

ОСОБЕННОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ НЕКОТОРЫХ ПРИЗНАКОВ У СЕЯНЦЕВ ЛИЛЕЙНИКА ГИБРИДНОГО (HEMEROCALLIS HYBRIDA HORT.) 'BLUSHING BELL' В ПЕРВОМ ПОКОЛЕНИИ

*Изучены особенности формообразования в первом поколении у сеянцев *Heimerocallis hybrida* 'Blushing Bell' методом многофакторного регрессионного анализа. Построение аналитических уравнений регрессии для оценки закономерностей изменчивости и наследования важных селекционных признаков позволило установить комплементарное взаимодействие генов при наследовании признаков "высота генеративного побега", "диаметр цветка", "форма цветка", "окраска цветка".*

На современном этапе развития интродукционной теории важное значение приобретают селекционные аспекты сохранения и приумножения генетического разнообразия культивируемых видов [17].

Исходным материалом для селекции является генофонд, в котором представлено большое биологическое и генетическое разнообразие вида [2]. В Донецком ботаническом саду НАН Украины создана коллекция родового комплекса *Heimerocallis* L. (лилейник гибридный), включающая 5 видов, 107 сортов и обширную селекционную базу — около 3,5 тыс. образцов, что имеет большое значение для проведения селекционных работ с лилейником гибридным.

Методы системного анализа изменчивости позволяют оценить объекты по комплексу корреляционных признаков [18] и значительно увеличивают "генетический вес" исследования фенотипической изменчивости [4].

Селекция родового комплекса *Heimerocallis* L., освещена в ряде работ [6, 12, 19—22], однако в них не применялись методы системного анализа изменчивости. Для лилейника гибридного практически не изучены закономерности наследования признаков. В связи с этим, для выяснения особенностей формообразования у лилейника гибридного

нами был использован метод многофакторного регрессионного анализа.

Цель работы — определение особенностей формообразования и наследования некоторых признаков в первом поколении (F_1) у сеянцев лилейника гибридного (*Heimerocallis hybrida hort.*) сорта 'Blushing Bell' при использовании искусственной гибридизации — поликросса.

Объектом исследований послужили сеянцы *Heimerocallis hybrida hort.* 'Blushing Bell' в F_1 . Биоморфологическая характеристика исходного сорта приведена в монографии "Интродукция видов и сортов рода *Heimerocallis* L. (*Heimerocallidaceae* R.Br.) в Донбасс и перспективы их использования в декоративном садоводстве" [11]. Семена, полученные от поликросса, были высеяны в теплицу 28 марта 2004 г. Каждый вариант опыта включал 200 семян.

Для цветка лилейника характерна гетеростилия, поэтому возможность самоопыления отсутствует. Цветки материнских растений опыляли смесью пыльцы нескольких отцовских форм. Пыльцу собирали из большого количества пыльников разных сортов лилейника, помещали в чашки Петри и переносили на рыльца цветков материнских растений с помощью волосяной кисточки [1]. Опыление осуществляли в утренние часы.

В стадии имматурного возрастного состояния сеянцы лилейника 20 мая были высажены в открытый грунт. Изучение биоморфологических признаков проводили в стадии виргинильного возрастного состояния и в генеративной фазе развития сеянцев. Исследуемые растения изучали согласно общепринятым методикам [3, 7, 8, 15, 16].

Для определения классов формы и окраски цветка использовали разработанную нами классификационную схему биоморфологических и декоративных признаков лилейника [6, 12]. При описании окраски цветков пользовались шкалами цветотонов [10, 11]. Статистическую обработку проводили по общепринятым методикам [14, 15].

Отбор сеянцев по окраске и форме цветка, т.е. по органолептическим критериям, затруднителен. В связи с этим возникла необходимость создания шкал оценки окраски и формы цветка лилейника. Шкала, предложенная нами, включает шесть клас-

сов окраски: I класс — желтая, II — рыжая, III — красная, IV — розовая, V — пурпурная, VI класс — почти белая. Форму цветка идентифицировали по разработанной нами шкале, которая также включала 6 классов, а именно: I класс — округлая, II — треугольная, III — звездообразная, IV — паукообразная, V — неформальная, VI класс — орхидеевидная. Использование упомянутых шкал позволило нам оценить непараметрические признаки.

