

УДК 634:631.527

DOI: 10.36305/2019-3-152-71-83

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ КОСТОЧКОВЫХ ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ

Евгений Петрович Шоферистов, Сергей Юрьевич Цюпка

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита, Никитский спуск, 52
E-mail: fruit_culture@mail.ru

Рассмотрены методы создания, идентификации по маркерным признакам и поддержание ценных генотипов, использованных при создании новых сортов, чистых линий, межлинейных гибридов косточковых плодовых растений. Проведено поддержание ценных генотипов, используемых при создании новых сортов, чистых линий, межлинейных гибридов косточковых плодовых растений. Проведена закладка насаждений нектарина и персика путем посева семян непосредственно в сад с последующей окулировкой в двое сокращающей цикл выращивания окулянтов, вступление в период полного плодоношения деревьев, а также ускоряющей внедрение в производство новых селекционных сортов, выращенных беспересадочным способом. Это дает возможность создавать на протяжении двух лет вегетации продуктивные маточно-черенковые сады до 500 деревьев каждого нового сорта. Важное значение при этом придается современным молекулярно-генетическим и биотехнологическим методам, а также классическим – гибридизация, индивидуальный отбор, ускорение селекционного процесса (использование теплиц для выращивания гибридных сеянцев, а также прививка сеянцев плодовых растений). У нектарина, а также эндемиков Китая – персика Давида и персика мира при самоопылении межвидовых гибридов F_1 в инбредном потомстве иногда встречаются стерильные особи растений.

Ключевые слова: селекция; маркерный признак; сорт; гибрид; морфологический и биологический тип цветка

Введение

Генетические основы селекции изучают методы создания, идентификации по маркерным признакам и поддержание ценных генотипов, новых используемых при создании сортов, чистых линий, межлинейных гибридов косточковых плодовых растений с высокой морфологической и биологической однородностью, продуктивностью и товарностью плодов (Ригер, Михаэлис, 1967; Шоферистов, 1995).

Особое внимание необходимо уделять вопросам генетики устойчивости растений по созданию генотипов с групповой устойчивостью к наиболее вредоносным заболеваниям у абрикоса – *Prunus armeniaca* L., персика обыкновенного – *Prunus persica* (L.) Batsch, нектарина – *Prunus persica* (L.) Batsch subsp. *nectarina* (Ait.) Shof. и черешни – *Prunus avium* L.

Совершенствование сортимента косточковых плодовых растений вполне обосновано, так как у известного сорта черешни Русалка плохая совместимость с семенным подвоем вишни магалебской – *Padelus mahaleb* (L.) Vass., а черешня сорта Черная Дайбера сильно поражается монилией – *Monilia cinerea* (Schroet.) Honey.

Важное значение придается современным молекулярно-генетическим и биотехнологическим методам, а также классическим – гибридизация, индивидуальный отбор, ускорение селекционного процесса (использование теплиц для выращивания гибридных сеянцев, а также прививка однолетних сеянцев у плодовых растений) (Шоферистов, Шоферистова, 2002).

В нашей работе мы рассмотрим подбор исходного материала методом гибридизации. Для этого проводят скрещивания между двумя исходными родительскими формами (А и В) в четырех возможных вариантах: (А × А), (В × В) – гомологенный подбор и (А × В), (В × А) – гетерогенный подбор родительских пар.

У рода *Prunus persica* (L.) Batsch, имеющего сорта нектарина (персика голоплодного), а также эндемиков Китая – персика Давида – *Prunus davidiana* (Carr.) Franch. и персика мира – *Prunus mira* Koehne при самоопылении межвидовых гибридов F₁ в инбредном потомстве иногда встречаются стерильные особи. В данном случае межвидовая стерильность представляет собой форму репродуктивной изоляции между соответствующими популяциями.

Повышение плодovitости гибридов осуществляется с помощью полиплоидии – удвоения числа хромосом изученных таксонов (создание аллоплоидов) (Шоферистов, Шоферистова, 2000; Шоферистов, Шоферистова, 2002; Шоферистов, 2008; Шоферистов, 2015).

Цель исследований. Рассмотреть методы создания, идентификации по маркерным признакам и поддержание ценных генотипов, использованных при создании новых сортов, чистых линий, межлинейных гибридов косточковых плодовых растений.

Объекты и методы исследований

Объектом исследования являются: абрикос, нектарин и черешня. В работе использованы методы сортоизучения (Лобанов, 1973; Лобанов, 1980; Седов, Огольцова, 1999). Исследования выполнены в коллекционно-селекционных насаждениях Государственного Никитского ботанического сада. Объекты исследования – сорта персика обыкновенного – *Prunus persica* и персика голоплодного (*Prunus persica* subsp. *nectarina* (Ait.) Shof.), дикорастущие эндемичные виды Китая: персика Давида – *Prunus davidiana* (Carr.) Franch.), персик ганьсунский *P. kansuensis* Rehd.), персик мира – *Prunus mira* Koehne Шоферистов, 2015). Методы исследования – общепринятые в селекции и сортоизучении в плодоводстве (Витковский, 1994; Здруйковская-Рихтер, Шоферистов и др., 1993; Здруйковская-Рихтер, 2003; Тарасенко, Трубицина, 1938; Лобанов, 1973; Лобанов, 1980; Седов, Огольцова, 1999; Работягов, Смыков, 2001). Таксономия объектов исследования приведена согласно классификации зарубежных и отечественных ботаников и селекционеров (Витковский, 1994; Еремин, 1994; Черепанов, 1981; Шоферистов, 1995; Шоферистов, 2007).

