

Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

## Значение анатомического строения листа в селекции сиреней

Л.М. Пшенникова

Ботанический сад-институт Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток, Россия  
✉ pshennikova1@yandex.ru

**Аннотация.** Сорты сирени обыкновенной (*Syringa vulgaris*) на юге российского Дальнего Востока не всегда зимостойки, повреждаются грибными болезнями, что связано с избыточной влажностью климата. Перспективным направлением отечественной селекции сиреней является создание нового селекционного материала с использованием генофонда *Syringa oblata* и ее гибридов для введения в культурные сорта ценных адаптивных признаков. Целью работы было выявление анатомических особенностей листьев видов и сортов рода *Syringa*, устойчивых и восприимчивых к возбудителю бурой листовой пятнистости *Pseudocercospora lilacis*. Исследования проведены на коллекционном материале открытого грунта Ботанического сада-института ДВО РАН. Проанализировано анатомическое строение листа двух видов *Syringa*, различающихся по устойчивости к *P. lilacis* в муссонном климате Дальнего Востока: устойчивого *S. oblata* и слабоустойчивого *S. vulgaris*, а также гибридных сортов, полученных на их основе. Различия между видами, подвидами и сортами носят количественный характер: число рядов губчатой паренхимы, высота клеток первого ряда палисадной паренхимы, высота клеток верхней и нижней эпидермы, толщина палисадного и губчатого слоя. Устойчивые и малоустойчивые к *P. lilacis* межвидовые гибриды преимущественно сохраняют анатомическое строение листа материнского растения. Одним из определяющих признаков устойчивости гибридных сортов сиреней является повышенное количество рядов губчатой паренхимы листовой пластинки – признак, передающийся от *S. oblata* по материнской линии. Создание устойчивых к грибным заболеваниям сортов сиреней целесообразно проводить путем скрещивания видов *S. oblata* и *S. vulgaris* или их сортов, используя в качестве материнского растения один из подвидов *S. oblata*. В ходе исследования анатомии листа установлено, что губчатая ткань из четырех рядов коррелирует с устойчивостью сиреней из подсекции *Euvulgaris* Schneid. к *P. lilacis* на юге Приморского края. Этот признак листа *S. oblata* передается по наследству по материнской линии.  
Ключевые слова: *Syringa oblata*; *Syringa vulgaris*; *Pseudocercospora lilacis*; анатомическое строение листа; адаптация; межвидовая гибридизация.

**Для цитирования:** Пшенникова Л.М. Значение анатомического строения листа в селекции сиреней. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(5):534-542. DOI 10.18699/VJ21.060

## The implication of leaf anatomical structure for the selective breeding of lilacs

L.M. Pshennikova

Botanical Garden-Institute of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia  
✉ pshennikova1@yandex.ru

**Abstract.** The cultivars of the common lilac (*Syringa vulgaris*) grown in the south of the Russian Far East are not always winter-hardy and are often damaged by fungal diseases due to a very humid climate. A promising trend in the selective breeding of lilacs in Russia is the creation of new breeding material based on the gene pool of the broadleaf lilac (*S. oblata*) and its hybrids in order to introduce valuable adaptive traits into cultivars. The present work aimed to identify the traits of leaf anatomy in species and cultivars of *Syringa* resistant and susceptible to *Pseudocercospora lilacis*, the causative agent of brown leaf spot disease. The study was carried out on the living collection of the Botanical Garden-Institute, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences (Vladivostok). The leaf anatomical structure of two *Syringa* species showing different degrees of resistance to *P. lilacis* in the monsoon climate of the Far East (resistant *S. oblata* and weakly resistant *S. vulgaris*, and also their hybrid cultivars) has been analyzed. The differences between species, subspecies, and cultivars are quantitative: they differ in the number of spongy mesophyll layers, the cell height in the first layer of palisade mesophyll, the cell height in the upper and lower epidermises, and the thickness of both mesophylls. The interspecific hybrids resistant or weakly resistant to *P. lilacis* (brown leaf spot disease) mainly retain the leaf anatomy structure of the maternal plant. One of the traits determining the resistance of hybrid lilac cultivars is an increased number of spongy mesophyll layers in the leaf blade. The study of leaf anatomy has shown that the four-layered spongy mesophyll leaf parenchyma correlates with the resistance of lilacs from the subsection *Euvulgaris* to *P. lilacis*. In *S. oblata*, this trait is inherited down the maternal line. To establish lilac cultivars resistant to fungal diseases, it is advisable to cross the two species (*S. oblata* and *S. vulgaris*) or their cultivars using one of *S. oblata* subspecies as a maternal plant.

Key words: *Syringa oblata*; *Syringa vulgaris*; *Pseudocercospora lilacis*; leaf anatomical structure; adaptation; interspecific hybridization.

**For citation:** Pshennikova L.M. The implication of leaf anatomical structure for the selective breeding of lilacs. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(5):534-542. DOI 10.18699/VJ21.060

## Введение

Использование новых, устойчивых к патогенной биоте сортов позволяет решать проблемы не только хозяйственного, но и экологического значения. Виды и сорта сирени издавна признаны ценными декоративными культурами. Однако природно-климатические условия Владивостока и его пригорода весьма своеобразны (Агроклиматические ресурсы..., 1973) и являются серьезным препятствием при выращивании инорайонных деревьев и кустарников. Данное исследование предпринято для дополнения представлений о путях адаптации растений к особенностям климата юга российского Дальнего Востока, а именно для раскрытия механизмов защиты некоторых сортов из подсемейства *Euvulgaris* Schneid. рода *Syringa* L. от неблагоприятных биотических факторов среды. Известен ряд публикаций, выясняющих видовой состав патогенной биоты рода *Syringa* в различных ботанических учреждениях (Хомяков, Терещенко, 2000; Томошевич, Воробьева, 2010; Павленкова, 2018; Полякова, 2018; Червякова, Келдыш, 2018). Работ, анализирующих причины устойчивости или восприимчивости сиреней к грибным заболеваниям, нами не найдено. Также нет современных данных о механизме устойчивости сиреней к грибным заболеваниям.

Согласно нашим наблюдениям (Пшенникова, 2007, 2018), наиболее устойчивыми сортами на юге Приморского края являются сирени из садовой группы *Hyacinthiflora*, которые получены в результате межвидовой гибридизации двух свободно скрещивающихся между собой видов *S. oblata* и *S. vulgaris*. Внутри этой группы есть сорта, которые различаются степенью восприимчивости к патогенным грибам.

*Syringa oblata* Lindl. (сирень широколистная) – интродуцент для Приморского края. Введен в культуру в начале XX в. из Китая С.И. Еловицким (Василук и др., 1987). В естественных условиях встречается в северной части Северо-Восточного Китая (Сааков, 1960; Mei-chen et al., 1996). В настоящее время часто используется в озеленении Владивостока и в населенных пунктах Приморского края. Этот вид устойчив не только к зимним условиям региона, но и к вредителям и грибным заболеваниям и, по-видимому, имеет иммунитет, выработанный в процессе эволюции в сходных климатических условиях Китая. Такой устойчивостью обладают и некоторые межвидовые гибриды (Пшенникова, 2007, 2018).

