

## ОТДАЛЁННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В ЭВОЛЮЦИИ И СЕЛЕКЦИИ КОСТОЧКОВЫХ РАСТЕНИЙ РОДА *PRUNUS* L.\*

Еремин Г.В., д-р с.-х. наук, академик РАН, Еремин В.Г., д-р с.-х. наук

Крымская опытно-селекционная станция – филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова» (Крымск)

**Реферат.** На Крымской опытно-селекционной станции – филиале ВИР сосредоточен генофонд видов косточковых растений и их отдаленных гибридов, насчитывающий свыше 5000 генотипов, создана генетическая коллекция видов и отдаленных гибридов. С использованием флорогенетического метода и геномного анализа удалось установить происхождение и особенности генотипов ряда видов рода *Prunus*, уточнить роль отдаленной гибридизации в процессе видообразования в природе и при культивировании косточковых растений, формировании разнообразия генотипов и возникновения гибридогенных видов. Установлено, что большинство дикорастущих видов косточковых растений рода *Prunus* L. являются межвидовыми гибридами. Определены проявления генетической несовместимости видов при гибридизации, а также показана эффективность использования геномных маркеров для уточнения геномного состава ряда амфидиплоидных видов рода *Prunus* – *P. spinosa*, *P. fruticosa*, *P. maackii*, *P. Nana* и ряда других. С использованием отдаленной гибридизации и генофонда видов рода *Prunus* на Крымской опытно-селекционной станции выведены сорта косточковых плодовых культур, в том числе гибридогенных видов сливы русской – *Prunus rossica* Erem. и абрикоса черного – *P. dasycarpa* Pers. Созданы клоновые подвои для косточковых культур, получившие признание в различных регионах России и ряде зарубежных стран. В Государственный реестр РФ включены сорта, выведенные с использованием отдаленной гибридизации. Наибольшую известность получили сорта сливы русской: Кубанская Комета, Глобус, Июльская роза, Гек, клоновые подвои косточковых культур: ВСЛ 2, ЛЦ 52, Кубань 86, ВВА 1, Эврика 99 и ряд других.

**Ключевые слова:** гибридизация, вид, сорт, генотип, несовместимость, подвой

**Summary.** At Krymsk Experiment Breeding Station, a genetic diversity of species of stone fruit plants and their remote hybrids is concentrated, numbering over 5000 genotypes, a genetic collection of species and remote hybrids has been created. Using the fluorogenetic method and genomic analysis, it was possible to establish the genotypes origin and characteristics of a number of the genus *Prunus* species, clarify the role of distant hybridization in the process of speciation in nature and in the cultivation of stone fruit plants, the formation of a variety of genotypes and the arising of hybridogenic species. The manifestations of genetic incompatibility of species during hybridization were determined, and the effectiveness of using the genomic markers to clarify the genomic composition of a number of amphidiploid species of the genus *Prunus* – *P. spinosa*, *P. fruticosa*, *P. maackii*, *P. nana*, and a number of others was also shown. With the use of distant hybridization and the genetic diversity of *Prunus* species concentrated at Krymsk Experiment Breeding Station, the varieties of stone fruit crops, including hybrigenous species of russian plum – *Prunus rossica* Erem. and black apricot – *P. dasycarpa* Pers. have been developed. The clonal rootstocks were created for stone fruit crops, which were recognized in various regions of Russia and several foreign countries. The State Registry of the Russian Federation includes varieties bred using remote hybridization. The most famous varieties of russian plum are: Kubanskaya Kometa, Globus,

\* Работа выполнена с использованием коллекций генетических ресурсов растений ВИР (VIR Collections of Plant Genetic Resources) в рамках государственного задания ВИР (бюджетный проект № 0662-2019-0004).

Iyulskaya Rosa, Gek, as well as the clonal rootstocks for stone fruit crops: VSL 2, LC 52, Kuban 86, VVA 1, Evrika 99 and a number of others.

**Key words:** hybridization, species, variety, genotype, incompatibility, rootstock

**Введение.** На важнейшую роль отдалённой гибридизации плодовых, в том числе дикорастущих косточковых растений, в их эволюции указывали выдающиеся ученые, изучавшие древесную флору России и сопредельных стран [1-4]. Межвидовую гибридизацию в селекции косточковых культур использовали в своей работе практически все отечественные селекционеры. Известно, что потенциал видов косточковых растений рода *Prunus* велик и на сегодняшний день далек от того, чтобы быть полностью исчерпанным в селекционных программах. Однако успешное использование межвидовой гибридизации для практических целей в селекционной работе возможно лишь при глубоком познании факторов, определяющих успех в этом деле. Одним из них является выделение исходных доноров и источников хозяйственно ценных признаков конкретной культуры из разнообразия косточковых растений для использования в дальнейшей межвидовой гибридизации. Это убедительно подтверждают и исследования по изучению генофонда косточковых культур, проводимые на Крымской ОСС ВИР, и его использование в практической селекции косточковых плодовых культур.

Межвидовая гибридизация между представителями рода *Prunus* была определяющим фактором на всех этапах его эволюционного развития. Наряду с возникновением и приспособлением к меняющимся условиям внешней среды обитания отдалённая гибридизация способствовала увеличению проявления изменчивости и предоставляла обширный материал для естественного отбора. Это приводило к возникновению новых гибридогенных видов, лучше приспособленных к преодолению воздействия экстремальных факторов среды, что было неизбежно при миграции видов *Prunus* в новые регионы при их освоении.

Не менее важную роль отдалённая гибридизация сыграла и в происхождении культурных видов косточковых культур, в частности, сливы, вишни, абрикоса. Отдалённая гибридизация, включая и интрогрессивную гибридизацию, сыграла важнейшую роль в формировании сортового разнообразия всех косточковых культур [5, 6].

Как известно, успех в селекции, в том числе и косточковых культур, во многом определяется исходным материалом, использованным в селекционном процессе. Это сделало необходимым, прежде чем начинать селекционную работу по выведению сортов и подвоев сосредоточить на Крымской ОСС генофонд рода *Prunus* L. в объеме свыше 5000 генотипов. Для этого сотрудниками учреждения проведено более 20 экспедиций по сбору дикорастущих форм и примитивных сортов косточковых растений, а также осуществить обмен растительным материалом с другими научными учреждениями России и рядом других стран.

В процессе изучения генофонда косточковых культур и использования его на основе применения отдалённой гибридизации возникла необходимость в рассмотрении эволюции видов рода *Prunus* и роли в этом процессе межвидовой гибридизации. Результаты проведенной работы позволили более обоснованно подойти к пониманию правильного подбора компонентов при отдалённой гибридизации. Это обеспечило большую эффективность реализации ряда селекционных программ по выведению сортов и подвоев косточковых культур.

