

Viracheva L.L., Ivanova L.A. Analysis of the taxonomic composition of the collection of tropical and subtropical plants in the greenhouses of the Polar-Alpine botanical garden // Bull. of the State Nikita Botan. Gard. – 2024. – № 151. – P. 7-18

Botanical collections consist of hundreds and even tens of thousands of specimens, the quantitative composition of which constantly changes over time due to the arrival of new species and cultivars. Changes are also taking place in the classification of plants. In this regard, there is often a need to conduct an inventory of collection funds in order to clarify their taxonomic composition. The collection of tropical and subtropical plants of the protected ground of the Polar-Alpine botanical garden is represented by 815 species, subspecies, cultivars, forms and varieties, belonging to 620 species from 308 genera of 99 families. Analysis of the taxonomic composition showed that the basis of the collection consists of plants of the Magnoliophyta division: monocots (224 taxa) and dicotyledons (553 taxa). In terms of the number of taxa, the leading families are Cactaceae (179 taxa), Asparagaceae (54 taxa), Crassulaceae (46 taxa), Araceae (47 taxa) and Gesneriaceae (41 taxa). The most numerous in terms of species composition are the genera Begonia (27 taxa) and Mammillaria (22 taxa).

Key words: introduction; Arctic; tropical and subtropical plants; taxonomic analysis; cryptogams; gymnosperm; flowering plants

УДК 635.92:631.529:581.461

НАПРАВЛЕНИЯ СЕЛЕКЦИИ И ХАРАКТЕР НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКА «ОКРАСКИ ЦВЕТКА» У КЛАРКИИ (*CLARKIA AMOENA* (LEHM.) A. NELSON & J.F. MACBR.) НА ЮГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Елена Викторовна Королева¹, Юрий Валентинович Фотев^{1,2}

¹Новосибирский государственный аграрный университет,
630039, Россия, г. Новосибирск, ул. Добролюбова, 160

²Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, д. 101

Однолетние декоративно-цветущие растения рода *Clarkia* Pursh представляют большой интерес в качестве ценной культуры в промышленном цветоводстве для производства срезочной и горшечной продукции, ландшафного дизайна. Для снижения зависимости внутреннего рынка от иностранного селекционного материала необходимо установление основных направлений селекции путем исследования характера наследования окраски цветка при контролируемой гибридизации и анализе сегрегирующих популяций. Исследования проводились на базе УПХ «Сад мичуринцев» (55.0312880° с.ш., 82.9903190° в.д.) Новосибирского ГАУ. Использовали гибридологический анализ и возвратные скрещивания. Анализ потомства F₂ в результате проведенных скрещиваний среди пурпурно-красных и пурпурно-фиолетовых форм подтвердил моногибридный характер расщепления по признаку пурпурной окраски цветка к пятнистой, как 3:1. Сочетание генов F^c и G дает яркую малиновую (пурпурно-красную) окраску и является доминантным как в отношении растений с красными цветками, так и в отношении растений с центральным пятном на лепестке цветков. F^c доминантен по отношению к гену пятна G, а сочетание двух этих генов с доминантным аллелем B дает пурпурно-фиолетовый цвет. Сочетание рецессивного аллеля f^c с доминантным аллелем G приводит к увеличению размера центрального пятна на лепестке во всех вариантах скрещиваний. Ген C (розовая окраска) в сочетании с геном F^c дает темный насыщенный оттенок красного цвета, а с рецессивным аллелем (аллеломорфом) f^c – розовый фон лепестка. Предлагается схема селекционного процесса кларкии может быть использована в процессе селекции других перекрестноопыляемых цветочно-декоративных культур, а также для получения элитных семян их разноколерных сортопопуляций.

Ключевые слова: кларкия; окраска цветка; гибридизация; наследование; селекция

Введение

Сегодня, однолетние декоративно-цветущие растения рода *Clarkia* Pursh. североамериканского происхождения приобретают все большую популярность, не только среди любителей-садоводов, но и в профессиональной среде ландшафтных дизайнеров, и в промышленном цветоводстве для производства срезочной и горшечной

продукции [1, 2]. В тоже время, на отечественном рынке практически отсутствует качественный сортовой и семенной материал кларкии, так как государственные селекционные программы, практически не нацелены на декоративные культуры, а крупные агрофирмы, в основном, продают семенной материал иностранного происхождения, неприспособленный к местным агроклиматическим условиям [3, 4].

Лидером по селекции декоративных культур являются Нидерланды, но стремятся занять данную позицию страны Азии, Северной и Южной Америки, при этом почти все новые представленные сорта разрабатываются частными компаниями, действующими по всему миру [5].

В садоводстве распространены сорта следующих видов: кларкии прелестной (*C. amoena* (Lehm.) Nelson & Macbr. (син. *Godetia amoena* (Lehm.) G. Don), включающей подвиды *C. amoena* subsp. *lindleyi* (Douglas) H.F. Lewis & M.R. Lewis (син. *Clarkia amoena* var. *lindleyi* (Douglas) C. L. Hitchcock, *Godetia amoena* var. *lindleyi* (Douglas) Jepson, *Clarkia amoena* subsp. *whitneyi* (син. *Godetia whitneyi* (A. Gray) T. Moore), кларкии ноготковой *C. unguiculata* Lindl. и *C. pulchella* Pursh, особенно широко культивируемой в Европе [6].

Как виды, так и выведенные из них сорта используются для оформления различных цветников, групп, мавританских газонов, в бордюрных посадках, вазонах, подвесных корзинах и на срез [6, 7]. Данные виды кларкии являются перекрестноопыляющимися, но в тоже время самосовместимыми растениями [8-10], в нашей климатической зоне пыльца созревает в момент полного раскрытия цветка, когда лопасти рыльца начинают расходиться, происходит оплодотворение [11].

