

ДЕНДРОЛОГИЯ И ДЕКОРАТИВНОЕ САДОВОДСТВО**РОЛЬ СПОНТАННЫХ ПОЧКОВЫХ МУТАЦИЙ В ЭВОЛЮЦИИ
САДОВЫХ РОЗ**

К.И. ЗЫКОВ, кандидат технических наук;

З.К. КЛИМЕНКО, доктор биологических наук

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр

Ранее, в основном на основании изучения радиационной изменчивости окраски цветков и устойчивости растений к грибным заболеваниям у соматических (вегетативных) мутантов садовых роз, нами была выдвинута гипотеза о том, что мутационные изменения некоторых признаков и свойств садовых роз могут быть связаны главным образом с проявлением у них вследствие мутаций потенциальных возможностей, имеющих уже в генотипе исходных форм [2-4].

Хотя современная генетика располагает многочисленными тонкими методами и подходами к изучению проблем наследственной изменчивости, понимание механизмов и закономерностей возникновения мутаций представляет собой по-прежнему трудную задачу, требующую для своего решения тщательно спланированных и очень масштабных экспериментов. Эта масштабность обусловлена необходимостью получения большого количества мутантов для анализа, что очень трудно сделать в случае роз из-за сложностей их размножения, перекрёстного опыления, полиплоидности и высокой гетерозиготности большинства разновидностей.

Однако, за всю историю культивирования садовых роз накопилось уже очень много сортов, возникших в результате спонтанных соматических мутаций. Это, так называемые, спорты, полученные при отборе почковых вариаций. Из опубликованных данных [11-13] следует, что приблизительно 10% сортов от их общего количества, полученных в мире до 1986 года, являются спортами. В настоящее время нами собраны данные приблизительно на 2000 сортов – спортов.

Учитывая это, нами с 1995 года проводятся теоретические исследования изменчивости признаков и свойств роз при их спонтанном мутировании. При этом указанная выше гипотеза была подтверждена для таких качественных признаков, как окраска цветков (антоциановая или ациановая), кратность цветения (однократное или ремонтантное), габитус растений (кустовой или плетистый) и их рост (нормальный или карликовый) [5], и таких количественных признаков, как обилие цветения и шиповатость побегов [7], интенсивность антоцианового окрашивания и аромата цветков, их размер и степень махровости [1, 6].

Почковые мутации имеют существенное значение в формообразовательном процессе. В результате их происходит изменение признаков и свойств растений. В перечисленных выше работах исследовалась зависимость мутационной изменчивости от генотипа исходных форм. Современный мировой сортимент роз создан в результате очень длительного процесса, связанного с отбором и селекцией новых форм растений, наиболее полезных для человека. Этот процесс начался ещё до нашей эры и продолжается до сих пор. В результате эволюции садовых роз появилось около 30 000 сортов, относящихся к различным садовым группам.

Очевидно, что почковые мутации оказывали определённое влияние на эволюцию садовых роз. Некоторые мутации приводили к появлению таких форм роз, которые по своим признакам и свойствам уже не соответствовали той садовой группе, к которой принадлежал исходный сорт, и оригинатор причислял их к какой-то другой группе. Представляет большой интерес исследование зависимости такой мутационной изменчивости от положения на “эволюционной лестнице” садовой группы, к которой принадлежит исходный сорт, то есть от происхождения исходной садовой группы, с целью выявления влияния мутаций на эволюцию садовых роз.

Цель исследований

Целью исследований являлось выявление влияния мутаций на эволюцию садовых роз.

Объекты и методы исследований

Данные об отобранных в мировой селекционной практике сортах и их исходных сортах (например, о принадлежности их к той или иной садовой группе) брались из имеющейся у нас картотеки сортов (около 2000 форм), созданной в предыдущие годы в результате анализа мировой справочно-информационной литературы о розах. Эти же источники использовались для изучения родословной исходных сортов [11-13]. О происхождении же основных садовых групп роз судили на основании схемы их возникновения, разработанной Сааковым С.Г. [9]. Анализировалась зависимость попадания мутантных форм в другие садовые группы, отличные от исходной, от происхождения исходной садовой группы.

Результаты и обсуждение

Среди сортов роз есть и такие, которые по своим признакам и свойствам отнесены оригинаторами не к той садовой группе, к которой принадлежит исходный сорт, а к какой-либо другой, то есть имеет место переход вследствие мутаций из одной садовой группы в другую. Всего мы выявили 38 таких сортов, или таких переходов. Эти переходы указаны в таблице. Мы разделили их условно на «прямые», «обратные» и прочие.

