

УДК: 631.528

**МУТАНТЫ *Verbena canadensis* Britt. С ИЗМЕНЕНИЯМИ РАЗВИТИЯ
ЦВЕТКОВ И СОЦВЕТИЙ, ПОЛУЧЕННЫЕ С ПОМОЩЬЮ
ХИМИЧЕСКОГО МУТАГЕНЕЗА**

© 2008 г. А. В. Широкова

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

127276 Москва, ул. Ботаническая, д. 4

E-mail: glandularia@yahoo.com

Поступила в редакцию 13.12.07 г.

Окончательный вариант получен 12.02.08 г.

Вербена канадская – малоизвестный декоративный однолетник. Благодаря адаптивным свойствам (засухоустойчивости, холодостойкости) и продолжительному периоду цветения этот вид перспективен для выращивания в цветниках и контейнерах. Метод химического мутагенеза, широко применяемый на различных видах растений, был использован для индуцирования изменчивости признаков у вербены канадской. Рассматриваются особенности развития цветков и соцветий и нарушения их формирования в мутантных линиях, выделенных из потомств М₃–М₅, которые получены в результате воздействия химических мутагенов диэтилсульфата и нитрозодиметилмочевины на семена.

Ключевые слова: химический мутагенез, *Verbena canadensis*, изменчивость признаков, мутация цветка, Verbenaceae.

К роду вербена из одноименного семейства Verbenaceae принадлежит несколько видов популярных декоративных растений для цветников, подвесных корзинки и балконных ящиков. Это многолетние растения, которые обильно цветут в год посева, поэтому их выращивают как однолетники. Все виды рода вербена еще в XIX в. были разделены на две секции в соответствии с морфологическими особенностями – *Glandularia* и *Verbenaca*. В 30-е гг. XX в. были установлены хромосомные числа и получены кариотипы для нескольких видов. Цитологические данные подтвердили ранние выводы морфологов, и секции получили ранг самостоятельных родов. К роду *Verbenaca* Schauer относят виды с основным числом хромосом, кратным 7 ($x = 7$), а к роду *Glandularia* Gmelin – виды с основным числом хромосом, кратным 5 ($x = 5$) (Dermen, 1936). В обеих секциях есть и диплоидные, и полиплоидные виды (Lewis, Oliver, 1961). Вербена, или glandularia, садовая (Pruski, Nesom, 1992) – самый известный представитель рода – была получена в результате скрещивания четырех южноамериканских видов: *V. incisa*, *V. peruviana*, *V. phlogiflora* и *V. platensis* (Beale, 1940). Однако в специальной литературе, не ботанической, glandularia по-прежнему называют вербенами.

Вербена канадская была интродуцирована в 1774 г., но до 1990-х гг. ее не использовали в селекционных программах. Один из первых сортов Perfecta был получен, вероятнее всего, отбором из ди-

кой популяции разновидности compacta. И сейчас основными способами получения материала при селекции вербен являются межвидовая гибридизация и отбор из дикой популяции. При инбридинге почти все основные признаки сохраняются, но на росте и развитии может сказываться инбредная депрессия.

Широко применяемым способом индуцирования наследственной изменчивости у многих видов культурных растений, в том числе и декоративных, является химический мутагенез. Возможность использования химических мутагенов для получения новых форм у вербены ранее не описана. В нашей работе воздействие химическими мутагенами на семена вербены канадской *Verbena canadensis* Britt. ($2n = 30$) вызвало изменения сразу многих морфологических признаков, в том числе цветков и соцветий. Цель работы – изучение особенностей онтогенеза выделенных мутантных форм вербены.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Семена из коллекции декоративных однолетников ГБС РАН обрабатывали однократно водными растворами диэтилсульфата (ДЭС) или нитрозодиметилмочевины (НДММ) в течение 16 ч. Использовали следующие концентрации, %: ДЭС – 0.1; 0.05; 0.025; 0.012; НДММ – 0.05; 0.025; 0.012; 0.006.

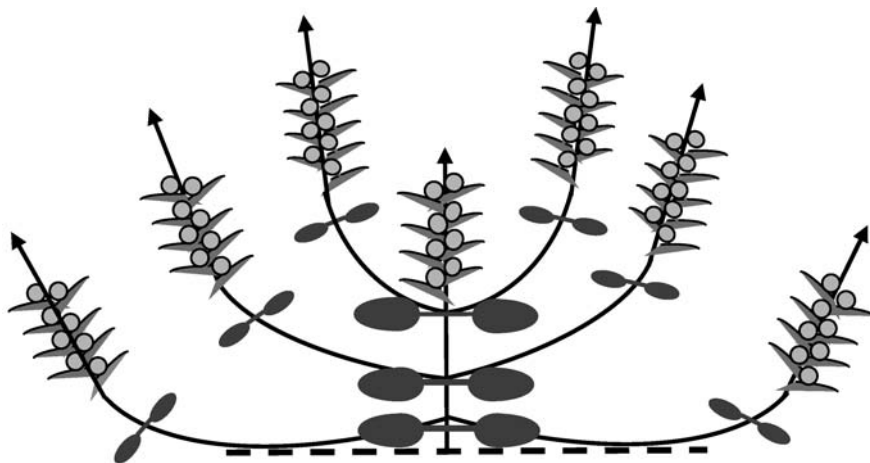


Рис. 1. Схема растения вербены канадской дикого типа.