В России, Молдавии, Германии, Болгарии и других европейских странах до настоящего времени широко использовался именно синоним рода H.F. Lewis & M.R. Lewis (1953) при исследовании механизмов эволюции рода *Clarkia* соотнес следующие виды годеции к кларкии: «*Godetia amoena* = *Clarkia rubicunda*; *Godetia hispidula* = *Clarkia arcuate*; *Godetia nutans* = *Clarkia gracilis*; *Godetia parviflora* = *Clarkia speciosa*; *Godetia quadriwulnera* = *Clarkia purpurea*; *Godetia viminea* = *Clarkia williamsonii*; *Godetia whitneyi* = *Clarkia amoena*; *Clarkia elegans* = *Clarkia unguiculata*» [13]. Во «Флоре Калифорнии» (1973) в семействе Onagraceae рассматриваются 12 родов, в числе которых род *Godetia* отсутствует. Во флоре Северной и Южной Америки (2020) род *Clarkia* Pursh считается сестринским родам *Gayophytum* и *Chylismiella* (R. A. Levin et al. 2004). Известно 42 вида кларкии, все они, кроме *C. tenella* (Cavanilles) H. Lewis & M.E. Lewis, которая встречается в регионах со средиземноморским климатом в Аргентине и Чили, являются эндемиками западной части Северной Америки [6, 14].

В настоящее время на международном рынке известны и популярны голландские гибриды *Clarkia amoena* F₁ Грейс (Grace), которые отличаются крупными чашевидными цветками ярких окрасок. Развивают прочные цветоносы длиной до 50 см, поэтому особенно рекомендуются для культуры на срез. В семенных каталогах США фигурируют гибриды F₁ *Clarkia amoena* Сатин (Satin F₁ Hybriden) как первые низкорослые сорта, высотой 20-30 см для горшечной культуры. Это разветвленные растения с диаметром цветка около 6 см, которым для инициирования раннего цветения необходим принудительный короткий день. Гибриды Сатин имеют разнообразную окраску, автор гибридов – компания “Benary” (1993) обозначает их как Сатиновая смесь – Satin Mix (Gartenbau magazin, 1993). Отдельные сорта: Сатин деп роза – глубокий розовый с белой серединой, Сатин лавандер – лавандовая, Сатин пинк – розовая с белой серединкой, Сатин салмон – лососевая окраска со светлой каймой, Сатин белый – чистой белой окраски [15, 16].

Сорта кларкии Линдли (*Clarkia amoena* subsp. *lindleyi* (Douglas) H.F. Lewis & M.R. Lewis), которые известны садоводам под устаревшим синонимом – годеции

крупноцветковой (*Godetia grandiflora* Lindl.) – цветут богаче и имеют крупные цветы, до 8 см в диаметре [17]. Число сортов очень велико и их можно разделить на три группы.

1. *Смесь цветущей азалии* – растения высотой 30-35 см, цветки похожие на азалию, махровые окраска от светло-розовой до темно-розовой и от светло-красной – до темно-красной.

2. *Невысокие простоцветные* – высотой от 30-40 см с обильным цветением: Оранжевая слава (Orange ruhm) – с оранжево-красными цветками без светлого края, выведен из сорта Сибил Шервуд (Sybill Sherwood), Слава Кельведона (Kelvedon Glory) – цветки яркие розовато-оранжевые, Тифкармин с ярко-красными цветками, Йорк (York) – с лепестками пурпурно красной окраски с белым основанием, Белый букет (Weisser strauss) – с белыми цветками.

3. *Невысокие с махровыми цветками* – Каттлея (Cattleya) – с нежно-лиловыми, цветками, очень оригинального редкого тона с вкраплениями пурпурно-фиолетового, Эрфуртская кровь (Erfyrter Blut) с цветками темно-красной окраски с атласным блеском, Девичий румянец (Maedchen erröten) – растения около 30 см высотой имеют розоватые цветки с небольшим карминовым пятном, Рембрандт (Rembrandt) – старинный сорт, один из лучших с крупными розовыми цветками с большим карминовым пятном и волнистым краем лепестка, Сибил Шервуд (Sybill Sherwood) – цветки полумахровые лососево-розовые, с более светлым краем.

В России селекцией однолетних цветочных культур рода *Clarkia* Pursh начали заниматься с 60-х гг. XX века на Воронежской овощной опытной станции Г.В. Остряковой были выведены сорта кларкии ноготковой (*C. unguiculata* Lindl.); Радость, Наша радость, Солнышко, Хавское Солнышко [18]. В Западной Сибири работы по селекции кларкии были начаты Е.В. Королевой в 90-е гг. XX века в Центральном Сибирском ботаническом саду (ЦСБС СО РАН), в соавторстве с Л.Л. Еременко был выведен первый сибирский сорт Красавица [19]. В настоящее время эта работа ведется на базе Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Новосибирский государственный аграрный университет» (ФГБОУ ВО Новосибирский ГАУ).

За рубежом селекцией растений рода *Clarkia* Pursh начали заниматься в 20-40-е гг. прошлого столетиях [12]. Большинство генетических и цитологических исследований рода появились под названием *Godetia* [13]. Рядом ученых Н. Rasmuson (1921) [20], А. Nakansson (1925) [21], Chittenden (1928) [22], G. Hiorth (1940, 1948) [23, 24], были проведены работы по межвидовым и межродовым скрещиваниям различных видов *C. amoena* (син. *Godetia amoena* (Lehm.) G. Don) и *Clarkia amoena* subsp. *whitneyi* (A. Gray) Н. Lewis & М. Е. Lewis (син. *Godetia whitneyi* (A. Gray) Т. Moore). На основе генетического анализа гибридов были выявлены генетические факторы, детерминирующие окраску цветков, которые представлены в таблице 1.

