.	Высота растений в период массового цветения	см	*20–23(низкорослое)*
2.	Диаметр куста	см	*18–20*
3.	Тип куста (прямостоячий, сомкнутый, раскидистый, рыхлый)		*полупрямостоячий*
4.	Форма куста (пирамидальный, округлый, широкоовальный т.п.)		*округлый*
5.	Число основных ветвей	шт.	*7–10 (средневетвистое)*
6.	Облиственность (сильная, средняя, слабая)		*сильная*

№ п/п	Показатели	Ед. изм.	Рекомендуемый сорт
7.	Окраска листьев (темно-зеленая, зеленая, светло-зеленая, пурпурно-красная)		*темно-зеленая с белыми, желтыми, розовыми и светло-зелеными штрихами*
8.	Опушенность листьев (опушенные, неопушенные, глянцевитые)		*неопушенные*
9.	Прочность куста (очень прочный, средний, слабый)		*прочный*
10.	Энергия стеблеобразования (быстро-, средне-, медленно-разрастающийся)		*средне-разрастающийся*
11.	Среднее количество соцветий на одно растение, для виолы - цветков	шт.	*7*
12.	Расположение цветков (соцветий) (на поверхности куста, полузакрытое, в одной плоскости, пирамидальное, шаровидное, цилиндрическое, канделябровидное, рассеянное)		*в одной плоскости*
13.	Длина центрального цветоноса	см	*23*
14.	Длина цветоносов 1-го порядка	см	*20*
15.	Длина цветоносов 2 и 3-го порядка	см	*13*
16.	Прочность цветоносов (очень прочный, прочный, средний, слабый)		*прочный*
17.	Форма соцветия		*плотная пирамидальная кисть*
18.	Высота (длина) соцветия	см	*6–8*
19.	Наибольшая ширина (диаметр) соцветия	см	*5,5–6*
20.	Плотность соцветия (плотное, среднее, рыхлое)		*плотное*
21.	Степень махровости соцветия сложноцветных (немахровое, слабомахровое, сильномахровое)		*немахровое*
22.	Окраска цветка (соцветия) а) верхняя губа б) нижняя губа		*а)светло розовая, посередине с темно-розовым пятном* *б)светло-розовая с темно-розовым пятном(1/5 площади нижней губы), желтым пятном (1/3 площади нижней губы)*
23.	Размер цветка (ширина, высота)	см	*3,2*3,4*
24.	Махровость цветка (немахровый, среднемахровый, сильномахровый)		*немахровый*
25.	Форма цветка		*зигоморфный*
26.	Форма цветка положение средней доли отгиба нижней губы		*полувертикальное положение средней доли отгиба нижней губы (относительно трубки венчика)*
27.	Гофрированность лепестков		*легкая*
28.	Размер цветка: а) длина трубки венчика б) ширина верхней губы в) заметность жилкования верхней губы г) ширина средней доли отгиба	см	*а) 1,5см* *б) 3,5 см* *в) отсутствует или очень слабое* *г) 0,9 см*
29.	Количество одновременно открытых цветков на цветоносе	шт.	*5–7*
30.	Аромат		*слабый*
31.	Процент махровых растений (левкой)	%	–

№ п/п	Показатели	Ед. изм.	Рекомендуемый сорт
32.	Типичность сорта	%	*93*
33.	Количество соцветий на 1 растение за весь период цветения (душистый горошек)	шт.	*10–12*
34.	Завязывание семян (обильное, среднее, слабое)		*среднее*
35.	Специфические особенности семян (вес 1000 штук, окраска, форма)		*семена яйцевидной формы, очень мелкие, черные или темно-коричневые; вес 1000 семян 0,123 г*
36.	Специфические особенности чашечки		*бледно-розовая с центральной зеленой полосой*
37.	Календарные даты цветения а) начало б) массовое в) конец	даты	*а) 25 мая* *б) 10 июня* *в) 25 октября*
38.	Период от начала вегетации до начала цветения	дни	*60–65*
39.	Период цветения от начала цветения до потери декоративности	дни	*150*
40.	Продуктивность цветения (для срезочных сортов)	шт.	–
41.	Устойчивость цветков к неблагоприятным погодным условиям – дождь, засуха, выгорание, жаровыносливость, град и т.п. (сильная, средняя, слабая)		*средняя*
42.	Степень устойчивости к болезням и вредителям (сильная, средняя, слабая). Название болезней и вредителей: 1. Агатовая совка…… 2. …Голые слизни…… 3. ……		*средняя*
43.	Оценка декоративности по 100-бальной системе	балл	*93*

XII. Требования сорта к агротехнике (особенности культивирования сорта)

1. Рекомендуемые способы и сроки размножения

Семенами – посев первая декада марта. Черенкованием цветущих растений в июле

2. Особенности формирования и прищипки

Не требует дополнительного формирования, кроме удаления отцветших цветков и семенных коробочек

3. Отношение к весенним заморозкам

Устойчивы, выдерживают до –3…–5 ºС

4. Рекомендуемые расстояния при посадке в грунт

15х15 см; 20х20 см.; 25х25 см

5. На каких почвах лучше произрастает сорт

Средние и легкие суглинки

6. Требования к удобрениям

средне-требовательны к поливу

7. Какой тип посадок рекомендуется для сорта

Групповые, сплошные, одиночные посадки

8. Требование к освещенности участка

Требует хорошего освещения

9. Другие агротехнические требования сорта

Высокое и среднее плодородие почв, рыхление, систематические подкормки комплексными минеральными удобрениями

К описанию селекционного достижения прилагаются подписанные и заверенные цветные фотографии (9 х 12 или 13 х 18 см) в трех экземплярах на белом фоне с масштабной линейкой: цветущее растение и отдельные его части (типичные листья; органы плодоношения – бутон; соцветие; цветок)

Перечень материалов, на основании которых составлено описание сорта:

Классификатор рода Antirrhinum L. ВИР имени Вавилова, 1993.

Составитель к.б.н. Н.А. Петренко

Рисунок А1.1 – Сорт антирринума большого «ЦВЕТ САКУРЫ», опытный участок открытого грунта УНПЦ Овощная станция им. В.И. Эдельштейна, г. Москва

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Таблица Б.1 – Стимуляторы роста, корнеобразования, цветения, плодоношения, применяемые при выращивании инбредных линий у изучаемых видов

Название препарата, прпаративная форма (Р, КРП, ТПС, ВРК, СП, П)	Действующее вещество, норма внесения, способ внесения	Действие	Фаза развития растения, в которую проводится обработка
1	2	3	4
Циркон, Р	Д.в.: 0,1 г/л смесь гидроксикоричных кислот. Норма: 1–2 мл на 10 л воды	Повышает устойчивость к болезням (вирусным, грибным, бактериальным), улучшает развите корневой системы, усиление ростовых процессов и бокового ветвления, повышает устойчивость к засухе, восстановление от солнечных ожогов, стимулирование цветения	Опрыскивание в стадии рассады, при пересадке в грунт, в экстремально жаркие периоды
Эпин-Экстра, Р	Д. в.: 0,025 г/л 24 эпибрассинолида. Разведение: 1 мл/100 мл воды. Норма расхода: 1 л на 10–20 $м^2$	Для усиления роста растений, повышения урожайности семян, устойчивости к неблагоприятным факторам среды (холодовой фактор), возбудителям и болезням. Хорошо совместим препаратом с Цитовит	Опрыскивание в фазу вегетации, бутонизации, цветения
Экопин, ТПС	Д. в.: 6,2 г/кг поли-бета-гидроксимасляной кислоты, 29,8 г/кг магния сернокислого, 91,1 г/кг калия фосфорнокислого, 91,2 калия азотнокислого, 181,5 г/кг карбамида	Стимулирует прорастание семян, улучшает качество рассады, ускоряет рост побегов, ускоряет созревание семян и повышает урожайность, продлевает цветение, улучшает декоративность, устраняет стресс при засухе, избытке влаги, от применения пестицидов и пересадки	Замачивание семян, опрыскивание вегетирующих растений
Оберег, Р Проросток, Р	Д. в.: 0,15 г/л арахидоновой кислоты. Разведение: 1 мл/5 л воды	Повышает иммунитет, ускоряет прорастание семян, усиливает рост, повышает урожайность семян	Опрыскивание растений, замачивание семян
Домоцвет	Д.в.: гидроксикоричиые кислоты, в концентрации 0,05 г/л. Расход рабочей жидкости – 10 л на 100 $м^2$	Активатор роста. Повышает устойчивость к неблагоприятным факторам и стрессу, ускоряет восстановление, оказывает ростостимулирующее действие, благоприятно влияет на полезные микроорганизмы в корневой зоне, улучшается качество цветения и замедляет процесс пожелтения листьев, удерживает питательные вещества и способствует их лучшему усвоению растениями	Опрыскивание при стрессе, пересадке, высадке рассады в открытый грунт, пересадке