*Syringa vulgaris* L. (сирень обыкновенная) – близкий вид к *S. oblata*. В Приморский край завезен переселенцами, вероятно, из Черниговской области в середине XX в. (Василук и др., 1987). Зимостоек в условиях Приморского края. Континентальный климат естественных мест обитания (Балканский полуостров, меловые склоны) выработал у сирени обыкновенной высокую засухоустойчивость и устойчивость к резким перепадам температур. Однако это не способствовало формированию механизмов защиты к условиям повышенной влажности, характерным для южной части Приморского края, что является одной из причин значительного поражения вида и его сортов патогенными грибами. Серьезный вред причиняет сирени бурая пятнистость *Pseudocercospora lilacis* (Desm.) Deighton. (Бункина и др., 1971), которая вызывает потерю декоративности куста и преждевременное опадение листьев.

Особенности анатомического строения листа у устойчивых к патогенам видов и сортов относят к факторам первичных барьеров или пассивного иммунитета (Вавилов, 1964; Шкалик и др., 2005; Плотникова, 2007; Шестакова, 2010, 2013). Признаки листа (опущение, толстый кутикулярный слой, толстая эпидерма, анатомические особенности мезофилла) оказывают существенное влияние на иммунитет растения (Фурст, 1968; Паутов и др., 2002; Соколова, 2010; Мотылева, Джигадло, 2012). Литературные данные об особенностях строения листового аппарата гибридных сортов декоративных древесных растений датированы 70–80-ми гг. прошлого века (Еремин, Новикова, 1976; Новикова, 1976, 1982; Фам ван Нанг, 1976; Туровский и др., 1978; Быкова, 1979).

Целью настоящей работы было выявление особенностей анатомического строения листовой пластинки видов и сортов рода *Syringa*, полученных на основе *S. oblata* и *S. vulgaris*, характеризующихся разной степенью устойчивости к *Pseudocercospora lilacis*.

## Материал и методы

Объектами исследования стали 22 представителя подсемейства *Euvulgaris* рода *Syringa* L. (табл. 1) из коллекции открытого грунта Ботанического сада-института ДВО РАН (БСИ ДВО РАН), расположенного в прибрежной зоне юга Приморского края. Отбор материала проводили в 2016–2019 гг.

Степень устойчивости видов и сортов сирени к *P. lilacis* определяли по 5-балльной шкале для декоративных культур (Тамберг, Ульянова, 1969), адаптированной нами для рода *Syringa* (см. табл. 2): 1 – заболевание отсутствует или поражено до 10 % листовой поверхности растения; 2 – поражено до 25 % листовой поверхности; 3 – поражено 50 % листовой поверхности; 4 – поражено 75 % листовой поверхности; 5 – поражено выше 75 % листовой поверхности растения.

Для анализа мезофилла использовали по пять листовых пластинок. Брели третий от основания побега полностью сформированный лист с южной экспозиции кроны. Листья фиксировали в 70%-м этаноле. Поперечные срезы изготавливали на микротоме с вибрирующим лезвием HM 650V в средней части листовой пластинки между центральной жилкой и краем листа, окрашивали раствором сафранина и заключали в смесь глицерин-желатина. Срезы анализировали на микроскопе AxioPlan 2 (Carl Zeiss, Германия) с помощью программы AxioVision 4. Полученные данные обрабатывали в программе Excel.

Изучали анатомические признаки листа: толщину листа, высоту верхней и нижней эпидермы, толщину палисадной паренхимы, толщину губчатой паренхимы, число рядов губчатой и палисадной паренхимы, размеры клеток первых двух рядов палисадной паренхимы у гибридных сортов (рис. 1). Исследования проводили в ЦКП «Микротехническая лаборатория» БСИ ДВО РАН и УНУ «Биоресурсная коллекция».

Статистический анализ выполняли в программе STATISTICA 6.0. Подчинение данных закону нормального распределения проверяли W-тестом Шапиро–Уилка (Shapiro, Wilk, 1965). Для поиска статистической зависимости между переменными был проведен корреляцион-

Таблица 1. Объекты исследования

№	Вид/подвид/разновидность/сорт (автор)	Родители сорта	Год создания сорта
1	<i>S. vulgaris</i> L.	–	–
2	<i>S. oblata</i> subsp. <i>oblata</i> Lindl.	–	–
3	<i>S. oblata</i> subsp. <i>dilatata</i> (Nakai) P.S. Green et M.C. Chang	–	–
4	<i>S. oblata</i> var. <i>alba</i> Rehder	–	–
5	<i>S. oblata</i> 'Wan Hua Zi' (Zang et Fan)	<i>S. oblata</i> × ?	1984
6	'Xiang Xue' (Zang et Fan)	<i>S. oblata</i> × <i>S. vulgaris</i> 'Alba plena'	1984
7	'Luo Lan Zi' (Zang et Fan)	<i>S. oblata</i> × <i>S. vulgaris</i> 'Alba plena'	1962
8	'Maiden's Blush' (Skinner)	<i>S. oblata</i> subsp. <i>dilatata</i> × <i>S. vulgaris</i>	1966
9	'Олимпиада Колесникова' (Колесников)	'Тамара Колесникова' × 'Berryer'	1941
10	'Вечерний Владивосток' (Пшенникова)	<i>S. oblata</i> subsp. <i>oblata</i> × <i>S. vulgaris</i>	2007
11	'Неизвестный Солдат' (Пшенникова)	<i>S. vulgaris</i> 'Богдан Хмельницкий' × <i>S. oblata</i> subsp. <i>oblata</i>	2017
12	'Незнакомка' (Пшенникова)	<i>S. oblata</i> subsp. <i>oblata</i> × <i>S. vulgaris</i>	2008
13	'Богдан Хмельницкий' (Рубцов, Жоголева, Ляпунова)	<i>S. vulgaris</i> × ?	1954
14	'Capitaine Baltet' (Lemoine)	<i>S. vulgaris</i> × ?	1919
15	'Charles Joly' (Lemoine)	<i>S. vulgaris</i> × ?	1896
16	'Mme Florent Stepman' (Stepman-Demessemaeker)	<i>S. vulgaris</i> × ?	1908
17	'Romance' (Havemeyer et Eaton)	<i>S. vulgaris</i> × ?	1954
18	'Buffon' (Lemoine)	<i>S.</i> × <i>hyacinthiflora</i>	1921
19	'Esther Staley' (Clarke)	<i>S.</i> × <i>hyacinthiflora</i>	1948
20	'Pocahontas' (Skinner)	<i>S.</i> × <i>hyacinthiflora</i>	1935
21	'Tom Taylor' (Skinner)	<i>S.</i> × <i>hyacinthiflora</i>	1962
22	'Дальневосточница' (Пшенникова)	'Олимпиада Колесникова' × ?	2018