С 1980 гг. внимание исследователей К.Е. Holsinger, L.D. Gottlieb, V. Ford было сконцентрировано на изучении характера наследования пигментации лепестков (присутствие и отсутствие пятен). Проведенный ими генетический анализ у *C. gracilis*, показал, что этот признак контролируется единственным геном Pb, и что большое пятно на лепестке, характерное для подвида *C. gracilis* subsp. *sonomensis*, является аллельным пятну у основания лепестка у подвида *C. gracilis* subsp. *gracilis*, которое в норме не выражено по причине активности гена-модификатора (табл. 1) [25, 26].

С начала XXI века Martins T. R. et all продолжили изучать расположение и наличие пятен у *C. gracilis* и определили эпистатическое взаимодействие аллелей в двух пока неидентифицированных локусах (табл. 2) [27]. Недавно при помощи транскриптомного анализа исследователям Lin R-C и М. D. Rausher удалось идентифицировать гены, детерминирующие окраску лепестков родственного *C. amoena*

вида *Clarkia gracilis* ssp. *sonomensis*. Они идентифицировали фактор транскрипции R2R3-MYB (CgsMYB12), ответственный за антоциановую пигментацию базальной области («чашечки») на лепестке. Функциональная мутация гена CgsMYB12 формирует белую чашу на фоне розового лепестка.

Таблица 1

Обзор генов, контролирующих окраску цветков и листьев рода *Clarkia* Pursh

<i>G. amoena</i> Ljla. = <i>Clarkia amoena</i> (Lehm.) Nelson & Macbr. (син. <i>Codetta amoena</i> (Lehm.) G. Don)				<i>Clarkia amoena</i> subsp. <i>whitneyi</i> (syn. <i>Codetta whitneyi</i> (A. Gray) T. Moore				<i>C. gracilis</i> (Pursh) A. Nelson & J.F. Macbr.			
Ген	Генотип	По Н. Rasmuson [20]	Ген	Генотип	По G. Hioorth [23,24]	Ген	Генотип	Ген	Генотип	По L. Gottlieb, V. Ford [25, 26]	Martins T. R. et al, [27] R.C. Lin, M. D. Rauscher [28]
A-a	AA, Aa, aa	Желтые или более-менее желтые. A – подавляет желтую окраску	Ag-ag	Ag	Красные пыльники	Ag-ag	Ag				
B-b	BB, Bb, bb	слабо-фиолетовая окраска. B с E – фиолетово-красная	C ^{sp}	C ^{sp}	Пурпурная окраска	C ^{sp}	C ^{sp}	I-1*			
C-c	CC	Розовые, вместе с E и bb – дает темно-красную окраску	F ^{low}	F ^{low}	красная окраска	F ^{low}	F ^{low}		ii	Способствует проявлению пятна	Подпавляет образование пятна
	Cc, cc	Слабо-розовые, почти белые, вместе с E и bb светло-красные	F ^{ag}	F ^{ag}	Маленькое центральное пятно, пыльники желтые	F ^{ag}	F ^{ag}	Pb-pb	Pbpb	Слабое базальное пятно	
D-d	DD, Dd, dd	Самостоятельно ген D не имеет видимого проявления. D вместе с B или с C, а также с i дает фиолетовую окраску	F ^m	F ^m	Среднее центральное пятно, пыльники желтые	F ^m	F ^m		Pbii	вместе с ii – отчетливое базальное пятно	
E-e*	EE, Ee, ee	Красная окраска – доминирует над пятнистой и фиолетовой	F ^{fe}	F ^{fe} , F ^{fe}	Большое терминальное пятно	F ^{fe}	F ^{fe}				
F-f	FF, Ff, ff	F доминирует над E – красный тип со светлой стороной края, самостоятельно не имеет видимого проявления	F ^{ba}	F ^{ba} , F ^{ba}	Сильное базальное пятно и красные тычинки	F ^{ba}	F ^{ba}	PC	PCPC	Центральное пятно	
G-g*	GG, Gg, gg	Антоциановая окраска – большое и среднее пятно. Маленькое пятно	F ^{ba}	F ^{ba}	Базальное пятно	F ^{ba}	F ^{ba}				
I-i		Слабое пятно. Экспрессирует фоновый пигмент	F ^{ba}	F ^{ba}	Базальное пятно	F ^{ba}	F ^{ba}	PCP	PCPi		Вместе с i управляет экспрессией базального
H-h	HHGG	H регулирует размер пятна, вместе с G создает огромное пятно, как G один	F ^{ba}	F ^{ba} , F ^{ba}	Базальное пятно	F ^{ba}	F ^{ba}	F3 ^h , F3 ^{5h}			Образование пятен. Экспрессирует фоновый пигмент (цианидин и их производные)
	HHgg, Hhgg	Не имеет видимого проявления	F ^{ba}	F ^{ba}	Базальное пятно	F ^{ba}	F ^{ba}	CgMYB1			Образование пятен в разных частях лепестка
U-u	UU, Uu, uu	Венчик сильно или слабо махровый, простой	F ^{ba}	F ^{ba}	Базальное пятно	F ^{ba}	F ^{ba}	CgsMYB12			формирует белую чашу
Z-z	ZZ, Zz, zz	розовато-фиолетовый цвет, бледный	W-w	WW, Ww, ww	Белый цвет лепестков	W-w	W-w	Dfr			Отложение пигмента,

Кроме того, обнаружено, что два гена R2R3-MYB (CgsMYB6 и CgsMYB11) также участвуют в пигментации фона лепестков. Каждый из этих трех генов R2R3-MYB демонстрирует различный пространственно-временной паттерн экспрессии (табл. 1) [28].