Продолжение таблицы Б.1

1	2	3	4
Рибав-Экстра, Р	Д. в.: 0,00152 г/л L-аланина с 0,00196 г/л L-глутаминовой кислоты. Разведение: 1 мл/10 л воды. Норма расхода: Полив под корень 4 л/м кв. Опрыскивание 4 л/100 м^2. Замачивание 1 л/100 шт. и 18 часов экспозиция	Повышает всхожесть, увеличивает урожайность, стимулирует корнеобразование, улучшает приживаемость и устойчивость культур к болезням	Опрыскивание в фазу настоящих листьев, после пикировки, фазу бутонизации. Полив под корень в фазу настоящих листьев, после пикировки. Замачивание семян и черенков
Янтарин, ВРК	Д. в.: 5 г/л янтарной кислоты Разведение: 30 мл /10 л воды. Норма расхода: 100 мл/60 м^2	Активизация ростовых процессов, особенно в корневой системе, повышение урожайности и устойчивости к болезням и вредителям	Опрыскивание в фазу настоящих листьев, после пикировки, фазу бутонизации
Бутон, П	Д. в.: гиббереллиновых кислот натриевые соли, содержание 20 г/кг Норма расхода 2 г/ 1 литр воды. Расход рабочей жидкости – 10 л/ 100 м^2	Стимулирует плодообразование, увеличивает число завязей, снижает число пустоцветов, повышает устойчивость к заморозкам и засухе, улучшает приживаемость высаженных или высеянных растений, предохраняет завязи от опадения, стимулирует рост и образование бутонов, обеспечивает пышное и продолжительное цветение. На цветочных растениях открытого грунта применяется для улучшения декоративных качеств, увеличения продолжительности цветения	Опрыскивание в фазе бутонизации и повторно в начале фазы цветения. Применяют 2–4-кратно
Цветень, КРП	Д. в.: 0,9 г/кг гиббереллиновых кислот натриевые соли). Разведение: 1 г/0,5 л воды. Норма расхода: опрыскивание 1 л на 30 м^2	Стимулирует образование и опадение завязей, ускоряет созревание, повышает урожайность, повышает устойчивость к неблагоприятным факторам среды	Опрыскивание в фазы: бутонизация, начало цветения, начало плодоношения, по вегектирующим частям растений
Гибберсиб, П	Д. в.: гиббереллиновых кислот натриевые соли, содержание 20 г/кг. Норма расхода 5 г/ 4 л воды. Расход рабочей жидкости – 1 л/ 30 м^2	Активизирует плодообразование у всех культур. Ускоряет фазу начала цветения, начало плодоношения у большинства культур, способствует увеличению урожая	Опрыскивание в фазе бутонизации и повторно в начале фазы цветения. Применяют 2-кратно

Окончание таблицы Б.1

Атлет, ВР	Д. в.: хлормекватхлорида, в концентрации 600 г/л. Норма расхода: 1,5 мл / 0,5–1 литр воды. Расход рабочей жидкости – 3 л / 100 м^2	Регулятор роста растений, ретардант, сдерживающий рост центрального стебля. При опрыскивании формируется крепкая, компактная и сильная рассада. У цветочных культур, предотвращает перерастание, вытягивание, повышает компактность и куститстость, повышает декоративность	Опрыскивание 0,3 л/10 м^2. Применяют 2–3-кратно. Полив 50 мл на 1 растение
Регги, ВРК	Д. в.: 750 г/л хлормекватхлорида. Разведение: 1 мл/100 мл воды. Норма расхода: полив 100 мл на 1 растение	Активизирует рост корневой системы, препятствует перерастанию рассады, снижает высоту растений, повышает декоративные качества, продляет цветение	Полив в фазе неокрашенных бутонов; опрыскивание по листьям

Примечание – Р – раствор; ВР – водный раствор; КРП – кристалический растворимый порошок; ТПС – текучая паста; ВРК – водорастворимый концентрат; СП – смачивающийся порошок; П – порошок.

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Таблица В.1 – Результаты однофакторного дисперсионного анализа влияния обработки препаратом «Бутон» на высоту растений пенстемона Хартвега F_1 Chanson (2013–2014 гг.)

Источник вариации	SS	df	ms	σ	F	F_{05}	F_{01}	p^{in}%
Общая	4908,61	39		195,84				
Факториальная	1042,85	1	1042,85	94,11	10,25	4,08	7,31	48
Случайная	3865,76	38	101,73	101,73				52

Таблица В.2 – Результаты однофакторного дисперсионного анализа влияния обработки препаратом «Бутон» на диаметр растений пенстемона Хартвега F_1 Chanson (2013–2014 гг.)

Источник вариации	SS	df	ms	σ	F	F05	F01	pin%
Общая	2418,78	39		–				
Факториальная	119,03	1	119,03	–	1,97	4,08	7,31	–
Случайная	2299,75	38	60,52	–				–

Таблица В.3 – Результаты однофакторного дисперсионного анализа влияния обработки препаратом «Бутон» на количество соцветий на растении пенстемона Хартвега F_1 Chanson (2013–2014 гг.)

Источник вариации	SS	df	ms	σ	F	F_{05}	F_{01}	p^{in}%
Общая	48,77	39		–				
Факториальная	0,69	1	0,69	–	0,54	4,08	7,31	–
Случайная	48,08	38	1,27	–				–

Таблица В.4 – Результаты однофакторного дисперсионного анализа влияния обработки препаратом «Бутон» на количество цветков на растении пенстемона Хартвега F_1 Chanson (2013–2014 гг.)

Источник вариации	SS	df	ms	σ	F	F_{05}	F_{01}	p^{in}%
Общая	26548,57	39		1633,00				
Факториальная	13158,76	1	13158,76	1280,64	37,34	4,08	7,31	78
Случайная	13389,81	38	352,36	352,36				22

ПРИЛОЖЕНИЕ Г

ТЕХНОЛОГИЧЕСКАЯ КАРТА

Год 1 — Культура *Рассада цветов* — Производство продукции: основная, побочная — Урожайность ц/га — Валовой сбор рассады, шт: *922200*, *0*