Было изучено восемь мутантных поколений, а также внутрелинейные и межлинейные гибриды F_1 – F_3 . Семена собирали отдельно с каждого растения, с изолированных соцветий. Изолировали первые соцветия, образовавшиеся на главном побеге или на побегах первого порядка. Выборочно описывали растения в начале фазы цветения и в конце вегетационного периода, а общее описание проводили в фазе массового цветения в период наибольшей декоративности. Измеряли высоту и диаметр растения, длину соцветий, трубки венчика, подсчитывали максимальное число соцветий на растении, число цветков в соцветиях и одновременно открытых цветков. Учитывали форму «куста», число порядков ветвления и порядок побегов, на которых преимущественно образуются соцветия, характер опушения побегов и листьев, окраску и форму побегов, листьев и венчика.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфология надземной части растений дикого типа. Для растений *Verbena canadensis* Britt. дикого типа (рис. 1) характерны следующие особенности: высота главного стебля до 25 см, высота всего «куста» – до 40 см. Побеги первого порядка в зависимости от положения – стелющиеся и приподнимающиеся или косовосходящие. Побеги второго порядка – короткие, прочные. На побегах первого порядка хорошо выражены только две грани – на верхней стороне. У побегов следующих порядков ветвления грани почти не заметны. Листья непарно-перисто-раздельные, черешковые. Соцветия терминальные, образуются на безлистных верхушках побегов, сначала верхних, потом нижних первого порядка, затем второго порядка. Число соцветий на одном растении варьирует от 5 до 25. Соцветия открытые, брактеозные, колосовидные. Цветки развиваются в пазухах прицвет-

ничков. В соцветии бывает до 150 цветков, в среднем 108 ± 15.6 штук. Расположение цветков спиральное. Прицветнички узкие, с пурпурными кончиками. Околоцветник 5-членный, чашечка сростнолистная, зубчатая. Зубцы чашечки с антоциановой окраской. Цветки обоеполые, зигоморфные. Венчик с довольно длинной трубкой и двугубым отгибом. Две верхние доли сближенные, продолговато-обратнояцевидные, короче и уже боковых и нижней долей. Боковые доли отгиба располагаются ближе к нижней, широко-сердцевидной доле. Трубка слегка изогнута, в верхней части с длинными белыми волосками. Четыре дуэльные тычинки и пестик из двух плодolistиков находятся внутри трубки. Ширина отгиба равна 17.5 ± 0.12 мм, длина трубки – 17.8 ± 0.08 мм. Завязь верхняя, четырехгнездная, с четырьмя висячими анатропными семязачатками. Плод распадается на четыре орешка. Цветение, характерное для открытых соцветий, происходит в акропетальной последовательности.

Изменения структуры соцветия и цветка у мутантных форм. В линиях вербены, полученных после химического мутагенеза, было отмечено несколько нарушений в формировании цветков и соцветий.

Ветвление соцветия. Этот тип нарушений был обнаружен первоначально в варианте с обработкой 0.025%-ной НДММ в семьях M_2 с частотой 2.8%. В поколении M_3 ветвящиеся соцветия появились в потомстве растений, обработанных 0.05%-ным ДЭС. Наблюдения за этим признаком в ряду поколений проводили в линиях последнего варианта, в которых они встречаются с частотой 0.2–1.1%.

В линии №156-27-5 на побеге второго порядка из пазух нижней пары прицветничков вместо цветков развиваются побеги с листьями срединной формации и новыми нормальными соцветия-