Резюмируя данные, приведенные в таблице, можно сделать вывод, что разные виды кларкии имеют аллельные гены, схожие по своему ингибирующему действию на образование различных видов пятен (базальное, центральное, кайма). При сочетании различных генов экспрессирующих выражение пятна на лепестке между собой таких как F^b, G и H у *Clarkia amoena* с F^x и W₁ у *C. whitneyi*, Pb и PC с ii у разных подвидов *C. gracilis* (Piper) A. Nelson & J.F. Macbr пятно приобретает более обширный размер, и как отмечал G.Hiorth в 1943 г. некоторые сочетания имеют особенно красивый узор, который может представлять большой интерес для селекционеров и садоводов.

Сегодня, в государственный реестр охраняемых селекционных достижений Российской Федерации включены 5 сортов кларкии: Малиновая чаша (2022), Лиловая фея (2022) – оригинатор ФГБОУ ВО Новосибирский ГАУ; Свадебный букет (2009), Радость (2008) – оригинатор фермерское хозяйство «КАПРИС» (Краснодарский край); Девичий румянец (2022) – оригинатор ООО «Ваше хозяйство» [29].

В настоящее время перед Россией стоит актуальная задача снижения зависимости внутреннего рынка от иностранного селекционного материала и растет потребность в создании новых сортов и гибридов. Цель работы – определение основных направлений селекции для получения новых высокодекоративных форм и установление характера наследования признака окраски цветка у кларкии (*Clarkia amoena*) на юге Западной Сибири.

Материалы и методы

Селекционная работа проводилась на базе УПХ «Сад мичуринцев» (55.0312880° с.ш., 82.9903190° в.д.) на участках кафедры растениеводства и кормопроизводства и ландшафтного центра Новосибирского ГАУ с 2011-2023 гг.

Объектом исследования был сорт популяция декоративно-цветущих однолетних растений *C. amoena* (Lehm.) A. Nelson & J. F. Macbr. (Onagraceae Juss.) – Красавица (авторское свидетельство № 33756 с датой приоритета 31.12.1999 г.), выведенный путем массового отбора фенотипов с основной окраской красного, темно-красного и темно-розового цвета из сорта Розовая, полученным из ГБС РАН (Москва) имеющий фенотип светло-розовой почти белой основной окраски цветка с пурпурно-карминовым пятном в центре базальной части лепестка. Характеристика родительских форм приведена в таблице 2.

Таблица 2

Характеристика родительских форм

№ п/п	Название / Происхождение образца	Окраска венчика	Число лепестков	Диаметр цветка, см	Число цветков на главной кисти	Число цветоносов второго порядка	Высота растения, габитус
1	Красавица (ЦСБС СО РАН, Новосибирск)	Красная со светлой каймой	4	6,5	8	18	45-50
2	Красавица (ЦСБС СО РАН, Новосибирск)	Темно-розовая со светлой каймой	4	7,0	9	22	35-45
3	Розовая (ГБС РАН, Москва)	Светлая с небольшим пурпурно-карминовым пятном в центре базальной части лепестка	4	5,5-6,0	8	20	35-45

Объект исследования – селекционные формы и сорта *Clarkia amoena*.

Для гибридологического анализа использовали методику Н. Rasmuson [18] у цветков (по 50 шт с каждой линии), расположенных на главной кисти материнских форм пыльники удаляли пинцетом до полного раскрытия цветка, в момент окрашенного и треснувшего бутона. Кастрированные цветки опыляли пылью созревших пыльников (цветков) отцовской формы с 8.30 до 10.30 утра (см. табл.1).

Родительские формы, гибридное потомство и перспективные семьи высевали вручную. Образцы размещали рендомизированно в четырехкратной повторности, площадь питания растений составляла 0,25м x 0,25 м, площадь делянок в гибридном питомнике – 1,2 кв. м, в селекционном и контрольном питомнике 2 кв. м. Среднее число растений колебалось от 128 в F₁ до 256 в F₉, в среднем для 9 поколений 228. В селекционной работе использовались следующие методы: гибридизация, принудительное самоопыление (инбридинг), индивидуальный, индивидуально-семейственный и массовый отборы, статистический анализ структуры сортопопуляций.

Результаты и обсуждение

В 2010 г. путем индивидуального отбора из сортопопуляции Красавица были выделены материнские растения с красными ♀ и темно-розовыми цветками ♀ и проведено обратное насыщающее скрещивание этих линий с растениями исходного рецессивного по отношению к красной окраске родительского генотипа Розовая ♂ со светло-розовой почти белой основной окраской и пурпурно-карминовым пятном в центре лепестка [12] (рис. 1).

Питомник исходного материала кларкии	♀ F ^e f ^e Ccbb и F ^e F ^e CCbb	 ярко красные цветки	X	♂ bbccGG	 светло-розовый почти белый с пурпурно-карминовым пятном в центре лепестка
	♀ F ^e f ^e ccBb	 темно-розовые цветки			

Рис. 1 Исходные родительские формы: ♀ сорт-популяция Красавица: растения с красной и темно-розовой окраской цветков ♂ растения светло-розовые с пурпурно-карминовым пятном в центре лепестка

В результате возвратных насыщающих скрещиваний растений с красными цветками и светло-розовой каймой лепестка (гены E и F находящиеся в одной паре гомологичных хромосом по Н. Rasmuson = F^e Niorth, гены C и B отвечают за розовую и фиолетовую окраску) и растений со светло-розовыми почти белыми цветками с пурпурно-карминовым пятном (bbccGG) было получено потомство: 16 растений с темной пурпурно-красной окраской с светло розовой каймой (F^eGbbCc), 16 растений с пурпурно-красной окраской и светло розовой каймой (F^eGbbcc), 16 растений розовых с крупным пятном (f^eGbbCc), 16 растений светло розовых почти белых с пятном, что в целом составило 64 гибридных растения: 32 растения с яркими пурпурно-красными цветками со светло розовой каймой (малиновые) и 32 растения отцовского фенотипа но

с более крупным пятном, которое может быть результатом слияния двух генов G и F (рис. 2).