Площадь *8400* кв.м 0 га — Предшественник

Расстояние до поля *0* км 622 стоимость 1 тыс шт

Норма высева *110* шт/кв.м 0 тыс шт норма высева рассады на открытый грунт

Наименование работ	Объем работ				Сроки проведения работ		Состав агрегата			Норма выработки	Колич. нормо-смен в объеме работы	Затраты труда на весь объем работ, чел.-ч		Тарифная ставка за норму, руб.		Тарифный фонд з/п на весь объем			Дополнительная оплата за качество работ			Горючее		А/трансп.		Шифры	
	ед.из.	в физических единицах	эт.смен.выраб отки	в у.э. га	Срок начала р	рабочих дней	Трактор, комбайн, машина	С/х машина	количество			трактористов-машинистов	на ручных работах	трактористов-машинистов	на ручных работах	трактористов-машинистов	на ручных работах		трактористов-машинистов	на ручных работах		на единицу, кг	всего, л	кол-во тыс	стоимость, всего, руб	работ	операции
Чистка снега	час	84	0,04	3,4	февраль	1	ДТ-75	бульд.	12,0	7	12	84,0		255,5		3066	0	40	1226,40		40		480			60	23
Чистка снега	час	15	0,42	6,3	февраль	1	вручную		2,1	7	2,1		14,7		133,0	0	279,3	50		139,65						38	52
ИТОГО февраль				**9,7**	**0,0**	**2,0**	**0,0**	**0,0**	**14,1**	**14,0**	**14,1**	**84,0**	**14,7**	**255,5**	**133,0**	**3066,0**	**279,3**	**90,0**	**1226,4**	**139,7**	**40,0**	**0,0**	**480,0**	**0,0**	**0,0**	**98,0**	**75,0**
Расстановка стеллажей	час	210	0,35	73,5	март	4	вручную		7,5	7	30		210		212		6360	50		3180							
Завоз ящиков, кассет и торфа	час	56			март	2	Бобкэт		4,0	7	8	56,0		255,5		2044	0	40	817,60	0	10		80				
Набивка торфом ящ.и кассет	час	88		0	март	15	вручную		0,8	7	12,6		88,2		212,0	0	2671,2	50		1335,6							
Расстил пленки	час	88			март	15	вручную		0,8	7	12,6		88,2		212,0		2671,2	50		1335,6							
Расстановка ящиков и кассет	час	88		0	март	15	вручную		0,8	7	12,6		88,2		212,0	0	2671,2	50		1335,6							
Посев семян цветов	час	55	0,21	11,6	март	10	вручную		0,8	7	7,9		55,3		240,0	0	1896	50		948						48	6
Уход за посевами и всходами	час	756			март	20	вручную		5,4	7	108		756		210,0		22680	50		11340							
ИТОГО март											**191,7**	**56,0**	**1285,9**	**255,5**	**1298,0**	**2044,0**	**38949,6**	**340,0**	**817,6**	**19474,8**	**10,0**	**0,0**	**80,0**	**0,0**	**0,0**	**48,0**	**6,0**
Завоз ящиков, кассет и торфа	час	56	0,75	42	апрель	2	Бобкэт		4,0	7	8	56,0		255,5		2044		40	817,60		10		80				
Набивка торфом ящ.и кассет	час	88	0,71	62,5	апрель	15	вручную		0,8	7	12,6		88,2		212		2671,2	50		1335,6							
Расстил пленки	час	88			апрель	15	вручную		0,8	7	12,6		88,2		212		2671,2	50		1335,6							
Расстановка ящиков и кассет	час	88		0	апрель	15	вручную		0,8	7	12,6		88,2		212,0		2671,2	50		1335,6						48	6
Посев семян цветов	час	55	0,75	41,3	апрель	10	вручную		0,8	7	7,9		55,3		240		1896	50		948							
Пикировка цветов	час	770		0	апрель	20	вручную		5,5	7	110		770		203,0		22330	50		11165						48	6
Уход за рассадой цветов	час	1512		0	апрель	30	вручную		7,2	7	216		1512		210,0		45360	50		22680							
Прополка теплиц	час	168		0	апрель	3	вручную		8,0	7	24		168		212,0		5088	50		2544						48	6
Подпикировка рассады цветов	час	84		0	апрель	3	вручную		4,0	7	12		84		212,0		2544	50		1272						48	6
ИТОГО апрель											**415,7**	**56,0**	**2853,9**	**255,5**	**1713,0**	**2044,0**	**85231,6**	**440,0**	**817,6**	**42615,8**	**10,0**	**0,0**	**80,0**	**0,0**	**0,0**	**192,0**	**24,0**
Уход за рассадой цветов	час	1512		0	май	30	вручную		7,2	7	216		1512		210,0		45360	50		22680						48	6
Завоз ящиков, кассет и торфа	час	56		0	май	2	Бобкэт		4,0	7	8		56	255,5		2044		40	817,60	0	10		80			48	6
Набивка торфом ящ.и кассет	час	88		0	май	15	вручную		0,8	7	12,6		88,2		212,0		2671,2	50		1335,6						48	6
Расстил пленки	час	88		0	май	15	вручную		0,8	7	12,6		88,2		212,0		2671,2	50		1335,6						48	6
Расстановка ящиков и кассет	час	88		0	май	15	вручную		0,8	7	12,6		88,2		212,0		2671,2	50		1335,6						48	6
Пикировка цветов	час	550		0	май	15	вручную		5,2	7	78,6		550,2		203,0		15955,8	50		7977,9						48	6
Окашивание территор	100 м к	84		0	май	1	вручную		5,6	15	5,6		84		212,0		1187,2	50		593,6						15	30
Подпикировка рассады цветов	час	84			май	3	вручную		4,0	7	12		84		212,0		2544	50		1272							
Прополка рассады цветов	час	840			май	10	вручную		12,0	7	120		840		212,0		25440	50		12720							
ИТОГО май											**478,0**	**0,0**	**3390,8**	**255,5**	**1685,0**	**2044,0**	**98500,6**	**440,0**	**817,6**	**49250,3**	**10,0**	**0,0**	**80,0**	**0,0**	**0,0**	**303,0**	**66,0**
Уход за рассадой цветов	час	1512		0	июнь	30	вручную		7,2	7	216		1512		210,0		45360	50		22680			0			48	6
Погрузка рассады	час	840			июнь	15	вручную		8,0	7	120		840		212,0		25440	50		12720							
Разгрузка кассет	час	168			июнь	5	вручную		4,8	7	24		168		212,0		5088	50		2544							
Уборка теплиц	час	840			июнь	10	вручную		12,0	7	120		840		212,0		25440	50		12720							
ИТОГО июнь											**480,0**	**0,0**	**3360,0**	**0,0**	**846,0**	**0,0**	**101328,0**	**200,0**	**0,0**	**50664,0**	**0,0**	**0,0**	**0,0**	**0,0**	**0,0**	**48,0**	**6,0**
Уборка теплиц	час	*840*			**июль**	**10,0**	**вручную**		**12,0**	7	120				212,0		25440	50		12720							
Обрабатка ядохим	час.	6	1,72	10,3	**июль**	1	МТЗ-80	AMAZONE	**1,0**	6	1	7,0	6	280,0		280	0	52	145,6	0	30		30			40	80
Обработка ядохим	час.	6		0	**июль**	1	вручную		**1,0**	6	1		6		360,0		360			0						58	1
Подвоз и отвоз кассет	час	280	0,75	210	**июль**	15	Бобкэт		**2,7**	7	40	280,0		255,5		10220		40	4088,00	0	10		400				
Мойка кассет	час	2016		0	**июль**	15	вручную		**19,2**	7	288		2016		212,0		61056	50		30528							
ИТОГО июль											**450,0**	**287,0**	**2028,0**	**535,5**	**784,0**	**10500,0**	**86856,0**		**4233,6**	**43248,0**	**40,0**	**0,0**	**430,0**	**0,0**	**0,0**	**98,0**	**81,0**
Итого				**9,7**	**0,0**	**2,0**	**0,0**	**0,0**	**14,1**	**14,0**	**2029,5**	**483,0**	**12933,3**	**1557,5**	**6459,0**	**19698,0**	**411145,1**	**1510,0**	**7912,8**	**205392,6**	**110,0**	**0,0**	**1150,0**	**0,0**	**0,0**	**787,0**	**258,0**

Рисунок Г.1 – Технологическая карта выращивания рассады антирринума большого в условиях защищенного грунта, 2008 год