В научных учреждениях России, в том числе и на Крымской ОСС, собран обширный генофонд сортов и видов косточковых. Использование выделенных из него доноров и источников селекционно значимых признаков позволило в результате реализации ряда селекционных программ получить серию новых сортов и подвоев косточковых культур, многие из которых внесены в Госреестр селекционных достижений, допущенных к ис-

пользованию в РФ. Но поскольку генетический потенциал рода *Prunus* по многим признакам не исчерпан, необходимость проведения его глубокого изучения для последующего использования в селекции косточковых культур очевидна. Одной из важнейших задач является и изучение особенностей проведения самой межвидовой гибридизации, поскольку этот метод является одним из важнейших в практической селекции сортов и подвоев косточковых культур.

**Объекты и методы исследований.** В настоящей работе рассматриваются вопросы происхождения, биологические и генетические особенности межвидовых гибридов в природе и культивируемых косточковых плодовых растений, возможности и пути использования генетического потенциала видов рода *Prunus* в селекции косточковых культур для получения высококачественных, адаптивных и технологичных сортов и подвоев [7].

При решении вопроса о видообразовании с участием в этом процессе отдаленной гибридизации необходимо проследить путь эволюции видов рода *Prunus* от первичных генотипов до их современных потомков, в том числе и гибридогенных видов. Поскольку эволюцию видов этого рода можно проследить только увязывая это с динамикой изменения флористических формаций Северного полушария, надо учесть мнение ученых [8, 9] о возможности образования видов рода *Prunus* в составе третичной флоры и признать первичность Восточноазиатского центра происхождения древесных видов «тургайской» флоры и дальнейшей миграции видов рода *Prunus* из Восточной Азии в другие части Северной Евразии и Северной Америки. Судьбу видов *Prunus* целесообразно изучать с использованием флорогенетического анализа, а процесс возникновения видов – путём гибридизации между ними, учитывая результаты проявления генетической несовместимости, а также проявления у гибридов маркерных признаков видов, участвующих в гибридизации [10, 11].

В ряде случаев нами рассматривались родословные генотипов, полученных с участием в их происхождении тех видов, которые не участвовали непосредственно в появлении F<sub>1</sub>. Наблюдения проводили за гибридами и генотипами их родительских видов в природе и в насаждениях Крымской ОСС и других научных учреждений при их посещении. Анализировали также научные источники с материалами по получению и изучению отдельных гибридов видов *Prunus*.

В процессе проведения экспериментов по межвидовой гибридизации и при анализе других материалов, связанных с этим, была принята система вида рода *Prunus* Focke с внесёнными коррективами ряда исследователей [12, 13]. При выборе маркерных признаков предпочтение отдавали признакам, не встречающимся в генотипах других видов, а также признакам, не подверженным или слабо реагирующим на изменения внешней среды: тип соцветия, размер, окраска, у некоторых элементов – форма и структура цветка, листосложение в почках, тип ветвления побегов, форма и структура поверхности косточки и ряд других [14].

**Обсуждение результатов.** Особенности получения межвидовых гибридов между генотипами рода *Prunus* имеют свои определенные проявления генетической несовместимости. В пределах каждого из подрода *Prunus* получение межвидовых гибридов, как правило, возможно. Однако между представителями различных подродов проявляется как склонность к получению отдаленных гибридов, так и нескрещиваемость. Если имеется достаточно много гибридов между видами подродов *Prunophora* и *Amygdalus*, то гибридов между видами подродов *Padus*, *Cerasus* и *Laurocerasus* пока не получено, как и гибридов между видами этих подродов и видами подродов *Prunophora* и *Amygdalus* (табл. 1).

Таблица 1 – Фертильность гибридов F<sub>1</sub> между видами рода *Prunus*

Таксоны	Таксоны													
	subgenus <i>Prunophora</i>				subgenus <i>Amygdalus</i>				subgenus <i>Cerasus</i>				subgenus <i>Padus</i>	subgenus <i>Laurocerasus</i>
	<i>sectia Prunus</i>	<i>sectia Armeniaca</i>	<i>sectia Microcerasus</i>	<i>sectia Amygdalopsis</i>	<i>sectia Euamygdalus</i>	<i>sectia Persica</i>	<i>sectia Chamaeamygdalus</i>	<i>sectia Emplectocladus</i>	<i>sectia Cerasus</i>	<i>sectia Eucerasus</i>	<i>sectia Pseudocerasus</i>	<i>sectia Mahaleb</i>		
subgenus <i>Prunophora</i>														
<i>sectia Prunus</i>	f	f	f	f	s	s	s	s	n	n	n	n	n	n
<i>sectia Armeniaca</i>	f	f	f	f	s	s	n	n	n	n	n	n	n	n
<i>sectia Microcerasus</i>	f	f	f	f	s	s	s	n	n	n	n	n	n	n
<i>sectia Amygdalopsis</i>	f	f	f	f	s	n	s	n	n	n	n	n	n	n
subgenus <i>Amygdalus</i>														
<i>sectia Euamygdalus</i>	s	s	s	s	f	f	f	n	n	n	n	n	n	n
<i>sectia Persica</i>	s	s	s	s	f	f	f	n	n	n	n	n	n	n
<i>sectia Chamaeamygdalus</i>	s	n	s	s	f	f	f	n	n	n	n	n	n	n
<i>sectia Emplectocladus</i>	s	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
subgenus <i>Cerasus</i>														
<i>sectia Cerasus</i>	n	n	n	n	n	n	n	n	f	f	f	f	n	n
<i>sectia Eucerasus</i>	n	n	n	n	n	n	n	n	f	f	f	f	n	n
<i>sectia Pseudocerasus</i>	n	n	n	n	n	n	n	n	f	f	f	s	n	n
<i>sectia Mahaleb</i>	n	n	n	n	n	n	n	n	s	f	s	f	n	n
subgenus <i>Padus</i>	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	f	n
subgenus <i>Laurocerasus</i>	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	f

В первом поколении межвидовых гибридов рода *Prunus* также проявляется несовместимость, выражающаяся прежде всего в снижении мужской фертильности при сокращении плодовитости у лучших в этом отношении индивидов. По результатам гибридизации, проведенной между видами *Prunus*, на Крымской ОСС были выделены четыре уровня проявления несовместимости, связанные со снижением фертильности гибридов.

*Первый уровень.* Часть гибридов имеет нормальную фертильность, хотя всегда в гибридной семье встречаются особи с полной или частичной стерильностью, со сниженной плодовитостью и жизнеспособностью пыльцы. Это обусловлено гомологичностью от

происхождения видов одной секции и может приводить к гамопloidному гибриidному видoобразованию.