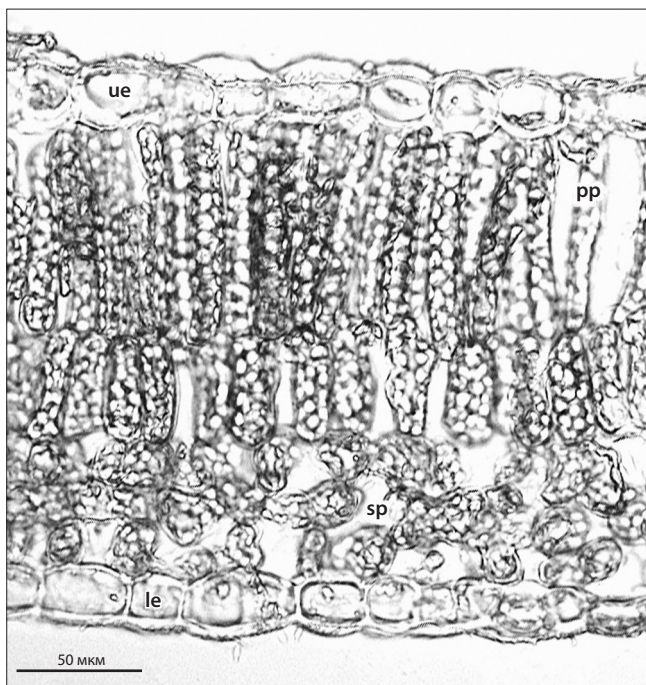


Рис. 1. Поперечный срез листа сирени сорта 'Неизвестный Солдат': ue – верхняя эпидерма; pp – палисадная паренхима; sp – губчатая паренхима; le – нижняя эпидерма.

ный анализ с использованием рангового коэффициента корреляции Спирмена (Fieller et al., 1957). В качестве независимых переменных были взяты линейные измерения тканей листовой пластинки. Степень устойчивости растений к *P. lilacis* определяли как зависимую переменную. По результату W-теста анализируемое распределение данных отличалось от нормального ( $p$ -value < 0.05). Для каждого представителя измерения проводили при 20–30 повторностях. Общее число наблюдений составило 454.

### Результаты и обсуждение

Многолетние наблюдения за видами и сортами *Syringa* в БСИ ДВО РАН позволили распределить их по степени устойчивости листьев к *Pseudocercospora lilacis* (табл. 2).

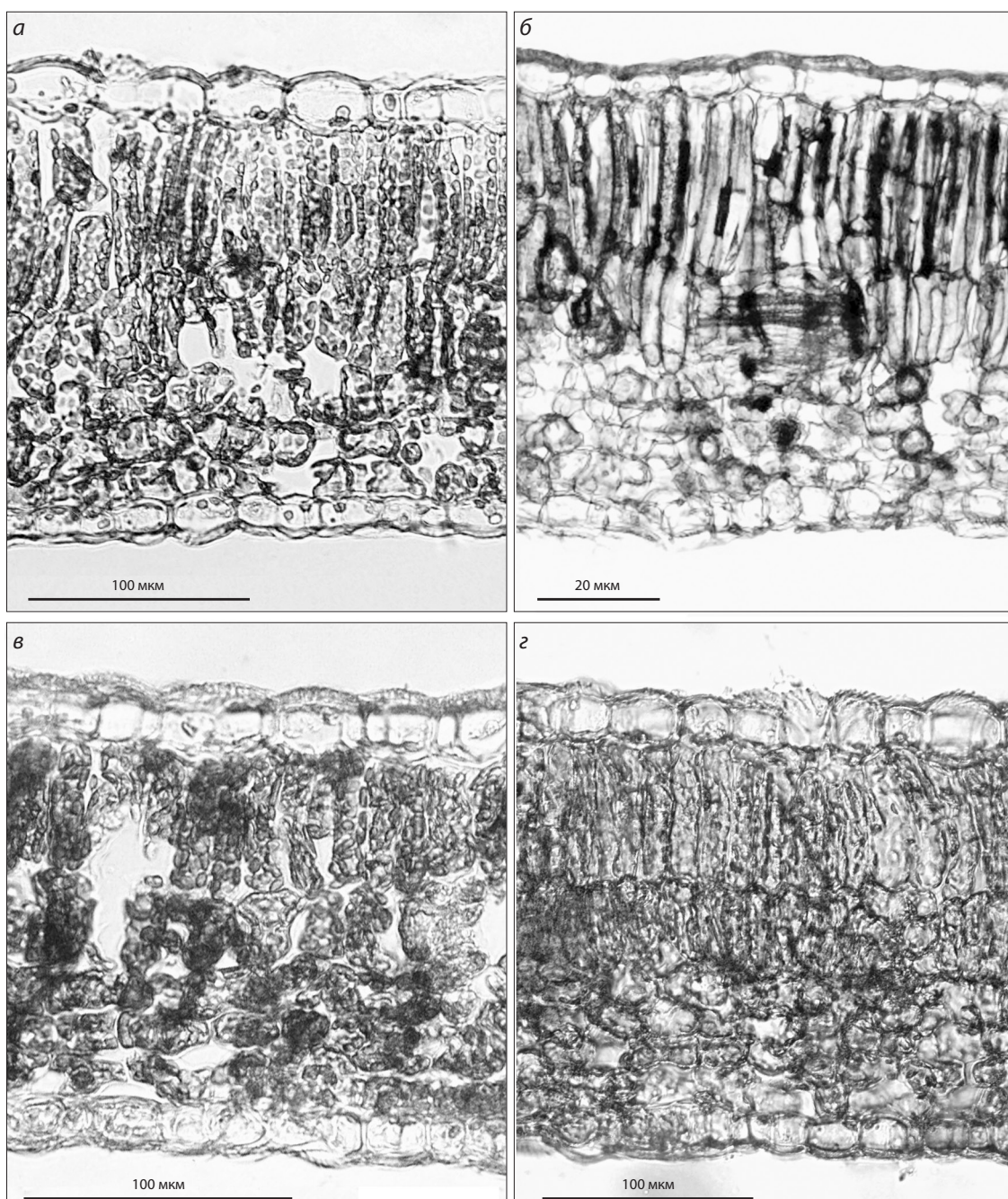
По анатомическим признакам листа среди рассматриваемых видов и сортов *Syringa* также выявлено несколько групп. В первую группу вошли два подвида *S. oblata* и их гибридные сорта (см. табл. 2). Подвиды *S. oblata* различаются формой и размерами листовой пластинки. Изучение анатомии листа *S. oblata* и *S. vulgaris* позволило установить отличительные признаки этих видов (рис. 2, табл. 3).