В данной работе мы будем понимать под прямыми и обратными переходами перемещение сортов соответственно из более эволюционно продвинутой садовой группы в предшествующую, менее продвинутой и, наоборот, из менее эволюционно продвинутой в последующую – более продвинутой. Некоторые из основных путей эволюции садовых роз представлены на рис.1. Приведённая на нём схема происхождения современных роз основана на аналогичной схеме, разработанной Сааковым С.Г. [9], которая нами была несколько упрощена с целью освещения конкретно здесь рассматриваемых случаев. На рис.1 после названия садовой группы указан год создания сорта, считающегося родоначальником этой группы.

Из таблицы видно, что больше всего сортов (21) образовалось в результате прямых переходов и меньше – вследствие обратных переходов (13). Имеется также 4 сорта, изменение принадлежности к садовой группе которых трудно увязать с предлагаемой схемой происхождения роз. Среди прямых переходов больше всего (12) произошло из самой современной и сложной по происхождению садовой группы грандифлора (Гранд; Grandiflora, Gr) в предшествующие ей группы: чайно-гибридную (Чг; Hybrid Tea, HT) и флорибунда (Фл; Floribunda, F), в результате гибридизации которых она (Gr) образовалась. Число переходов Gr → HT (5) примерно равно числу переходов Gr → F (7). Мы объясняем это тем, что розы грандифлора сочетают в себе признаки и свойства роз HT и F примерно в равных соотношениях. Подавление у сортов вследствие мутаций признаков и свойств какой-либо одной группы приводит к преобладанию у них, соответственно, признаков и свойств другой группы, к которой эти сорта и причислили отобравшие их оригинаторы. Обратных переходов из HT или F в Gr при этом ожидать маловероятно. Действительно, соответствующих сортов нами не обнаружено.

Следует отметить исходный сорт Queen Elizabeth (Gr. 1954), продуцировавший сразу 5 сортов, один из которых отнесён к чайно-гибридным розам (Summer Queen, 1964) и 4 к флорибундам (Evellyn Ellice, 1966; Radome, 1966; Pearly Queen, 1963 и White Queen Elizabeth, 1965). Остальные переходы типа Gr → HT следующие: Queen of Bermuda, 1956 → Alt Wien, 1965; Montezuma, 1955 → September Wedding, 1964 и Angara, 1983; Roundelay, 1954 → Betty Cuthberg, 1964. К остальным же переходам типа Gr → F относятся: Sonia, 1974 → Jolitali, 1976 и Kyria (Pitica), 1976; Pink Parfait, 1960 → Joy Parfait, 1965.

Изменение принадлежности сортов к той или иной садовой группе по отношению к группе исходных сортов

Прямые переходы *		Количество переходов	Обратные переходы		Количество переходов	Прочие переходы		Количество переходов
из группы	в группу		из группы	в группу		из группы	в группу	
Gr	HT	5	HT	F	3	HT	Min	1
Gr	F	7	Pol	F	2	C	M	2
F	HT	1	HP	HT	1	N	T	1
F	Pol	2	HMult	Pol	4			
HT	HP	3	Pol	Gr	1			
HT	HFt	1	HFt	Cl.HT	1			
LCI	R	2	D	HP	1			
	Всего	21		Всего	13		Всего	4

* – О «прямых» и «обратных» переходах смотри в тексте.

Садовые группы: Gr – грандифлора, F – флорибунда, HT – чайно-гибридная, Pol – полиантовая, HP – ремонтантная, HFt – гибриды *R. foetida*, R – плетистая, HMult – гибриды *R. multiflora*, D – дамаская, LCI – плетистая крупноцветковая, Cl. HT – клэйминги чайно-гибридных роз, C – центифольная, N – нуазетовая, Min – миниатюрная, M – моховая, T – чайная.