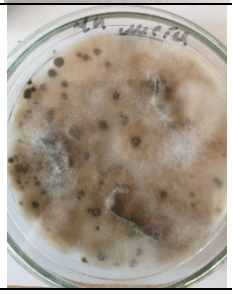
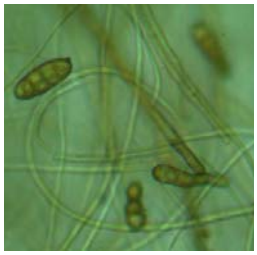
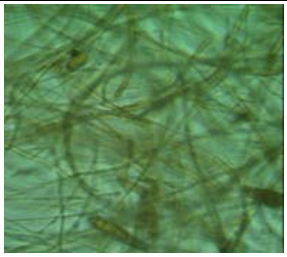
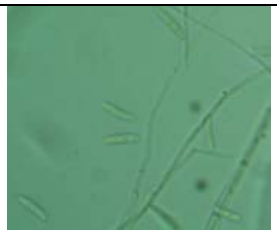
Статьи расходов	январь	февраль	март	апрель	май	июнь	ИТОГО
СДЕЛЬНАЯ ОПЛАТА ТРУДА:							
Тарифный фонд заработной платы		3345,3	40993,6	87275,6	100544,6	97356,0	329515,1
Дополнительная и повышенная заработная плата		1366,1	20292,4	43433,4	50067,9	47481,6	162641,4
Доплата за классность (18% от стр 1.1.)		551,9	367,9	367,9	367,9	1890,0	3545,6
Оплата женского часа 11,1%		31,0	4323,4	9460,7	10933,6	9641,0	34389,7
Надбавка за стаж (23% от суммы стр. 1.1.-1.4.)		705,2	470,1	470,1	470,1	2415,0	4530,5
ИТОГО по сдельной оплате труда	**0,0**	**5999,4**	**66447,4**	**141007,7**	**162384,1**	**158783,6**	**534622,3**
Начисления на ФОТ (33,1% от суммы стр. 1.1.-1.5.)		1985,8	21994,1	46673,6	53749,1	52557,4	176960,0
СУММАРНЫЕ ПРЯМЫЕ ИЗДЕРЖКИ							
2. УДОБРЕНИЯ							
2.1. Монокалийфосфат			2250,0	2250,0	2250,0	2250,0	9000,0
2.2. Мочевина			130,0	130,0	130,0	130,0	520,0
2.3. Растворин В			1250,0	1250,0	1250,0	1250,0	5000,0
2.4. Нитрат кальция			1125,0	1125,0	1125,0	1125,0	4500,0
2.5. Кемира цветочное			5000,0	5000,0	5000,0	5000,0	20000,0
2.3. Кимера-комби			2000,0	2000,0	2000,0	2000,0	8000,0
ИТОГО по удобрениям	**0,0**		**11755,0**	**11755,0**	**11755,0**	**11755,0**	47020,0
3. СРЕДСТВА ЗАРА							0,0
3.1. Максим			5355,0	5355,0			10710,0
3.2. Ридомил голд			1135,0	1135,0			2270,0
3.3. Квадрис			3560,0	3560,0			7120,0
ИТОГО по средствам ЗАРА	**0,0**	**0,0**	**10050,0**	**10050,0**	**0,0**	**0,0**	20100,0
4. СЕМЕННОЙ МАТЕРИАЛ							0,0
4.1.Семена	704344						704344,0
ИТОГО по семенному материалу	**704344,0**		**0,0**	**0,0**	**0,0**		704344,0
5. Материалы (пленка, торф, кассеты)		528282,0	528282,0				1056564,0
ИТОГО по материалам	**0,0**	**528282,0**	**528282,0**	**0,0**			1056564,0
5. ГСМ							0,0
5.1. Бензин А-76							0,0
5.2. Дизельное топливо		7320,0	1220,0	1220,0	1220,0	6557,5	17537,5
ИТОГО по ГСМ	**0,0**	**7320,0**	**1220,0**	**1220,0**	**1220,0**	**6557,5**	17537,5
6. ЭЛЕКТРОЭНЕРГИЯ			**15000**	**15000**	**15000**	**15000**	60000,0
7. ТРАНСПОТИРОВКА (ГАЗ-53)							0,0
8. Тепло, канализация, вода			34000,0	34000,0	34000,0	34000,0	170000,0
ИТОГО суммарных прямых издержек	**704344,0**	**543587,2**	**688748,6**	**259706,3**	**278108,2**	**278653,5**	2787147,8
ИТОГО	**704344,00**	**543587,22**	**688748,55**	**259706,31**	**278108,25**	**278653,49**	2787147,8

Рисунок Г.2 – Движение денежных средств по месяцам, рублей

ПРИЛОЖЕНИЕ Д

Рисунок Д.1 – Сеянцы *Antirrhinum majus*, пораженные смешанным грибным заболеванием «чёрная ножка»

Таблица Д.1 – Данные по выделению патокомплекса патогенов. Раскладка пораженных органов растения Antirrhinum majus, выросший мицелий и микроскопирование (по методу Соколовой Л.М., 2011)

С листьев и со стебля			
			
	 *Alternaria*	*Fusarium*	 *Alternaria*
	 *Fusarium*	*Pythium*	

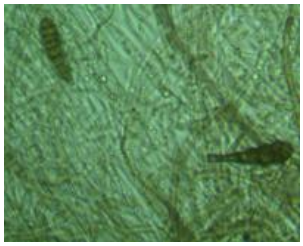
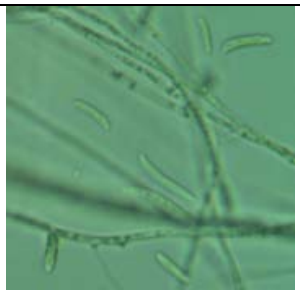
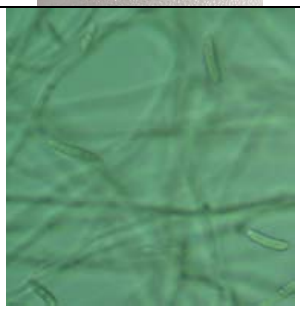
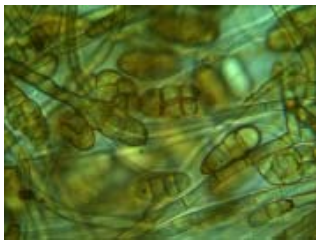
<table>
<tr><td rowspan="2">
С соцветия</td><td> </td><td>
Penicillium и Mucor</td><td></td></tr>
<tr><td> 
Alternaria</td><td> 
Fusarium</td><td></td></tr>
<tr><td rowspan="2">
Со стеля толстого</td><td> </td><td> </td><td></td></tr>
<tr><td> 
Fusarium</td><td>
Alternaria</td><td></td></tr>
<tr><td rowspan="2">
С корня</td><td> </td><td> </td><td></td></tr>
<tr><td> 
Alternaria</td><td>
Fusarium</td><td></td></tr>
</table>

Таблица Д.2 – Характеристики колоний *Fusarium,* выделенных со стебля от листа

Признак	Описание	
Цвет мицелия	Бело-розовый	
Край мицелия	Неровный	
Поверхность мицелия	Пушистая	
Профиль мицелия	Плоский	
Структура колонии	Неоднородная	
Реверс	Бело-розовый	
Образование конидий	Обильное	
Форма колонии	Почти прямые	
Размер колоний	7–12 мм	
Число перегородок у конидии	От 3 до 5	

Таблица Д.3 – Характеристики колоний *Fusarium,* выделенных со стебля от листа

Признак	Описание	
Цвет мицелия	Серый	
Край мицелия	Ровный	
Поверхность мицелия	Ровная, слегка пушистая	
Профиль мицелия	Плоский	
Структура колонии	Однородная	
Реверс	Белый	
Образование конидий	Обильное	
Форма колонии	Цилиндрические	
Размер колоний	5–8 мм	
Число перегородок у конидии	От 5 до 8	