Согласно полученным данным, *S. oblata*, устойчивый к *P. lilacis*, в отличие от неустойчивого *S. vulgaris*, характеризуется увеличенным числом рядов губчатой паренхимы. Подвиды *S. oblata* отличаются толщиной листовой пластинки, высотой клеток палисадной паренхимы.



**Таблица 2.** Распределение видов и сортов сиреней на группы по степени их устойчивости к *Pseudocercospora lilacis*

Группа	Степень устойчивости	Вид/подвид/разновидность/сорт
1	Заболевание отсутствует или поражено до 10 % листовой поверхности растений	<i>S. oblata</i> subsp. <i>oblata</i> , <i>S. oblata</i> subsp. <i>dilatata</i> , <i>S. oblata</i> var. <i>alba</i> , 'Wan Hua Zi', 'Xiang Xue', 'Luo Lan Zi', 'Tom Tayler', 'Pocahontas', 'Maiden's Blush', 'Вечерний Владивосток', 'Дальневосточница', 'Незнакомка', 'Неизвестный Солдат'
2	Поражено до 25 % листовой поверхности	'Олимпиада Колесникова', 'Buffon'
3	Поражено 50 % листовой поверхности	'Богдан Хмельницкий'
4	Поражено до 75 % листовой поверхности	'Romance'
5	Поражено свыше 75 % листовой поверхности	<i>S. vulgaris</i> , 'Capitaine Baltet', 'Charles Joly', 'Mme Florent Stepman', 'Esther Staley'

**Рис. 2.** Поперечный срез листа сиреней:

*a* – *S. vulgaris*; *б* – *S. oblata* subsp. *oblata*; *в* – *S. oblata* subsp. *dilatata*; *з* – *S. oblata* var. *alba*.

**Таблица 3.** Характеристика поперечных срезов листа видов рода *Syringa*

Таксон	Высота эпидермы, мкм		Палисадная паренхима				Губчатая паренхима		Толщина листа, мкм
	верхней	нижней	Толщина, мкм	Число рядов	Высота клеток, мкм		Число рядов	Толщина, мкм	
					1-й ряд	2-й ряд			
<i>S. oblata</i> subsp. <i>oblata</i>	24.9±0.7	19.8±0.6	209.9±5.0	2 (3)	140.5±1.0	64.7±1.3	4 (5)	88.6±2.4	351.8±3.0
<i>S. oblata</i> subsp. <i>dilatata</i>	26.1±0.6	17.9±0.5	80.4±2.2	2	46.6±1.3	38.4±1.5	3–4	50.9±1.4	183.7±2.8
<i>S. oblata</i> var. <i>alba</i>	26.3±0.7	18.3±0.5	103.6±1.2	2	63.5±0.8	41.7±0.7	4 (5)	61.9±0.9	212.8±1.3
<i>S. vulgaris</i>	26.8±0.9	18.6±0.7	110.1±5.8	2 (3)	69.5±1.9	44.3±1.0	3	55.4±1.5	219.6±1.9

**Таблица 4.** Характеристика поперечных срезов листьев сортов *S. oblata*

Сорт	Высота эпидермы, мкм		Палисадная паренхима				Губчатая паренхима		Толщина листа, мкм
	верхней	нижней	Толщина, мкм	Число рядов	Высота клеток, мкм		Число рядов	Толщина, мкм	
					1-й ряд	2-й ряд			
'Вечерний Владивосток'	24.9±0.9	18.2±0.5	233.6±3.3	2 (3)	142.6±9.1	70.2±2.4	4 (5)	102.2±4.1	391.7±3.9
'Незнакомка'	19.2±0.6	16.7±0.4	144.8±2.5	2 (3)	92.7±1.8	51.3±1.4	4	79.6±2.1	262.0±3.5
'Luo Lan Zi'	34.8±1.0	20.7±0.5	141.6±3.6	2	88.8±4.8	44.9±0.9	4 (3)	49.5±1.6	245.9±1.9
'Maiden's Blush'	29.6±0.9	19.5±0.5	120.3±1.5	2	77.4±1.1	42.8±0.8	4 (3)	58.5±1.1	225.8±1.8
'Xiang Xue'	22.9±0.5	20.7±0.6	88.8±1.2	2	50.8±0.9	39.4±0.8	4 (3)	61.2±1.3	192.4±1.7
'Wan Hua Zi'	23.9±0.7	19.9±0.7	188.8±3.1	2 (3)	115.4±2.0	55.1±0.9	4	84.9±1.9	312.8±3.2

У *S. oblata* subsp. *oblata* верхний ряд клеток палисадной паренхимы почти в 2 раза больше высоты клеток второго ряда. Выявленная особенность может быть систематическим признаком типового подвида на анатомическом уровне. У *S. oblata* subsp. *dilatata* высота рядов палисадной паренхимы либо одинаковая, либо первый ряд немного превышает по высоте второй ряд, примерно в 1.2 раза (см. рис. 2, в). Этот подвид имеет такие же крупные клетки верхней эпидермы, как и *S. vulgaris*.

Выявлено, что толщина эпидермы листа и толщина мезофилла у исследованных видов не связаны с устойчивостью к *P. lilacis* (см. табл. 3). Например, высота клеток верхней эпидермы у слабоустойчивого *S. vulgaris* больше, чем у иммунного *S. oblata* subsp. *oblata*, или соотношение первого и второго рядов палисадной ткани у *S. vulgaris* такое же, как и у устойчивого к грибному патогену *S. oblata* subsp. *dilatata*. Число рядов палисадной ткани не является постоянным признаком у этих видов и варьирует от двух до трех. *S. oblata* subsp. *dilatata* имеет анатомические признаки листа, близкие к *S. vulgaris* и *S. oblata* subsp. *oblata*.