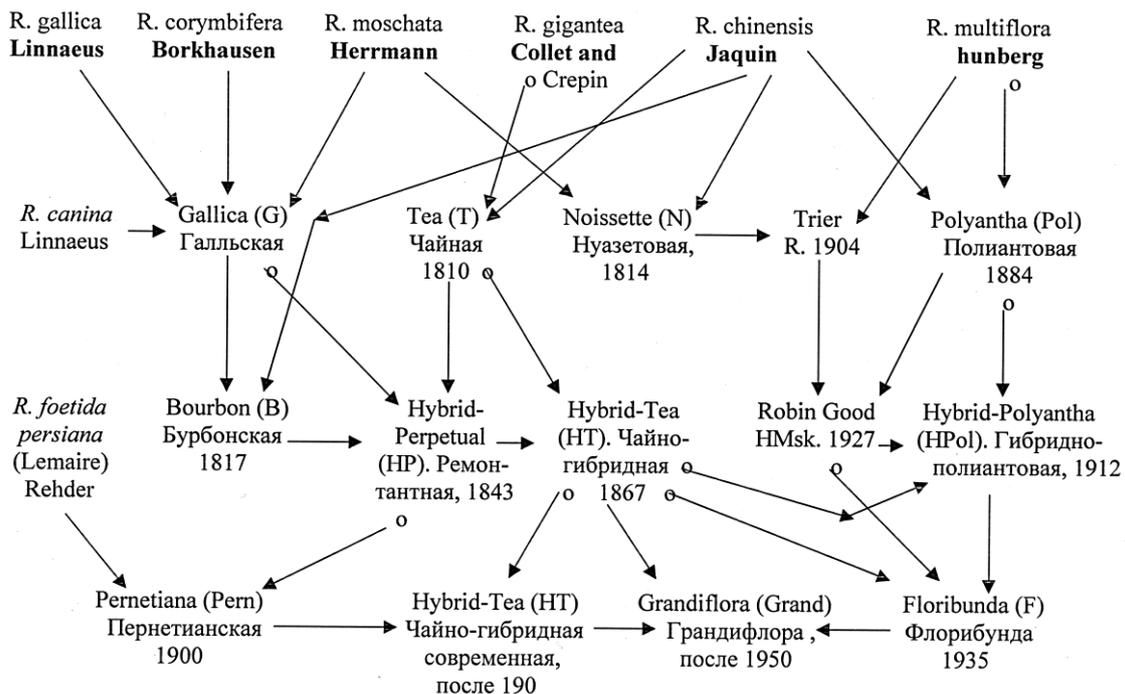


Рис.1. Некоторые из основных путей происхождения современных садовых роз.
 o —> предки, признаки и свойства которых преобладают. Цифры после названия садовой группы обозначают год выведения родоначального сорта этой группы

Основными тремя источниками происхождения роз группы флорибунда (F) являются чайно-гибридные (HT), мускусные гибриды (Hybrid) *Rosa moschata*, или Musk Rosa (HMs), и полиантовые (Пол; Polyantha, Pol) розы. С полиантовыми розами они внешне сходны плотностью, глянцеvitостью и размером листьев, а также продолжительностью цветения. Однако, у роз группы флорибунда преобладают всё-таки хозяйственно ценные признаки чайно-гибридных и особенно мускусных роз. От них они наследуют размер цветков и лепестков, махровость и расположение цветков, непрерывность цветения и, главное, аромат цветков, хотя иногда и слабый. Вили А.П. (Wylie A.P.) считает, что розы флорибунда должны быть отнесены к гибридам мускусных роз, то есть в этой группе преобладают признаки и свойства *R. moschata* Herrmann [14]. Исходя из этого, можно ожидать, что при определённом подавлении признаков и свойств мускусных и чайно-гибридных или только мускусных роз вследствие мутаций будут появляться спорты с большим фенотипическим проявлением признаков и свойств, соответственно, полиантовых или чайно-гибридных роз. Действительно, от сорта флорибунда Whisky (1954) отобран спорт Harvest Moon (1976), по своим признакам и свойствам отнесённый к чайно-гибридным розам. Известны также и переходы спортов из группы исходного сорта флорибунда в группу полиантовых роз: Stoplite (1955) → Dubonnet (1958) и Garnette (1951) → Mother Marie (1954).