Результаты и обсуждение

Внедрение сортов нектарина в производство

Сорта нектарина крупноплодные завоевали большую популярность в мировой практике садоводства. Площади под его насаждениями, по сравнению с персиком обыкновенным, в последние десятилетия возросли благодаря спросу на плоды. Ведущей страной мира по выращиванию плодов нектарина являются США, которые оказались основным поставщиком плодов персика голоплодного. В Калифорнии сорта нектарина занимают 20% от общей площади персика и планируется ее расширение до 50%. Лучшими сортами считаются May Grand и Firebrite. В провинции Британская Колумбия выращивают сорта Crimson Gold, NJN 21, Earliblaze, Ruby Gold, Early Sungrand, Stark Red Gold и др. (Витковский, 1994).

Во Франции, Италии, Болгарии и Греции наблюдается стабильное ежегодное увеличение площадей нектарина в составе общей площади под персиком. Первое место в Европе по выращиванию плодов нектарина занимает Италия. Увеличение производства плодов и площадей нектарина происходит в Австралии, Аргентине, Израиле, Китае, Югославии и Японии (Шоферистов, Заяць, 2000).

Нектарин выращивают в Дагестане, Казахстане, Краснодарском крае РФ, Крыму, Кыргызстане, Молдове, Туркменистане, Узбекистане, Украине

(Днепропетровская, Закарпатская, Запорожская, Киевская, Николаевская, Одесская и Херсонская области) Шишова, Шоферистов, 2008).

В районированный сортимент Крыма и Юга Российской Федерации включены три сорта нектарина – Крымчанин, Рубиновый 8 и Рубиновый 9 селекции Никитского ботанического сада. Три сорта не обеспечивают в полной мере плодовой продукцией местное население и отдыхающих. Следовательно, необходимо создание новых сортов нектарина различных сроков созревания (табл. 1). Отсутствуют семенные маточники районированного сортимента подвойного сорта персика Спутник 1 селекции Национального ботанического сада им. Н.Н. Гришко НАН Украины и клоновых подвоев для нектарина, персика, сливы, алычи – Весеннее Пламя, Кубань 86 (АП-1) селекции Крымской опытно-селекционной станции ВИР им. Н.И. Вавилова (Шевчук, Андрущенко, 2008).

Таким образом, увеличение площадей под насаждениями нектарина в различных регионах Крыма и Юга России необходимо решать в комплексе с расширением сортов и внедрением в производство семенных и клоновых подвоев на безвирусной основе. В связи с этим целью нашей работы является сравнительная оценка новых сортов и гибридов нектарина с вовлечением их в производство, селекцию и испытания их в качестве подвоев (Шоферистов, Копылов и др., 2005; Шоферистов, Шоферистова и др., 2006).

Молекулярно-генетический анализ плодовых культур в Государственном Никитском ботаническом саду был использован нами для уточнения происхождения нектарина. Исследованы зрелые семена 126 сортообразцов косточковых плодовых растений: нектарина, персика обыкновенного, персика ферганского, персика тибетского, персика горного, сливы домашней, сливы китайской, алычи типичной, алычи таврической, алычи гибридной, абрикоса и 14 видов миндаля (Шоферистов, 1995). В результате проведенных исследований растительных белков семян выявлены филогенетические связи нектарина с другими косточковыми плодовыми культурами подсемейства сливовых (*Prunoideae* Focke). Установлено, что белки семян 14 видов миндаля аналогично белкам семян всех видов персика, имеют антигены, общие для изученных родов и специфичные для отдельных видов и групп видов. У персика обыкновенного и нектарина имеются родоспецифичные антигены, отсутствующие в белках семян изученных видов миндаля, что подтверждает правомерность выделения персика и миндаля в ранг самостоятельных родов, несмотря на их филогенетическую близость и хорошую скрещиваемость. Выявлено, что из двух антигенов (P_1 и P_2), характерных для нектарина и персика, один (P_1) является общим для миндаля и персика, тогда как другой (P_2), специфичен только для нектарина и видов персика. Антигены P_3 , P_4 и P_5 , специфичные для отдельных видов персика, не выявлены в белках семян миндаля. Антигены P_6 и P_7 есть в белках всех дикорастущих видов и форм миндаля, но они отсутствуют у культивируемых сортов и форм этого рода. В тоже время эти антигены (P_6 и P_7) выявлены в белках семян персика тибетского и персика горного. Эти факты свидетельствуют об общности прародительских форм родов персик и миндаль (Шоферистов, 1995).

Выявлено, что видоспецифичный для семян нектарина компонент белков (антиген P_{13}) имеется у семян алычи типичной (Розовая Ранняя, Пионерка), таврической (Таврическая), гибридной (Обильная), сливы китайской (Бербанк) и отсутствует у семян изученных сортов персика обыкновенного и его примитивной формы Мао-Тха-Ора, диких видов персика (тибетского, горного), миндаля, абрикоса обыкновенного и сливы домашней. Проявление антигена P_{13} в белках семян нектарина, целесообразно рассматривать как результат интрогрессивной гибридизации персика (либо одного из его далеких предков) с алычой и сливой китайской. Таким образом, в

процессе эволюции рода персик возник нектарин, отличающийся от персика обыкновенного видоспецифичным белком, что подтверждает гибридогенное происхождение нектаринов, возникших от родов *Persica* Mill. и *Prunus* L.