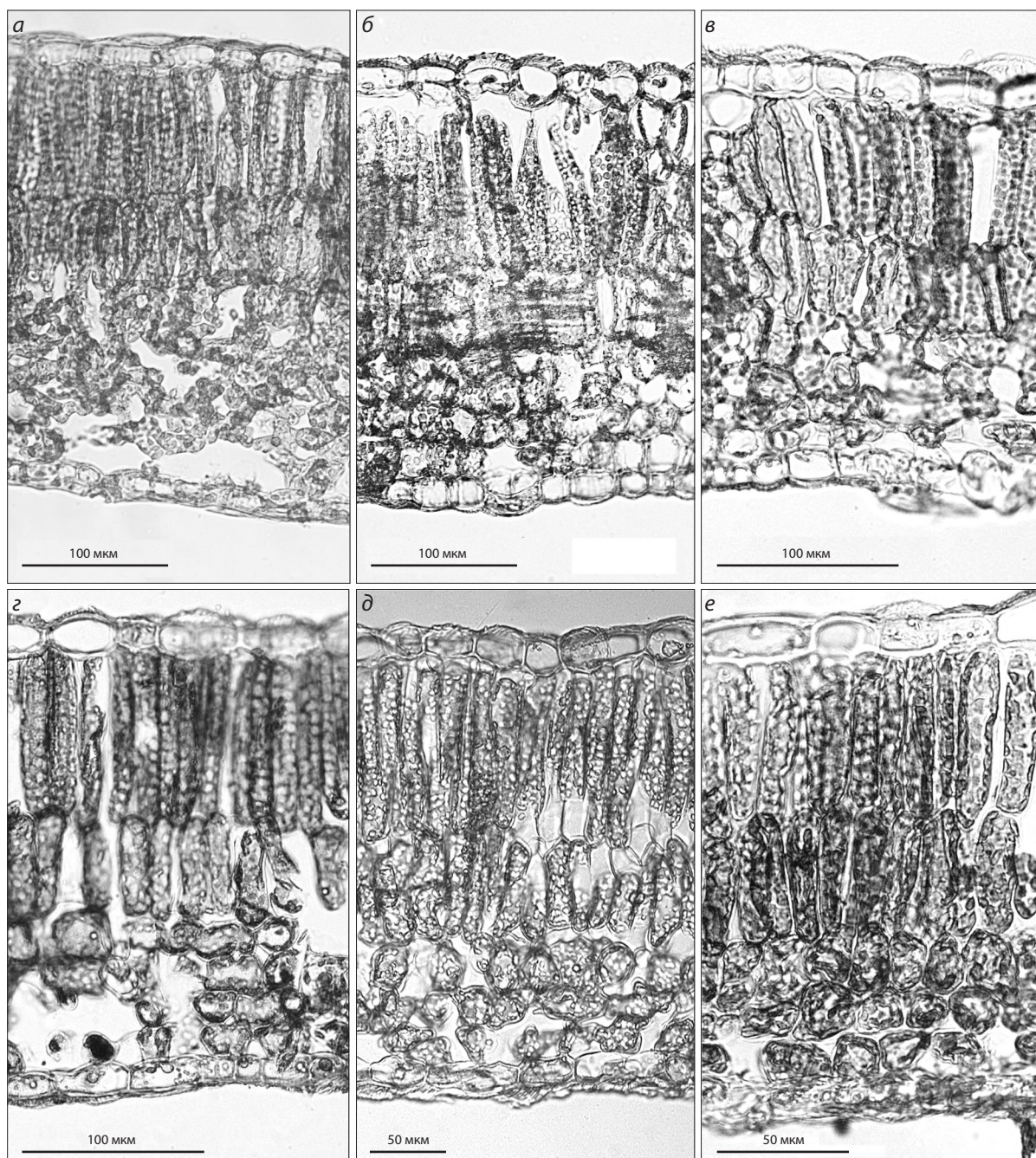
Первая группа сиреней включает также сорта, полученные в результате гибридизации *S. oblata* × *S. vulgaris*. Сорта 'Вечерний Владивосток', 'Незнакомка', 'Luo Lan Zi' и 'Wan Hua Zi' устойчивы к *P. lilacis*; повторяют особенности строения *S. oblata* subsp. *oblata*: одинаковое число рядов палисадной и губчатой паренхимы (табл. 4, рис. 3, а–г). Установлено, что сорта *S. oblata* отличаются высотой верхней и нижней эпидермы, толщиной палисадной и губчатой паренхимы, толщиной листа. Для устойчивых сортов характерно увеличенное число рядов губчатой паренхимы – четыре или более.

Сорта *S. oblata* 'Xiang Xue' и 'Maiden's Blush' тоже устойчивы к *P. lilacis*, а их анатомическое строение листа характерно для *S. oblata* subsp. *dilatata*. Губчатая паренхима преимущественно четырехрядная, иногда наблюдаются три ряда.

Установлено, что менее устойчивыми к *P. lilacis* являются сорта, которые получены на основе сортов *S. vulgaris* ('Capitaine Baltet', 'Charles Joly', 'Mme Florent Stepmann', 'Romance', 'Богдан Хмельницкий') (см. табл. 2, группы 3–5). Листья средней толщины, палисадная ткань двухрядная, а губчатая – трехрядная. У сорта 'Богдан Хмельницкий' губчатая паренхима иногда состоит из четырех рядов клеток (см. рис. 3, е). Возможно, это связано с тем, что при создании родительских сортов 'Богдан Хмельницкий' использовали вид *S. oblata*. В сравнении с другими сортами *S. vulgaris* 'Богдан Хмельницкий' более устойчив к грибному патогену. Сорта различаются высотой клеток верхней и нижней эпидермы, толщиной палисадной и губчатой паренхимы. Строение листа характерно для *S. vulgaris* (табл. 5).

Отдельную группу можно выделить сорта, известные под названием *Hyacinthiflora* (гиацинтовые сирени): 'Олимпиада Колесникова', 'Дальневосточница', 'Неизвестный Солдат', 'Buffon', 'Esther Staley' и др., для большинства из которых материнские и отцовские растения неизвестны (см. табл. 1). Эти растения различаются по анатомическому строению листа (табл. 6) и по устойчивости к *P. lilacis*. Сорт 'Олимпиада Колесникова' в отечественной литературе относят к группе *S. vulgaris* (Рубцов и др., 1980; Окунева и др., 2008); в его создании участвовал сорт 'Berryer' (*S. oblata* × *S. vulgaris*). У 'Олимпиады Колесни-





**Рис. 3.** Поперечный срез листа сиреней:

а – сорт 'Вечерний Владивосток'; б – 'Wan Hua Zi'; в – 'Maiden's Blush'; з – 'Незнакомка'; д – 'Олимпиада Колесникова'; е – сорт 'Богдан Хмельницкий'.

**Таблица 5.** Характеристика поперечных срезов листьев сортов *S. vulgaris*

Сорт	Высота эпидермы, мкм		Палисадная паренхима		Губчатая паренхима		Толщина листа, мкм
	верхней	нижней	Толщина, мкм	Число рядов	Толщина, мкм	Число рядов	
'Capitaine Baltet'	29.4±0.9	20.6±0.5	150.4±3.5	2	66.7±2.7	3	257.9±2.8
'Charles Joly'	25.0±0.9	20.8±0.9	133.7±3.1	2	74.9±1.8	3	255.3±3.5
'Mme Florent Stepman'	28.9±0.9	20.5±0.5	108.5±1.3	2	68.5±0.9	3	221.9±1.0
'Romance'	19.9±0.6	13.1±0.6	105.4±5.9	2	52.6±1.4	3	200.9±4.1
'Богдан Хмельницкий'	21.1±0.5	17.8±0.5	113.6±1.2	2	55.7±1.6	3 (4)	204.7±2.1