*Второй уровень.* Плодовитость гибридов всегда снижена, часть межвидовых гибридов образует фертильную пыльцу, но часть гибридов может быть бесплодной. Это результат взаимодействия между гомеологичными геномами, который может преодолеваться в последующих гибридных поколениях. При получении F<sub>2</sub> беккроссы при опылении и гибридов F<sub>1</sub> пыльцой отцовского вида часто наблюдается усиление проявления несовместимости вплоть до гибели гибридов F<sub>2</sub> – это связано с несовместимостью цитоплазмы, унаследованной гибридами от материнского компонента гибридизации, с гибридным ядром, где 75 % хромосом принадлежит отцовскому компоненту. Поэтому в таких случаях приходится при получении F<sub>1</sub> в качестве опылителя использовали пыльцу вида – материнского компонента F<sub>1</sub> или другого гибрида F<sub>1</sub> с тем, чтобы в ядре клеток гибрида F<sub>2</sub> процент хромосом вида – отцовского компонента гибрида F<sub>1</sub> не превышал 50 %. Проявление ядерно-цитоплазматической несовместимости наблюдается нередко при гибридизации видов сливы и абрикоса между собой и с видами секции *Microcerasus* (в частности, с *P. pumila*).

*Третий уровень.* Гибриды F<sub>1</sub> бесплодны. У некоторых из них при женской стерильности отмечается частичная жизнеспособность пыльцы, это результат взаимодействия генотипов с более выраженной степенью гомеологичности геномов. Используя гибриды этого уровня проявления несовместимости, возможно получение F<sub>2</sub> и последующих гибридных поколений, что делает возможным их участие в видообразовании и использовании в ряде селекционных программ.

*Четвертый уровень.* Жизнеспособные гибриды между компонентами скрещивания не получены, что связано с негомологичностью вовлеченных в гибридизацию геномов. Это проявляется и при попытке гибридизации между видами различных подродов рода *Prunus*, за исключением гибридов подродов *Prunophora* и *Amygdalus*.

При получении межвидовых гибридов с особенно важным селективируемым признаком в нашей работе был использован метод включения при повторном скрещивании в число его компонентов третьего вида, у которого генетическая система контроля над одним и тем же признаком осуществляется минимум двумя генами (из трех) генотипов, что увеличивает вдвое вероятность получения генотипов с селективируемым признаком. К тому же может проявиться при различных условиях внешней среды положительное действие как обоих доноров, так и одного или другого раздельно. Но во всех случаях вероятность передачи от видов-доноров селективируемого признака увеличивается. Это важно в том случае, если складывается стрессовая ситуация, требующая максимального проявления необходимых признаков устойчивости, особенно при работе с полигенными признаками.

При отдаленной гибридизации у косточковых растений наблюдаются различные типы формообразования – от передачи отдельных генов (интрогрессивная гибридизация) до объединения полностью двух геномов скрещиваемых видов (аллополиплоидия). Классическим примером интрогрессивной гибридизации является факт передачи гена G/g алычи абрикосу и персику (возникновение «лючаков» и «нектаринов») и аллополиплоидных видов (сливы домашней и вишни обыкновенной в гибридных комбинациях терн × алыча и вишня степная × черешня). Однако поскольку интрогрессия генов происходит только в процессе межвидовой гибридизации при повторных скрещиваниях с родительскими видами, нередко наблюдается и интрогрессия генов и образование новых геномов с комплексами генов от обоих родительских видов. Примером может быть гибридизация абрикоса и алычи, в ряде случаев возникают и отбираются «лючаки», а в других – черный абрикос *P. dasycarpa*. Если в ряде случаев с использованием маркерных признаков в геном-

ном анализе удаётся проследить связь гибридогенных видов с предковыми видами, то в других случаях, когда предковый вид исчез, приходится выдвигать версию об участии виртуальных форм в сравнении с признаками близких к предкам современных видов.

В каждом из центров происхождения, выделенных Н.И. Вавиловым, можно установить основные виды, вокруг которых путем гибридизации с другими видами появились новые, как правило, викарные по отношению к основному, виды, занявшие территории, смыкающиеся с регионами, занятыми основным видом, однако с проявлением стрессоров, губительных для последнего, но переносимых новыми видами. Так, для Восточноазиатского генцентра «основными» видами можно считать: для видов *Prunus* и *Armeniaca* – *P. ulmifolia*, для подрода *Amygdalus* – *P. mira*, для секции *Microcerasus* – вид, близкий к *P. humilis*, для видов *Cerasus* – *P. pseudocerasus*, *P. incisa* и *P. canescens*.

В Переднеазиатском генцентре «основными» видами миндаля являются *P. Amygdalus* и *P. scoparia*, для сливы – алыча (*P. cerasifera*). При межвидовой гибридизации можно предположить, что приоритетным является принадлежность к таксону материнскому, поскольку в этом случае исключается или в значительной степени смягчается несовместимость, возникающая из-за явления «ядерно-протоплазменной несовместимости», приводящей к снижению жизнеспособности или полной гибели гибридов.

В связи с этим есть основание считать, что у гибридогенных видов – *P. fenzliana*, *P. bucharica* протоплазма передана от *P. amygdalus*, а у *P. spinosissima* и *P. Webbi* – от *P. scoparia*. Но, по всей видимости, бывают и исключения. В частности, интрогрессивной гибридизацией персика с видами микровишни (в частности, *P. incana*) или луизеании вязолистной первому от последних переданы гены, контролирующие колокольчатый тип цветка (цилиндрический гипантий и короткие лепестки), а также персику от абрикоса – желтый цвет мякоти плода и от китайской сливы (тип Сатсумы) красную окраску мякоти плода. От миндаля (или сливы китайской) – консервным сортам персика мог быть передан признак хрящеватой мякоти.

Особенно интенсивно видообразовательный процесс в природе проходит с участием видов *Prunus* при соприкосновении или захождении ареалов близких видов, возникших в различных генцентрах. Так, в Северо-восточном Китае при соприкосновении видов рода *Prunus*, происходящих из Восточноазиатского генцентра с видами, возникшими в Среднеазиатском или Европейско-Сибирском генцентрах, возникли виды: абрикос сибирский – *P. sibirica* (*P. armeniaca* × *P. davidiana*); микровишни: войлочной (*P. ulmifolia* × *P. glandulosa*); микровишня мелкоплодная – *P. microcarpa* (*P. humilis* × *P. ulmifolia*); абрикос ансу (*P. salicina* × *P. tume*), абрикос обыкновенный – *P. armeniaca* (*P. ulmifolia* × *P. kansuensis*), луизеания черешковая – *P. pedunculata* (*P. ulmifolia* × *P. prostrata*).