Также, возможно и присутствие какого-то гена экспрессора пигмента, например, H или I, как уже отмечал в своих работах Н. Rasmuson (1921). Это указывает на гетерозиготность материнских растений по генам $F^e F^e$ и Cc, что соответствует теоретическому расщеплению 1:1 и не противоречит данным полученным в опытах Н. Rasmuson (1921) и G. Hiorth (1948).



Рис. 2 *Clarkia amoena* (Lehm.) A. Nelson & J. F. Macbr.: гибридное потомство F_1 : а) с малиновой – темно пурпурно-красной окраской цветка, б) с малиновой – пурпурно-красной окраской цветка, в) с розовым фоном лепестка с большим центральным пурпурно-карминовым пятном, г) Сорт Малиновая чаша. Фото автора 2021 г.

В потомстве F_2 от принудительного самоопыления гибридов F_1 с насыщенной малиновой окраской ($F^e GbbCc$) в популяции появились растения различной насыщенности красного, пурпурного, розового цветов в следующем наблюдаемом соотношении фенотипов и теоретическом – генотипов: 6 растений темно красных с розовой каймой ($4 F^e F^e bbCC$) : 18 красных растений со светлой каймой ($8 F^e F^e bbCc$: $4 F^e F^e bbcc$) : 18 темно-пурпурно-красных с розовой каймой ($8 F^e GbbCC$) : 62 пурпурно-красных со светлой каймой ($16 F^e G bbCc$ и $8 F^e Gbbcc$) : 20 светло розовых почти белых с центральным пятном ($8 bbCcGG$ и $4 bbccGG$) : 4 $bbCCGG$ розовых с центральным пятном, что в целом соответствует соотношению: 1 (24 красных) : 3 (80 пурпурных) : 1 (24 с центральным пятном) (табл. 3).

Таблица 3

Характеристика гибридов F_2

Комбинация скрещивания	Родительский фенотип	Фенотип F_1	Число анализированных растений	Ожидаемое расщепление F_2 (3:1)		Фактическое расщепление F_2		χ^2
				пурпурные	с пятном	пурпурные	с пятном	
$\text{♀ } F^e GbbCc \times \text{♂ } F^e GbbCc$	Красные цветки со светлой каймой x светло розовые цветки с пурпурно-карминовым пятном	пурпурно-красные цветки со светлой каймой	128	96	32	104	24	3,28

Примечание: достоверно при $p < 0.05$, $p < 0.01$, $p < 0.002$

Это доказывает нашу гипотезу о том, что сочетание генов F^e и G, отвечающее за малиновую (пурпурно-красную) окраску является доминантным как в отношении растений с красными цветками, так и в отношении растений с центральным пятном на лепестке цветков. Теоретическое соотношение генотипов получилось 1:2:1, что может говорить, как о полимерном взаимодействии генов, так и о возможности неполного

доминирования, что не протеворечит выводам, сделанным Н. Rasmuson в 1921 г. Однако, если рассматривать этот результат как отношение растений с красными цветками по гену F^c к растениям с пятном, то оно вполне соответствует моногибридному расщеплению 3:1 при уровнях значимости $p < (0,05, 0,01, 0,002)$, что подтверждает факт доминантности гена F^c и подтверждает результаты, которые получили в своих опытах Н Rasmuson (1921) и G. Hiort (1941-1948). Анализ расщепления гибридов второго поколения представлен в таблице 4.

Таблица 4

Характеристика гибридов F_2

Комбинация скрещивания	Родительский фенотип	Фенотип F_1	Число анализированных растений	Ожидаемое расщепление F_2 (3:1)		Фактическое расщепление F_2		χ^2
				пурпурные	с пятном	пурпурно-красные	с пятном	
♀ F^cGBbcs x ♂ F^cGBbcs	Темно-розовые цветки со светлой каймой x светло розовые цветки с пурпурно-карминовым пятном	Пурпурно-красные с фиолетовой каймой	128	96	32	104	24	3,28

Примечание: достоверно при $p < 0,05$, $p < 0,01$, $p < 0,002$

Во втором случае при насыщающем скрещивании материнских растений с темно-розовыми цветками с отцовскими растениями потомство расщепилось на 16 растений пурпурно-фиолетовых, 16 растений пурпурно красных (что в общем составляет 32 пурпурно-окрашенных растения) : 16 фиолетово-розовых с пятном и 16 светло-розовых почти белых с пятном (что в общем составляет 32 растения с пятном), что также говорит гетерогенном фенотипе материнских растений и наличии доминантного аллеля В и соответствует теоретическому соотношению 1:1. Второе гибридное поколение было получено также, как и в предыдущем варианте путем инбридинга (рис. 3).

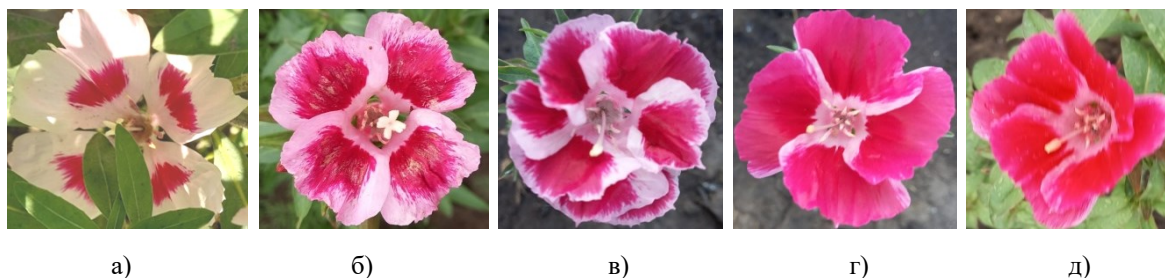


Рис. 3 Увеличение размера пятна у гибридного потомства в процессе селекции:
а) Фенотип родителя в поколении F_1 ; б) и в) в поколениях F_7 – F_9 , г) сорт Малиновая чаша, д) новый фенотип красный с фиолетовой каймой и основанием. Фото автора, 2021 г.