Всхожесть семян 'Blushing Bell' составила 86,67 %. В первый год выращивания выпало около 17 % особей, на второй — 3 %. Отмечен переход отдельных гибридных сеянцев к генеративной фазе развития на втором году выращивания (12 %), тогда как основная часть сеянцев зацвела на третий год. Широкого разброса относительно дат наступления фазы цветения не отмечено, как правило, сеянцы зацветали во второй—третьей декаде июля — первой декаде августа.

У сеянцев F₁ 'Blushing Bell' отмечено два класса формы цветка: III (форма материнского исходного сорта) — у 40 % сеянцев и II — у 60 %. Выделено два класса окраски цветка: II (рыжая) — у 70 % сеянцев и I (желтая) — у 30 %. В классе рыжая отмечены следующие окраски: кирпично-красный светлый, терракотовый, терракотовый светлый, кошенилево-рыжий, кадмий оранжевый светлый. Установлено, что тип рисунка, характерный для исходного материнского сорта — ореол на долях околоцветника — в большинстве случаев передается потомству. В F₁ отмечено 50 % сеянцев с рыжей окраской цветка и ореолами буро-вишневого, терракотового цвета, у 30 % сеянцев зафиксировано появление нового рисунка на долях околоцветника — обруча терракотовой или буро-вишневой окраски. 10 % сеянцев имели гофрированные внутренние доли околоцветника в отличие от материнского сорта (волнистый характер края внутренних долей околоцветника), в основном это были сеянцы с желтой окраской цветка.

Таблица 1. Статистические характеристики потомства сеянцев сорта 'Blushing Bell' в F₁

Признак	M ± m	Стандартное отклонение	Коэффициент вариации, %
Высота куста, см	32,40±1,72	5,44	16,79
Высота генеративного побега, см	57,30±3,53	11,16	19,47
Количество цветков в соцветии, шт.	10,60±1,66	5,23	49,36
Диаметр цветка, см	10,79±0,53	1,67	15,45
Ширина внутренней доли околоцветника, см	4,05±0,11	0,34	8,49
Ширина наружной доли околоцветника, см	2,71±0,07	0,22	8,06
Длина трубки цветка, см	2,25±0,11	0,35	15,71
Длина цветка, см	10,65±0,41	1,29	12,13
Длина листа, см	44,4±1,57	4,97	11,19
Ширина листа, см	1,61±0,06	0,19	11,51
Форма цветка, класс	2,4±0,16	0,52	21,52
Окраска цветка, класс	1,7±0,15	0,48	28,41

В F₁ отмечена широкая амплитуда фенотипической изменчивости по следующим признакам: количество цветков в соцветии; окраска цветка; форма цветка; высота генеративного побега; высота куста, что позволило выделить интересные в селекционном плане семена с оригинальной окраской и формой цветка и высокой продуктивностью цветения (см. табл. 1).

Расчет взаимосвязи признака "высота генеративного побега" с комплексом других факторов аналитически представлен в виде следующего уравнения:

$$Y = -113,63 + 1,52x_1 + 4,20x_2 + 7,00x_3 + 15,78x_4 + 4,75x_5,$$

где Y — фенотипическая величина изучаемого признака "высота генеративного побега"; x₁, x₂, x₃, x₄, x₅ — другие факторные признаки (табл. 2).

Величина коэффициентов регрессии в уравнении дает представление о степени влияния факторных признаков на значение результативного признака — "высоту генеративного побега".