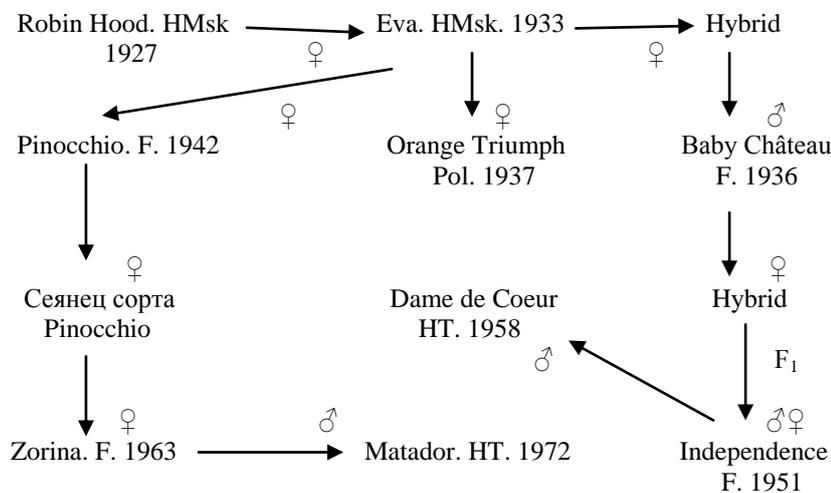


Рис.2. Роль мускусных роз (HMs, гибридов *R. moschata*) в происхождении сортов: Orange Triumph, Dame de Coeur и Matador

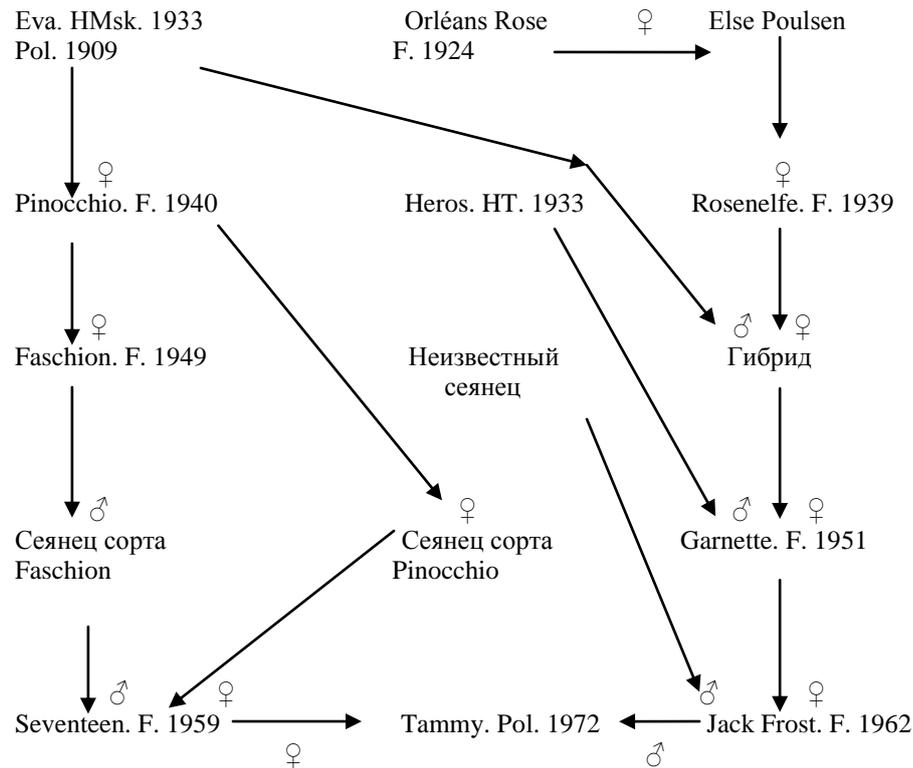


Рис.3. Происхождение сорта Тамму.

Наряду с прямыми переходами из садовой группы флорибунда в группу чайно-гибридных и полиантовых роз, имеют место и обратные переходы, а именно: 3 перехода в группу флорибунда из чайно-гибридной группы и 2 – из полиантовой группы: Dame de Coeur (HT, 1958) → Josef Angendoehr (F, 1982); Matador (Esther Ofarin) (HT, 1972) → Lady of Stifford (F, 1981); Rumba (HT, 1956) → Orange Rumba (F, 1962); Orange Triumph (Pol, 1937) → Cherry Ripe (F, 1949) и Scarlet Triumph (F, 1951). Особенно впечатляет отбор от полиантового исходного сорта Orange Triumph сразу двух сортов, отнесённых к флорибундам, минуя промежуточную стадию гибридно-полиантовых роз (Hybrid Polyantha, HPol).