Таблица 1

**Помологическая характеристика новых сортов нектарина
селекции Государственного Никитского ботанического сада**

Table 1

**Pomological characteristics of new nectarine cultivars of the breeding
of the State Nikitsky Botanical Gardens**

С о р т / Cultivar	Тип цветк а / Flowe r type	Созревани е / Ripening time	Характеристика плода / Fruit characteristics					Восприимчивость / Vulnerability	
			раз ме р / size	окрас ка / colora tion	консис тенция мякот и / flesh consiste ncy	отделя емость косточ ки /kernels eparabi lity	вкус по 5- балль ной шкал е / taste on 5- point scale	курча вости по 3- балльн ой шкале / leaf curl on 3- point scale	к муч нистой росе по 4- балль ной шкале / powder y mildew on 4- point scale
Аметист / Ametist	P	1-3 д. VIII	кр	ж	в	+	4,8	3	3
Евпаторийски й / Eupatorysky	P	1-3 д. IX	ср	ж	в	+	4,5	3	3
Ишуньский / Ishun'sky	P	1-3 д. VIII	ср	ж	в	+	4,5	3	3
Крымчанин / Krymchanin	P	2 д. VIII	оч. кр	ж	в	+	4,8	3	3
Крымцухт / Krymtsukht	P	3 д. VIII	оч. кр	ж	в	+	4,8	2	3
Неугасимый / Neugasimy	P	1-3 д. VIII	ср	ж	в	+	4,5	3	3
Никитский 85 / Nikitsky 85	K	1-2 д. VII	ср	ж	в	-	4,5	2	3
Посейдон / Poseydon	P	1-3 д. IX	ср	ж	в	+	4	3	3
Рубиновый 4 / Rubinovy 4	P	3 д. VII	оч. кр	ж	в	-	4,8	2	3
Рубиновый 7 / Rubinovy 7	P	3 д. VIII	оч. кр	ж	в	+	4,8	3	3
Рубиновый 8 / Rubinovy 8	P	1-3 д. IX	кр	ж	в	+	4,5	3	3
Рубиновый 9 / Rubinovy 9	P	1-3 д. IX	оч. кр	ж	в	+	4,8	2	2
Сувенир Никитский / Suvenir Nikitsky	P	1-3 д. VIII	ср	ж	в	+	4,5	2	2

Примечание: тип цветка розовидный (Р) и колокольчатый (К); созревание: раннее (1-2 д. VII), раннесреднее (3д. VII), среднее (1-3 д. VIII), позднее (1-3 д. IX); размер плода: средний (80-120 г), крупный (120-160 г), очень крупный (свыше 160 г); окраска мякоти: желтая (ж); консистенция мякоти: волокнистая (в); отделяемость косточки от мякоти: отделяющаяся (+), неотделяющаяся (-); вкус плода: 4,8 балла – очень хороший вкус с гармоничным сочетанием сахара и кислотности и хорошим ароматом, характерным для нектарина; 4,5 балла – хороший вкус с гармоничным сочетанием сахара и кислотности, с хорошим ароматом, свойственным для нектарина; 4 балла – хороший вкус, но с недостаточным качеством кислотности и сахара или с недостаточным ароматом; восприимчивость к курчавости листьев: толерантные (2 балла), восприимчивые (3 балла); восприимчивость к мучнистой росе. / Note: flower type is roseate (P) and bell-shaped (K); ripening time: early (1-2 days, VII), early – medium (3 d. VII), medium (1-3 d. VIII), later (1-3 d. IX); fruit size: medium (80-120 g), large (120-160 g), very large (over 160 g); flesh color: yellow (ж); flesh consistency: fibrous (в); kernelseparability from flesh: separable (+), non-separable (-); fruit taste: 4.8 points-very good taste with a harmonious combination of sugar and acidity and a good aroma characteristic of nectarine; 4.5 points – good taste with a harmonious combination of sugar and acidity, with a good aroma, common to nectarine; 4 points – good taste, but with insufficient quality of acidity and sugar or with insufficient aroma; vulnerability to leaf curl: tolerant (2 points), vulnerable (3 points); vulnerability to powdery mildew.

Интрогрессия отдельных признаков (гибридизация интрогрессивная)

Гибридизация, при которой происходит постепенное проникновение (диффузия) генетического материала одного вида в другой через неполный межвидовой изоляционный барьер. Гибридизация интрогрессивная имеет место только в той части географического ареала вида, которая перекрывается частью ареала другого близкородственного вида. Она способствует образованию и сохранению "интрогрессивного типа" лишь при наличии в новой среде изолированной экологической ниши.

Интрогрессивная гибридизация выявлена в Никитском ботаническом саду от скрещивания *Prunus davidiana* (Carr.) Franch. с его предполагаемыми предковыми видами родов *Microcerasus*, *Louseania*, *Prunus*. Формы растений с неопушенными плодами не обнаружены среди эндемичных диких видов рода *Prunus persica* (L.) Batsch: *Prunus davidiana* (Carr.) Franch.; *P. kansuensis* Rehd. и *Prunus mira* Koehne в природной флоре Китая и в семенных популяциях этих же видов, введенных в культуру. Признак голоплодности приобретен лишь нектарином и персиком ферганским – *Prunus persica* subsp. *ferganensis* Kostina (Шоферистов, 2015).

Использование методов полиплоидии и мутагенеза в отдаленной гибридизации

Полиплоидия – геномная мутация, состоящая в увеличении диплоидного числа хромосом путем спонтанного или вызванного экспериментально добавления целых хромосомных наборов. При этом говорят о триплоидии ($3n$), тетраплоидии ($4n$), пентаплоидии ($5n$) и т.д.

Важное место принадлежит созданию коллекции полиплоидных растений, которая представляет большую ценность для решения теоретических вопросов изучения взаимодействия генов, формообразовательного процесса, уточнения вопросов систематики и происхождения видов. Кроме того, коллекция полиплоидных растений является базой для создания доноров, сочетающих ценные свойства гибридов или полиплоидов с их фертильностью и жизнеспособностью. Это необходимо для их эффективного использования в селекционных программах (Еремин, 1994; Шоферистов, Шоферистова, 2000; Шоферистов, Шоферистова, 2002; Шоферистов, 2008).

У некоторых видов плодовых растений спонтанные полиплоиды встречаются довольно часто (алыча, терн, микровишня низкая, микровишня войлочная). И.С. Руденком (Молдова), Э.Г. Рассветаевой (Россия, Краснодарский край), Е.Н. Бешашвили (Грузия), В.С. Путовым (Алтайский край) и другими исследователями выделены спонтанные триплоиды, тетраплоиды, пентаплоиды и гексаплоиды. Эти автоплоиды представляют значительный интерес для использования в селекции (Еремин, 1994).