Таблица Д.4 – Характериики колоний *Fusarium,* выделенных со стебля от листа

Признак	Описание	
Цвет мицелия	Белый	
Край мицелия	Ровный	
Поверхность мицелия	Ровная пушистая	
Профиль мицелия	Плоский	
Структура колонии	Однородная	
Реверс	Белый	
Образование конидий	Обильное	
Форма колонии	Округло-цилиндрические, булавовидные	
Размер колоний	3–8 мм	
Число перегородок у конидии	От 4 до 8	

Таблица Д.5 – Характеристики колоний *Fusarium,* выделенных с листа

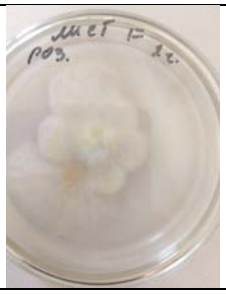
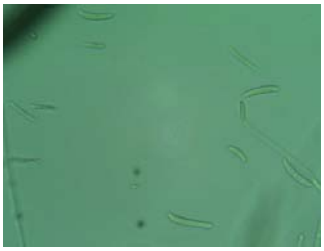
Признак	Описание	
Цвет мицелия	Розово-желтый	
Край мицелия	Неровные	
Поверхность мицелия	Пушисто-войлочная	
Профиль мицелия	Плоский	
Структура колонии	Неоднородная	
Реверс	Белый	
Образование конидий	Обильное	
Форма колонии	От округло-цилиндрических до прямых	
Размер колоний	7–12 мм	
Число перегородок у конидии	От 2 до 8	

Таблица Д.6 – Характеристики колоний *Fusarium,* выделенных с листа

Признак	Описание	
Цвет мицелия	Белый	
Край мицелия	Неровные	
Поверхность мицелия	Неровная, пушистая	
Профиль мицелия	Плоский	
Структура колонии	Неоднородная	
Реверс	Белый	
Образование конидий	Обильное	
Форма колонии	Цилиндрические	
Размер колоний	7–12 мм	
Число перегородок у конидии	От 2 до 10	

Таблица Д.7 – Характеристики колоний *Fusarium,* выделенных с корня

Признак	Описание	
Цвет мицелия	Серый	
Край мицелия	Ровный	
Поверхность мицелия	Ровная, пушистая	
Профиль мицелия	Плоский	
Структура колонии	Однородная	
Реверс	Белый	
Образование конидий	Обильное	
Форма колонии	Округлые	
Размер колоний	2–10 мм	
Число перегородок у конидии	От 2 до 6	

Таблица Д.8 – Характеристики колоний *Fusarium,* выделенных с соцветия

Признак	Описание	
Цвет мицелия	Белый	
Край мицелия	Неровный	
Поверхность мицелия	Пушистая	
Профиль мицелия	Плоский	
Структура колонии	Однородная	
Реверс	Белый	
Образование конидий	Среднее	
Форма колонии	Округлые, булаво-видные	
Размер колоний	2–9 мм	
Число перегородок у конидии	От 2 до 5	

Таблица Д.9 – Характеристики колоний *Pythium,* выделенных с толстого стебля

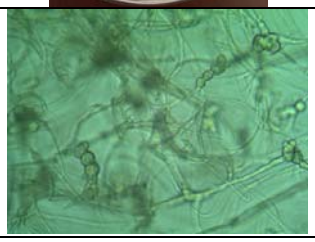
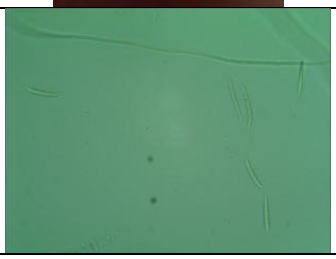
Признак	Описание	
Цвет мицелия	Желто-серый	
Край мицелия	Неровный	
Поверхность мицелия	Войлочная	
Профиль мицелия	Плоский	
Структура колонии	Неоднородная	
Реверс	Белый	
Образование конидий	Обильное	
Форма колонии	Круглые	
Размер колоний	10–30 мм	
Число конидий в цепочках	От 2 до 7	

Таблица Д.10 – Характеристики колоний *Fusarium,* выделенных с толстого стебля

Признак	Описание	
Цвет мицелия	Желто-белый	
Край мицелия	Неровные	
Поверхность мицелия	Очень пушистый	
Профиль мицелия	Плоский	
Структура колонии	Неоднородная	
Реверс	Белый	
Форма колонии	Серповидная	
Образование конидий	Обильное	
Размер колоний	2–10 мм	
Число перегородок у конидии	От 2 до 5	

Таблица Д.11 – Характеристики колоний *Fusarium,* выделенных с толстого стебля

Признак	Описание	
Цвет мицелия	Белый	
Край мицелия	Неровный	
Поверхность мицелия	Средне складчатая, войлочный	
Профиль мицелия	Плоский	
Структура колонии	Неоднородная	
Реверс	Белый	
Образование конидий	Мало	
Форма колонии	Цилиндрические	
Размер колоний	12–20 мм	
Число перегородок у конидии	От 3 до 5	

ПРИЛОЖЕНИЕ Е

Таблица Е.1 – Исходные данные для расчета и обработки данных по изучению биологических и ценных хозяйственных признаков у изучаемых видов, 2019 год

Код растения	Номер наблюдения	Высота растения, см	Диаметр растения, см	Количество побегов, шт	Диаметр цветка, см	Длина цветочной трубки, см	Продолжительность цветения, суток	Период посев – начало цветения, суток	Период посев – начало завязывания семян, суток	Длина листа, см	Ширина листа (в самой широкой части), см	Продолжительность периода вегетации, суток	Количество семян с одного растения, гр	Количество семян в одной коробочке, шт.	Декоративность по методике ГСИ, балл	Фертильность пыльцы, %	Срок хранения пыльцы, суток
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
AnM	1	30	65	12	4,5	3,2	92	41	61	5,8	1,5	140	0,2	63	80	87	125
AnM	2	33	68	5	3,1	3	90	45	65	6,1	1,8	148	0,3	68	85	89	110
AnM	3	38	60	11	3	3,8	88	40	61	6	2	140	0,3	70	80	90	90
AnM	4	22	62	10	3,4	2,9	80	38	68	5,1	1,3	145	0,2	55	70	86	101
AnM	5	27	71	9	3,5	3	95	42	62	5	1,5	150	0,2	59	85	85	110
AnM	6	35	69	8	3,9	3,3	91	44	64	5,5	1,4	140	0,2	60	85	90	112
AnM	7	30	60	7	3	3	89	40	60	6	1,9	138	0,3	64	80	88	101
AnM	8	36	60	7	3,8	3,2	82	45	65	6,1	1,6	144	0,3	61	85	90	110
AnM	9	20	65	10	4	2,6	82	45	65	6,3	1,9	150	0,2	58	80	88	120
AnM	10	27	70	14	4,1	3,3	90	40	60	5,8	1,7	138	0,2	55	80	91	118
AnM	11	24	50	10	4	3	90	45	60	5,5	1,6	140	0,2	50	80	80	110
AnM	12	20	64	15	3	4	95	40	65	6	1,6	138	0,3	59	85	80	90
AnM	13	40	59	12	4,2	3,5	90	40	62	5	1,7	140	0,2	61	80	60	101
AnM	14	33	45	13	4	3	95	45	68	5,5	1,8	122	0,2	50	80	55	100
AnM	15	35	50	10	3,9	3,9	91	41	60	6	1,9	145	0,2	58	85	60	118
AnM	16	41	39	14	3	4	92	40	65	5,5	1,6	140	0,3	50	70	70	115
AnM	17	29	55	11	2,8	4,1	90	48	65	5	1,4	155	0,3	64	80	65	120
AnM	18	30	48	10	3	4	95	41	64	6	1	125	0,2	65	85	65	115
AnM	19	41	51	11	4	4,5	96	45	60	6	1,5	150	0,2	50	85	70	100
AnM	20	32	50	16	4,4	3	90	45	65	5	1	125	0,2	70	70	65	100
AsSc	1	155	102	18	4,2	4,5	80	69	89	3,2	3,3	128	0,1	50	85	99	91
AsSc	2	170	110	16	4	4,6	81	72	92	3	3,1	130	0,1	49	80	95	95
AsSc	3	168	115	15	3,8	4	75	77	97	2,8	3,1	125	0,1	51	90	98	98
AsSc	4	177	109	12	3,9	4,3	76	65	83	3,3	3,5	135	0,2	70	80	99	89
AsSc	5	163	100	13	4,1	4,6	79	79	91	2,9	2,7	130	0,1	50	80	100	90
AsSc	6	160	105	17	4,2	4,4	80	81	100	3	2,9	128	0,1	48	85	100	88
AsSc	7	155	120	19	4	4,5	82	73	92	3,1	3,4	110	0,2	69	75	95	96
AsSc	8	161	111	21	3,8	4,1	69	75	91	2,9	2,6	117	0,2	66	80	96	94
AsSc	9	173	128	16	4,3	4,6	72	78	96	3	3,3	119	0,1	45	75	98	80
AsSc	10	170	106	13	3,5	3,9	75	77	94	2,9	2,8	115	0,1	48	90	100	95
AsSc	11	170	105	17	3	5	69	65	100	3	2,9	110	0,1	48	90	100	100
AsSc	12	160	108	16	4	6	80	60	100	2,5	2,6	130	0,1	44	90	95	115
AsSc	13	155	109	18	3,3	5	71	71	92	2,7	2,5	118	0,1	45	90	96	80
AsSc	14	165	106	20	3	5	77	65	94	3	2,4	111	0,1	44	85	98	93

