

Публикации ОЭСР по охране окружающей среды, здравоохранению и безопасности
Серия «Гармонизация регуляторного надзора в области биотехнологии»

№ 24

**Консенсусный документ по биологии культур
плодовых косточковых *Prunus* sp.**

Директорат по охране окружающей среды
Организация Экономического Сотрудничества и Развития

Париж 2002

ПРЕДИСЛОВИЕ

Рабочая Группа ОЭСР по гармонизации регуляторного надзора в области биотехнологии на своем первом заседании в июне 1995 г. решила сосредоточить свою работу на создании консенсусных (согласованных) документов, приемлемых для стран-членов ОЭСР. Эти документы содержат информацию, предназначенную для использования в процессе регуляторной оценки конкретного продукта. В области биобезопасности растений публикуются консенсусные документы по биологии определенных видов растений, по отдельным свойствам, которые могут быть привнесены в растения, и по вопросам биобезопасности, возникающим в связи с генетическими модификациями растений.

Настоящий документ посвящен биологии *Prunus* sp. (косточковых плодовых культур). Он содержит как общие сведения о видах, так и более специфическую информацию по таксономии, гибридизации, географическим центрам происхождения, биологии размножения и культивированию. Предполагается, что этот документ будет полезен для регулирующих органов и лиц, ответственных за оценку безопасности трансгенных растений, предлагаемых для коммерциализации, а также для тех, кто активно вовлечен в процесс генетического улучшения свойств этого рода и интенсивного возделывания его представителей.

При разработке данного документа Австрия выступила в качестве лидера. Документ несколько раз пересматривался и другими странами-членами. Впоследствии совместное совещание Комитета по химическим соединениям и Рабочей группы по химическим соединениям, пестицидам и биотехнологии рекомендовало сделать этот документ доступным для общественности.

СОДЕРЖАНИЕ

Раздел I. Введение.....	04
1.1.Общая информация.....	04
1.2. Темы данного исследования.....	04
..	04
Раздел II. Биология <i>Prunus</i> sp.....	04
2.1. Общее описание и использование в качестве культурного растения.....	04
2.2. Таксономическое положение.....	06
2.2.1. Таксономия.....	06
2.2.2. Число хромосом.....	06
2.2.3. Молекулярные маркеры для идентификации генотипов.....	09
2.3. Центры происхождения/разнообразия.....	09
2.3.1. Географическое происхождение и естественное распространение <i>P. amygdalis</i>	09
2.3.2. Географическое происхождение и естественное распространение <i>P. persica</i>	10
2.3.3. Географическое происхождение и естественное распространение <i>P. armeniaca</i>	10
2.3.4. Географическое происхождение и естественное распространение <i>P. domestica</i> u <i>P. salicina</i>	11
2.3.5. Географическое происхождение и естественное распространение <i>P. avium</i> u <i>P. cerasus</i>	11
2.4. Биология размножения рода <i>Prunus</i>	12
2.4.1. Половое размножение.....	12
2.4.2. Способы оплодотворения большинства культурных видов <i>Prunus</i>	13
2.4.3. Естественное вегетативное размножение.....	14
2.5. Скрещиваемость.....	14
2.5.1. Межвидовые и межродовые гибриды.....	14
2.5.2. Интрогрессия в дикорастущие близкородственные виды.....	17
..	
Раздел III. Окультуривание видов <i>Prunus</i>	17
.....	

Раздел I. Введение

1.1. Общая информация

По сравнению с другими растениями семейства Розоцветных *Rosaceae* (*Malus, Pyrus, Cydonia, Rubus, Fragaria*) род *Prunus sensu lato* состоит из наиболее окультуренных видов плодовых растений умеренных широт. Одной из очевидных причин широкого одомашнивания, возможно, было совпадение расположения центров разнообразия *Prunus* и центров происхождения и эволюции человека и/или первых древних цивилизаций в истории человечества.