Аллоплоидные формы в большинстве случаев константны по своему промежуточному фенотипу и расщепляются довольно редко.

В Государственном Никитском ботаническом саду Г.Д. Пратасеня и Е.М. Трубицина впервые вывели у персика обыкновенного крупные пыльцевые зерна (с нередуцированными мужскими гаметами) и произвели ими искусственное опыление. В результате опыления выделенной полиплоидной пыльцой у сортов персика были получены триплоидные ($2n = 3x = 24$) растения (Тарасенко, Трубицина, 1938).

У некоторых слаборослых мутантов персика обыкновенного селекции Государственного Никитского ботанического сада наблюдали (Работягов, Смыков, 2001) клетки с различным уровнем пloidности и анеуплоиды с 14-ю хромосомами. У слаборослой узколистной формы персика было отмечено до 60% гаплоидных клеток.

Нектарин и персик обыкновенный являются диплоидными ($2n = 2x = 16$, $x = 8$) таксонами. Полиплоидия у них – явление редкое. В Никитском ботаническом саду изучены две автотетраплоидные формы ($2n = 4x = 32$) – сеянец нектарина Обильного № 3, нектарин Кульджинский $2x$ и пять триплоидных ($2n = 3x = 24$) форм: 166-80, 13-93, 14-18-93, 611-91 (Шоферистов, 2015).

Получение межвидовых (двух и трехродовых) гибридов. Гибриды межвидовые (двойные, получаемые при скрещивании особей разных видов (межвидовое скрещивание). Межвидовая гибридизация удается не всегда и не при всяком типе скрещивания, если же она удается, то у гибридов очень часто наблюдаются нарушения воспроизводительной способности, являющейся выражением дисгармонии объединенных геномов. Геном – гаплоидный набор хромосом с локализованными в нем генами. Под геномом понимают совокупность ядерных элементов генетической конституции особи. Часто межвидовые гибриды полностью стерильны. Гибриды F_1 после межвидовой гибридизации являются промежуточными. У гибридов плодовых растений выщепление родительских признаков в F_2 и в последующих поколениях бывает обычно сложным. Особи, фенотипически соответствующие чистым родительским видам, либо редки, либо почти отсутствуют. Гибриды тройные – полученные от скрещивания трех видов (обратное скрещивание межвидового гибрида с каким либо третьим видом). Используя метод получения тройного гибрида, часто удается сочетать такие виды, которые при прямом скрещивании скрещиваются с трудом или совсем не скрещиваются.

Комбинирование геномов. При отдаленной гибридизации используются комбинации отдельных генов и хромосом из различных геномов разных видов, а иногда (при получении аллоплоидных гибридов) комбинации целых геномов (Лобашов, 1967; Мюнцинг, 1967, Ригер, Михаэлис, 1967). Закономерности наследственной изменчивости являются общими при отдаленной и внутривидовой гибридизации: в том и другом случае предполагается соединение в зиготе (клетка, возникающая в результате слияния двух гамет, то есть развивающийся из клетки организм). После скрещивания и полиплоидизации проводят хромосомный анализ, обращая внимание на процессы конъюгации хромосом. Решающим факторам конъюгации считают гомологичность частей хромосом. Отдаленная гибридизация имеет ряд своих особенностей: более затруднительное получение гибридов, низкая их

фертильность или даже полное бесплодие, а также своеобразный характер наследования признаков в потомстве.

Сорта (гибриды), созданные на основе использования метода отдаленной гибридизации, от скрещивания особей разных видов удаются и они при этом оказываются плодовитыми, открывается возможность изучения наследования признаков родителей в потомстве гибридов.

В Государственном Никитском ботаническом саду созданы межвидовые гибриды, полученные на базе геноплазмы дикорастущих китайских видов *Prunus persica* – *P. davidiana* (Carr.) Franch., *P. mira* Koehne, *P. kansuensis* (Rehd.) Koval. et Kostina, которые представляют собой принципиально новый гнофонд, отсутствующий в культуре. Показана селекционная ценность эндемичных для Китая дикорастущих видов персика. Созданные селекционным путем отдаленные гибриды между нектарином и дикими видами персика, представляют интерес для изучения их в качестве подвоев косточковых плодовых растений и для дальнейшей селекционной работы. Отмечена частичная репродуктивная изоляция при скрещивании культурных сортов с их дикорастущими эндемичными видами персика Китая. Показана возможность возникновения в природе и культуре спонтанных и синтетических гибридов персика ферганского – *P. persica* subsp. *ferganensis* Kostina et Rjab. с персиком обыкновенным – *P. persica* (L.) Batsch, нектарином – *P. persica* (L.) Batsch subsp. *nectarina* (Ait.) Shof. и дикими сородичами персика – *P. davidiana*, *P. kansuensis* и *P. mira*.

Впервые для культурной флоры Крыма и Юга России выделены новые генотипы, созданные с участием персика плоского, персика карликового, персика плакучего, персика махрового розовоцветного, персика полумахрового с пурпурно-красными цветками, персика краснолистного и персика ферганского. Случаев генетически обусловленной стерильности у гибридов $F_1 - F_2$ не выявлено, что указывает на общность их происхождения и филогенетическую близость (Шоферистов, 2015).

Для гибридов F_1 наиболее характерно то, что они имеют фенотип промежуточный между фенотипами скрещиваемых видов. У них трудно уловить в чистом виде отдельные признаки родителей. Однако, в наследовании признаков у гибридов F_1 большое разнообразие: одни гибриды воспроизводят признаки одного родителя, другие – другого; встречается и такое наследование, когда признак у гибрида развит более сильно, чем у любого из родителей; могут появиться и новые признаки, в то время как другие полностью исчезают. Наличие всех этих типов наследования оставляет впечатление промежуточного и мозаичного типов наследования, что и затрудняет изучение генетических закономерностей при отдаленной гибридизации.