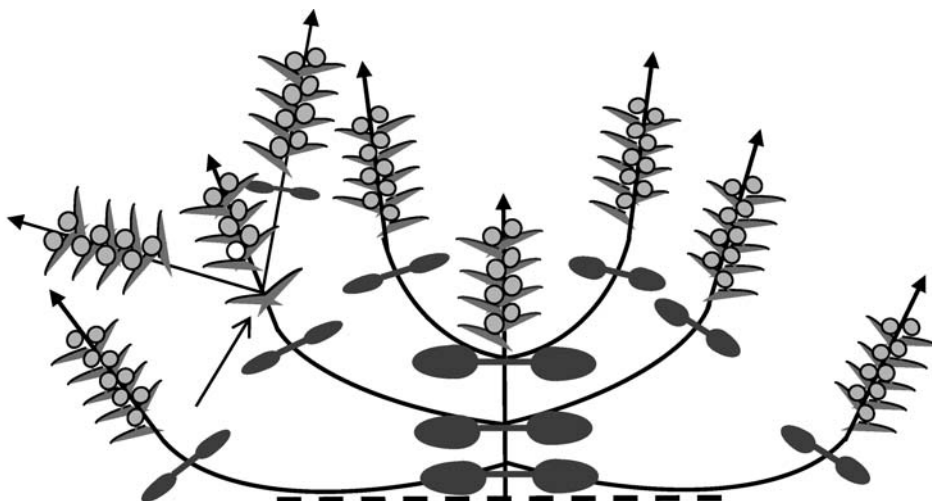


Рис. 2. Схема ветвящегося соцветия линии № 156-27-5 вербены канадской. (—→) – прицветнички, в пазухах которых развиваются побеги.

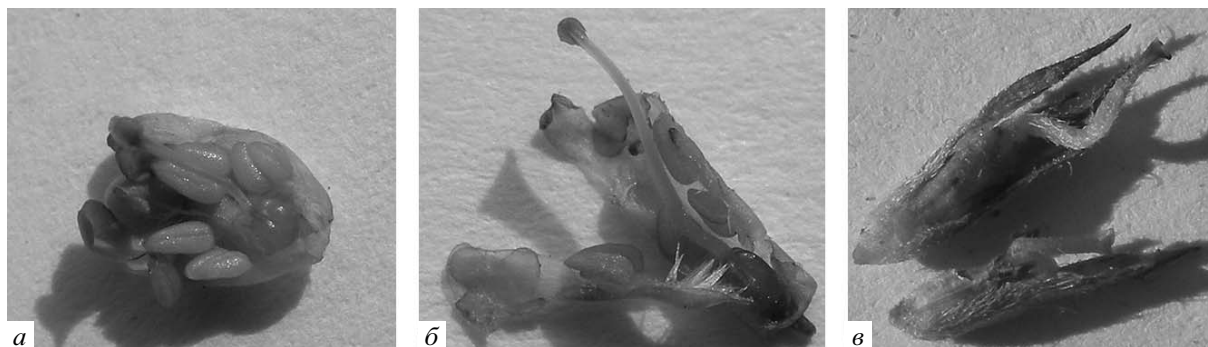


Рис. 3. Молодые цветки (бутоны) одного возраста: *а* – нормальный, *б* – из “зеленого” соцветия линии № 156-1-89, *в* – из “зеленого” соцветия мраморных растений.

ми (рис.2). Другой вариант ветвления у растений той же линии – когда в пазухах первых 5–10 прицветничков цветки не образуются или образуется только чашечка, а из пазух следующих прицветничков развиваются побеги с соцветиями. Подобные нарушения наблюдаются в сентябре. Число цветков в ветвящемся соцветии примерно такое же, как в одном нормальном. Цветки “сидят” на большем расстоянии друг от друга. Эту рецессивную мутацию можно поддерживать путем размножения гетерозиготных растений. Подобное нарушение также встречается в гибридном потомстве F_2 и F_3 при скрещивании с линией №211-1-10, полученной после воздействия 0.1%-ным ДЭС. Отметим, что сходный тип ветвления, когда из пазух прицветничков развиваются оси соцветия, характерен для *Verbena bonariensis* L.

“Зеленые” соцветия. Этот тип нарушений был обнаружен в поколении M_2 в нескольких вариантах обработки: 0.05%-ным ДЭС, 0.025 и 0.05%-ной НДММ. Наблюдения за данным признаком в

ряду поколений проводили в линиях последнего варианта, в которых они встречаются с частотой 0.2–1.1%. Соцветие на главном стебле почти нормальное, но короче, чем у дикого типа. Первые цветки отсутствуют, есть только прицветнички. Выше развиваются нормальные цветки. На побегах первого порядка в пазухах прицветничков “сидят” полностью сформировавшиеся, но прекратившие расти цветки, по сути, бутоны (рис. 3). Чашечки могут быть зеленые или бледно-зеленые.