**Таблица 6.** Характеристика поперечных срезов листьев сиреней группы *Hyacinthiflora*

Сорт	Высота эпидермы, мкм		Палисадная паренхима		Губчатая паренхима		Толщина листа, мкм
	верхней	нижней	Толщина, мкм	Число рядов	Толщина, мкм	Число рядов	
'Buffon'	21.8±0.6	16.4±0.6	126.5±2.7	2 (3)	58.9±2.13	3 (4)	226.5±1.84
'Esther Staley'	25.5±0.8	18.9±0.7	148.3±2.7	2 (3)	69.4±1.5	3 (4)	248.9±5.3
'Pocahontas'	25.3±0.5	16.7±0.4	89.8±1.5	2	51.2±1.1	3–4	192.02±1.8
'Tom Tayler'	28.3±0.8	22.2±0.5	133.1±1.9	2 (3)	57.8±1.8	4 (3)	235.2±1.7
'Олимпиада Колесникова'	31.4±1.4	22.6±0.6	163.2±1.9	2	93.8±2.5	3 (4)	301.2±3.8
'Дальневосточница'	24.9±1.0	18.1±0.8	154.1±3.4	2	67.9±1.8	4	270.7±5.9
'Неизвестный Солдат'	28.3±0.8	22.2±0.5	133.1±1.9	2 (3)	57.8±1.8	3 (4)	235.2±1.7

**Таблица 7.** Результаты расчета коэффициента корреляции Спирмена между признаками листа и устойчивостью к *Pseudocercospora lilacis*

Признак листа сирени	N	R	t	p-value
Верхняя эпидерма	454	0.013074	0.2780	0.781154
Нижняя эпидерма	454	-0.019263	-0.4096	0.682290
Толщина палисадной паренхимы	454	-0.091657	-1.9569	0.050975
Число рядов палисадной паренхимы	454	-0.029622	-0.6301	0.528974
Число рядов губчатой паренхимы	454	-0.555699	-14.2104	0.000001
Толщина губчатой паренхимы	454	-0.028454	-0.6052	0.545361
Толщина листа	454	-0.076463	-1.6304	0.103712

Примечание. N – число наблюдений; R – коэффициент корреляции Спирмена; t – значение критерия Стьюдента для числа степеней свободы  $n-2$ ; p-value – вероятность ошибки для нулевой гипотезы об отсутствии связи между признаками.

кова' мезофилл пяти-шестирядный, состоит из двух рядов палисадной и трех-четырех рядов губчатой паренхимы; по степени устойчивости к *P. lilacis* сорт относится ко второй группе (см. табл. 2). Сорт американской селекции 'Esther Staley' (родители неизвестны) неустойчив к *P. lilacis*. По-видимому, 'Esther Staley' выведен на основе *S. vulgaris*. Строение мезофилла сорта 'Неизвестный Солдат' аналогично предыдущему, однако он оказался устойчив к *P. lilacis*. Некоторые сорта этой группы ('Дальневосточница', 'Tom Tayler', 'Pocahontas') устойчивы к *P. lilacis* и имеют преимущественно четырехрядную губчатую паренхиму. Вероятно, устойчивость представителей группы *Hyacinthiflora* связана с количеством генетического материала, полученного от родителей. Четырехрядная губчатая паренхима не является признаком пассивного иммунитета, но может служить маркером наличия генетического материала *S. oblata* в гибриде.

Статистический анализ показал взаимосвязь между числом рядов губчатой паренхимы и степенью устойчивости растений к *P. lilacis* (табл. 7) ( $p$ -value < 0.001).

Установлено, что чем больше рядов губчатой паренхимы, тем выше степень устойчивости к *P. lilacis* (см. табл. 2). Между другими признаками листа и степенью устойчивости к *P. lilacis* корреляционной зависимости не обнаружено.

Неустойчивые к *P. lilacis* сорта имеют лист, по анатомическому строению сходный с *S. vulgaris*. Таким образом,

показатель числа рядов губчатой паренхимы может быть использован для прогноза устойчивости новых сортов сирени в условиях юга Приморского края.

Согласно нашим данным, особенностью строения мезофилла *S. oblata* и всех устойчивых к *P. lilacis* сортов является четырехрядная губчатая паренхима. У сортов подвиды *S. oblata* subsp. *oblata* сохраняется также соотношение высоты первого и второго рядов палисадной паренхимы. Увеличенное число рядов губчатой паренхимы (четыре и более) коррелирует (см. табл. 7) с устойчивостью сортов к грибному заболеванию. С другой стороны, гибриды *S. vulgaris* × *S. oblata*, у которых иногда встречается четырехрядная губчатая паренхима, могут быть как устойчивыми, так и неустойчивыми к *P. lilacis*. Наши выводы по исследованию анатомического строения листа сирени согласуются с результатами китайских селекционеров (Zang et al., 1983; Shuying et al., 1995), которые пришли к заключению, что в гибридном потомстве *S. oblata* × *S. vulgaris* преобладает наследование материнских признаков.

Нам удалось также показать, что анатомическое строение листа способствует установлению родителей гибридного потомства *Syringa* на уровне вида, так как сорта сирени сохраняют план строения материнского растения. У представителей рода *Cerasus* Mill. (Мотылева, Джигалло, 2012; Шестакова, 2013) прослеживается четкая зависимость между первичными барьерами листа и устойчивостью к коккомикозу. Противоречивые данные полу-



ченны в работе (Туровский и др., 1978), где устойчивость вишни к грибному патогену связывают с функциональными особенностями растения-хозяина. Нами установлено, что структурные элементы анатомического строения листа (толщина эпидермы и мезофилла) у исследованных таксонов рода *Syringa* не являются первичной защитой от инфицирования.

### Заключение

Анатомическое строение листовой пластинки сиреней из подсекции *Euvulgaris* рода *Syringa*, а именно наличие губчатой паренхимы из четырех рядов, является показателем степени их устойчивости к *Pseudocercospora lilacis* на юге Приморского края. Создание устойчивых к грибным заболеваниям сортов сиреней целесообразно проводить путем скрещивания *S. oblata* и *S. vulgaris* или их сортов, используя в качестве материнского растения один из подвидов *S. oblata*. При свободном опылении целесообразно брать семена только от устойчивых сортов. Отличие в анатомическом строении мезофилла, отмеченное у *S. oblata* subsp. *oblata* и *S. oblata* subsp. *dilatata*, может быть использовано как дополнительный диагностический признак.