На стыке Среднеазиатского и Переднеазиатского генцентров возникли гибридогенные виды миндаля: миндаль колючейший – *P. spinosissima* (*P. scoparia* × *P. microcarpa*), миндаль бухарский – *P. bucharica* (*P. amygdalus* × *P. microcarpa*), миндаль Фенцля – *P. fenzliana* (*P. amygdalus* × *P. cerasifera*), миндаль Урарту – *P. urartu* (*P. scoparia* × *P. fenzliana*). Здесь также возникли первичные виды, получившие в дальнейшем распространение в более северных степных регионах: терн – *P. spinosa* (*P. cerasifera* × (*P. microcarpa* × *P. incana*)), миндаль низкий (бобовник) – *P. nana* (*P. scoparia* × *P. incana*), вишня степная – *P. fruticosa* (*P. canescens* × *P. mahaleb*).

Некоторые эндемичные виды рода *Prunus*, имевшие в третичном периоде более широкий ареал, после его сокращения не произрастают в месте происхождения гибридных потомков, но их признаки остаются. Это можно сказать о видах *P. ulmifolia*, *P. microcarpa*, *P. Canescens*, от которых произошли виды *P. brigantiaca*, *P. cocomilia*, *P. avium*, *P. sachalinensis* (табл. 2).

Таблица 2 – Подвиды, разновидности и сортотипы косточковых растений с признаками, интрогрессированными от других видов

Вид	Подвид, разновидность, сортотип	Интродуцированный признак	Вид, от которого интродуцирован признак
<i>P. persica</i>	<i>var. nectarina</i>	голоплодность	<i>P. cerasifera</i>
<i>P. persica</i>	консервные сорта	хрящевидная мякоть	<i>P. amygdalus</i>
<i>P. persica</i>	желтомясные сорта	желтая мякоть	<i>P. armeniaca</i>
<i>P. armeniaca</i>	беломясные сорта	белая мякоть	<i>P. persica</i>
<i>P. armeniaca</i>	«лючаки»	голоплодность	<i>P. cerasifera</i>
<i>P. domestica</i>	<i>subsp. insititia</i>	терпкость	<i>P. spinosa</i>
<i>P. cerasifera</i>	<i>subsp. macrocarpa</i>	крупноплодность, плотная мякоть, отделяющаяся косточка	<i>P. salicina</i>
<i>P. mandschurica</i>	все образцы	крупный, зубчатой формы края лист	<i>P. glandulosa</i>
<i>P. incana</i>	<i>subsp. blinovski</i>	крупный, широкий лист	<i>P. cerasifera</i>
<i>P. incana</i>	<i>subsp. araxina</i>	более крупный лист с заостренным кончиком, жилкование	<i>P. fenzliana</i>
<i>P. cerasifera</i>	все образцы	одиночные цветки, широкий опушенный лист	<i>P. ulmifolia</i>

Алыча чаще бывает материнским компонентом при скрещивании особенно с видами подрода *Amygdalus*, поэтому гибриды алычи с миндалем могут иметь протоплазму алычи. Тогда и повторные гибриды в F<sub>2</sub> чаще будут более удачными при опылении алычей.

Важное значение для возникновения внутривидового полиморфизма, отмечаемого у многих видов косточковых культур, имела интрогрессивная гибридизация, приводившая к передаче генов, контролирующих различные признаки от одного вида к другому. Это имело место как при спонтанной гибридизации в природных «гибридных зонах», так и при совместном возделывании сортов различных видов. При этом передавали геномы одного вида в другой не только отдельные гены, контролирующие тот или иной признак, но и генетические системы (блоки генов), контролирующие сразу несколько важных признаков. Это приводит к формированию даже внутривидовых таксонов или сортотипов, что характерно для ряда как дикорастущих, так и культивируемых видов.

**Отдалённая гибридизация в природе.** Нескрещиваемость и другие элементы несовместимости видов – обязательное условие сохранения идентичности при половом размножении у видов косточковых растений – проявляется тем сильнее, чем менее родственны генотипы. Совместное произрастание легко скрещиваемых видов естественно для них в соответствии с правилом Гаузе «один вид – одна экологическая ниша». Однако это правило не абсолютно. В местообитаниях видов *Prunus* чаще всего наблюдается произрастание близких видов, и там появляются гибриды между ними. Это особенно усугубляется с образованием «гибридной зоны» в результате изменения климата и (или) миграции по различным причинам некоторых видов в новые местообитания. Чаще всего для представителей рода *Prunus* явление межвидовой гибридизации наблюдается в

горной местности, а также на стыках ареалов близких видов, где часто отмечается захождение ареалов и образование «гибридных зон».

В настоящее время известны гибридогенные виды различных косточковых растений как стабилизировавшиеся, так и еще молодые, находящиеся в стадии стабилизации. Определение гибридного происхождения ряда видов весьма затруднительно. Это связано с тем, что некоторые предковые виды уже исчезли, хотя признаки, перешедшие от их потомков, у других существующих видов неизвестны. В данном случае приходится выдвигать гипотезу существования вида с такими признаками, проявляющимися у заведомо гибридогенного вида косточковых.

Важную роль сыграла межвидовая гибридизация в происхождении культивируемых видов и формировании внутривидового полиморфизма видов косточковых культур. В настоящее время вовлечение в процесс селекции практически всех косточковых культур новых видов способствует появлению новых культивируемых видов и разновидностей у видов сборных. Примером новых культивируемых видов могут быть черный абрикос *P. dasycarpa* и слива русская *P. rossica*. Достаточно хорошо известны и такие гибридогенные сортотипы, как сортотип вишнеслив (*P. pumila* × *P. salicina*, *P. pumila* × *P. americana*) и китайско-американских слив (*P. americana* × *P. salicina*), возникшие с участием сливы китайской, сортотип вишни «Дюки» (*P. cerasifera* × *P. avium*) (табл. 3).