При анализе гибридов F_2 мы наблюдали следующее соотношение фенотипов при теоретическом соотношении генотипов: 4 с красными цветками и светло-розовой каймой (4 $F^cFeBbcs$) : 21 с красными цветками и фиолетовой каймой (12 F^cF^cBBcs и 4 F^cF^cBbcs) : 63 пурпурно-красных с фиолетовой каймой (8 F^cGBBcs : 16 F^cGBbcs) : 16 пурпурно-красных со светло-розовой каймой (8 F^cGbbcs) : 18 фиолетово-розовых с центральным пурпурно-карминовым пятном (4 $GGBBcs$ и 8 $GGBbcs$) : 6 светло розовых с пятном (4 $bbcs$ GG), что в целом соответствует соотношению : 1 (25 с красными цветками) : 3 (79 с пурпурными цветками) : 1 (24 фиолетово-розовых с пятном), при теоретическом соотношении 1:2:1. Это подтверждает факт доминирования пурпурной окраски и наше представление о том, что ген F^c доминантен по отношению к гену пятна

G и в связке с доминантным аллелем В дает яркую пурпурно-фиолетовую окраску популяции. Анализ расщепления гибридов F_2 представлен в таблице 3.

Во втором поколении проявились совершенно новые фенотипы с красными цветками и фиолетовой каймой и яркими фиолетово-розовыми цветками, и пурпурно-карминовым пятном, которые послужат материалом для выведения новых сортов (рис. 4, 5).

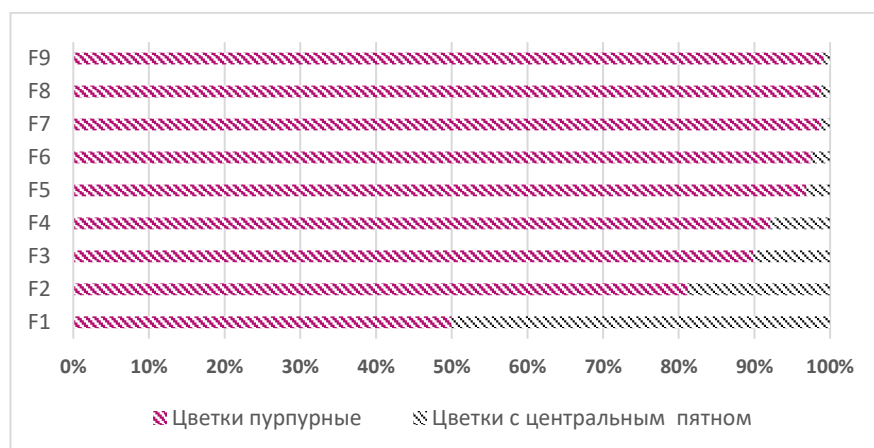


Рис. 4 Динамика изменения частоты встречаемости фенотипов *Clarkia amoena* (Lehm.) A. Nelson & J. F. Macbr. с пурпурными цветками и цветками с центральным пятном

В третьем поколении проводилось принудительное самоопыление растений из отобранных пурпурно-красных и пурпурно-фиолетовых линий со светлой каймой по основанию и краю лепестка. Мы вели направленный искусственный отбор растений и удаляли из популяции все особи с пятном до начала раскрытия первого цветка. Затем в четвертом поколении проводился индивидуальный отбор элитных растений с малиновой окраской цветков, а в пятом поколении F_5 проводилось испытание лучших семей в селекционном питомнике, где семьи одного растения свободно переопылялись между собой, но при этом соблюдалась пространственная изоляция между разными семьями.

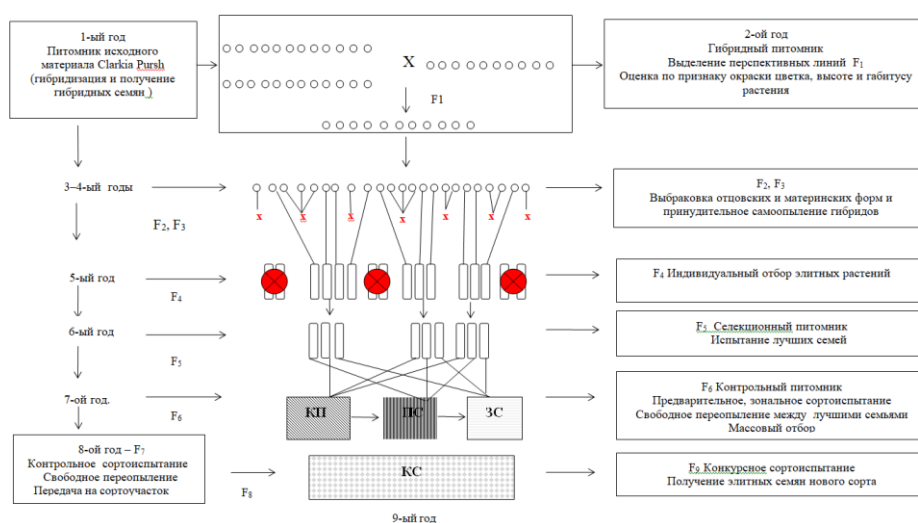


Рис. 5 Схема селекционного процесса при создании сортов *C. amoena*: (КП) контрольный питомник; (ПС) предварительное, (ЗС) зональное и конкурсное (КС) сортоиспытание

В шестом поколении проводилось предварительное зональное сортоиспытание потомства лучших семей в контрольном питомнике, которые свободно переопылялись между собой и проводился массовый отбор растений с малиновыми цветками. Контрольное сортоиспытание перспективной сортопопуляции растений с малиновыми цветками проводилось в седьмом поколении, когда повторяемость растений с малиновой окраской достигла 98,0%, из которых до 2,0% выщепляются растения с аллелями G и f^e с пурпурно-карминовым пятном, но при этом имеет место увеличение размеров пятна в последних поколениях, оно почти полностью занимает центральную часть лепестка (см. рис 3).