Нами изучено происхождение указанных выше исходных сортов. Оказалось, что 3 из них, а именно Orange Triumph, Matador и Dame de Coeur, среди предков имеют мускусную розу Eva (HMSk, 1933), соответственно, в 1-м, 4-м и 5-м поколениях (рис.2). Материнским же родителем сорта Eva является мускусная роза Robin Hood (HMSk, 1927), происхождение которой, как видно из рис.1, восходит через нуазетовые розы (Noisette, N) к *R. moschata*. Нуазетовая роза была использована в 1904 году при создании сорта Trier – родителя сорта Robin Hood. Последний получен относительно недавно, а именно в 1927 г. Каким-то образом оказалось, что у него сильно проявились признаки и свойства дикого вида *R. moschata*. Через Robin Hood они были вторично переданы розам при создании садовой группы флорибунда.

Первично же признаки и свойства *R. moschata* были переданы садовым розам через нуазетовые розы гораздо раньше, а именно в 1814 г., то есть после создания группы нуазетовых роз. Последние в дальнейшем скрещивались с розами из различных садовых групп, хотя такие скрещивания не были основополагающими в эволюции садовых роз, и они не обозначены на схеме основных путей происхождения садовых роз, представленных на рис.1. Так у исходного сорта Rumba среди известных предков 4-го поколения по материнской линии также имеется нуазета, а именно Ophirie (N, 1841), происходящая, как и все нуазеты, от *R. moschata*. В родословную сорта Rumba нуазетовая роза Ophirie была введена в 1886 г. в качестве материнской формы предка Dr. Grill, то есть тоже сравнительно недавно. Таким образом, все 4 исходных сорта, а именно чайно-гибридные Dame de Coeur, Matador и Rumba и полиантовый Orange Triumph содержат в своём генотипе многие задатки признаков и свойств мускусных роз при доминировании, в основном, признаков и свойств чайно-гибридных или полиантовых роз.

Природу обратных переходов в данном случае мы объясняем следующим образом. Как отмечалось выше, розам садовой группы флорибунда свойственны многие признаки и свойства, унаследованные от *R. moschata*. Однако, у перечисленных выше 4-х исходных чайно-гибридных и

полиантовых сортов фенотипическое проявление их не достигло ещё того оптимального уровня, при котором их можно было бы отнести к садовой группе флорибунда. Обычно дополнительное выщепление скрытых в генотипе рецессивных задатков, идущих от *R. moschata*, достигалось в результате скрещивания между собой форм, подобных указанным выше исходным сортам. Но тот же эффект мог быть достигнут и при некотором оптимальном подавлении вследствие мутаций доминантных задатков, унаследованных от чайно-гибридных и полиантовых предков, в результате чего возникшие спорты по внешним признакам и свойствам можно было уже отнести к флорибундам.

Известны 3 перехода из группы чайно-гибридных роз в ремонтантную группу (Рем; Hybrid Perpetual, HP): Mme. Caroline Testout (1890) → Admiral Dowey (1899); Captain Christy (1873) → Captain Christy blanc. (1902) и Captain Christy rose fonce (1898). Известен также один прямой переход из чайно-гибридной группы (HT) в группу, классифицированную как гибриды *R. foetida* (HFt), а именно Mme. Edouard Herriot (1913) → Andree Aubriot (1926). Замечательно, что исходные сорта Mme. Caroline Testout и Captain Christy созданы ещё в прошлом веке, до того, как в генофонд садовых роз были введены признаки вида *R. foetida persiana* (Lemaire) Rehder. У таких исходных сортов нельзя было ожидать, по нашему мнению, появления спортов, подобных гибридам указанного типа. Напротив, исходный сорт Mme. Edouard Herriot, согласно Саакову С.Г. [14], относится к пернеттианским розам (Перн; Pernetiana, Pern), происходящим от *R. foetida persiana*, поэтому появление у него спорта, причисленного к HFt, кажется нам закономерным явлением.

Здесь следует пояснить, однако, что в современной классификации садовых роз не делают уже различий между пернеттианскими, чайно-гибридными и современными чайно-гибридными розами, объединяя их в единую группу чайно-гибридных роз. Однако с точки зрения наших исследований такое деление групп весьма существенно. Кстати, в современной классификации не выделяют и гибридно-полиантовые розы, относя последние либо к полиантам, либо к флорибундам.