Нормальные цветки (бутоны) – “компактные”: пыльники располагаются близко к завязи, столбик короткий, завязь округлая, а доли венчика сильнее окрашены (рис. 3, *а*). Хорошо заметно, что в цветке линии № 156-1-89 завязь и столбик длиннее, чем в нормальном цветке. На сильно вытянутой оси соцветия той же линии (рис. 4, 5) все 40-50 цветков одного размера. Цветки неокрашенные, длиной 4-5 мм. Такие соцветия вытягиваются быстрее, чем нормальные, и новые цветки продолжают формироваться как у нормаль-



Рис. 4. Растение с “зелеными” соцветиями линии № 156-1-89. Слева видны цветки нормального соцветия на главном стебле. (- - - ➔) – одно из “зеленых” соцветий.

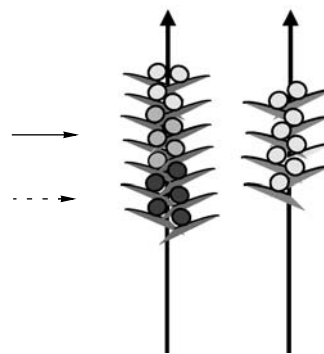
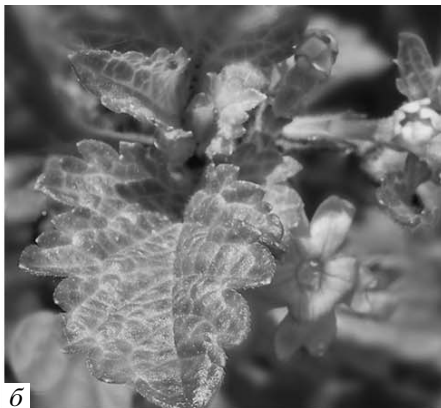


Рис. 5. Схема нормального (слева) и “зеленого” соцветий. На нормальном соцветии нижние цветки (темные) уже отцвели (- - - ➔), в чашечках – растущие завязи; в середине соцветия располагаются в один-два ряда открытые цветки (—➔). В верхней части соцветия дикого типа и по всему “зеленому” соцветию “сидят” молодые цветки.



a



б



в

Рис. 6. Соцветия (*a*, *б*) и цветки (*в*) “мраморных” растений. В пазухе сильно разросшегося волнистого прицветничка (—➔) видна недоразвитая чашечка.

ных соцветий. Растения с такими изменениями полностью стерильны и поддерживаются через размножение гетерозигот.

Второй тип “зеленого” соцветия образуется на желто-зеленых “мраморных” растениях, выщепляющихся в линии № 211-1-18, и гибридах между этой линией с линиями № 156-6-997, 156-1-802 и т.д. (рис. 6).

Отметим, что признаки окраски листьев и изменения соцветия наследуются всегда сцеплено. Соцветия малоцветковые, содержат до 18 цветков. Прицветники ненормально разросшиеся,

широкие, спирально изогнутые (рис. 6, *a*). В чашечке можно увидеть только искривленный, густо опушенный пестик с вытянутой завязью, тычинки и венчик отсутствуют (рис. 3, *в*). В норме опушена трубка венчика. Позднее на отдельных побегах образуется “пучок” из 3–10 мелких бледно-розовых цветков (рис. 6, *б*). Пыльники недоразвитые, с неокрашенным связником (рис. 6, *в*). Растения стерильны.

В линии № 211-7-11 наблюдается развитие как нормальных, так и частично “зеленых” соцветий на одном и том же растении. На побегах, в отли-

чие от дикого типа, отчетливо заметны четыре грани и характерное в этом случае накрест-супротивное расположение цветков. В пазухах первых прицветничков цветки нормальные, за ними образуется несколько прицветничков (до 15 штук), в пазухах которых цветков нет вообще или есть только чашечки меньшего, чем у нормальных растений, размера. Первые цветки в таких соцветиях располагаются накрест-супротивно, пустые прицветнички – спирально. Выше на оси соцветия формируются нормальные цветки. В другом случае в пазухах первых на оси соцветия прицветничков цветков нет или есть только невыросшие чашечки, а выше развиваются нормальные цветки (рис. 7, стрелка). Прицветнички могут быть широкие и волнистые или напоминают мелкие, не полностью сформировавшиеся, “сидячие” листья (рис. 7, стрелка). Наибольшее число подобных нарушений встречается в гибридном потомстве, полученном от скрещивания линий.

Листовидные прицветники часто появляются в соцветиях представителей семейства Asteraceae, когда растения после минимальной индукции с благоприятным фотопериодом оказываются при неблагоприятной длине дня (Schwabe, 1951). У злаков при неблагоприятной длине дня колосковая и нижняя цветковая чешуи могут принимать форму листьев. Для горчицы характерно отсутствие прицветников, но у растений, цветущих на длинном дне, при смене его на короткий день с низкой интенсивностью освещения образуются листовидные прицветники (Кине и др., 1985).