Явление расщепления в F_1 свидетельствует о том, что исходные родительские формы были гетерозиготны по гомологичным генам. Анализ наследования при отдаленной гибридизации удается проводить лишь в тех случаях, когда скрещиваемые виды имеют одинаковые наборы гомологичных хромосом, обладающих в гибридной комбинации свойством конъюгировать. В этом случае у гибрида F_1 в мейозе образуются сбалансированные гаметы и развиваются нормальные половые клетки. Чаще всего это имеет место при скрещивании близких видов, подвидов и разновидностей. У такого гибрида в F_2 происходит расщепление не только по признакам скрещиваемых форм, но и по признакам, превосходящим даже родовые различия.

Такая картина расщепления с большей или с меньшей степенью обнаруживается у гибридов отдаленных скрещиваний, где удается получать плодовитые гибриды. Многие отдаленные гибриды выживают лишь до первых стадий дифференцировки

зародыша, а также при случае реципрокных различий, вызванные действием генов на материнскую плазму, свидетельствуют по мнению ряда авторов, о том, что первичной причиной несовместимости видов и нежизнеспособности гибридов является несоответствие генов скрещиваемых видов в цитоплазме яйца. Наряду с нежизнеспособными отдаленными гибридами существуют вполне жизнеспособные гибриды у растений. В ряде отдаленных скрещиваний получаются гибридные растения с мощной гетерозисной вегетативной массой.

Генотипы дикорастущих видов при скрещивании их с культурными сортами привносят в гибриды F_1 иммунитет и устойчивость к различного рода заболеваниям, суровым почвенно-климатическими условиям жизни, снижая при этом "культурные" признаки. Это объясняется тем, что природные дикорастущие виды передают гибридам F_1 преимущественно гены дикого типа, которые в большинстве своем являются доминантными. Доминантные гены в гетерозиготном состоянии перекрывают действие рецессивных генов культурных форм. При селекции культурных сортов доля рецессивных генов возрастает. По-видимому, это происходит за счет подбора и отбора рецессивных аллелей, возникающих в результате мутаций.

Среди отдаленных скрещиваний различают две группы: 1) конгруэнтные скрещивания, когда родительские формы, несмотря на различия в генах, могут скрещиваться без понижения жизнеспособности, и 2) инконгруэнтные скрещивания, когда родительские формы имеют несоответственные хромосомы или разное число хромосом, а также несоответствие в плазме; у гибридов таких скрещиваний обычно наблюдается неправильный мейоз или ненормальность в развитии и они оказываются стерильными.

Факторы, вызывающие стерильность весьма различны:

- 1) несовместимость ядра и цитоплазмы и как следствие этого – нарушение митозов в процессе развития генеративных тканей;
- 2) действие генов препятствующих развитию у растений женских и мужских органов цветка;
- 3) генетические факторы, препятствующие конъюгации хромосом в мейозе и образованию бивалентов, следствием чего является образование гамет с несбалансированным набором хромосом.

В том случае, когда один из скрещиваемых видов является автополиплоидным, а другой – диплоидным, в мейозе у гибрида могут возникать не только униваленты, но и триваленты. В случае скрещивания автополиплоидных видов могут образовываться мультиваленты, что также ведет к образованию несбалансированных гамет.

При скрещивании видов и цитоплазматическом анализе степени конъюгации хромосом и образовании бивалентов в мейозе удастся выяснить гомологичность геномов и причины стерильности гибридов, вызванные несовместимостью геномов. Такой цитогенетический анализ геномного состава, по предложению Г. Кихары, с 1924 г. стал называться геномным анализом.

Отдаленную гибридизацию широко использовали И.В. Мичурин, Л. Бербанк и другие селекционеры для выведения сортов плодовых растений, совмещающих в себе ряд ценных качеств, таких как морозостойкость, устойчивость к грибным заболеваниям и др.

В Государственном Никитском ботаническом саду создана коллекция генотипов, отличающихся мужской стерильностью персика обыкновенного (Андрей Лупан 1020, Байкал, Бэй Сюэ, Драгуц 1143, Д. Хэйл, Заргалдак, Зарель, Лауреат, Рындицкий и др.) и нектарина (Байкола, Кульджинский 2х, Кульджинский 4х, Нектаред 10, Серго 152-91, Нектакульдж 142-91 и др.) [24]. Эти сорта являются ценным исходным селекционным материалом для создания более современных сортов персика

и нектарина, подвоев, подвойно-семенных маточных насаждений, массового получения спонтанных гибридов между представителями двух таксонов – *Prunus persica* и *Prunus amygdalus* (Шоферистов, 1995). Персико-миндальные подвои являются устойчивыми к хлорозу, к плотным почвам и их переувлажнению, к почвенным нематодам, а также совместимы с сортами персика и нектарина (Шоферистов, 2015). Государственный Никитский ботанический сад располагает гибридами F₁ между диким китайским персиком Давида – *P. davidiana* (Carr.) Franch и миндалем обыкновенным – *P. amygdalus* Batsch. – Гибрид 4-1 и гибрид F₁ между персиком обыкновенным сорта Турист и миндалем обыкновенным – Гибрид 13-1 (Шоферистов, 2015).

По современной ботанической классификации у нектарина – *Prunus persica* (L.) Batsch subsp. *nectarina* (Ait.) Shof. выделены 5 разновидностей: var. *roseflorae* Rjab (северокитайская эколого-географическая и помологическая группа сортов с розовидным типом цветка); var. *campanuleflorae* Rjab. (иранская эколого-географическая и помологическая группа сортов с колокольчатым типом цветка); var. *compressa* Zajats (нектарин плоский); var. *densa* Zajats (нектарин карликовый); var. *pendula* Zajats (нектарин плакучий) (Шоферистов, 2015).