Продолжение таблицы Е.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
AsSc	15	160	111	13	3	3,9	65	74	90	3	2,9	120	0,1	48	70	98	95
AsSc	16	164	104	15	3,5	3,3	64	60	65	2,4	2,8	114	0,1	40	80	100	90
AsSc	17	160	123	15	3,6	4,4	70	75	89	2,9	2,5	115	0,2	39	75	90	99
AsSc	18	170	130	17	3,5	5	73	65	100	3,1	2,7	118	0,2	46	90	90	94
AsSc	19	175	126	18	4	4,3	79	65	76	3	2,4	133	0,1	50	75	94	95
AsSc	20	165	130	19	4	5	80	60	100	2,9	2,2	110	0,1	44	85	96	100
TorF	1	20	28	11	3,5	4,1	88	55	65	4,8	2,7	110	0,2	61	95	34	60
TorF	2	22	30	10	4	4,3	91	60	70	5	3,1	115	0,2	70	95	28	55
TorF	3	25	33	10	4	4	80	58	78	5,1	3,3	116	0,1	55	90	45	61
TorF	4	19	35	10	3,3	4,2	85	55	66	4,7	2,9	109	0,2	69	95	37	65
TorF	5	20	28	9	3,8	4,1	90	60	71	5	3,1	102	0,2	65	95	29	50
TorF	6	23	30	12	3,5	4	91	60	70	5,1	2,9	110	0,1	60	90	35	58
TorF	7	25	32	11	3,5	4,2	93	56	67	4,4	2,6	110	0,1	64	90	32	62
TorF	8	25	30	13	4	4,1	85	60	72	4,5	2,7	113	0,2	38	75	40	60
TorF	9	19	33	10	3,7	4,3	90	55	65	4,8	3	108	0,2	58	95	38	55
TorF	10	20	29	10	3,5	4,3	94	60	72	4,9	2,8	117	0,2	55	90	31	65
TorF	11	23	30	10	3,5	4	80	60	70	5	3	110	0,2	60	95	40	60
TorF	12	25	30	12	4	4,2	87	55	65	4,6	2,5	108	0,2	55	90	35	55
TorF	13	20	28	11	3,5	4	92	53	70	5	2,9	115	0,2	60	90	40	61
TorF	14	18	25	10	3,3	4,1	85	58	72	4,4	2,6	100	0,2	50	85	42	55
TorF	15	20	29	15	4	4	80	60	67	4,1	3	115	0,2	55	75	45	46
TorF	16	22	30	10	4	4,2	84	55	70	5	3	102	0,2	60	85	36	60
TorF	17	25	26	11	3,6	4,3	80	60	71	4,5	3	100	0,2	65	85	40	55
TorF	18	21	30	12	3,5	4,2	84	55	69	4,2	2,8	112	0,1	55	75	42	41
TorF	19	25	30	12	3,2	4	90	65	65	5	2,7	117	0,2	50	80	36	56
TorF	20	20	30	10	3,6	4,5	90	58	60	5	2,8	115	0,2	60	75	40	60
AnAn	1	20	30	22	1,5	0,5	90	55	145	5	1,5	160	0,2	98	95	60	110
AnAn	2	20	33	25	1,4	0,4	90	60	150	4,2	1	155	0,1	90	95	45	122
AnAn	3	22	35	26	1	0,5	96	61	157	5,1	1,8	160	0,1	87	95	70	115
AnAn	4	25	30	20	1	0,2	94	50	144	5,2	1,6	165	0,1	96	90	33	111
AnAn	5	23	31	18	1,5	0,3	93	55	148	5	1,4	150	0,2	90	95	56	100
AnAn	6	20	35	20	1,3	0,3	90	55	145	4,9	1,1	155	0,2	91	95	30	100
AnAn	7	18	30	20	1,3	0,4	90	60	150	4,8	0,8	160	0,1	89	90	71	100
AnAn	8	25	30	16	1,1	0,5	90	65	155	5	1	165	0,1	78	95	55	145
AnAn	9	20	31	22	1	0,3	90	65	155	4,4	1	165	0,1	90	95	64	113
AnAn	10	20	33	25	1,2	0,5	95	60	155	4,8	1,2	165	0,1	92	95	80	126
AnAn	11	26	30	16	1	0,3	95	60	150	4	0,8	160	0,1	90	90	85	115
AnAn	12	18	31	24	1,3	0,5	90	65	150	5	1	155	0,1	90	90	65	116
AnAn	13	16	28	35	1,3	0,5	90	55	145	4	0,7	150	0,1	92	95	67	120
AnAn	14	23	24	25	1	0,4	88	60	148	4,6	1	165	0,1	90	90	65	118
AnAn	15	25	26	20	1,5	0,3	93	55	144	4	0,5	160	0,1	78	95	66	125
AnAn	16	20	30	30	1,2	0,4	95	50	150	4	1	155	0,1	89	90	65	120
AnAn	17	26	27	22	1	0,2	90	55	140	5	0,6	150	0,1	80	80	60	126
AnAn	18	24	35	35	1,2	0,2	80	60	150	4,4	1	165	0,1	90	85	64	125
AnAn	19	25	33	30	1,2	0,1	92	60	145	4	0,9	150	0,1	78	80	60	113
AnAn	20	20	30	20	1	0,3	95	55	150	5	1	160	0,1	70	85	67	115
Sdif	1	100	55	25	1	0,2	120	100	140	0,4	0,5	150	0,3	18	90	60	45
Sdif	2	88	50	25	1,3	0,3	125	110	142	0,5	0,6	145	0,4	15	85	55	45