Методом построения уравнений множественной регрессии с применением пошаговой регрессии, исключающей незначимые признаки, установлена взаимосвязь результативного параметра — "высота генеративного побега" — с комплексом из 5 факторных признаков: "длина листа" — 14,80 %, "длина цветка" — 13,36 %, "окраска цветка" — 7,77 %, "длина трубки околоцветника" — 2,62 %, "форма цветка" — 0,88 %. Доля влияния комплекса факторных признаков составила 39,43 %, неучтенных факторов — 60,57 %. К числу последних, как правило, относятся природно-климатические условия региона, агротехника выращивания, комплементарное взаимодействие генов, которое при данной постановке опыта учесть невозможно.

Отмечено, что результативный признак "высота генеративного побега" характеризуется высокой положительной корреляцией со следующими факторными признаками:

Таблица 2. Результаты определения взаимосвязи признака "высота генеративного побега" и комплекса факторных признаков семян сорта 'Blushing Bell' в F₁

Признак	Обозначение в уравнении регрессии, x _i	Коэффициент регрессии, b _i	Стандартная ошибка коэффициента регрессии, b _i	Доля удельного влияния признака (η), %	Коэффициент корреляции, r
Длина листа, см	x ₁	1,52	0,07	14,80	0,68
Длина цветка, см	x ₂	4,20	0,08	13,36	0,49
Окраска цветка, класс	x ₃	7,00	0,12	7,77	0,32
Длина трубки околоцветника, см	x ₄	15,78	0,19	2,62	0,50
Форма цветка, класс	x ₅	4,71	0,37	0,88	0,20
Коэффициент множественной корреляции R = 0,44					
Коэффициент детерминации R ² = 0,19					
Стандартная ошибка уравнения регрессии m _{xy} = 2,17					

ми: "количество цветков в соцветии" (r = +0,74), "длина листа" (r = +0,68), "диаметр цветка" (r = +0,56), "длина трубки околоцветника" (r = +0,50), "длина цветка" (r = +0,49) и высокой отрицательной корреляцией с "шириной наружной доли околоцветника" (r = -0,42). Наименьшие значения коэффициента корреляции результативного признака отмечены для "ширины листа" (r = +0,03) и "ширины внутренней доли околоцветника" (r = +0,02).

Взаимодействие признака "диаметр цветка" и 11 факторных признаков описано в виде следующего уравнения линейной регрессии:

$$Y = -20,50 + 0,08x_1 + 0,12x_2 + 0,18x_3 + 0,20x_4 + 1,13x_5,$$

где Y — фенотипическая величина "диаметр цветка"; x₁, x₂, x₃, x₄, x₅ — другие факторные признаки, представленные в табл. 3.

Признак "диаметр цветка" характеризуется наиболее высокой долей влияния фак-

Таблица 3. Результаты определения взаимосвязи признака "диаметр цветка" и комплекса факторных признаков сеянцев сорта 'Blushing Bell' в F₁

Признак	Обозначение в уравнении регрессии, x _i	Коэффициент регрессии, b _i	Стандартная ошибка коэффициента регрессии, b _i	Доля удельного влияния признака (η), %	Коэффициент корреляции, r
Высота генеративного побега, см	x ₁	0,08	0,03	44,79	0,56
Высота куста, см	x ₂	0,12	0,05	10,65	0,38
Количество цветков в соцветии, шт.	x ₃	0,18	0,06	9,85	0,55
Длина листа, см	x ₄	0,20	0,04	8,89	0,61
Длина цветка, см	x ₅	1,13	0,22	0,60	0,88
Коэффициент множественной корреляции R = 0,60					
Коэффициент детерминации R ² = 0,36					
Стандартная ошибка уравнения регрессии m _{xy} = 0,47					

торного комплекса признаков (74,78 %) по сравнению с другими изученными параметрами.

Расчет фенотипической величины результирующего параметра показал, что при совокупном взаимодействии комплекса факторных признаков наибольшее влияние на "диаметр цветка" в F₁ оказывает "высота генеративного побега" — 44,79 %, на долю признака "высота куста" приходится 10,65 %, "количество цветков в соцветии" — 9,85 %, "длина листа" — 8,89 %, "длина цветка" — 0,60 %. Удельное влияние неучтенных факторов — 25,22 %, суммарная доля влияния комплекса факторных признаков довольно высока и составляет 74,78 %. Следовательно, можно сделать предварительный вывод о том, что при наследовании признака "диаметр цветка" имеет место комплементарное взаимодействие генов.