Конкурсное сортоиспытание повторило результаты контрольного и в F₈ популяция находится в равновесном состоянии. Частоту встречаемости фенотипов с пурпурной окраской цветков и цветками с центральным пятном на лепестке в гибридных поколениях *Clarkia amoena* хорошо демонстрирует диаграмма (см. рис. 4).

В результате проведенных нами ранее исследований рода кларкия и полученных данных предлагается схема селекционного процесса для выведения новых сортов этой культуры [10, 11] (см. рис.1).

Выводы

1. Анализ потомства F₂ в результате проведенных скрещиваний среди пурпурно-красных и пурпурно-фиолетовых форм подтвердил моногибридный характер расщепления по признаку пурпурной окраски цветка к пятнистой, как 3:1.

2. Сочетание генов F^e и G дает яркую малиновую (пурпурно-красную) окраску и является доминантным как в отношении растений с красными цветками, так и в отношении растений с центральным пятном на лепестке цветков.

3. F^e доминантен по отношению к гену пятна G, а сочетание двух этих генов с доминантным аллелем B дает пурпурно-фиолетовый цвет.

4. Сочетание рецессивного аллеля f^e с доминантным аллелем G дает увеличенный размер центрального пятна на лепестке во всех вариантах скрещиваний.

4. Ген C (розовая окраска) в сочетании с геном F^e дает темный насыщенный оттенок красного) цвета, с рецессивным аллелем f^e – получается розовый фон лепестка.

5. Сочетание доминантных генов F^e G с доминантными аллелями B или C создает яркий насыщенный малиновый (пурпурно-красный и пурпурно-фиолетовый) цвет, что стало основанием для создания сорта Малиновая чаша, включенного в реестр селекционных достижений РФ.

6. Предлагаемая схема селекционного процесса кларкии может быть использована в процессе селекции других перекрестноопыляемых цветочно-декоративных культур, а также для получения элитных семян их разноколерных сортопопуляций.

Список литературы

1. Королева Е.В., Петров А.Ф., Чудинова Ю.В. Формирование генетической коллекции сортов однолетних цветочных культур рода *Clarkia* Pursh на базе Новосибирского ГАУ и оценка посевных качеств семян // Селекция, семеноводство, технология возделывания и переработка сельскохозяйственных культур: Материалы междунар. науч.-практ. конф., Краснодар, 26-27 авг. 2021 г. – Краснодар: ЭДВИ, 2021. – С. 104-110.

2. Королева Е.В. Изменчивость репродуктивных качеств семян *Clarkia amoena* (Lehm.) A. Nelson & J.F. Macbr.) в зависимости от срока хранения в условиях ex situ // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). – 2023. – № 3(68). – С. 54-65. DOI: 10.31677/2072-6724-2023-68-3-54-65.

3. Королева Е.В. Разнокачественность семян нового сорта *Clarkia amoena* Малиновая чаша на юге Западной Сибири // Вестник НГАУ (Новосибирский

государственный аграрный университет). – 2023. – № 2(67). – С. 60-74. DOI: 10.31677/2072-6724-2023-67-2-60-74.

4. Королева Е.В. Петров А.Ф., Чудинова Ю.В. Внутривидовая изменчивость цветочно-декоративных растений семейства Onagraceae и механизмы их сортообразования // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). – 2021. – № 2(59). – С. 18-42. DOI: 10.31677/2072-6724-2021-59-2-18-42.

5. Королева Е.В. Изучение декоративного потенциала популяций *Clarkia Pursh* в условиях лесостепи Западной Сибири // Известия Горского государственного аграрного университета. – 2022. – Т. 59-4. – С. 173-183. DOI: 10.54258/20701047_2022_59_4_173.

6. Савченко Е.В. Отбор по признаку красной окраски цветков в популяции *Godetia amoena* (Lehm.) G. Дон сорта Розовая в Новосибирске // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Материалы II междунар. Науч. конфер. 20-23 апреля 1999г. – Санкт-Петербург: Ботан. ин-т РАН, 1999. – с. 248-250.

7. Современные направления в селекции некоторых цветочных культур / М.А. Соколова, О.Б. Кузичев, С.В. Гончарова и др. // Достижения науки и техники АПК. – 2019. – Т. 33. – № 2. – С. 34-38. DOI: 10.24411/0235-2451-2019-10209

8. Сычева С.В., Деревенских О.А., Дерезицких С.Н. Селекция астры и других летников. Настоящее и будущее Воронежской овощной опытной станции // Известия ФНЦО. – 2022. – № 3-4. – С. 38-46. DOI: 10.18619/2658-4832-2022-3-4-38-46.

9. Реестр селекционных достижений. – [Электронный ресурс] – URL: <https://reestr.gossortrf.ru/sorts/7853728/>

10. Флора Северной Америки. – [Электронный ресурс] – URL: <http://dev.floranorthamerica.org/Clarkia>

11. Anderson R.G., Hartley G. Use of growth retardants on satin flower, godetia, for pot plant production // Acta Hort. – 1990. – Vol. 272. – P. 285-292 DOI: 10.17660/ActaHort.1990.272.42. <https://doi.org/10.17660/ActaHort.1990.272.42>.