Таблица 3 – Гибридогенные виды рода *Prunus*

Вид		Происхождение
русское название	латинское название	
Слива домашняя	<i>P. domestica</i>	<i>P. cerasifera</i> × <i>P. spinosa</i>
Терн	<i>P. spinosa</i>	<i>P. cerasifera</i> × <i>P. microcarpa</i>
Слива дарвазская	<i>P. darvasica</i>	( <i>P. prostrata</i> × <i>P. cerasifera</i> ) × <i>P. domestica</i>
Слива итальянская	<i>P. cocomilia</i>	<i>P. cerasifera</i> × <i>P. microcarpa</i>
Слива альпийская	<i>P. brigantiaca</i>	<i>P. cerasifera</i> × <i>P. ulmifolia</i>
Слива приморская	<i>P. maritima</i>	<i>P. munsoniana</i> × <i>P. pumila</i>
Слива западная	<i>P. subcordata</i>	<i>P. americana</i> × <i>P. ulmifolia</i>
Слива садовая американская	<i>P. hortulana</i>	<i>P. americana</i> × <i>P. maritima</i>
Абрикос черный	<i>P. dasycarpa</i>	<i>P. cerasifera</i> × <i>P. armeniaca</i>
Абрикос Ансу	<i>P. ansu</i>	<i>P. mume</i> × <i>P. salicina</i>
Абрикос маньчжурский	<i>P. mandchurica</i>	<i>P. sibirica</i> × <i>P. glandulosa</i>
Луизеания черешчатая	<i>P. pedunculata</i>	<i>P. ulmifolia</i> × <i>P. prostrata</i>
Луизеания трехлисточковая	<i>P. triloba</i>	<i>P. ulmifolia</i> × <i>P. glandulosa</i>
Микровишня простертая	<i>P. prostrata</i>	<i>P. incana</i> × <i>P. microcarpa</i>
Миндаль бухарский	<i>P. bucharica</i>	<i>P. microcarpa</i> × <i>P. amygdalus</i>
Миндаль Фенцля	<i>P. fenzliana</i>	<i>P. cerasifera</i> × <i>P. amygdalus</i>
Миндаль колючейший	<i>P. spinosissima</i>	<i>P. scoparia</i> × <i>P. microcarpa</i>
Миндаль низкий	<i>P. nana</i>	<i>P. scoparia</i> × <i>P. incana</i>
Миндаль Вебба	<i>P. webbii</i>	<i>P. scoparia</i> × <i>P. cerasifera</i>
Миндаль Петунникова	<i>P. petunnikova</i>	<i>P. nana</i> × <i>P. spinosissima</i>
Вишня степная	<i>P. fruticosa</i>	<i>P. canescens</i> × <i>P. mahaleb</i>
Вишня обыкновенная	<i>P. cerasus</i>	<i>P. fruticosa</i> × <i>P. avium</i>
Вишня Маака	<i>P. maackii</i>	<i>P. canescens</i> × <i>P. Maximowiczii</i>
Вишня курильская	<i>P. kurilensis</i>	<i>P. incisa</i> × <i>P. sahalinensis</i>
Вишня японская	<i>P. nipponica</i>	<i>P. incisa</i> × <i>P. serulata</i>



В эволюции видов рода *Prunus* L. заметную роль сыграла полиплоидия. Из подродов этого рода только диплоидные виды имеет подрод *Amygdalus*, только полиплоидные виды есть в подроде *Padus* (тетраплоиды) и *Laurocerasus* (64 хромосомы и более). В подродах *Prunophora* и *Cerasus* есть и диплоидные и полиплоидные виды. У видов вишни это виды: *P. cerasus*, *P. fruticosa* и *P. maackii*, объединенные в секцию *Cerasus*. У видов *Prunophora* полиплоидные виды имеются в секциях *Prunus*, *Louiseania* и *Microcerasus*. Там сформировались полиплоидные ряды: в секции *Prunus* – *P. cerasifera* (2x), *P. spinosa* (4x), *P. domestica* (6x); в секции Луизеани – *P. ulmifolia* (2x), *P. pedunculata* (4x), *P. triloba* (8x); в секции *Microcerasus* – *P. incana* (2x), *P. prostrata* (4x).

Дикорастущие тетраплоидные виды приурочены к территориям с более жесткими природными условиями (с температурным и водным стрессами) – зонам степей и лесов, с «крайними» условиями существования, что свойственно тетраплоидам многих других растений.

Следует отметить, что у многих видов косточковых растений в популяциях индивидов с типичным для вида набором хромосом встречаются и полиплоидные расы. В частности, такие тетраплоиды были выделены на Крымской ОСС у видов *P. tomentosa*, *P. cerasifera*, *P. incana*, *P. pumila*, *P. canescens*, *P. pseudocerasus*. Среди форм тетраплоидного терна нами отмечены пентаплоидные формы –  $2n=40$  (Херсон 15, Николаев 6, Раевская 1) и гексаплоидные формы  $2n=48$  (Раевский 61 и Молдавское 12). Диплоидные ( $2n=16$ ) формы определены среди индивидов микровишни простертой – *P. prostrata* ( $2n=32$ ). Особый интерес представляет карликовая химерная форма терна – миксоплоид ( $2n=32-64$ ) с тетраплоидным генеративным слоем – с нормальной для терна плоидностью ( $2n=32$ ).

Появление в семенных популяциях терна и ряда других косточковых растений связано со способностью ряда диплоидных особей образовывать диплоидные нередуцированные гаметы. К числу таких генотипов следует отнести: сорта китайской и китайско-американской сливы Санта Роза, Лакресцент, Тока; сорта абрикоса – Гросс Пелесье, Клинтон; сорта персика Сан-Хавен, Кремлевский, Адагумский, Слава Кубани; сорта черешни Вильгельмина Кляйндист, Никитская черная, Дрогана желтая, Черноглазка; сорт вишни Гремяченская. Склонны образовывать много нередуцированных (диплоидных) гамет некоторые межвидовые диплоидные гибриды, в частности АП-1 (алыча × персик) и Дружба (микровишня низкая × абрикос). Эти генотипы особенно ценны для использования в гибридизации с тетраплоидными видами или межвидовыми гибридами, как генотипы сорта Тока с тёрном. Полученные от таких скрещиваний сесквидиплоидные тетраплоиды №№10-17, 16-9 и ряд других нормально плодовые и промежуточные по своим морфологическим и биологическим признакам между родительскими формами.

Особый интерес представляет собой программа создания полиплоидных сортов тех косточковых культур, в сортименте которых такие сорта отсутствуют. Это связано с такими положительными качествами полиплоидов, как повышенная зимостойкость и засухоустойчивость, а также с возможностью в одном полиплоидном геноме объединить два и более диплоидных генома и получить сорта с комплексом признаков более ценным, чем у существующих диплоидных аналогов. Особенно важно это для вовлечения в селекционные программы дикорастущих полиплоидных видов с выдающейся устойчивостью к различным стрессам.

**Отдалённая гибридизация в селекции косточковых плодовых культур.** Отдалённая гибридизация – важнейший фактор в происхождении, возникновении большого разнообразия сортов ведущих плодовых косточковых культур и один из наиболее эффективных методов селекционного их совершенствования. Склонность к гибридизации между видами рода *Prunus* и формированию большого полиморфизма, в том числе и по способности скрещиваться с близкими видами, большая пластичность и адаптивность приве-

ли к тому, что межвидовая гибридизация оказала большое влияние на формирование современного сортимента косточковых плодовых культур. Это проявлялось на различных этапах эволюции культурных косточковых растений: от возникновения гибридогенных культивируемых видов до выведения современных сортов.