Из-за длительного цикла воспроизводства улучшение свойств плодовых культур традиционными методами селекции требует многих лет работы. Поэтому постоянно идет поиск новых подходов, позволяющих достигнуть желаемых результатов за приемлемый промежуток времени. Генетическая трансформация является потенциально полезной, т.к. она позволяет произвести специфические генетические изменения. За последние несколько лет появились успешные примеры селекции культур, устойчивых к растительным вирусам из различных семейств. Такие культуры были получены с использованием белка вирусной оболочки: с помощью т.н. подхода перекрестной защиты (Beachy и др., 1990). Однако, только немногие плодовые деревья подвергались таким экспериментам из-за трудностей, связанных с осуществлением трансформации.

«Перекрестная защита» была первоначально описана как случай невосприимчивости растения к вызывающему серьезные заболевания вирусу после предварительного заражения растения ослабленным штаммом вируса (McKinney, 1929). В 1980 году Hamilton постулировал, что экспрессия вирусных генов в трансгенных растениях может обеспечить защиту против вирусов. В сущности, экспрессия только гена белка вирусной оболочки в трансгенных растениях может приводить к аналогичным эффектам, и поэтому этот способ рассматривают как защиту, обусловленную белком оболочки вируса (Beachy и др., 1990).

Для плодовых деревьев эта задача продолжает оставаться труднодостижимой, насколько можно судить по ограниченному числу сообщений об успешной регенерации древесных видов (McGranaham и др., 1988; Laimer da Camara Machado и др., 1989; James и Diekar, 1991; Oliveira и Pais, 1992; Mante и др., 1997) и видов *Prunus*, особенно слив (Scorza и др., 1994; Ravelonardo и др., 1997), груш (Hammerschlag и др., 1989), абрикосов и подвоев вишни (Laimer da Camara Machado и др., 1992; da Camara Machado и др., 1992 a,b).

1.2. Темы данного исследования

Одним из предметов настоящего исследования является поиск средств, предназначенных для борьбы с новыми болезнями, такими, как неизлечимое в данное время вирусное заболевание шарка сливы или оспа, вызываемая PPV вирусом (Plum Pox Virus). Оно замедляет рост растений рода *Prunus* и угрожает самому существованию популярных и ценных старых, а также новых сортов.

Для таких культур, как слива (Scorza и др., 1994) и абрикос (Laimer da Camara Machado и др., 1992; da Camara Machado и др., 1992 a,c), попытки создания ГМО были предприняты несколькими исследовательскими коллективами в разных регионах мира. В Венгрии в настоящее время подобные работы финансируются с целью спасения традиционного сорта сливы *Besztercei*. Этот наиболее ценный местный сорт был с успехом применен в прошлом веке в производстве венгерских, а позже и боснийских сухофруктов, джемов, алкогольных напитков и т. д. Резкое сокращение продукции из сливы было связано, как и предполагалось, с распространением вирусов, вызванным развивающейся торговлей саженцами, выращенными в питомниках. Слива, растущая в районах бывшей Югославии, была особо сильно поражена вирусом. После первой мировой войны место происхождения сорта *Besztercei* было отнесено к территории Румынии. Селекционная работа с целью нахождения или выведения растения, устойчивого к PPV вирусу началась, примерно, в середине XX-го века в Сасаке (бывшая Югославия). Параллельно велись исследования сортовой устойчивости сливы или, по крайней мере, меньшей её подверженности воздействию вируса PPV, однако остаётся мало надежд на решение проблемы (Cociu и др., 1997; Hartman, 1988).

В данном документе была предпринята также попытка дать основную информацию, необходимую для принятия научно-обоснованного решения в случае планируемого выпуска ГМО в окружающую среду, одновременно уделено внимание оценке рисков и выработке стратегии их снижения или управления ими.

Раздел II. Биология Prunus sp.