Использование биотехнологических методов в селекции (генетическая и клеточная инженерия). Наиболее широкое распространение биотехнологических методов в селекции получила культура изолированных зародышей в исследованиях селекционно-генетического направления. У культурных растений при отдаленной гибридизации формируются неполноценные семена с недоразвитыми зародышами в результате абортирования зародышей у скороспелых сортов черешни – *Prunus avium* (L.), персика – *Prunus persica* (L.) Batsch и др., при неблагоприятных внешних условиях. Это обстоятельство тормозит селекционный процесс и сужает возможности выведения новых сортов. Для преодоления этих трудностей служит культура зародышей (*in vitro*) (Здруйковская-Рихтер, Шоферистов, 1993; Здруйковская-Рихтер, 2003).

После успешного применения этого метода Дитрихом Лайбахом в 1925, 1929 г. и многими другими исследователями были достигнуты большие успехи в работе с разными растениями, у которых по каким-то причинам семена были неполноценными (Здруйковская-Рихтер, Шоферистов, 1993; Здруйковская-Рихтер, 2003).

Для практики имеет большое значение и проращивание в условиях стерильной культуры зародышей нормально развитых семян, представляющих в селекционном отношении, так как в культуре *in vitro* легче создать необходимые для прорастания и развития проростка условия. Это может обеспечить массовое получение полноценных семян, что часто не достигается обычными методами, принятыми в практике и следовательно, ускорить селекционный процесс. Представляет исключительный интерес развиваемое в последнее время индийскими эмбриологами направление по культуре репродуктивных органов растений: изолированных цветков, пестиков, пыльников, завязей и семяпочек (Здруйковская-Рихтер, 2003).

Выводы

1. Рассмотрены методы создания, идентификации по маркерным признакам и поддержание ценных генотипов, используемых при создании новых сортов, чистых линий и межлинейных гибридов косточковых плодовых растений с высокой морфологической и биологической однородностью, продуктивностью и товарностью.
2. Было уделено внимание вопросам генетики устойчивости растений по созданию генотипов с групповой устойчивостью к наиболее вредоносным заболеваниям у абрикоса, персика обыкновенного, персика Давида, персика мира, нектарина, черешни и вишни магалевской.

3. Показаны современные молекулярно-генетические и биотехнологические методы, а также гибридизация и ускорение селекционного процесса. Рассмотрены вопросы создания гаплоидов, диплоидов, триплоидов, тетраплоидов, пентаплоидов, гексаплоидов и комбинированных геномов.

4. Спонтанные и синтетические гибриды между *Prunus persica* (L.) Batsch и *Prunus amygdalus* Batsch удаются в условиях Государственного Никитского ботанического сада успешно и являются плодовитыми.

5. Хорошая скрещиваемость и плодовитость гибридов между *Prunus persica* (L.) Batsch и *Prunus amygdalus* Batsch свидетельствуют об общности их и филогенетической близости, несмотря на таксономические различия.

6. Выделенные и изученные в Государственном Никитском ботаническом саду спонтанные гибриды между персиком Давида, персиком обыкновенным и миндалем обыкновенным (Гибрид 4-4 и Гибрид 13-1) представляют интерес для дальнейшей селекционной работы по улучшению существующих сортов персика и нектарина, а также для дальнейших исследований в качестве семенных и клоновых подвоев косточковых плодовых растений в условиях Крыма и Юга России.

7. Намечена селекционная программа по выведению новых сортов персика обыкновенного и нектарина разных сроков созревания, универсального использования, с комплексной устойчивостью к грибным заболеваниям (курчавость листьев, мучнистая роса, класпероспориоз цветковых почек).

8. Ценным исходным селекционным материалом является генотип нектарина краснолистного, характеризующегося цитоплазматической мужской стерильностью (ЦМС) F₅ 703-89 Краснола. Вовлечение его в селекционный процесс позволяет увеличить объем получения гибридных семян и выращивать гетерозисные гибриды F₁ в нужном количестве, создавать корнесобственные сорта-популяции и ускорять в два-три раза селекционный процесс.

9. В процессе межвидовой гибридизации нектарина с дикими эндемичными китайскими видами персика созданы принципиально новые генотипы нектарина, отсутствующие в культуре. Аналоги в отечественной и зарубежной литературе нам неизвестны..

10. Сорта и перспективные крупноплодные элитные формы нектарина предлагаем для внедрения в промышленное производство Крыма и на Юге России. Внутри- и межвидовые гибриды с мелкими плодами и устойчивые к грибным болезням заслуживают внимания для дальнейшей селекционной работы, а также для изучения их как семенные подвои косточковых плодовых растений.

11. Из гибридного фонда нектарина, созданного на базе геноплазмы различных таксонов *Prunus persica*, нами выделены оригинальные перспективные элитные формы, пополняющие коллекцию Государственного Никитского ботанического сада принципиально новыми генотипами нектарина. Вновь созданные оригинальные генотипы нектарина гомологические ряды академика Н.И. Вавилова известных таксонов *Prunus persica* Mill.

12. Опыт закладки насаждений нектарина и персика посевом семян подвоя непосредственно в сад с последующей окулировкой вдвое сокращает цикл выращивания окулянтов, вступление их в период первого плодоношения деревьев, а также ускоряет внедрение в производство новых селекционных сортов, выращенных беспересадочным способом в саду. Это дает возможность создавать на протяжении двух лет вегетации продуктивные маточно-черенковые сады до 500 деревьев каждого нового сорта.

Литература / References

Витковский В.Л. Плодовые растения мира. СПб.: Издательство "Лань", 2003. – 592 с.