Продолжение таблицы Е.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Sdif	3	93	50	30	1	0,4	118	108	150	0,6	0,5	140	0,3	14	85	50	40
Sdif	4	90	67	28	1,2	0,3	120	110	148	0,5	0,5	150	0,3	12	90	35	42
Sdif	5	67	53	24	1,3	0,2	128	115	135	0,6	0,6	145	0,3	10	85	50	40
Sdif	6	85	64	30	1,1	0,3	118	110	130	0,5	0,5	145	0,4	11	90	60	48
Sdif	7	90	67	30	1	0,2	120	100	156	0,5	0,6	160	0,4	6	85	30	38
Sdif	8	91	50	33	1	0,2	110	100	150	0,5	0,5	150	0,4	13	90	30	46
Sdif	9	92	63	30	1,1	0,3	120	110	150	0,4	0,6	150	0,4	17	95	25	50
Sdif	10	90	68	32	1,2	0,4	110	110	155	0,6	0,6	160	0,4	10	95	60	60
Sdif	11	79	61	28	1,2	0,4	120	100	145	0,5	0,5	140	0,3	9	90	30	30
Sdif	12	80	50	30	1	0,4	128	100	148	0,6	0,6	155	0,4	12	90	60	50
Sdif	13	90	55	30	1	0,3	101	110	150	0,6	0,5	165	0,3	11	95	30	45
Sdif	14	69	70	29	1,1	0,2	110	110	153	0,6	0,5	160	0,4	8	85	60	50
Sdif	15	68	73	26	1	0,2	120	115	150	0,5	0,5	165	0,3	5	85	45	45
Sdif	16	80	50	28	1	0,3	119	110	150	0,5	0,5	168	0,4	10	90	28	50
Sdif	17	67	55	23	1	0,3	120	118	140	0,6	0,5	150	0,4	8	95	35	45
Sdif	18	85	72	31	1,3	0,2	115	100	150	0,5	0,5	160	0,3	10	90	40	45
Sdif	19	66	68	25	1	0,2	120	118	140	0,6	0,5	150	0,3	10	95	35	48
Sdif	20	80	50	24	1,2	0,3	118	100	150	0,5	0,6	160	0,4	10	95	60	45
NemH	1	30	33	10	1	1,5	60	45	60	3	0,6	110	0,1	28	70	55	50
NemH	2	28	30	8	1,2	1,4	62	40	63	3,5	0,8	120	0,1	30	95	60	53
NemH	3	26	28	6	1,1	1,5	65	48	60	3,1	1	100	0,1	33	65	60	48
NemH	4	32	35	11	1,2	1,4	65	48	58	3	1,2	110	0,1	30	95	62	44
NemH	5	30	30	9	1	1,3	60	45	65	3	1	115	0,2	30	95	60	40
NemH	6	35	38	7	1	1,5	68	44	55	3,5	1,5	110	0,1	35	60	48	51
NemH	7	26	30	13	1,3	1,3	70	40	65	3,6	1	120	0,1	30	95	60	39
NemH	8	31	33	15	1,3	1,4	55	45	65	3,3	1,7	120	0,1	20	65	60	57
NemH	9	29	34	12	1,5	1,5	60	51	64	3,7	0,9	115	0,1	30	95	65	61
NemH	10	25	30	11	1	1,3	50	50	60	3,2	1	110	0,1	45	75	60	64
NemH	11	22	35	10	1,5	1,5	60	46	58	3	1	100	0,1	30	75	60	65
NemH	12	28	30	9	1,3	1,5	63	48	70	3,8	1	110	0,1	30	90	50	55
NemH	13	32	33	11	1,5	1,3	70	52	62	3,4	0,8	115	0,1	30	95	45	50
NemH	14	23	36	12	1,2	1,4	72	55	65	3,8	1	115	0,1	40	75	60	38
NemH	15	27	30	10	1	1,5	65	50	68	3,6	0,9	110	0,1	22	70	60	51
NemH	16	25	35	15	1,1	1,4	60	49	70	3	1	110	0,1	30	90	50	60
NemH	17	24	28	11	1,4	1,3	65	40	60	3	1,3	110	0,1	25	75	50	47
NemH	18	20	24	10	1	1,4	60	50	65	3	0,9	100	0,1	19	95	63	43
NemH	19	25	28	11	1,3	1,5	65	48	68	3,5	1,2	100	0,1	44	70	42	40
NemH	20	26	30	15	1,4	1,4	70	50	55	3,3	0,8	120	0,1	46	70	50	42
VerH	1	45	20	5	1	0,4	45	40	60	15	6	90	0,1	12	75	40	30
VerH	2	40	22	7	1	0,5	48	42	60	15,3	6,3	91	0,1	14	60	40	33
VerH	3	38	25	3	1,2	0,6	45	40	65	15,8	6	80	0,1	12	65	42	35
VerH	4	47	20	5	1	0,5	45	44	60	15	6,2	90	0,1	12	70	45	22
VerH	5	45	25	5	1,4	0,5	45	48	60	17	5,8	85	0,1	11	60	40	30
VerH	6	43	20	6	1	0,7	45	40	67	13	6	90	0,1	15	75	40	30
VerH	7	42	23	5	1	0,5	49	43	60	16	5,9	90	0,2	12	60	39	25
VerH	8	48	28	8	1,1	0,5	50	40	60	16	7	89	0,1	12	60	40	30
VerH	9	44	20	5	1	0,7	45	40	70	15	6	90	0,1	12	65	45	35
VerH	10	49	20	5	0,9	0,4	50	45	61	15,3	6	85	0,1	14	75	40	30

Продолжение таблицы Е.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
VerH	11	50	18	4	1	0,5	45	47	60	15	7	90	0,1	12	60	46	31
VerH	12	41	20	5	1,1	0,5	42	48	62	17	7,1	88	0,1	10	60	40	34
VerH	13	46	20	6	1	0,5	45	40	60	15	7	90	0,1	12	65	40	30
VerH	14	47	26	6	1,1	0,7	46	49	71	15,6	6	76	0,1	12	60	48	37
VerH	15	40	25	5	1	0,6	45	50	53	16	6,1	90	0,1	15	70	49	30
VerH	16	52	20	8	1,3	0,5	48	40	64	15	6	87	0,1	9	60	40	28
VerH	17	38	20	6	1	0,5	45	46	60	15	6,2	90	0,1	12	60	37	35
VerH	18	39	28	3	1	0,6	45	40	60	14	6,4	100	0,1	10	60	30	30
VerH	19	45	29	5	1,4	0,5	50	42	59	15	6	90	0,1	8	60	50	30
VerH	20	44	18	9	1	0,4	41	47	60	13	6,5	91	0,1	12	60	43	39
DigP	1	100	35	3	2	3	100	55	90	20	10	120	0,5	190	85	90	100
DigP	2	110	45	2	2,2	3,2	92	65	91	20	9	110	0,5	185	75	80	99
DigP	3	107	48	3	2	3	90	55	90	22	10	122	0,5	190	85	90	100
DigP	4	106	35	3	2	3	95	55	90	20	13	120	0,5	190	90	85	103
DigP	5	106	30	2	2,1	3	90	50	95	28	10	128	0,6	183	85	90	100
DigP	6	90	35	2	2	3,5	95	50	90	20	10	120	0,5	190	70	70	104
DigP	7	100	45	2	2,5	3,6	90	55	90	29	12	100	0,5	184	85	90	100
DigP	8	95	45	3	2	3	91	55	90	20	10	120	0,5	190	80	90	100
DigP	9	88	35	3	2	2,9	93	43	96	22	11	110	0,5	195	85	80	100
DigP	10	100	48	1	2,3	3	90	48	90	20	10	120	0,6	192	85	90	100
DigP	11	120	35	2	2	3,5	98	55	95	26	8	120	0,5	190	90	90	90
DigP	12	96	35	3	2	3	98	55	90	25	10	120	0,5	190	85	90	104
DigP	13	100	49	1	2,1	2,9	90	44	90	20	9	100	0,5	195	80	80	100
DigP	14	115	35	3	2	3,3	93	48	94	25	10	125	0,5	190	85	90	108
DigP	15	100	35	3	2	3	95	55	90	20	10	120	0,5	190	85	90	110
DigP	16	112	41	1	2,2	3	90	43	92	23	9	105	0,5	180	90	90	103
DigP	17	118	35	2	2	3,1	92	44	90	20	10	115	0,6	190	80	85	105
DigP	18	100	38	3	2,4	3	90	50	91	20	10	120	0,5	195	85	80	100
DigP	19	120	35	1	2	3,2	92	55	90	21	11	112	0,5	190	90	90	100
DigP	20	119	45	2	2,6	3	90	50	96	20	10	120	0,6	180	90	80	103
DiBar	1	30	33	20	1	0,3	60	35	50	3	1,6	90	0,1	20	70	30	60
DiBar	2	33	40	22	1,1	0,5	61	37	50	4	1	90	0,1	20	85	40	65
DiBar	3	30	40	20	1,2	0,3	63	35	55	3	1	92	0,1	22	70	30	60
DiBar	4	30	40	20	1	0,3	60	35	50	3,5	1	90	0,1	15	75	36	60
DiBar	5	35	30	25	1,2	0,5	60	35	55	3	1	87	0,1	20	70	30	60
DiBar	6	30	40	20	1	0,5	62	35	54	3	1,5	90	0,1	20	70	30	60
DiBar	7	30	29	20	1	0,3	65	40	50	3,5	1	85	0,1	16	70	38	60
DiBar	8	31	40	26	1,3	0,3	60	35	51	3,1	1,5	95	0,1	25	85	30	65
DiBar	9	30	30	20	1	0,4	62	35	50	4	1	90	0,1	20	70	40	60
DiBar	10	30	40	26	1	0,3	60	35	50	3	1,4	90	0,1	20	70	41	60
DiBar	11	28	35	20	1,1	0,5	62	40	52	4	1	88	0,1	22	75	35	60
DiBar	12	29	48	20	1	0,3	60	40	50	3	1,2	92	0,1	15	70	40	67
DiBar	13	30	40	29	1,2	0,4	65	35	48	3	1	88	0,1	20	80	32	60
DiBar	14	22	45	20	1	0,4	65	35	50	3,2	1	90	0,1	17	70	35	60
DiBar	15	30	30	27	1,1	0,3	60	38	51	3	1,5	94	0,1	26	70	30	60
DiBar	16	35	50	25	1,1	0,6	67	35	57	4	1	97	0,1	20	80	38	60
DiBar	17	34	40	20	1	0,3	69	35	54	3	1	90	0,1	20	70	33	60
DiBar	18	29	37	30	1,4	0,5	65	32	50	4,2	1,7	92	0,1	28	85	30	60