Морщинистая трубка цветка (шаровидные соцветия). Растения с таким нарушением первоначально были обнаружены в поколении M_3 в семье №156-32 (обработка 0.05%-ным ДЭС). Бил (Beale, 1940) наблюдал сходную мутацию в линиях *Verbena hybrida* и назвал ее “морщинистая трубка”.

Трубка такого цветка плотная и шире чашечки. Нижняя неокрашенная часть трубки сильно сморщена (рис. 8, а), лепестки отогнуты не полностью, столбик пестика в нижней части искривлен (рис. 8, б), тоньше, чем в нормальных цветках, завязь несколько вытянута. Рыльце пестика располагается над верхней парой пыльников, иногда сильно выступает над краем трубки. Такие цветки светлее, чем нормальные в этой же линии. На окрашенной части трубки под долями венчика заметны лепестковидные выросты с длинными волосками, характерными для зева цветка, или с обычным, но более густым опушением (рис. 9). Под обычными лепестками располагается от одного до пяти выростов. У *Verbena hybrida* никаких лепестковидных выростов не описано.



Рис. 7. Соцветия с недоразвитыми цветками. Первое слева – соцветие дикого типа. (→) – листовидные прицветнички.

Крайняя степень проявления этой мутации, когда у всех цветков трубки морщинистые (рис. 10), была отмечена у шести из 42 растений линии № 156-32 (14%). При деформации трубок у нескольких открытых цветков одновременно соцветие выглядит как шаровидное, а не плоско-округлое. Число цветков в таких соцветиях в пять раз меньше, чем в нормальных. Для растений с шаровидными соцветиями характерны удлиненные междоузлия, слабое ветвление, более густое по сравнению с растениями дикого типа опушение. Окраска листьев светлее. Шаровидные соцветия, от трех до пяти на растении, образуются только на побегах первого порядка. На главном соцветии деформированы только отдель-

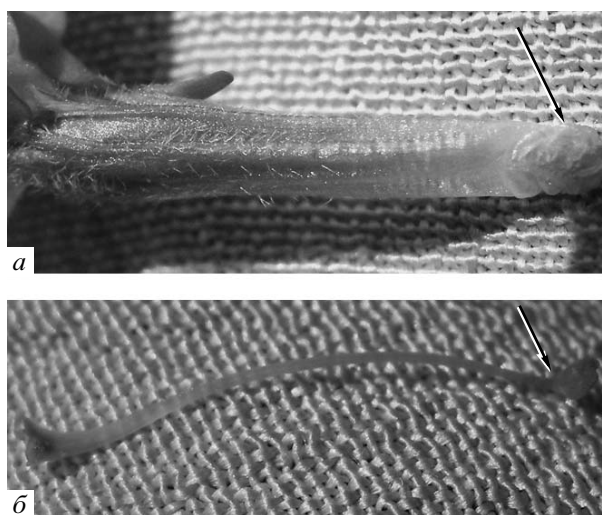


Рис. 8. Цветок с нарушением “морщинистая трубка”: а – деформированная часть трубки венчика (→); б – пестик, показано искривление столбика в месте перехода его в завязь (→).

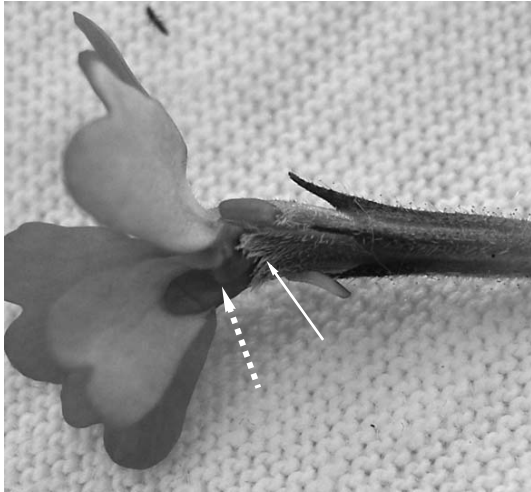


Рис. 9. Опушение (—→) и лепестковидные выросты (- - →) на верхней части трубки морщинистого цветка.

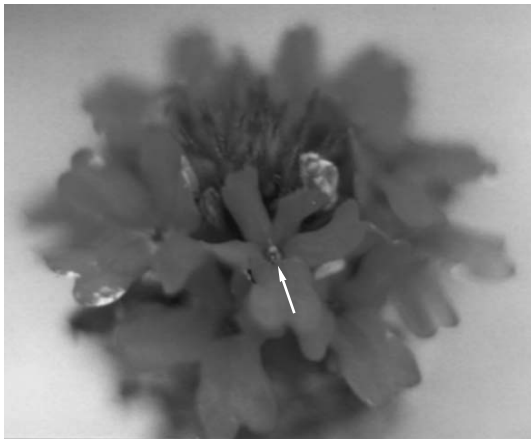


Рис. 10. Шаровидное соцветие линии № 156-32, в центре цветка видно рыльце пестика (—→), выступающее из трубки.