12. Chittenden R.J. Notes on species crosses in primula, godetia, nemophila, and phacelia // Journ. of Gen. – 1928. – No. 19. – P. 285-314.

13. *Godetia F₁* Satin. – [Electronic source] – URL: <https://sakataornamentals-asia.com/flower/?keyword=clarkia>

14. Gottlieb L.D. Enzyme differentiation and phylogeny in *Clarkia franciscana*, *C. rubicunda* and *C. amoena* // Evolution. – 1973. – Vol. 27. – P. 205-214.

15. Gottlieb L., Ford V. Genetic studies of the pattern of floral pigmentation in *Clarkia gracilis* // Heredity. – 1988. – Vol. 60. – P. 237-246.

16. Hakansson A. Zur Zytologie von *Godetia*-Arten und Bastarden // Hereditas. – 1925. – No. 27(3-4). – P. 319-336.

17. Halevy A.H. Advances in developing methods for the control of flowering of cut flower crops in mild winter climate - the Israeli experience // Acta Hort. – No. 614. – P. 77-80 DOI: 10.17660/ActaHort.2003.614.8. <https://doi.org/10.17660/ActaHort.2003.614.8>

18. Hiorth G. Zur Genetik und Systematik der Gattung *Godetia* // Z. Vererbungslehre. – 1941. – No. 79. – P. 199-219.

19. Hiorth G. Über Hemmungssysteme bei *Godetia whitneyi* // MGG - Molecular and General Genetics. – 1948. – No. 82 (1). – P. 12-63. DOI: 10.1007/BF00308398.

20. Holsinger K.E., Gottlieb L.D. By the American Society of Plant taxonomists isozyme Variability in the Tetraploid *Clarkia gracilis* (Onagraceae) and its Diploid Relatives // Systematic Botany. – 1988. – Vol. 13. – No. 1. – P. 1-6.

21. Jiang P. *Clarkia*: a new flower crop // Acta Hort. – 2017. – No. 1185. – P. 25-28. DOI: 10.17660/ActaHort.2017.1185.5. <https://doi.org/10.17660/ActaHort.2017.1185.5>.

22. Lewis H., Lewis M.E. The mechanism of evolution in the genus *Clarkia* // Evolution. – 1955. – Vol. 8(1). – No. 20. – P. 251-392.

23. Lin R.-C., Rausher M.D. R2R3-MYB genes control petal pigmentation patterning in *Clarkia gracilis* ssp. *sonomensis* (Onagraceae) // New Phytol. – 2021. – Vol. 229. – P. 1147-1162.
24. Mac Swein J., Raven P., Thorp R. Comparative behavior of bees and Onagraceae // IV Clarkia of bees the western United States. Univ. of Calif. Publ. – 1973. – Vol. 70. – P. 1-80.
25. Martins T.R., Berg J.J., Blinka S., Rausher M.D., Baum D.A. Precise spatio-temporal regulation of the anthocyanin biosynthetic pathway leads to petal spot formation in *Clarkia gracilis* (Onagraceae) // New Phytol. – 2013. – No. 197 (3). – P. 958-969. DOI: 10.1111/nph.12062. Epub 2012 Dec 10. PMID: 23231386; PMCID: PMC3540125.
26. Moore D., Lewis H. Variation and evolution in South American *Clarkia* // Heredity. – 1966. – No 21. – P. 37-56. <https://doi.org/10.1038/hdy.1966.3>
27. Munz Ph., Keck D.D. A California Flora: University of California Press. Berkeley Los Angeles. – London, 1973. – P. 923-961
28. Rasmuson H. Beitrage zu einer genetischen Analyse zweier Godetia – Arten und ihrer Bastarde // Hereditas. – 1921. – Vol. II. – P. 248-280.
29. Van Tuyl J.M. Ornamental plant breeding activities worldwide // Acta Hort. – 2012. – No. 953. – P. 13-17. DOI: 10.17660/ActaHortic.2012.953.1. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2012.953.1>.

Статья поступила в редакцию 13. 05. 2023 г.

Koroleva E.V., Fotev Yu.V. Directions of breeding and nature of inheritance of the flower color trait in *Clarkia (Clarkia amoena)* in the South of Western Siberia // Bull. of the State Nikita Botan. Gard. – 2024. – № 151. – P. 18-29

Annual ornamental flowering plants of the genus *Clarkia* Pursh are of great interest as a valuable crop in industrial floriculture for the production of cutting and potted products, and landscape design. To reduce the dependence of the domestic market on foreign breeding material, it is necessary to establish the main directions of breeding by studying the nature of inheritance of flower color through controlled hybridization and analysis of segregating populations. The research was carried out on the basis of the Educational and experimental farm “Garden of Michurintsev” (55.0312880° N, 82.9903190° E) of the Novosibirsk State Agrarian University. Hybridological analysis and backcrossing were used. Analysis of the F₂ progeny as a result of crosses among purple-red and purple-violet forms confirmed the monohybrid nature of the split on the basis of purple to spotted flower color, as 3:1. The combination of the F^e and G genes produces a bright crimson (purple-red) color and is dominant both in plants with red flowers and in plants with a central spot on the flower petal. Fe is dominant to the G spot gene, and the combination of these two genes with the dominant B allele produces a purple-violet color. The combination of the recessive allele f^e with the dominant allele G leads to an increase in the size of the central spot on the petal in all crossings. The C gene (pink color) in combination with the Fe gene gives a dark, rich shade of red, and with the recessive allele (allelomorph) f^e - a pink background of the petal. A scheme for the breeding process of *Clarkia* is proposed that can be used in the breeding process of other cross-pollinated flower and ornamental crops, as well as for obtaining elite seeds of their different-colored variety populations.

Key words: *clarkia*; *flower color*; *hybridization*; *inheritance*; *breeding*