2.1. Общее описание и использование в качестве сельскохозяйственной культуры

Род *Prunus* насчитывает, примерно, 400 видов деревьев и кустарников. Многие виды и сорта выращиваются ради их съедобных плодов, в то время как другие высаживают в декоративных целях. Около 25 видов являются местными для США, из них 18 достигают размера дерева (Maynard, 1991). Похожая на черешню *P. avium* L. в Европе черемуха поздняя (*P. serotina* Ehrh.) – единственное растение этого рода, имеющее коммерческое значение в качестве древесного вида в США (Fowells, 1965). Ценная и твердая древе-

сина черемухи используется для отделки мебели и изготовления шпона. (Panshin и De Zeeuw, 1970).

Косточковые плодовые культуры (см. таблицу 1) ценятся во всем мире за возможность их употребления в свежем виде, либо применения в производстве сухофруктов, алкогольных напитков, консервов, джемов, сиропов, фруктовых соков и т.п. (Druart и Gruselle, 1986). Эти растения также используются из-за их древесины и как ценные декоративные культуры (Moore и Ballington, 1991).

Таблица 1. Выращивание косточковых плодовых культур (1000 метрических тонн) с 1989 по 1999 г.г.

Культурное растение	1989-1991	1997	1999
Персики и нектарины	9317	11286	12044
Сливы	6270	7845	7346
Абрикосы	2226	2375	2720
Миндаль	1288	1554	1632

Источ-

ник: FAO Production Yearbook 1999

Виды слив распространены по всему Северному полушарию, где они являются местными растениями, но, главным образом, в зоне умеренного климата. Самые ранние упоминания о сливах появляются около 2 000 лет назад (Gautier, 1977). Возможно, сливы были первыми видами среди всех плодов, привлечших к себе внимание человека. Еще более знаменателен тот факт, что самое раннее культивирование сливы домашней *P. domestica* началось в регионе, расположенном где-то между Восточной Европой и Кавказом, в то время, как *P. salicina* и *P. simonii* начали выращивать в Азии.

Интересно, что другие культивируемые в зоне умеренного климата плодовые растения рода *Prunus*, абрикос и персик, попали в Европу еще до времен Римской империи. Их латинские названия восходят к Армении и Персии, указывая на прохождение торговых путей в древние времена. Сведения о центре происхождения этих культур весьма расплывчаты, но, скорее всего, он находится на Востоке, т.е. в Центральной или Восточной Азии. Значение этих видов как важных сельскохозяйственных культур возрастает в современной Европе. Возможными причинами этого могут быть обильные урожаи и престижность, а также круглогодичный спрос на субтропические плоды, конкурирующие с плодами умеренного пояса, имеющими короткий сезон.

Персик – это один из наиболее разнообразных видов среди всех плодовых культур, встречающихся как в виде деревьев, так и кустарников. Существует несколько типов, различающихся по форме кроны, вегетативным и генеративным характеристикам, а именно: свойствам плода, косточки и семени. Все коммерческие сорта принадлежат к *P. persica* L. Batsch. Они, в основном, выращиваются в умеренных зонах, находящихся между 30° и 45° градусами северной и южной широты, а также в тропиках и субтропиках на более высоких возвышенностях (Hammerschlag, 1986).

Близкий родственник персика, миндаль, имеет совершенно другой тип плодов. Его возделывание в сухих, если не в пустынных местах, так же распространено, как и для полу-культурного плодового растения, и не страдает от фитосанитарных проблем. Межвидовые гибриды *P. amygdalus* и *P. persica* хорошо известны в садоводстве как важные подвой для производства персиков, например, GF 677.

Несколько отдаленный подрод рода *Prunus* включает черешню и вишню обыкновенную, которые являются одинаково древними культурными плодовыми растениями: одно из которых - диплоидное, а другое - тетраплоидное.