Окончание таблицы Е.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
DiBar	19	33	40	20	1	0,3	60	30	52	3	1	90	0,1	18	70	35	60
DiBar	20	38	36	29	1,3	0,4	65	31	55	4	1,2	95	0,1	29	85	30	60
MiHyb	1	25	40	33	5	3	48	20	33	5	3	60	0,3	50	60	80	70
MiHyb	2	27	41	37	5,1	3,2	45	22	30	5	3	60	0,3	50	60	80	70
MiHyb	3	25	40	30	5,3	3	45	20	35	5	3	60	0,3	50	60	80	70
MiHyb	4	25	45	34	5	3,5	40	26	30	5	3	60	0,3	50	60	80	70
MiHyb	5	25	40	30	4,5	3,8	49	20	30	5	3	60	0,3	50	60	80	70
MiHyb	6	28	40	33	5	3,3	45	22	38	5	3	60	0,3	50	60	80	70
MiHyb	7	25	44	30	5,1	3,6	49	20	30	5	3	60	0,3	50	60	80	70
MiHyb	8	29	40	34	5	3,9	45	22	30	5	3	60	0,3	50	60	80	70
MiHyb	9	30	40	30	4,5	3	45	20	41	5	3	60	0,3	50	60	80	70
MiHyb	10	25	48	30	5,2	4	45	20	30	5	3	60	0,3	50	60	80	70
MiHyb	11	25	40	36	5,2	3	40	25	39	5	3	60	0,3	50	60	80	70
MiHyb	12	24	45	30	5	3	45	25	30	5	3	60	0,3	50	60	80	70
MiHyb	13	25	39	30	4,7	4	45	23	42	5	3	60	0,3	50	60	80	70
MiHyb	14	24	38	33	4	3	45	20	35	5	3	60	0,3	50	60	80	70
MiHyb	15	20	30	37	4,5	4	46	27	30	5	3	60	0,3	50	60	80	70
MiHyb	16	25	45	30	3	3	45	26	33	5	3	60	0,3	50	60	80	70
MiHyb	17	21	44	30	3,4	3,9	45	20	34	5	3	60	0,3	50	60	80	70
MiHyb	18	25	47	35	3	3,5	46	20	30	5	3	60	0,3	50	60	80	70
MiHyb	19	27	39	36	3,5	3	45	27	35	5	3	60	0,3	50	60	80	70
MiHyb	20	28	45	35	3,6	3,3	49	24	39	5	3	60	0,3	50	60	80	70
PeHyb	1	75	30	15	3	4	100	50	90	6	2	120	0,2	30	85	90	60
PeHyb	2	65	33	16	4	4,3	109	55	95	6	2	120	0,2	30	85	90	60
PeHyb	3	70	34	15	3,9	4	100	50	98	6	2	120	0,2	30	85	90	60
PeHyb	4	76	37	15	3	4,2	110	50	95	6	2	120	0,2	30	85	90	60
PeHyb	5	70	29	11	3	4	100	50	90	6	2	120	0,2	30	85	90	60
PeHyb	6	70	30	15	4	3,5	100	50	90	6	2	120	0,2	30	85	90	60
PeHyb	7	77	26	15	3	4	111	55	95	6	2	120	0,2	30	85	90	60
PeHyb	8	66	35	16	4,2	4	100	55	90	6	2	120	0,2	30	85	90	60
PeHyb	9	70	30	13	3	4,2	103	55	100	6	2	120	0,2	30	85	90	60
PeHyb	10	80	30	13	3	4	100	50	91	6	2	120	0,2	30	85	90	60
PeHyb	11	69	35	15	3	4	100	50	90	6	2	120	0,2	30	85	90	60
PeHyb	12	70	30	19	4	4,1	110	55	96	6	2	120	0,2	30	85	90	60
PeHyb	13	72	40	15	4	4	102	50	90	6	2	120	0,2	30	85	90	60
PeHyb	14	70	30	15	3	4,5	100	60	93	6	2	120	0,2	30	85	90	60
PeHyb	15	78	39	18	4,1	4,5	105	50	90	6	2	120	0,2	30	85	90	60
PeHyb	16	70	39	15	3	4	103	60	91	6	2	120	0,2	30	85	90	60
PeHyb	17	79	30	14	4,5	4,4	100	58	90	6	2	120	0,2	30	85	90	60
PeHyb	18	80	40	15	4	4,1	112	50	94	6	2	120	0,2	30	85	90	60
PeHyb	19	70	32	18	3	4,8	100	52	93	6	2	120	0,2	30	85	90	60
PeHyb	20	80	35	14	4,1	4	106	50	94	6	2	120	0,2	30	85	90	60

Примечание – Сокращения в таблице исходных данных: PeHyb – Penstemon hybrida Schmid. F_1 Scarlet Red; MiHyb – Mimulus X hybridus Hort. F_1 Royal Velvet; DiBar – Diascia barbarae Link et Otto. F_1 Pink Queen; DigP – Digitalis purpurea L. F_1 Foxy Mixed; VerH – Verbascum x hybridum Hort. F_1 Pink Domino; NemH – Nemesia x hybrida Hort. F_1 Triumf; Sdif – Suttera diffusus F_1 Double Snow ball White; AnAn – Angelonia angustifolia Benth. F_1 Dark Blue; TorF – Torenia fournieri L. F_1 Duschess; AsSc – Asarina scandens L. F_1 Bridges White; AnM – Antirrhinum majus L. F_1 Dazzling Lips.