Общеизвестно, что культивируемыми являются такие виды косточковых культур, как слива домашняя *P. domestica*, вишня обыкновенная – *P. cerasus*, абрикос черный – *P. dasycarpa*, слива русская – *P. rossica*. Отдаленная гибридизация, в том числе интрогрессивная, сыграла важную роль в возникновении разнообразия сортов у персика – *P. persica*, абрикоса – *P. armeniaca*, сливы китайской – *P. salicina*, алычи – *P. cerasifera*, сливы домашней – *P. domestica*. Практически, как самостоятельные плодовые культуры возделываются сортотипы, возникшие как межвидовые гибриды: у вишни – «Дюки» (*P. cerasus* × *P. avium*), Расплетки и Растуны (*P. cerasus* × *P. fruticosa*), у домашней – сливы-терносливы (*P. domestica* × *P. spinosa*), у персика – нектарины (*P. persica* × *P. cerasifera*).

В то же время генетический потенциал видов *Prunus* и сортов косточковых культур настолько велик, что еще не скоро будет исчерпан даже при интенсивном использовании сортов, лучших генотипов, доноров и источников селекционно значимых признаков. Изучение генофонда рода *Prunus*, в частности алычи, на Крымской ОСС позволило выделить ряд форм (табл. 4).

Таблица 4 – Источники селекционно значимых признаков сортов алычи

Сорт	Зимостойкость	Засухоустойчивость	Устойчивость к болезням	Позднее цветение	Раннее созревание плодов	Позднее созревание плодов	Крупный размер плодов	Плотность мякоти плодов	Хороший вкус плодов	Высокие консервные качества плодов	Отделяемость косточки	Красная окраска листьев	Способность размножаться одревесневшими черенками
Аштаракская №2	-	-	+	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-
Васильевская 41	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
Геогджа ранняя	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+
Гейджа-Арази	-	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+
Гранит	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
Имеретинская Розовая	-	-	+	-	-	-	+	-	-	+	+	-	+
Иона	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
Кармир Исфаган	-	-	+	-	-	-	+	+	-	+	+	-	+
Кизилташская ранняя	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
Кок султан	-	+	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-	+
Кремень	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+
Кутаиси	-	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+
Ласточка весны	+	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+
Неберджаевская Ранняя	+	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+
Риони	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	+
Самаю №1	-	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+
Субхи ранняя	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+
Таврическая	-	-	-	+	-	-	+	+	+	-	+	-	+
Шабрани	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+

Многие из этих генотипов с уникальными свойствами для улучшения современных сортов и подвоев косточковых культур могут быть вовлечены в селекционный процесс только с использованием отдаленной гибридизации, поскольку они являются дикорастущими видами или сортами других культурных видов с имеющимся рядом существенных недостатков. Это требует для получения максимального эффекта разнообразия специфических подходов с использованием их в различных селекционных программах. Такой опыт накоплен при практической селекционной работе в различных направлениях селекционного улучшения косточковых. Особенно эффективным использование отдаленной гибридизации оказалось в селекции сливы русской и клоновых подвоев, что заслуживает задействия этого опыта в дальнейшей работе по селекции косточковых культур.

Первые сорта сливы русской *P. rossica* Erem. были получены в 30-40-е годы в ГНБС и в ВИРе выдающимися селекционерами К.Ф. Костиной и Н.В. Ковалевым – Победа, Десертная, Земляничная, Обильная, Фиолетовая Десертная, Пунцовая и ряд других – путём гибридизации сортов крупноплодной алычи (Таврической и др.) и сортов китайской (японской) сливы – Бербанк, Виксон, Сатсума и др. Эти сорта получили распространение на юге России. В настоящее время слива русская (алыча гибридная) является промышленной самостоятельной плодовой культурой, возделываемой и в более северных регионах. Появились и новые сорта, что позволило сформировать сортимент этой культуры в России. Свой вклад и его совершенствование внесла и Крымская ОСС (табл. 5).

Таблица 5 – Происхождение сортов сливы русской селекции Крымской ОСС

Сорт	Масса плода, г	Общая оценка, балл			
		свежих плодов	компота	варенья	сока с мякотью
Алмаз	35	4,3	4,8	4,7	4,8
Гек	40	4,6	4,4	4,2	4,4
Глобус	60	4,7	4,5	4,6	4,6
Дынная	45	4,8	4,4	4,5	4,7
Евгения	40	4,5	4,4	4,4	4,6
Июльская роза	30	4,4	4,6	4,5	4,6
Колонновидная	50	4,3	4,5	4,5	4,5
Комета поздняя	40	4,5	4,5	4,3	4,1
Кубанская комета	35	4,6	4,5	4,4	4,5
Найдена	36	4,5	4,6	4,5	4,5
Обильная, к	40	4,7	4,2	4,3	4,4
Подарок Сад-Гиганту	30	4,3	4,8	4,7	4,7
Путешественница	30	4,5	4,4	4,4	4,4
Шатер	45	4,4	4,4	4,4	4,4

Сорта сливы русской селекции Крымской ОСС выведены путем гибридизации сортов алычи и сливы русской – Пионерка, Аштаракская 2, Отличница, Десертная, Обильная, Кубанская комета, Культурная красная с сортами китайской сливы (гибридами японской и уссурийской слив) – Скороплодная, Гигант, китайско-американской сливы Фибинг, сливовишневого гибрида Гайовата или смесью последних с крупноплодными сортами алычи и сливы русской при свободном опылении в коллекции этих культур. Эти сорта по качеству плодов и характеру их использования являются аналогом в более северных местностях сливы китайской. Большинство сортов сливы русской не уступают по качеству плодов и даже превосходят сорта последней, хотя и несколько уступают по размеру плодов. Наиболее крупноплодным из них являются, в частности, такие как Глобус, Колонновидная. Вы-

сокими вкусовыми качествами обладают сорта Дынная, Путешественница, Кубанская комета, Гек, Глобус.

По своим достоинствам в продуктах переработки плоды большинства сортов сливы русской близки к лучшим консервным сортам алычи и значительно превосходят в этом отношении сорта китайской сливы. Особенно хороши для изготовления компота, варенья и сока с мякотью плоды сортов Подарок Сад-Гиганту и Алмаз, обладающие плотной мякотью и высоким содержанием антоцианов (до 6 мг/100 г) (табл. 6).