Напротив, если у первичных гибридов *R. foetida persiana* с садовыми розами преобладают признаки дикого вида, то их ослабление вследствие мутаций может привести к появлению спортов, которые можно отнести к более сложным по происхождению садовым группам. Видимо, так и образовался спорт Mrs. Haworth C.V., Climbing (1932), классифицированный как чайно-гибридный (точнее чайно-гибридный клайминг (Climbing Hybrid Tea, Cl.HT), возникший у исходного сорта Mrs. Haworth C.V. (1919), относящегося к HFt и имеющего, наверное, среди ближайших предков какую-либо чайно-гибридную розу.

Полиантовые розы (Пол) – это производные *R. chinensis* Jaquin и *R. multiflora* Thunberg, в которых оптимально (для указанной садовой группы) совмещены признаки и свойства этих видов. Но у их первичных гибридов обычно доминируют признаки и свойства *R. multiflora* (особенно плетистость и однократность цветения), и их обозначают, как гибриды последней (HMult). Подобно описанному выше примеру спортирования исходного сорта из группы HFt, в данном случае усиление влияния в потомстве *R. chinensis* и ослабление влияния *R. multiflora* может привести к обратному переходу типа HMult → Pol. В этом отношении замечателен сорт Echo (HMult, 1914), от которого отобрано сразу 4 полиантовых спорта: Eva Teschendorf (1923), Direktor Struve (1929), Klein Echo (1925) и Brilliant Echo (1927).

Известен также один обратный переход в группу HT из группы ремонтантных роз: Juliet (1910) → Juliet Staunton Clark (1933). Наше объяснение этого явления подобно объяснению обратных переходов в группу флорибунда. Среди признаков и свойств чайно-гибридных роз преобладают унаследованные от чайных роз (Ч; Tea, T), которые являются также и предками ремонтантных роз (см. схему происхождения садовых роз – рис. 1). Однако у ремонтантных роз превалируют признаки и свойства роз гальских (Галл; Gallica, G). Некоторое мутационное подавление у исходных ремонтантных сортов доминантных задатков гальских роз и проявление вследствие этого рецессивных задатков чайных роз может привести к усилению внешних признаков чайных роз и появлению вследствие этого чайно-гибридного спорта.

Кардинальным обратным переходом является переход из группы полиантовых роз сразу в наиболее эволюционно продвинутую группу грандифлора: Tammy (1972) → Song Bird (1978). Интересно это сопоставить с происхождением исходного сорта (рис.3). Сразу бросается в глаза, что оба его родителя относятся к флорибундам, от скрещивания которых с наибольшей вероятностью можно было бы ожидать появления гибрида, классифицирующегося как флорибунда или даже грандифлора. Однако, в данном конкретном сеянце комбинация фенотипических признаков оказалась соответствующей более простым по происхождению полиантовым розам. Очевидно, что оба родителя имели в генотипе рецессивные задатки, свойственные этой группе роз. Откуда взялись эти задатки, мы не знаем, так как многие близкие предки исходного сорта Tammy нам не известны. Так, в

литературе отсутствуют сведения о 3-х предках Tammy 2-го поколения из 4-х. Скорее всего, именно некоторые из этих предков относятся к полиантовым розам. Среди же известных предшественников к группе полиант принадлежит только предок 6-го поколения Orléans Rose (1909).

Как бы то ни было, схема происхождения полиантового сорта Tammy свидетельствует о значительном содержании в его генотипе рецессивных задатков теперь уже таких сложных по происхождению роз, как флорибунда. Например, среди известных предков первых 5-ти поколений флорибунд шесть, а одна роза – чайно-гибридная. Столь важный для садовых групп флорибунда и грандифлора предок, как мускусная роза Eva (1933), является предком 5-го поколения и принимает участие в происхождении исходного сорта Tammy как по материнской, так и по отцовской линиям. В связи с изложенным, очень вероятно, что усиление фенотипического проявления указанных задатков вследствие мутаций и привело к появлению спорта Song Bird, отнесённого к садовой группе грандифлора.

Среди сортов роз нами выявлены 2 плетистых мелкоцветковых (Плт; Rambler, R), в то время как исходные сорта были крупноцветковыми плетистыми (Кр. Плт; Large-flowered Climber, LCl). Группа плетистых крупноцветковых роз (LCl) более сложная по природе, чем группа плетистых роз (R), которая предшествует первой по происхождению. Здесь мы также встречаемся с прямыми переходами типа LCl → R. Укажем эти переходы, а также происхождение исходных сортов.