### Список литературы / References

- Агроклиматические ресурсы Приморского края. Л.: Гидрометеоздат, 1973.  
[Agroclimatic Resources of the Primorskiy Territory. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ., 1973. (in Russian)]
- Бункина И.А., Коваль Э.З., Нелен Е.С. Микофлора и грибные болезни зеленых насаждений городов и поселков Дальнего Востока. Владивосток, 1971.  
[Bunkina I.A., Koval E.Z., Nelen E.S. Mycoflora and Fungal Diseases in Community Landscapes of the Far East. Vladivostok, 1971. (in Russian)]
- Быкова Н.Б. Анатомия листа и однолетнего стебля некоторых видов миндаля и их гибридов. В: Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана (Маревые, Гвоздичные, Бобовые). Ташкент: Фан, 1979;68-74.  
[Bykova N.B. Anatomy of the leaf and annual stem of some almond species and hybrids. In: Biological and Structural Features of Useful Plants in Uzbekistan (Hazelnuts, Cloves, Legumes). Tashkent: Fan Publ., 1979;68-74. (in Russian)]
- Вавилов Н.И. Проблемы иммунитета культурных растений. Т. 4. М.; Л., 1964.  
[Vavilov N.I. Immunity Problems of Cultivated Plants. Vol. 4. Moscow-Leningrad, 1964. (in Russian)]
- Василук В.К., Вриш Д.Л., Журавков А.Ф., Костенко К.А., Лобанова И.И., Миронова Л.Н., Петухова И.П., Роут А.Н., Селедец В.П., Смирнова О.А., Урусов В.М., Филатова Л.Д., Хмельницкий К.А., Храпко О.В., Центалович В.Т., Чипизубова М.Н., Битюков С.А., Поздняков Д.Л., Воронкова Н.М., Прилуцкий А.Н. Озеленение городов Приморского края. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987.  
[Vasilyuk V.K., Vrisch D.L., Zhuravkov A.F., Kostenko K.A., Lobanova I.I., Mironova L.N., Petukhova I.P., Rout A.N., Seledets V.P., Smirnova O.A., Urusov V.M., Filatova L.D., Khmel'nitskiy K.A., Hrapko O.V., Centalovich V.T., Chipizubova M.N., Bitjukov S.A., Pozdnyakov D.L., Voronkova N.M., Prilutsky A.N. Gardening of Cities of the Primorskiy Territory. Vladivostok: Far Eastern Branch of the USSR Academy of Sciences, 1987. (in Russian)]
- Еремин Г.В., Новикова Л.Н. Анатомо-морфологические особенности гибридов между видами сливы с различной плоидностью. Докл. ВАСХНИЛ. 1976;7:17-19.  
[Eremin G.V., Novikova L.N. Anatomical and morphological features of hybrids between plum species with different ploidies.

*Doklady VASKHNIL = Reports of the Academy of Agricultural Sciences.* 1976;7:17-19. (in Russian)]

- Мотылева С.М., Джигадло Е.Н. Морфо-анатомическая характеристика и элементный состав листьев вишни в связи с устойчивостью к коккомикозу. Плодоводство и ягодоводство России. 2012;30:253-261.  
[Motyleva S.M., Dzhigadlo E.N. Morphoanatomical characteristics and elemental composition of cherry leaves in connection with resistance to coccomycosis. *Plodovodstvo i Yagovodstvo Rossii = Pomiculture and Small Fruits Culture in Russia.* 2012;30:253-261. (in Russian)]
- Новикова Л.Н. Некоторые анатомические особенности видового и сортового разнообразия сливы. Бюл. ВИП. Л., 1976;60:73-76.  
[Novikova L.N. Some anatomical features of plum species and varieties. *Byulleten VIR = Bulletin of the Institute of Plant Industry (Leningrad).* 1976;60:73-76. (in Russian)]
- Новикова Л.Н. Анатомо-морфологические признаки листа отдаленных гибридов косточковых культур. Науч.-техн. бюл. ВИП. Л., 1982;123:54-57.  
[Novikova L.N. Anatomical and morphological characteristics of the leaf of distant hybrids of stone fruits. *Nauchno-Tekhnicheskiy Byulleten VIR = Bulletin of the Institute of Plant Industry (Leningrad).* 1982;123:54-57. (in Russian)]
- Окунева И.Б., Михайлов Н.И., Демидов А.С. Сирень. Коллекция ГБС РАН: история и современное состояние. М.: Наука, 2008.  
[Okuneva I.B., Mikhailov N.I., Demidov A.S. Lilac. Collection of the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences: History and the Current State. Moscow: Nauka Publ., 2008. (in Russian)]
- Павленкова Г.А. Устойчивость видов рода *Syringa* L. к повреждающим абиотическим и биотическим факторам среды в условиях Орловской области. В: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. «International Syringa 2018», 21–27 мая 2018 г. М.; СПб., 2018; 219-223.  
[Pavlenkova G.A. Resistance of species of the genus *Syringa* L. to damaging abiotic and biotic factors of the environment in conditions of Orel region. In: Procedures of the International Lilac conference “International Syringa 2018”. May 21–27, 2018. Moscow; St. Petersburg, 2018;219-223. (in Russian)]
- Паутов А.А., Яковлева О.В., Колодяжный С.Ф. Микрорельеф поверхности листьев у *Populus* (Salicaceae). Ботан. журн. 2002; 87(1):63-71.  
[Pautov A.A., Yakovleva O.V., Kolodjagnii S.F. Leaf epidermis microrelief in *Populus* (Salicaceae). *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal.* 2002;87(1):63-71. (in Russian)]
- Плотникова Л.Я. Иммунитет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям (под ред. Ю.Т. Дьякова). М.: КолосС, 2007;69.  
[Plotnikova L.Ya. Plant Immunity and Breeding for Resistance to Diseases and Pests. Moscow: KolosS Publ., 2007;69. (in Russian)]
- Полякова Н.В. Болезни и вредители сирени коллекции Южно-Уральского Ботанического сада-института. Аграр. Россия. 2018; 12:17-19.  
[Polyakova N.V. Diseases and pests of the *Syringa* L. collection of the South Ural Botanical Garden-Institute. *Agrarnaya Rossiya = Agricultural Russia.* 2018;12:17-19. (in Russian)]
- Пшенникова Л.М. Сирени, культивируемые в Ботаническом саду-институте ДВО РАН. Владивосток: Дальнаука, 2007.  
[Pshennikova L.M. Lilac Species Cultivated in the Botanical Garden-Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences. Vladivostok: Dalnauka Publ., 2007. (in Russian)]
- Пшенникова Л.М. Перспективы интродукции сиреней на юге российского Дальнего Востока. В: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. «International Syringa 2018», 21–27 мая 2018 г. М.; СПб., 2018;152-156.  
[Pshennikova L.M. Perspectives of lilac introduction in the south of the Russian Far East. In: Procedures of the International Lilac