Установлено, что признак "диаметр цветка" у сеянцев в F₁ положительно кор-

Таблица 4. Результаты определения взаимосвязи признака "форма цветка" и комплекса факторных признаков сеянцев сорта 'Blushing Bell' в F₁

Признак	Обозначение в уравнении регрессии, x _i	Коэффициент регрессии, b _i	Стандартная ошибка коэффициента регрессии, b _i	Доля удельного влияния признака (η), %	Коэффициент корреляции, r
Ширина листа, см	x ₁	0,15	0,05	7,77	0,16
Ширина наружной доли околоцветника, см	x ₂	0,37	0,08	5,59	0,16
Ширина внутренней доли околоцветника, см	x ₃	0,28	0,05	2,25	0,19
Длина трубки околоцветника, см	x ₄	0,16	0,06	2,13	0
Окраска цветка, класс	x ₅	0,57	0,11	1,14	0,53
Коэффициент множественной корреляции R = 0,14					
Коэффициент детерминации R ² = 0,02					
Стандартная ошибка уравнения регрессии m _{xy} = 0,17					

релирует с "длиной цветка", "длиной листа", "высотой генеративного побега", "количеством цветков в соцветии", "формой цветка" и "окраской цветка" — от +0,88 до +0,42 соответственно. Следовательно, данный результирующий признак имеет зависимый характер наследования.

С помощью регрессионного анализа проведено изучение общего влияния всех изучаемых характеристик на качественный признак "форма цветка". Получено следующее уравнение:

$$Y = -0,71 + 0,15x_1 + 0,37x_2 + 0,28x_3 + 0,16x_4 + 0,57x_5,$$

где Y — фенотипическая величина результирующего признака; x₁, x₂, x₃, x₄, x₅ — другие факторные признаки, представленные в табл. 4.

Из пяти признаков, оказывающих влияние на наследование качественного признака "форма цветка", наибольшую долю влияния имеет "ширина листа" — 7,77 %, "ширина наружной доли околоцветника" — 5,59 %, а также "ширина внутренней доли околоцветника" — 2,25 %, "длина трубки околоцветника" — 2,13 %, "окраска цветка" — 1,14 %. Суммарная доля влияния комплексных признаков составляет 18,88 %, неучтенных факторов — 81,12 %.

Знание корреляции между отдельными признаками имеет важное значение для успешного проведения селекционной работы. Анализ полученных результатов показал, что качественный признак "форма цветка" характеризуется высокой положительной корреляцией со следующими признаками: "окраска цветка", "количество цветков в соцветии", "длина листа", "диаметр цветка" и "длина цветка".

Признак "окраска цветка" является очень важным для данной культуры, так как именно он обуславливает декоративность сортов лилейника. С помощью регрессионного анализа изучено влияние факторных признаков на признак "окраска цветка" у семян в F₁. Получено следующее уравнение:

$$Y = -2,18 + 0,10x_1 + 0,54x_2 + 0,14x_3 + 0,22x_4 + 0,50x_5,$$

где Y — фенотипическая величина резуль- тативного признака "окраска цветка"; x₁, x₂, x₃, x₄, x₅ — другие факторные признаки (табл. 5).

В результате расчета множественной линейной пошаговой регрессии для 11 изучаемых признаков у семян в F₁ нами выявлено влияние пяти признаков. Из них доля влияния признака "ширина листа" составляет 6,79 %, "ширина наружной доли околоцветника" — 4,89 %, доля влияния остальных трех признаков незначительна. Суммарная доля пяти признаков составляет 16,4 %, неучтенных факторов — 83,6 %.