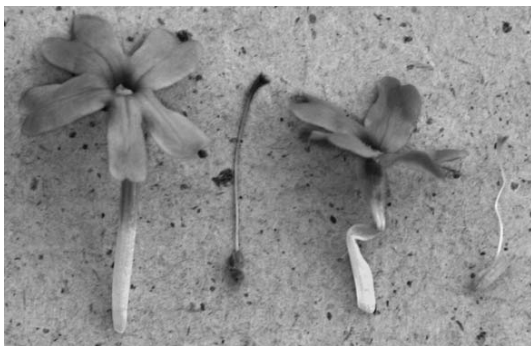


Рис. 11. Цветки с удаленной чашечкой и пестики растений дикого типа и линии № 12-3-10. У мутанта (справа) видно искривление трубки венчика и волнистый пестик.

ные цветки. В изолированных соцветиях семена не завязываются. При искусственном опылении, как перекрестном, так и самоопылении, образуется незначительное количество семян. Всхожесть их очень низкая, около 5%. У 8–10% растений этой семьи деформированы трубки отдельных цветков в соцветиях, остальные – нормальные.

Для растений трех других семей (№ 156-1, 156-6, 156-18), полученных от того же исходного растения M_1 , что и линия № 156-32, также характерно проявление разной степени “морщинистости”. Во всех рассмотренных линиях встречаются растения одного из трех типов: 1) трубки всех цветков морщинистые, соцветия шаровидные; 2) первые одно-три соцветия – первого типа, в остальных встречаются слабо деформированные отдельные цветки, рыльца пестиков расположены внутри трубок; 3) только в первых, одном или двух соцветиях, встречаются “морщинистые” цветки, остальные соцветия полностью нормальные.

Нормально росли и давали незначительное количество семян при искусственном опылении только растения семьи №156-32 с шаровидными соцветиями. В других семьях (№156-1, 156-6 и 156-18) растения с этой мутацией были ослабленными и маложизнеспособными. У гибридов, полученных от скрещивания нормальных растений из линии №156-32 между собой, образовались соцветия с полностью нормальными цветками или с редкими “морщинистыми”. При скрещивании нормальных растений с “шаровидными” в потомстве было получено 60% нормальных, 25% – третьего типа и 15% – “шаровидных”. В результате скрещивания “шаровидных” растений было получено всего несколько потомков, из них 56% – “шаровидных” и 22% – нормальных. Мутация “морщинистые лепестки”, обнаруженная у *Lotus japonicus*, согласно данным Чена с коллегами (Chen et al., 2006), связана с нарушением клеточной дифференцировки на поздних стадиях развития цветка. Вероятно, у вербен механизм ее возникновения сходный.

Искривленная трубка цветка. Мутация “искривленная трубка цветка” у *Verbena canadensis* первоначально была выявлена в семьях M_2 в большинстве вариантов. Самая высокая ее частота отмечена в вариантах с обработкой НДММ и ДЭС в концентрации 0.025; 9.7 и 5.8% соответственно. Этот вариант деформации трубки цветка затрагивает не все цветки в соцветии: в одном и том же соцветии среди нормальных встречаются цветки с искривленными трубками (рис. 11). Трубка цветка изогнута или сложена буквой “Z”, но рыльце пестика располагается внутри нее.

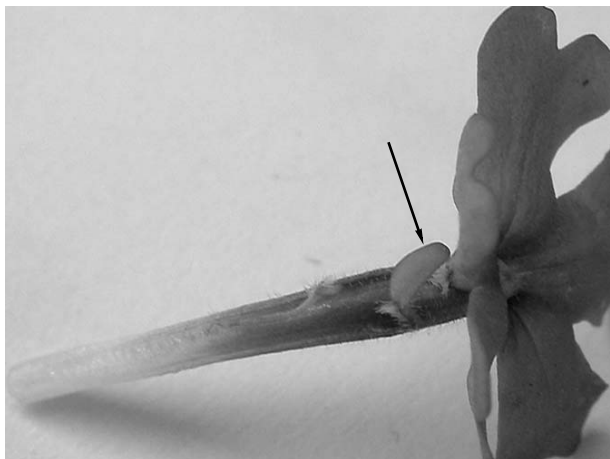


Рис. 12. Выросты (—→) на трубке венчика растений линии № 156-6-27. У основания выростов хорошо видны белые длинные волоски, характерные для зева цветка.