[Vitkovsky V.L. Fruit plants of the world. St. Petersburg: PH "Lan", 2003. 592 p.]

Еремин Г.В. Генетические коллекции косточковых плодовых растений. СПб. 1994. С. 37.

[Eremin G.V. Genetic collections of stone fruit plants. St. Petersburg, 1994. – P.37.]

Здруйковская-Рихтер А.И., Шоферистов Е.П., Лесникова Н.П. Эмбриокультура зародышей *Persica vulgaris* Mill. var. *nectarina* (Maxim.) Holub *in vitro*. // Proces embryogenézy rastlín *in situ* a *in vitro*: Zbornik referátov zo VI konferencie rastinných embryológov Slovanska, Česka a Polška. Nitra, 1993. P. 124-127.

[Zdraykovskaya-Richter A.I., Shoferistov P.E., Lesnikova N.P. Embryoculture of corcules of *Persica vulgaris* Mill. var. *nectarina* (Maxim.) Holub *in vitro* // Proces embryogenézy rastlín *in situ* *in vitro*: Zbornik referátov zo VI konferencie rastinných embryológov Slovanska, Česka a Polška. Nitra, 1993. P. 124-127.]

Здруйковская-Рихтер А.И. Эмбриокультура изолированных зародышей, генеративных структур и получения новых форм растений. Ялта, 2003. С. 9-10; 152-153.

[Zdraykovskaya-Richter A.I. Embryoculture of isolated embryos of generative structures and the production of new forms of plants. Yalta, 2003. P. 9-10; 152-153.]

Лобашов М.Е. Генетика. Л. 1967. С. 495-511.

[Lobashov M.E. Genetics. L. 1967. P. 495-511.]

Мюнцинг А. Генетика. М., 1967. С. 437-438.

[Munzing A. Genetics. M., 1967. P. 437-438.]

Тарасенко Г.Д., Трубицина Е.М. Получение полиплоидных растений. Триплоид *Prunus persica* // Докл. АН СССР. М.: Изд-во АН СССР. 1938. Т. XIX. № 6-7. С. 531-533.

[Tarasenko G.D., Trubitsina E.M. Preparation of polyploid plants. Triploid *Prunus persica* // Doc. USSR Academy of Sciences. M.: Izd-vo AS of USSR. 1938. Vol. 19. № 6-7. P. 531-533.]

Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / Под. ред. Г.А. Лобанова. Мичуринск, 1973. 492 с.

[Program and methods of variety study of fruit, berry and nut crops /G.A. Lobanov (Ed.) Michurinsk, 1973. 492 p.]

Программа и методика селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур / Под. ред. Г.А. Лобанова. Мичуринск, 1980. 529 с.

[Program and methods of selection of fruit, berry and nut crops /G.A. Lobanov (Ed.) – Michurinsk, 1980. 529 p.]

Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / Под ред. Е.Н. Седова и Т.П. Огольцовой. Орел: ВНИИСПК, 1999. 608 с.

[Program and methods of varietal study of fruit, berry and nut crops /E.N. Sedova, T.P. Ogoltsova (Eds.) Orel: VNIISPК. 1999. 608 p.]

Работягов В.Д., Смыков А.В. Селекция многолетних культур в Никитском ботаническом саду // Вісник аграрної науки. 2001. № 4. С. 50-52.

[Rabotyagov D.V., Smykov A.V. Breeding of perennial crops in the Nikitsky Botanical Gardens // Bulletin of Agricultural science. 2001. № 4. P. 50-52.]

Ригер Р., Михаслис А. Генетический и цитогенетический словарь. М., 1967. С. 23.

[Riger R., Mikhaelis A. Genetic and cytogenetic dictionary. M., 1967. P. 23.]

Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.
[Cherepanov S.K. Vascular plants of the USSR. L.: Nauka, 1981. 509 p.]

Шевчук М.С., Андриющенко А.В. Методика проведення експертизи міжвидових підщеп для кісточкових *Prunus* L., на відмінність, однорідність і стабільність // Методика проведення експертизи сортів рослин на відмінність, однорідність і стабільність (ВОС). К, 2008. Вип. 1. Ч. 3. С. 121-131.

[Shevchuk M.S., Andryushchenko A.V. Methods of examination of interspecific rootstocks for stone *Prunus*L. on difference, homogeneity and stability // Methods of examination of plant cultivars on difference, homogeneity and stability (DHS). Kiev. 2008. Vol. 1. Part 3. P. 121-131.]

Шушова Т.В., Шоферистов Э.П. Выращивание нектарина в странах мира и в Украине // "Нетрадиционное растениеводство. Селекция. Охрана природы. Эниология. Экология и здоровье.": XVII Междунар. симп. (13-21 сентября 2008). Симферополь, 2008. С. 191-196.

[Shishova T.V., Shoferistov E.P. Cultivation of peaches in the world and in Ukraine // "Non-traditional crop science. Breeding. Nature protection. Eniology. Ecology and health.": XVII Inter. symp.(13-21 September,2008). Simferopol, 2008. P. 191-196.]

Шоферистов Е.П., Заяць В.А. Перспективи розвитку культури нектарина (*Persica vulgaris* Mill. subsp. *nectarina* (Ait.) Shof.) в Україні // Наук. вісн. Ужгор. держ. універ. Ужгород, 2000. № 8. С. 191-196.

[Shoferistov E.P., Zayats V.A. Prospects for the development of nectarine culture (*Persica vulgaris* Mill. subsp. *nectarina* (Ait.) 'shof.) in Ukraine // Scien. High. Uzhgor. State University. Uzhgorod, 2000. No. 8. P. 191-196.]