Таблица 5. Результаты определения взаимосвязи признака "окраска цветка" и комплекса факторных признаков семян сорта 'Blushing Bell' в F₁

Признак	Обозначение в уравнении регрессии, x _i	Коэффициент регрессии, b _i	Стандартная ошибка коэффициента регрессии, b _i	Доля удельного влияния признака (η), %	Коэффициент корреляции, r
Ширина листа, см	x ₁	0,10	0,02	6,79	0,04
Ширина наружной доли околоцветника, см	x ₂	0,54	0,07	4,89	0,24
Ширина внутренней доли околоцветника, см	x ₃	0,14	0,04	1,97	0,10
Длина трубки околоцветника, см	x ₄	0,22	0,04	1,87	0,16
Форма цветка, класс	x ₅	0,50	0,02	0,88	0,53

Коэффициент множественной корреляции R = 0,21
 Коэффициент детерминации R² = 0,04
 Стандартная ошибка уравнения регрессии m_{xy} = 0,59

Следует отметить, что комплекс факторных признаков, оказывающих влияние на наследование изученных качественных признаков "форма цветка" и "окраска цветка", практически одинаков.

В результате проведения многофакторного регрессионного анализа изучены особенности формообразования у семян сорта 'Blushing Bell' в первом поколении и проведена оценка закономерностей изменчивости и наследования следующих важных в селекционном отношении признаков: "высота генеративного побега", "диаметр цветка", "форма цветка", "окраска цветка" в зависимости от комплекса факторных признаков. Построение аналитических уравнений регрессии позволило установить, что

при наследовании признаков "высота генеративного побега", "диаметр цветка", "форма цветка", "окраска цветка" сорта 'Blushing Bell' в F₁ имеет место комплементарное взаимодействие генов, контролирующих, по крайней мере, 5 признаков.

Установлено, что признак "диаметр цветка" характеризуется наибольшей суммарной долей влияния факторного комплекса (74,78 %) и положительно коррелирует со многими изученными признаками, следовательно, данный признак имеет наиболее зависимый характер наследования.

В F₁ сеянцев сорта 'Blushing Bell' отмечена широкая амплитуда изменчивости следующих признаков: "продуктивность цветения", "окраска цветка", "форма цветка", "высота генеративного побега" и "высота куста", что свидетельствует о наличии большого количества исходного материала с различным сочетанием признаков для последующего отбора, вегетативного размножения и сохранения наиболее ценных сортообразцов.

1. Бриггс Ф., Ноулз П. Научные основы селекции растений. — М.: Колос, 1972. — 400 с.
2. Древесные растения Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН: 60 лет интродукции. — М.: Наука, 2005. — 586 с.
3. Игнатьева И.П. Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. — М.: Б.и., 1983. — 55 с.
4. Клименко С.В. Сорту як результат і структурний елемент інтродукційного і селекційного процесів // Алелопатія та сучасна біологія: Мат. міжнар. наук. конф. (Київ, 17—19 жовтня 2006 р.). — К.: Укр. фітосоціол. центр, 2006. — С. 147—151.
5. Крохмаль І.І. Інтродукція видів і сортів роду *Nemeroscallis* L. (*Nemeroscallidaceae* R.Br.) у Донбас та перспективи їх використання у декоративному садівництві: Автореф. дис. ...канд. біол. наук: 03.00.05 / Нікітський ботан. сад — ННЦ. — Ялта, 2005. — 20 с.
6. Матяшук-Гришко Р.К., Чипиляк Т.Ф. Селекційно-генетичне покращення культури лілійника в умовах промислового регіону // Інтродукція рослин на початку ХХІ століття: досягнення і перспективи розвитку досліджень: Мат. міжнар. наук. конф. — К.: Фітосоціол. центр, 2005. — С. 148—150.

7. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. — М.: Б.и., 1975. — 136 с.

8. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР // Методики интродукционных исследований в Казахстане. — Алма-Ата: Наука, 1987. — 136 с.

9. Негроров В.К., Русинов П.С. Шкала цветковых тонов: Пособие для специалистов в области естественных наук, образования, научно-прикладных исследований искусства и техники. — Воронеж: Истоки, 2002. — Вып. 1. — 58 с.