(*R. wichuraiana* Crepin x *R. setigera* Michaux) x red Hybrid Perpetual → American Pillar (LCl, 1902) → General Testard (R, 1918);

(*R. multiflora* Thunberg x *R. chinensis* Jaquin) x ? → Mrs. F.W. Flight (LCl. 1906) → Mrs. Gerard Leigh (R. 1913).

Происхождение исходных крупноцветковых сортов American Pillar и Mrs. F.W. Flight очень наглядно показывает, что у них в генотипе могут иметься рецессивные задатки мелкоцветковости, унаследованные ими от диких видов, соответственно, *R. wichuraiana* Crepin и *R. multiflora* Thunberg, которые вновь фенотипически проявились у сортов в процессе мутирования. Отобранные спорты General Testard и Mrs. Gerard Leigh можно классифицировать также как гибриды, соответственно, *R. wichuraiana* (H Wich) и *R. multiflora* (H Mult).

Хотя первые нуазетовые и чайные розы не происходят одна от другой, как следует из рис. 1, со временем нуазеты скрещивались как с чайными, так и с бурбонскими (Б; Bourbon, B) розами, так что можно говорить, например, о чайных нуазетах. Одной из них является сорт Marechal Niel (N, 1864). Действительно, хотя отцовский родитель его не известен, тем не менее, по материнской линии он имеет в 3-м поколении чайного предка, являющегося к тому же одной из самых первых чайных роз, интродуцированных в Европу, а именно Park's Yellow Tea-Scented China. От него к указанному исходному сорту ведёт цепочка Park's Yellow Tea-Scented China (Т, интродуцирован в 1824 г.) → Lamarque (N, 1830) → Cromatella (N, 1843) → Marechal Niel (N, 1864). Нами выявлен чайный спорт, полученный от Marechal Niel, а именно Weisse Marechal Niel (Т, 1896). Этот переход (N → Т) относится, таким образом, фактически также к прямым переходам, хотя из рис. 1 это не следует. Он также связан, видимо, с фенотипическим проявлением у исходного нуазетового сорта рецессивных задатков, свойственных чайным розам.

От исходного чайно-гибридного сорта Pease (1945) отобран миниатюрный (Мин; Miniature, Min) спорт Baby Pease (1962). Среди известных предков Pease миниатюрных (карликовых) роз нами не обнаружено, однако происхождение этого сорта по отцовской линии изучено плохо, так как в литературе не известны родители отцовского сорта McGredy (HT, 1927). Тем не менее, происхождение очень многих современных роз восходит к карликовой розе *R. chinensis minima* (Sims) Voss, и, видимо, поэтому известно немало рассмотренных нами ранее примеров [5] возникновения у них карликовых сортов. Очень возможно, что рецессивные гены, обуславливающие карликовость, были переданы рассматриваемому нами исходному сорту Pease по отцовской линии и фенотипически проявились при его мутировании, что и привело к появлению миниатюрного спорта Baby Pease. Итак, этот обнаруженный нами переход (HT → Min) также, возможно, относится к типу прямых переходов.

Последний же выявленный нами обратный переход связан со спортированием портландской розы (Порт; Portland Rose, P): Rose du Roi (P, 1815) → Panachee de Lyon (HP, 1895). Розы портландского типа входят в объединённую садовую группу галльских роз (G) и уже обладают свойством повторного цветения, которое является основным свойством ремонтантных роз (группа HP). Как видно из схемы происхождения садовых роз, признаки и свойства галльских роз преобладают в группе HP. Замечательно, что наряду с отбором от Rose du Roi спорта Panachee de Lyon, классифицированного как ремонтантный, она является и родителем первого сорта ремонтантных роз, полученного в результате скрещивания её, видимо, с какой-то бурбонской розой [13]. Таким образом по своим признакам и свойствам Rose du Roi очень близка к садовой группе ремонтантных роз. Неудивительно, что даже совсем небольшое их

(признаков) изменение вследствие мутаций, подавляющих признаки менее окультуренных галльских роз, могло привести к появлению спорта отнесённого к ремонтантной группе.

Остаётся рассмотреть два случая отбора так называемых моховых сортов (Mox; Moss, M) от центифольных исходных сортов (Цент; Centifolia, C). Как моховые, так и центифольные розы входят в объединённую группу галльских роз (G).