Шоферистов Е.П., Копылов В.И., Бережной С.С. и др. Исходный материал новых отдаленных гибридов подсемейства Prunoideae Focke (*Rosaceae* Juss.) для изучения в качестве клоновых подвоев // Вісн. аграр. науки Півден. регіону. Одеса: СМІЛ, 2005. Вип. 6. С.125-133.

[Shoferistov E.P., Kopylov V.I., Berezhnoy S.S. et al. Initial material of new remote hybrids of the subfamily PrunoideaeFocke (*Rosaceae* Juss.) for study asclonalrootstocks // Bull. of Agrarian Science of Southern region. Odessa: SMIL, 2005. Vol. 6. P. 125-133.]

Шоферистов Е.П., Шоферистова Е.Г., Цюпка С.Ю. Всхожесть семян у отдаленных гибридов нектарина, персика и миндаля // Бюл. Гос. Никит. ботан. сада. 2006. Вып. 93. С. 45-46.

[Shoferistov E.P., Shoferistova E.G., Tsiupka S.Yu. Germination of seeds from distant hybrids of nectarine, peach and almonds // Bull. State. Bot. Gard. 2006. Vol. 93. P. 45-46.]

Шоферистов Е.П. Происхождение, генофонд и селекционное улучшение нектарина: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.01. ботаника 06.00.05 – селекция и семеноводство. Гос. Никит. ботан. сад УААН. Ялта, 1995. 56 с.

[Shoferistov E.P. Origin, gene pool and breeding improvement of nectarine Synopsis of a thesis of Dr. Sci: 03.00.01 botany, 06.00.05. Breeding and Seed Production. Yalta, 1995. 56 p.]

Шоферистов Е.П., Шоферистова Е.Г. Гибридизация и полиплоидия нектарина и отдельных представителей подсемейства Prunoideae Focke // Проблемы и перспективы отдаленной гибридизации плодовых и ягодных культур: Тез. докл. XX Мичур. чтений, посвящ. 145-лет. со дня рожд. И.В. Мичурина. Мичуринск, 2000. 18 с.

[Shoferistov E.P., Shoferistova E.G. Remote, intraspecific hybrids are polyploids of nectarine and peach // Improved cultivars of stone fruit crops for highly productive gardens (To the 70 anniversary from the day of birth of G.V. Eremin). Krymsk, 2002. P. 136-140.]

Шоферистов Е.П., Шоферистова Е.Г. Отдаленные, внутривидовые гибриды и полиплоиды нектарина и персика // Улучшение сортов косточковых плодовых культур

для высокопродуктивных садов (К 70-летию со дня рожд. академ. РАСХН. Г.В. Еремина). Крымск, 2002. С. 136-140.

[Shoferistov E.P., Shoferistova E.G. Remote, intraspecific hybrids are polyploids of nectarine and peach // Improved cultivars of stone fruit crops for highly productive gardens (To the 70 anniversary from the day of birth of G.V. Eremin). Krymsk, 2002. P. 136-140.].

Шоферистов Е.П. Дополнение к систематике нектарина // Материалы Международных Линнеевских чтений, посвященные 300-летию со дня рождения основоположника научной ботаники Карла Линнея (21-25 мая 2007 г.). Луганск: Элтон-2, 2007. С. 106-107.

[Shoferistov E.P. Addition to the taxonomy of nectarine // Materials of International Linnean readings dedicated to the 300th anniversary of the birth of the founder of scientific botany Carl Linnaeus (May 21-25, 2007). Lugansk: Elton-2, 2007. P. 106-107.].

Шоферистов Е.П. Получение полиплоидных растений нектарина (*Prunus persica* (L.) Batsch subsp. *nectarina* (Ait.) Shof.) в Никитском ботаническом саду // Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин. К.: Алефа, 2008. Вип. № 2 (8). С. 26-29.

[Shoferistov E.P. Preparation of polyploid plants of nectarine (*Prunus persica* (L.) Batsch subsp. *nectarina* (Ait.) Shof.) in the Nikitsky Botanical Gardens // Crop studies and protection of rights on plant cultivars. K.: Alefa, 2008. Issue. 2 (8). P. 26-29.].

Шоферистов Е.П. Селекция нектарина *Prunus persica* (L.) Batsch. subsp. *nectarina* (Ait.) Shof. в Никитском ботаническом саду. Монография. Ялта, 2015. 122 с.

[Shoferistov E.P. Breeding of nectarine *Prunus persica* (L.) Batsch. subsp. *nectarina* (Ait.) Shof. in the Nikitsky Botanical Gardens. Monograph. Yalta, 2015. 122 p.].

Статья поступила в редакцию 07.11.2019 г.

Shoferistov E.P., Tsupka S.Y. Genetic basis of selection of stone fruit and other agricultural plants // Plant Biology and Horticulture: theory, innovation. 2019. № 3(152). P. 71-83.

Methods of creation, identification on marker signs and maintenance of the valuable genotypes used at creation of new grades, pure lines, interlinear hybrids of stone fruit plants are considered. The maintenance of valuable genotypes used in the creation of new cultivars, clean lines, interline hybrids of stone fruit plants. The laying of plantations of nectarine and peach by sowing seeds directly into the garden with subsequent budding in the form of reducing the cycle of cultivation of eyepieces, the entry into the period of full fruiting of trees, as well as accelerating the introduction into production of new breeding cultivars grown by non-transplanting method. This makes it possible to create for two years of vegetation productive mother-cuttings gardens up to 500 trees of each new cultivar. Significant importance is given to modern molecular genetic and biotechnological methods, as well as classical-hybridization, individual selection, acceleration of the breeding process (use of greenhouses for growing hybrid seedlings, as well as grafting seedlings of fruit plants). In nectarine, as well as endemic to China – the peach of David and the peach of the world when self-pollinating interspecific hybrids F1 in inbred offspring sometimes there are sterile individuals of plants.

Keywords: *breeding; marker sign; cultivar; hybrid; morphological and biological type of flower*