Лепестковидные выросты. Изменение было обнаружено в варианте с обработкой 0.05%-ным ДЭС у растений M_2 линий №156-1, 156-6, 156-32 и 156-18.

Эта рецессивная мутация – тонкие лепестковидные выросты с длинными волосками, характерными для зева цветка, хорошо заметные на окрашенной части трубки (рис. 12), – была обнаружена у пяти растений M_2 семьи №156. В последующих поколениях число растений, несущих эту мутацию, увеличилось, например, она была выявлена у 59 из 186 растений M_3 (31.7%) семьи №156-6.

Актинормфный венчик. Растения с актинормфным венчиком были обнаружены в варианте с 0.05%-ным ДЭС в трех семьях M_3 (№ 156-6, 156-30, 156-5). В разных семьях их количество составляло от 15 до 48%.

Для актинормфного венчика характерны следующие особенности: доли отгиба почти одной

длины, а радиальные оси боковых долей образуют развернутый угол. Благодаря этим особенностям отгиб венчика округлый, а не вытянутый, как у дикого типа. Ширина боковых и нижней долей одинакова (рис. 13). В линиях № 156-6-27, 156-6-28, 156-6-99 и др. цветки отличались от дикого типа и окраской. Для растений с актинормфным венчиком характерна компактность, восходящие нижние побеги, густое мягкое опушение. Листья отличаются от дикого типа большей рассеченностью и сизым оттенком. При скрещивании актинормфных форм между собой доля мутантных растений в потомстве F_1 составляла 80%. При инбридинге с возрастанием поколения всхожесть семян и жизнеспособность сеянцев в отдельных линиях сильно снижается, что можно объяснить влиянием инбредной депрессии, более выраженной в этих линиях, чем в линиях с цветками дикого типа.

На основе формы с актинормфными цветками автором был выведен новый сорт вербены канадской “Созвездие гончих псов”.

Звездчатый цветок. Формы с таким венчиком были получены в результате скрещивания между двумя линиями (№156-11-10 и 211-1-7) от разных вариантов обработки ДЭС: в концентрации 0.05 и 0.1% соответственно. В потомстве F_1 было получено 25% растений с цветком, звездчатый вид которого связан с тем, что все лепестки сложены вдоль радиальной оси почти пополам (рис. 14). При самоопылении с возрастанием поколения степень “сложенности” лепестков тоже возрастает.

Таким образом, использование химических мутагенов позволило получить большое разнообразие форм соцветий и цветков у вербены канадской. Отметим, что среди выявленных изменений были как стабильно наследующиеся (звездчатая и актинормфная форма отгиба, морщинистые трубки венчика), так и те, которые характеризовались низкой экспрессивностью и варьировали в пределах

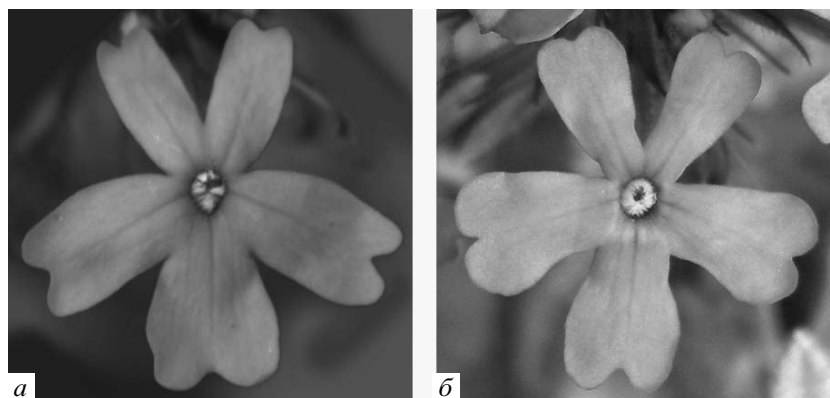


Рис. 13. Венчики дикого типа (а) и мутантного растения № 156-6-27 (б).



Рис. 14. “Звездчатый цветок”, (→) – сложенные вдоль радиальной оси верхние лепестки.

растения (зеленые соцветия, ветвящиеся соцветия). Такая нестабильность проявления может объясняться генетическими нарушениями гормонального баланса и/или изменением чувствительности растений к условиям среды (освещения, температуры, влажности). Известно, что аномалии репродуктивных органов могут возникать, например, в результате дефицита гиббереллина (недоразвитие венчика и тычинок у томата: Nester, Zeevaart, 1988; Jacobsen, Olszewski, 1991). Обработка экзогенным гиббереллином вызывала образование ветвящихся корзинок у ноготков, стимулировала образование пролиферирующих цветков у анагаллиса (из апикальной части цветков развивались вегетативные побеги, см.: Кине и др., 1990). Возможно, что выявленные у вербены изменения – ветвление соцветий, недоразвитие цветков у форм с зелеными соцветиями – также возникают в результате недостатка гиббереллина или снижения чувствительности к этому гормону. Сближенные короткие междоузлия и мелкие листья, сопутствующие “зеленым” соцветиям в линии № 156-1-89, косвенно подтверждают это предположение.