- conference "International Syringa 2018". May 21–27, 2018. Moscow; St. Petersburg, 2018;152-156. (in Russian)]
- Рубцов Л.И., Михайлов Н.Л., Жоголева В.Г. Виды и сорта сирени, культивируемые в СССР. Каталог-справочник. Киев: Наук. думка, 1980.
- [Rubtsov L.I., Mikhaylov N.L., Zhogoleva V.G. Species and Varieties of Lilac Cultivated in the USSR. Repertory Catalog. Kiev: Naukova Dumka Publ., 1980. (in Russian)]
- Сааков С.Г. Род сирень – *Syringa* L. В: Деревья и кустарники СССР. М.: Л., 1960;5:435-458.
- [Saakov S.G. Genus Lilac (*Syringa* L.). In: Trees and Shrubs of the USSR. Moscow–Leningrad, 1960;5:435-458. (in Russian)]
- Соколова Е.А. Значение анатомических признаков для систематики представителей подсемейства Prunoideae (Rosaceae): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2000.
- [Sokolova E.A. The significance of anatomical traits for the taxonomy of the Prunoideae (Rosaceae) subfamily. Synopsis of Dr. Biol. Sci. Diss. St. Petersburg, 2000. (in Russian)]
- Тамберг Т.Г., Ульянова Т.Н. Методические указания по изучению коллекции декоративных культур. Л.: НИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова, 1969.
- [Tamberg T.G., Ulyanova T.N. Guidelines for Studying the Collection of Ornamental Crops. Leningrad: Vavilov Institute of Plant Industry, 1969. (in Russian)]
- Томошевич М.А., Воробьева И.Г. Болезни сирени в насаждениях городов Сибири. *Защита и карантин растений*. 2010;5:51.
- [Tomoshevich M.A., Vorobjova I.G. Diseases of lilac in Siberian urban plantings. *Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine*. 2010;5:51. (in Russian)]
- Туровский И.И., Жуков О.С., Щеглова Л.А. Анатомические и ультраструктурные особенности клеток мезофилла листа иммунной и восприимчивой к коккомикозу форм вишни. *Бюл. ЦГЛ им. И.В. Мичурина*. 1978;31:33-36.
- [Turovsky I.I., Zhukov O.S., Sheglova L.A. Anatomical and ultrastructural features of mesophyll cells of cherry forms immune and susceptible to coccomycosis. *Bulleten TsGL imeni I.V. Michurina = Bulletin of the Michurin Central Genetic Laboratory*. 1978;31:33-36. (in Russian)]
- Фам ван Нанг. Сравнительно-анатомическое изучение некоторых предполагаемых гибридов в роде *Crataegus* L. *Узб. биол. журн.* 1976;6:48-52.
- [Pham van Nang. Comparative anatomical study of some alleged hybrids in the genus *Crataegus* L. *Uzbekskiy Botanicheskiy Zhurnal = Uzbek Botanical Journal*. 1976;6:48-52. (in Russian)]
- Фурст Г.Г. Структура кожуры семени у разных видов и сортов лука. *Бюл. Главного ботанического сада*. 1968;69:55-60.
- [Furst G.G. The structure of the seed peel in different types and varieties of onions. *Bulleten Glavnogo Botanicheskogo Sada = Bulletin of the Main Botanical Garden*. 1968;69:55-60. (in Russian)]
- Хомяков М.Т., Терещенко С.И. Устойчивость сирени к заболеваниям. *Защита и карантин растений*. 2000;7:31-32.
- [Khomyakov M.T., Tereschenko S.I. The resistance of lilac to diseases. *Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine*. 2000;7:31-32. (in Russian)]
- Червякова О.Н., Келдыш М.А. Особенности защиты культуры сирени от вредных организмов в условиях интродукции. В: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. «International Syringa 2018», 21–27 мая 2018 г. М.; СПб., 2018;224-228.
- [Chervyakova O.N., Keldish M.A. Peculiarities of *Syringa* L. protection from noxious organisms at introduction. In: Procedures of the International Lilac conference "International Syringa 2018". May 21–27, 2018. Moscow; St. Petersburg, 2018;224-228. (in Russian)]
- Шестакова В.В. Оценка устойчивости сорто-форм черешни и вишни к коккомикозу по анатомо-морфологическим признакам. *Плодоводство и виноградарство Юга России*. 2010;20(2):76-82.
- [Shestakova V.V. Assessment of the resistance of cherry and cherry varieties to coccomycosis by anatomical and morphological features. *Plodovodstvo i Vinogradarstvo Yuga Rossii = Fruit Growing and Viticulture of Southern Russia*. 2010;20(2):76-82. (in Russian)]
- Шестакова В.В. Использование биохимических и анатомо-морфологических показателей для изучения устойчивости представителей рода *Cerasus* Mill. к коккомикозу. *Наука Кубани*. 2013;1:16-20.
- [Shestakova V.V. The use of biochemical and anatomical and morphological parameters to study the resistance of *Cerasus* Mill. representatives to *Coccomyces hiemalis* Higgins. *Nauka Kubani = Science in Kuban*. 2013;1:16-20. (in Russian)]
- Шкалик В.А., Дьяков Ю.Т., Смирнов А.Н. и др. Иммунитет растений (под ред. В.А. Шкаликова). М.: КолосС, 2005.
- [Shkalikov V.A., Dyakov Yu.T., Smirnov A.N. et al. Plant Immunity. Moscow: KolosS Publ., 2005. (in Russian)]
- Fieller E.C., Hartley H.O., Pearson E.S. Tests for rank correlation coefficients. I. *Biometrika*. 1957;44(3-4):470-481. DOI 10.1093/biomet/44.3-4.470.
- Mei-chen C., Lian-qing Q., Green P.S. Oleaceae. In: Flora of China. 1996;15:272-319. Available at <http://flora.huh.harvard.edu/china/mss/volume15/index.htm>
- Shapiro S.S., Wilk M.B. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*. 1965;52(3-4):591-611. DOI 10.1093/biomet/52.3-4.591.
- Shuying Z., Yinghan F., Ronghui L. Breeding of new cultivar in the genus *Syringa* (Oleaceae). *Acta Hort.* 1995;404:63-67. DOI 10.17660/actahortic.1995.404.9.
- Zang S.Y., Fan Y.H., Li R.H. Hybridization and breeding of *Syringa* plants. *Collection of Papers on Transplanting and Domestication*. 1983;3:117-121.

## ORCID ID

L.M. Pshennikova [orcid.org/0000-0002-8243-3752](https://orcid.org/0000-0002-8243-3752)

**Благодарности.** Работа выполнена в рамках государственного задания согласно плану НИР по проекту № AAAA-A20-120042090002-0 «Интродукция и сохранение *ex situ* и *in vitro* генетических ресурсов растений Восточной Азии».

Автор благодарен с.н.с., зав. лабораторией микротехники к.б.н. М.Н. Колдаевой, зав. лабораторией интродукции и селекции к.б.н. В.А. Калининской, в.н.с., к.б.н. Е.В. Болтенкову за помощь в работе над текстом и м.н.с. С.П. Творогову за помощь в статистическом анализе.

**Конфликт интересов.** Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 14.10.2020. После доработки 11.05.2021. Принята к публикации 17.05.2021.