P. avium является, главным образом, европейским видом, который в изобилии встречается в дикой форме на лесистых склонах Южной, Центральной и Западной Европы. С точки зрения помологии, сорта черешни делятся по консистенции мякоти плода на группу гини (с более ранним созреванием сортов мягкой консистенции) и группу бигарро. Последняя группа включает поздние сорта плотной консистенции, такие как Lambert, Stella, Bing, Van, Windsor, Schmidt, Hedelfingen, Napoleon и Gold, которые имеют темно-красные, черные, желтоватые или светлые плоды. Значительная часть урожая перерабатывается в различные твердые, жидкие или замороженные продукты, а остальная часть потребляется в свежем виде (Ivanicka и Pretova, 1986).

Вишня обыкновенная (садовая) широко распространена почти во всех европейских странах и в Северо-западной Азии. Она культивируется и во многих других частях света, главным образом, в Северной Америке. Производство вишни составляет примерно одну треть от производства черешни (FAO Yearbook, 1975, данные не включены в поздние издания). Более поздние данные (в тысячах тонн) показывают, что главными производителями были СССР, производивший 450 тысяч тонн (Kramer, 1985), и США, производившие 119 тысяч тонн (Westwood, 1978). Другие страны с высоким уровнем производства – Германия (91), бывшая Югославия (47) и Венгрия (41) (Cristensen, 1985; Kramer, 1985). Хотя наиболее важными используемыми сортами являются Schattenmorelle и Montmorency, перечень сортов очень обширен. Так, в СССР он составлял до 80 сортов вишни обыкновенной, перечисленных в различных региональных каталогах (Kramer, 1985). Использование Stockton Morello в Северной Америке в качестве вишневых подвоев весьма незначительно (Turkey, 1964). Основные подвои в Северной Америке – черешня (*Prunus avium*) или вишня магалебская/антипка (*Prunus mahaleb*).

Преобладание одного или двух основных сортов абрикоса в каждой области выращивания является причиной большого разброса по урожаю и делает эти культурные виды уязвимыми к разнообразным условиям окружающей среды, болезням и паразитам (Mehlenbacher и др., 1991). Более того, основные сорта ведущих стран-производителей абрикоса (Испания, Италия, Соединенные Штаты, Греция, Франция, Марокко, Венгрия, Румыния, Южная Африка, Болгария, Австралия, Алжир) принадлежат к европейской группе и, как известно, очень близки по своему происхождению (Kostina, 1969).

Производство абрикоса нестабильно в Европе. Основным производителем, Испания, поддерживает постоянный уровень производства, в то время как Франция наращивает его, а Италия и Греция снижают.

Особенно сложна ситуация в Греции, где ежегодное производство в 100.000 тонн около 10 лет назад уменьшилось до 30-50.000 тонн, в основном, из-за вреда, нанесенного поздними заморозками и вирусом шарка.

То же самое относится и к Венгрии, где в начале 70-х годов было произведено 60-130.000 тонн на площади 13-14.000 га, в то время, как в начале 90-х годов площадь садов уменьшилась до 20-40.000 га, и производство упало до 20-40.000 тонн/акр.

2.2. Таксономическая положение

2.2.1. Таксономия

В прошлом были выбраны различные подходы для представления филогении подсемейства *Prunoideae*, принадлежащего к семейству *Rosaceae* (Розоцветные). Имелись две главные противоположные концепции: все косточковые плодовые культуры принадлежат роду *Prunus*, или род *Prunus* содержит только сливы и терн. Здесь представлена классификация, согласно Strasburger и др. (1991).

Семь подродов *Prunus* определяются, в основном, по тому, как листовые зачатки расположены в почке, собраны ли цветки в щитки или кисти и, наконец, по тому, каковы морфологические характеристики генеративных органов, т.е. каковы размер и окраска цветков, плодов, косточек и свойства семян.