Таблица 6 – Дегустационная оценка свежих плодов и продуктов их переработки сортов сливы русской

Сорт	Масса плода, г	Общая оценка, балл			
		свежих плодов	компота	варенья	сока с мякотью
Алмаз	35	4,3	4,8	4,7	4,8
Гек	40	4,6	4,4	4,2	4,4
Глобус	60	4,7	4,5	4,6	4,6
Дынная	45	4,8	4,4	4,5	4,7
Евгения	40	4,5	4,4	4,4	4,6
Июльская роза	30	4,4	4,6	4,5	4,6
Колонновидная	50	4,3	4,5	4,5	4,5
Комета поздняя	40	4,5	4,5	4,3	4,1
Кубанская Комета	35	4,6	4,5	4,4	4,5
Найдена	36	4,5	4,6	4,5	4,5
Обильная, к	40	4,7	4,2	4,3	4,4
Подарок Сад-Гиганту	30	4,3	4,8	4,7	4,7
Путешественница	30	4,5	4,4	4,4	4,4
Шатер	45	4,4	4,4	4,4	4,4

В результате выведения серии сортов сливы русской удалось рекомендовать «конвейер» поступления плодов для использования в свежем виде и для консервирования (рис.).

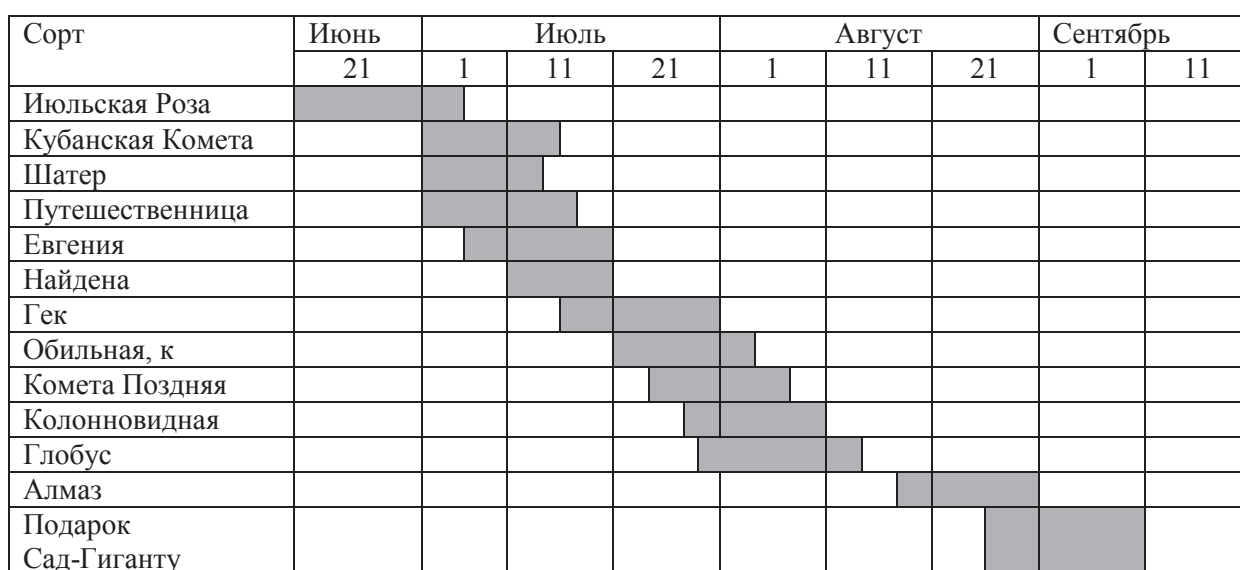


Рис. Сроки созревания плодов сортов сливы русской

**Клоновые подвои для косточковых культур.** Современные технологии интенсивного типа по возделыванию косточковых культур потребовали выведения клоновых подвоев – одного из основных элементов таких технологий. Для этого потребовались источники селекционно-значимых признаков, необходимых для таких подвоев. Они были выделены из генофонда косточковых растений на Крымской ОСС с признаками:

– генотипы с легко укореняющимися одревесневшими черенками: *P. serrulata* – Н. Jolivetto; *P. lannesiana* – Л 2, *P. mahaleb* – Каменск- 1,6,47, *P. glandulosa* – все образцы, *P. pumila* – все образцы, *P. dasycarpa* – Чёрный бархат, Манарежи, *P. cerasifera* – Кубанская комета, Колонновидная, Пурпуровая, Пионерка и др.;

– с признаками слаборослости – *P. kurilensis*, *P. incisa*, *P. davicensis*, *P. nipponica*, *P. fruticosa*, *P. nana*, *P. pumila*, *P. incana*, *P. microcarpa*, *P. spinosa*;

– устойчивые к почвенным патогенам – *P. davidiana*.

Однако положительные признаки у этих генотипов сочетаются с нежелательными, что делает необходимым проведение предварительной селекции или подбор компонентов скрещивания, позволяющий в гибридном потомстве выделять генотипы, сочетающие только положительные признаки. Поэтому до настоящего времени использовались из имеющихся в генофонде лишь немногие геноносители положительных признаков, необходимых клоновым подвоям (табл. 7).

Таблица 7 – Виды рода *Prunus*, использованные при выведении районированных клоновых подвоев

Вид		Донорский признак
русское название	латинское название	
Абрикос обыкновенный	<i>Prunus armeniaca</i>	Засухоустойчивость, зимостойкость корней
Абрикос черный	<i>Prunus dasycarpa</i>	Укореняемость черенков, устойчивость к переувлажнению почвы
Алыча	<i>Prunus carasifera</i>	Укореняемость черенков, устойчивость к переувлажнению почвы
Вишня обыкновенная	<i>Prunus cerasus</i>	Зимостойкость, укореняемость зелёных черенков, устойчивость к почвенным патогенам
Вишня Ланнези	<i>Prunus lannesiana</i>	Укореняемость черенков, устойчивость к болезням
Вишня Маака	<i>Prunus maackii</i>	Зимостойкость, укореняемость зелёных черенков, устойчивость к почвенным патогенам
Луизеания вязолистная	<i>Prunus ulmifolia</i>	Зимостойкость, засухоустойчивость, укореняемость зелёных черенков, устойчивость к почвенным патогенам, слаборослость
Микровишня войлочная	<i>Prunus tomentosa</i>	Зимостойкость, слаборослость, укореняемость черенков
Микровишня низкая	<i>Prunus pumila</i>	Укореняемость черенков, слаборослость, устойчивость к почвенным патогенам
Микровишня седая	<i>Prunus incana</i>	Слаборослость, устойчивость к болезням, устойчивость к избытку извести в почве
Персик обыкновенный	<i>Prunus persica</i>	Засухоустойчивость
Слива китайская	<i>Prunus salicina</i>	Устойчивость к переувлажнению, зимостойкость
Слива американская	<i>Prunus americana</i>	Зимостойкость, засухоустойчивость

В результате межвидовой гибридизации на Крымской ОСС получена серия клоновых подвоев для косточковых культур, различающихся по силе роста и другим биологическим и производственным показателям, что позволило выделить лучшие сорто-подвойные комбинации с учетом особенностей почвы и климата тех участков, где они используются в производственных насаждениях.