Rose de Meaux (C,1789) → Mossy Rose de Meaux (M, известен с 1801 г.); Unique Blanche (C,1775) → Unique Moss (M, 1844).

Моховые розы отличаются от всех остальных роз сложной структурой мохоподобных желез по всей наружной поверхности чашелистиков и верхней части цветоножки. Эти розы появились в результате почковых мутаций центифольных роз. Среди предков центифольных роз нет резко выраженной моховости, хотя в некоторой степени этот признак присущ и другим представителям *R. gallica* L., а также *R. moschata*, да и других видов. Только эти 2 из рассмотренных здесь мутаций мы не можем связать с возможным проявлением рецессивных задатков, имеющих уже в генотипе исходных форм.

Заключение

В результате теоретического изучения мирового сортимента садовых роз выявлено 38 сортов-спортов, возникших в результате отбора естественных почковых мутаций, которые отнесены оригинаторами не к той садовой группе, к которой принадлежат исходные формы, а к какой-либо другой. Анализ происхождения садовых групп, к которым относятся исходные формы, позволил предположить, что указанные спорты возникли в результате дополнительного проявления у исходных форм вследствие мутаций потенциальных задатков признаков и свойств, присущих садовой группе, к которой отнесён новый сорт-спорт, и содержащихся уже в генотипе исходных форм. Тем самым под новым углом зрения ещё раз подтверждена разрабатываемая нами концепция, согласно которой мутационная изменчивость признаков и свойств садовых роз и, видимо, других вегетативно размножаемых высоко гетерозиготных культур, связана, главным образом, с проявлением у них вследствие мутаций потенциальных возможностей, имеющих уже в генотипе исходных форм.

Список литературы

1. Зыков К.И. Спонтанная мутационная изменчивость количественной выраженности некоторых признаков садовых роз // Цитология и генетика. – 2002. – Т. 36. – № 4. – С. 37-48.
2. Зыков К.И., Клименко З.К. Изменение окраски цветков у мутантов садовых роз // Радиобиология. – 1983. – Т. 23. – № 4. – С. 553-558.
3. Зыков К.И., Клименко З.К. Мутагенез розы садовой // Цитогенетические и эмбриологические исследования многолетних растений. Сб. науч. трудов Никит. ботан. сада. – 1983. – Т. 91. – С. 114-123.
4. Зыков К.И., Клименко З.К., Семина С.Н. Поражаемость грибными болезнями мутантных форм роз // Бюл. Главн. ботан. сада. – 1995. – Вып. 172. – С. 111-116.
5. Зыков К.И., Клименко З.К. Мутационная изменчивость некоторых качественных признаков садовых роз // Известия Российской АН. Сер. биол. – 1999. – № 3. – С. 282-289.
6. Зыков К.И. Изменчивость окраски цветков у спонтанных мутантов садовых роз // Известия Российской АН. Сер. биол. – 2000. – № 5. – С. 553-562.
7. Зыков К.И., Клименко З.К. Обильно цветущие и бесшипные спонтанные мутанты садовых роз // Физиологические и эмбриологические исследования высших растений. Сб. науч. трудов Никит. ботан. сада. – 2005. – Т. 125. – С. 122-130.
8. Зыков К.И., Клименко З.К., Глазурина А.Н., Бескаравайная М.А., Чемарин Н.Г. Методические рекомендации по применению гамма-радиации в селекции декоративных растений. – Ялта: ГНБС, 1981. – 40с.
9. Сааков С.Г. Происхождение садовых роз и направление работ в селекции их. Комаровские чтения XVIII. – Москва-Ленинград: Наука, 1965. – 24 с.
10. Сааков С.Г. Сортообразование у роз путём почковых мутаций // Формообразование и селекция декоративных растений / Под ред. Аврорина Н.А. – Ленинград: Наука, 1969. – С. 69-103.
11. Jäger A. Rosenlexikon. – Leipzig-Antiquarität der DDR, 1960. – 768 S.
12. Modern roses 7 / Preface by R.C. Allen. – Harrisburg, Pennsylvania: The McFarland Company, 1969. – 172 p.
13. Modern roses 9 / Edited by P.A. Haring. – Shreveport, Louisiana: The American Rose Society, 1986. – 402 p.
14. Schadlak Ichann. Rosa moschata – ihre Bedeutung für die Zuchtung der Gegenwart // Der Deutsche Gartebau. – 1995. – № 7. – S.191.