В линии № 156-27-5 и у межлинейных гибридов экспрессивность признака “ветвящиеся соцветия” зависела от влажности и была максимальной в засушливые годы. В условиях оранжереи при регулярном поливе признак вообще не проявлялся. Возможно, это связано с повышенной по сравнению с диким типом чувствительностью мутантов к абсцизовой кислоте (АБК) – стрессовому гормону, который вырабатывается в корнях растений при засухе. Изменение морфологии у мутантов можно объяснить изменением уровня гиббереллина, антагонистом которого является АБК.

Сходные мутации, возникшие спонтанно у вербены гибридной (*Verbena hybrida* Voss.), были описаны Билом (Beale, 1940), который объяснял их появление влиянием геномов четырех различных видов, в результате скрещивания которых этот вид был получен. Вербена канадская (*Verbena canadensis*) содержит три генома и, согласно классификации Стеббинса (Stebbins, 1947), представляет собой сегментный аллогексаплоид ($A_1A_1A_2A_2A_3A_3$), вполне вероятно произошедший от трех различных, но близкородственных видов (Khoshoo, Arora, 1968). Однако при выращивании вербены канадской дикого типа спонтанные мутации не были получены. Высокая эффективность химического мутагенеза и выщепление новых мутантных форм во всех поколениях (до седьмого поколения включительно) свидетельствуют о том, что у вербены канадской мутагены, по-видимому, вызвали разбалансировку генома, что может быть связано с активацией мобильных элементов, нарушением механизмов, обеспечивающих дозовую компенсацию, и с другими причинами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кине Ж.-М., Сакс Р., Бернье Ж. Физиология цветения. Т. 3. Развитие цветков. М.: Агропромиздат, 1990. 445 с.
- Beale G.H. The genetic of *Verbena* I // J. Genetics. 1940. V. 40. № 3. P. 337–360.
- Chen J.H., Pang J.L., Wang L.L. et al. Wrinkled petals and stamens 1, is required for the morphogenesis of petals and stamens in *Lotus japonicus* // Cell Res. 2006. V. 16. № 5. P. 499–506.
- Dermen H. Cytological study and hybridization in two sections of *Verbena* // Cytologia. 1936. V. 7. P. 160–175.
- Jacobsen S.E., Olszewski N.E. Characterization of the arrest in anther development associated with gibberellin deficiency of the *gib-1* mutant of tomato // Plant Physiol. 1991. V. 97. P. 409–414.
- Khoshoo T.N., Arora O.P. Genesis of bivalent pairing in hexaploid clump verbena // Chromosoma (Berlin). 1968. Bd. 26. S. 259–269.
- Lewis W.H., Oliver R.L. Cytogeography and phylogeny of the North American species of *Verbena* // Amer. J. Bot. 1961. V. 48. № 7. P. 638–643.
- Nester J.E., Zeevaart J.A.D. Flower development in normal tomato and a gibberellin-deficient (*ga-2*) mutant // Ibid. 1988. V. 75. № 1. P. 45–55.
- Pruski J. F. Nesom G. L. *Glandularia hybrida* (Verbenaceae), a new combination for a common horticultural plant // Brittonia. 1992. V. 44. № 4. P. 494–496.
- Schwabe W.W. Factors controlling flowering in the *Chrysanthemum* // J. Exp. Bot. 1951. V. 2. P. 223.
- Stebbins G. L. Types of polyploids, their classification and significance // Adv. Genet. 1947. V. 1. P. 403–429.

***Verbena canadensis* Britt. Mutants with Altered Development of Flowers and Inflorescences Generated by Chemical Mutagenesis**

A. V. Shirokova

*Tsitsin Main Botanical Gardens, Russian Academy of Sciences, ul. Botanicheskaya 4, Moscow, 127276 Russia
e-mail: glandularia@yahoo.com*

Abstract---Rose vervain is a little-known ornamental annual plant. The adaptive properties (drought and cold resistance) and long period of flowering make this species promising for growing in flower gardens and containers. Chemical mutagenesis widely used for various plant species was applied to induce character variation in Rose vervain. The properties of development of flowers and inflorescences in lines descending from the M₃--M₅ mutants generated by the seed exposure to chemical mutagens diethyl sulfate and nitrosomethylurea were considered.

Key words: chemical mutagenesis, *Verbena canadensis*, character variation, flower mutations, Verbenaceae.