Новые клоновые подвои, совместимые с сортами нескольких косточковых культур, хорошо переносят неблагоприятные условия произрастания: Кубань 86 и ВСВ 1 устойчивы к хлорозу, ВВА 1, Эврика 99, Зарево – к переувлажнению почвы, ВСВ 1, Кубань 86, ВСЛ 2 – устойчивы к засухе, ВВА 1, Дружба, Упрямец – к морозам и т.д. Все клоновые подвои отличаются продуктивностью привитых на них сортов и имеют различную силу роста (табл. 8).

Таблица 8 – Основные признаки клоновых подвоев косточковых культур селекции Крымской ОСС

Подвой	Происхождение	Для каких культур*	Сила роста	Размножение черенками	
				зелеными	одревесневшими
Алаб 1	<i>P. cerasifera</i> × <i>P. americana</i>	1	Полу-карлик	Отличное	Хорошее
Бест	<i>P. pumila</i> × <i>P. cerasifera</i>	1	Карлик	Отличное	Отличное
ВВА 1	<i>P. tomentosa</i> × <i>P. cerasifera</i>	1	Карлик	Отличное	Хорошее
ВСВ 1	<i>P. incana</i> × <i>P. tomentosa</i>	1	Карлик	Хорошее	Посредственное
ВСЛ 1	<i>P. fruticosa</i> × <i>P. lannesiana</i>	2	Карлик	Отличное	Хорошее
ВСЛ 2	<i>P. fruticosa</i> × <i>P. lannesiana</i>	2	Полу-карлик	Отличное	Хорошее
ВЦ 13	<i>P. cerasus</i> × ( <i>P. maackii</i> × <i>P. cerasus</i> )	2	Средняя	Хорошее	Плохое
Дружба	<i>P. pumila</i> × <i>P. armeniaca</i>	1	Полу-карлик	Хорошее	Посредственное
Зарево	<i>P. armeniaca</i> × <i>P. salicina</i> ) × <i>P. cerasifera</i>	1	Средняя	Хорошее	Хорошее
Кубань 86	<i>P. cerasifera</i> × <i>P. persica</i>	1	Средняя	Отличное	Отличное
Л 2	<i>P. lannesiana</i>	2	Средняя	Хорошее	Посредственное
ЛЦ 52	<i>P. cerasus</i> × ( <i>P. cerasus</i> × <i>P. maackii</i> )	2	Средняя	Хорошее	Плохое
РВЛ 9	( <i>P. cerasus</i> × <i>P. maackii</i> ) × <i>P. lannesiana</i>	2	Полу-карлик	Отличное	Хорошее
Спикер	( <i>P. pumila</i> × <i>P. salicina</i> × <i>P. cerasifera</i> ) × <i>P. salicina</i>	1	Карлик	Отличное	Хорошее
Упрямец	<i>P. cerasifera</i> × <i>P. ulmifolia</i>	1	Карлик	Хорошее	Хорошее
Фортуна	( <i>P. salicina</i> × <i>P. persica</i> ) × <i>P. cerasifera</i>	1	Средняя	Отличное	Хорошее
Эврика	( <i>P. pumila</i> × <i>P. salicina</i> ) × <i>P. cerasifera</i>	1	Полу-карлик	Отличное	Отличное

Примечание: \* 1 – для крупнокосточковых культур  
2 – для мелкокосточковых культур

**Заключение.** Отдаленная гибридизация играла и играет положительную роль в эволюции рода *Prunus* L. и увеличении формового разнообразия видов и сортов косточковых растений. Она позволяет формироваться геномам с положительными признаками некоторых форм, формировать процесс появления положительных трансгрессий к возникновению форм с оригинальными комплексами положительных признаков, ценных в селекционной работе с косточковыми культурами.

В селекции косточковых растений с использованием отдаленной гибридизации необходимо учитывать особенности проявления несовместимости и наследования ценных признаков гибридным потомствам.

Новые сорта и клоновые подвои, выведенные путем межвидовых скрещиваний, обладают большой адаптивностью и представляют интерес для использования в различных регионах России.

### Литература

1. Вавилов Н.И. Дикие родичи плодовых деревьев Азиатской части СССР и Кавказа и проблема происхождения плодовых деревьев // Избранные труды в 5-ти т. / Н.И. Вавилов. Т. 2. М.; Л., 1960. С. 343-361.
2. Попов М.Г. Географо-морфологический метод систематики и гибридизационные процессы в природе // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1927. Т. 17(1). С. 221-290.
3. Камелин Р.В. Флористический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 355 с.
4. Запрягаева В.И. Дикорастущие плодовые Таджикистана. М.; Л.: Наука, 1964. 496 с.
5. Еремин Г.В. Отдаленная гибридизация косточковых плодовых растений. М.: Агропромиздат, 1985. 280 с.
6. Ткаченко В.И. Деревья и кустарники дикорастущей флоры Киргизии и их интродукция. Фрунзе: Илим, 1972. 346 с.
7. Кузнецова А.П., Ленивцева М.С., Маслова М.В., Еремина О.В. Иммунологический подход к созданию высокоадаптивных форм косточковых культур [Электронный ресурс] // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2011. № 10(4). С. 42-48. URL: <http://journal.kubansad.ru/pdf/11/04/04.pdf>. (дата обращения: 19.08.2019).
8. Вульф Е.В. Историческая география растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 546 с.
9. Криштофович А.Н. Развитие ботанико-географических областей Северного полушария с начала третичного периода. Т. 2. Л., 1955. С. 824-844.
10. Попов М.Г. Основы флорогенетики. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 136 с.
11. Фадеева Т.С., Соснихина С.П., Иркаева Н.М. Сравнительная генетика растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. 248 с.
12. Rehder A. Manual of Cultivated Trees and shrubs. – 1926.
13. Помология в 5-ти томах. Т. 3: Косточковые культуры. Орел: Изд-во ВНИИСПК, 2008. 592 с.
14. Еремин Г.В., Дубравина И.В., Коваленко Н.Н., Гасанова Т.А. Предварительная селекция плодовых культур. – 2-е изд., перераб. и доп. Краснодар: КубГАУ, 2016. 335 с.