- AMYGDALUS (миндаль): *P.amygdalis*, *P.bucharica*, *P.fenzliana*, *P.kuramica*, *P.nana*, *P.orientalis*, *P.webbii*
- PERSICA (персики): *P.davidiana*, *P.ferganensis*, *P.kansuensis*, *P.mira*, ***P.persica***
- ARMENIACA (абрикосы): *P.ansu*, ***P.armenica***, *P.brigantiaca*, *P. x dasycapra*, *P.holosericea*, *P.mushurica*, *P.mume*, *P.sibirica*
- PRUNUS (сливы и терн): *P.cerasifera*, *P.divaricata*, ***P.domestica***, *P.insititia*, *P.italica*, *P.spinosa*, *P.syriaca*, *P.salicina*, *P.simonii*, *P.ussuriensis*, *P.americana*, *P.angustifolia*, *P.hortulana*, *P.maritima*, *P.mexicana*, *P.munsoniana*, *P.nigra*, *P.rivularis*, *P.subcordata*
- CERASUS (черешни и вишни): ***P.avium***, ***P.cerasus***, *P.fruticosa*, *P.japonica*, *P.maackii*, *P.mahaleb*, *P.pseudocerasus*, *P.pumila*, *P.serrulata*, *P.tomentosa*
- PADUS (черемуха): *P.padus*, *P.serotina*
- LAUROCERASUS (лавровишня)

Настоящее исследование рассматривает основные данные о тех видах, которые выделены выше жирным шрифтом (*P.amygdalus*, *P.persica*, *P.armeniaca*, *P.domestica*, *P.avium*, *P.cerasus* и *P.salicina*), так как они являются наиболее широко выращиваемыми видами в садоводстве. Однако, их взаимодействие с дикорастущими или одичавшими родственниками также будет рассмотрено.

2.2.2. Число хромосом

Феномен полиплоидии – это широко распространенное явление, играющее большую роль в эволюции новых видов или форм. Например, многие роды цветковых растений включают целые серии видов, характеризующихся различной степенью плоидности. Полиплоидность важна также с практической точ-

ки зрения, поскольку полиплодные растения часто бывают более сильными и могут лучше противостоять заморозкам и грибам-паразитам. Более того, наблюдались изменения в структуре цветков и самофертильности в соответствии с числом хромосом. В растениях рода *Prunus* основное число хромосом в вегетативных клетках - восемь. Полиплоидия из-за межвидовой гибридизации возникла в ходе эволюции рода, от нее зависит самонесовместимость и неспособность к скрещиванию. С-значение – это количество ДНК в гаплоидных ядрах (пг/клетка). Количество ДНК в нереплицированном гаплоидном ядре или ядре гамет называется его С-значением (Swift, 1950), независимо от уровня пloidности таксона. С-значение равно размеру генома в диплоидных видах, но всегда превышает размер генома в полиплоидных видах. С-значение ядерной ДНК и размер генома – это важные характеристики биоразнообразия, имеющие фундаментальное биологическое значение и разнообразное применение (Bennet и Leitch, 1995).

Род	Вид	Число хромосом	Ссылка
<i>Amygdalus</i>	<i>P. amygdalus</i>	2n=16 (диплоид)	Darlington и др., 1945
	<i>P. bucharica</i>	2n=16 (диплоид)	Darlington и др., 1945
	<i>P. bucharica</i>	2n=16 (диплоид)	
	<i>P. fenzliana</i>	2n=16 (диплоид)	
	<i>P. kuramica</i>	2n=16 (диплоид)	
	<i>P. orientalis</i>	2n=16 (диплоид)	Darlington и др., 1945
	<i>P. tenella</i>	2n=16 (диплоид)	