10. Негроров В.К., Русинов П.С., Шведченко О.В. Шкала цветковых тонов: Пособие для специалистов в области естественных наук, образования, научно-прикладных исследований искусства и техники. — Воронеж: Истоки, 2003. — 52 с.

11. Пельтихина Р.И., Крохмаль И.И. Интродукция видов и сортов рода *Nemeroscallis* L. (*Nemeroscallidaceae* R.Br.) в Донбасс и перспективы их использования в декоративном садоводстве. — Донецк: Норд-Пресс, 2005. — 236 с.

12. Печеницын В.П., Залевская Е.М. Некоторые итоги селекционной работы с лилейником гибридным // Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов: Мат. междунар. конф., посвященной 60-летию ГБС им. Н.В. Цицина РАН. — М.: Б.и., 2005. — С. 399—401.

13. Плохинский Н.А. Биометрия. — М.: Изд-во МГУ, 1970. — 367 с.

14. Приседський Ю.Г. Статистична обробка результатів біологічних експериментів. — Донецьк: Кассіопея, 1999. — 210 с.

15. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. — М.; Л.: АН СССР. — Вып. 6. — 1950. — С. 77—204.

16. Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. — 352 с.

17. Шумихин С.А. Селекционный процесс как способ интродукции и сохранения биоразнообразия декоративных геофитов // Сохранение биоразнообразия растений в природе и при интродукции: Мат. междунар. науч. конф., посвященной 165-летию Сухумского ботан. сада и 110-летию Сухумского субтропического дендропарка — Института ботаники АНА (г. Сухум, 15—20 октября 2006 г.). — Сухум: Б.и., 2006. — С. 670—672.

18. Щеглов Н.И. Изменчивость и методы ее изучения в селекции плодовых культур: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Краснодар, 1999. — 41 с.

19. Apps D.A. Selecting daylilies with commercial value. Comb. Proc. / Intern. Plant propagator's Society. — 1985. — 34. — P. 573—577.

20. Griesbach R.J. Selection of a dwarf *Heimerocallis* through tissue culture // Hort. Sci. — 1989. — Vol. 24. — P. 127—128.

21. Kitchingman R. Some species and cultivars of *Heimerocallis* // Plantsman. — 1985. — 7, N 2. — P. 68—69

22. Stout A.B. Daylilies. — 1934. — 127 p.

Рекомендовал к печати Б.А. Левенко

I.I. Крохмаль

Донецкий ботанический сад НАН Украины,
Украина, м. Донецк

ОСОБЛИВОСТІ УСПАДКУВАННЯ ДЕЯКИХ
ОЗНАК У СІЯНЦІВ ЛІЛІЙНИКА ГІБРИДНОГО
(HEMEROCALLIS HYBRIDA HORT.) 'BLUSHING
BELL' В ПЕРШОМУ ПОКОЛІННІ

Вивчено особливості формоутворення в першому поколінні у сіянців *Heimerocallis hybrida* 'Blushing Bell' методом багатofакторного регресійного ана-

лізу. Побудова аналітичних рівнянь регресії для оцінки закономірностей мінливості та успадкування важливих селекційних ознак дала змогу встановити комплементарну взаємодію генів при успадкуванні ознак "висота генеративного пагона", "діаметр квітки", "форма квітки", "забарвлення квітки".

I.I. Krokhmal

Donetsk Botanical Garden,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Donetsk

PECULIARITIES OF SOME CHARACTERS,
INHERITANCE OF HEIMEROCALLIS HYBRIDA
HORT. 'BLUSHING BELL' SEEDLINGS IN F₁

Peculiarities of morphological development of *Heimerocallis hybrida* 'Blushing Bell' seedlings in F₁ using multifactor regressive analysis were studied. Analytical regression equations for assessment of variability and important breeding characters inheritance allowed determining complementary interaction of genes, which control height of generative shoot, diameter, shape and color of flowers.