Культурный миндаль был назван *Amygdalus communis* L. (Linnaeus, 1753). Miller (Webb, 1967) впервые употребил название *Prunus* в 1768 году при обозначении культурного «сладкого» миндаля как *Prunus dulcis*, описывая его, вероятно, как «ботанический сорт». Этот вид позже был назван *Prunus amygdalus* (Batch, 1801), что означало «греческий орех». Позднее Archangeli (1882) использовал для миндаля наименование *Prunus communis*. Schneider (1904) и Rehder (1924) приняли в качестве научного названия миндаля *Prunus amygdalus* (Batsch), под которым вид был многие годы известен в американской литературе по ботанике и садоводству. В 1964 году расхождение в названии было отмечено генеральным комитетом по ботанической номенклатуре при международном ботаническом конгрессе (Punt, 1964). В результате D.A.Webb предложил название *Prunus dulcis* (Miller) для культурного сладкого миндаля (Webb, 1967). Названия *Prunus amygdalus* (Batsch, 1801) и *Prunus communis* L. (Archangeli, 1882) считаются синонимами. *Prunus tribola* является видом миндаля, признанным в качестве декоративного растения.

Род	Вид	Количество ДНК 2С (пг)	Число хромосом	Ссылка
<i>Persica</i>	<i>P. davidiana</i>	0.6	2n=16 (диплоид)	Missouri Botanical Garden, 1990
	<i>P. ferganensis</i>		2n=16 (диплоид)	Missouri Botanical Garden, 1990
	<i>P. kansuensis</i>		2n=16 (диплоид)	Missouri Botanical Garden, 1990
	<i>P. mira</i>		2n=16 (диплоид)	Darlington и др., 1945 Bennett и Leitch, 1995
	<i>P. persica</i>		2n=16 (диплоид)	

Watkins(1979) предположил, что миндаль и персик, являющиеся нормальными диплоидами (2n=16), произошли от одних и тех же примитивных видов, но развивались индивидуально в период формирования горных хребтов в Центральной Азии. Миндаль эволюционировал в засушливых степях, пустынях и горных местностях к западу, югу и юго-востоку, тогда, как персик – к востоку, по направлению к Китаю, в более влажном климате и на меньших высотах.

Все виды абрикоса являются нормальными диплоидами с восемью парами хромосом (2n=16). Не было сообщений о трудностях межвидового скрещивания *P. armeniaca*, *P. siberica*, *P. mandshurica* и *P. tume*, хотя не все комбинации были осуществлены.

P. x dasycarpa Ehrh., волосистоплодный черный абрикос, является естественно встречающимся в природе

Род	Вид	Количество ДНК 2С (шт)	Число хромосом	Ссылка
<i>Armeniaca</i>	<i>P. ansu</i>	0.6	2n=16 (диплоид)	Darlington и др., 1945 Bennett и Leitch, 1995
	<i>P. armeniaca</i>		2n=16 (диплоид)	
	<i>P. brigantiaca</i>		2n=16 (диплоид)	
	<i>P. mandshurica</i>		2n=16 (диплоид)	
	<i>P. x dasycarpa</i>		2n=16 (диплоид)	
	<i>P. holosericea</i>		2n=16 (диплоид)	
	<i>P. mume</i>		2n=16 (диплоид), 24	
<i>P. sibirica</i>	2n=16 (диплоид)	Darlington и др., 1945		

гибридом сливы мирабель *P. cerasifera* Ehrh. и абрикоса *P. armeniaca* и растёт в виде отдельных деревьев, среди которых распределение двух видов частично совпадает (Mehlenbacher и др., 1991). *P. x dasycarpa* был бек-кроссирован и с *P. cerasifera*, и с *P. armeniaca*; скрещивания со сливой обычно осуществляются более легко.

Род	Вид	Количество ДНК 2С (шт)	Число хромосом	Ссылка
<i>Prunus</i>	<i>P. americana</i>	1.8	2n=16 (диплоид)	Darlington и др., 1945
	<i>P. angustifolia</i>		2n=16 (диплоид)	
	<i>P. cerasifera</i>		2n=16 (диплоид), 24	Janick и Moore 1975
	<i>P. domestica</i>		2n=48 (гексаплоид)	Janick и Moore 1975 Darlington и др., 1945
	<i>P. hortulana</i>		2n=16 (диплоид)	Bennet и Leitch, 1995
	<i>P. insititia</i>		2n=48 (гексаплоид), 24	Janick и Moore, 1975 Darlington, 1945, Tischler
	<i>P. italica</i>		2n=48 (гексаплоид)	1950
	<i>P. maritima</i>		2n=16 (диплоид)	Darlington и др., 1945
	<i>P. mexicana</i>		2n=16 (диплоид)	
	<i>P. munsoniana</i>		2n=16 (диплоид)	Janick и Moore, 1975
	<i>P. nigra</i>		2n=16 (диплоид)	
	<i>P. rivularis</i>		2n=16 (диплоид)	Darlington и др., 1945
	<i>P. salicina</i>		2n=16 (диплоид), 24	
	<i>P. simonii</i>		2n=16 (диплоид)	Janick и Moore, 1975
	<i>P. spinosa</i>		2n=16 (диплоид)	
			2n=32 (тетраплоид)	Darlington и др., 1945
	<i>P. subcordata</i>		и природные гибриды с 16, 24, 40, 48	Janick и Moore, 1975 Darlington и др., 1945
	<i>P. salicina</i>		2n=16 (диплоид)	Janick и Moore, 1975
	<i>P. syriaca</i>		2n=16 (диплоид)	Darlington и др., 1945,
<i>P. ussuriensis</i>	2n=16 (диплоид)	Janick и Moore, 1975		

Самые важные коммерческие виды слив обычно делятся на две группы: европейские сливы (*Prunus domestica* L.) и их родственные формы с гексаплоидным набором хромосом ($2n=6x=48$), сливы китайские (*Prunus salicina*) и их гибриды с диплоидным хромосомным набором.

Считается, что *P. domestica* появилась как природный аллоплоид, занимающий положение между *Prunus cerasifera* (диплоидом) и *P. spinosa* (тетраплоидом) (Crane и Lawrence, 1952).

Среди вишен важное значение имеют черешня (*P. avium*) и вишня обыкновенная или садовая (*P. cerasus*), цветущие декоративные виды и некоторые другие, используемые в качестве подвоев для разведения. Самые ранние описания культуры «керион» даны Theophrastus, примерно, в 300 году до нашей эры. Вишня степная *P. fruticosa* считается возможным родителем как *P. avium*, так и *P. cerasus*, черешни и вишни обыкновенной, соответственно (Fogie, 1975).

Число хромосом в *P. cerasus* равно 32 (Crane и Lawrence, 1952). Поскольку 8 - основное число рода *Prunus*, то, следуя гипотезе Де Кандоля (Coutanceau, 1951), можно предположить, что вишня обыкновенная явля-

Род	Вид	Количество ДНК 2С (пг)	Число хромосом	Ссылка
<i>Cerasus</i>	<i>Prunus avium</i>	0.7	2n=16(диплоид), 24, 32	Darlington и др., 1945
	<i>P.besseyi</i> <i>P.cerasus</i>		2n=16 (диплоид) 2n=32(тетраплоид)	Bennett и Leitch, 1995
	<i>P.fruticosa</i>	1.2	2n=32 (тетраплоид)	Missouri Botanical Garden, 1985 Bennet и Leitch, 1995
	<i>P.mahaleb</i> <i>P.pumila</i> <i>P.serrilata</i> <i>P.subhirtella</i>	0.6	2n=16 (диплоид) 2n=16 (диплоид) 2n=16(диплоид), 24 2n=16 (диплоид)	Darlington и др., 1945
	<i>P.tomentosa</i>		2n=16 (диплоид)	Darlington и др.,

ется тетраплоидным растением, происходящим от нередуцированного гаметофита *P.avium* (2n=16) , т.е. благодаря удвоению хромосом.

Род	Вид	Количество ДНК 2С (пг)	Число хромосом	Ссылка
<i>Padus</i>	<i>P.padus</i> <i>P.serotina</i>	1.0	2n=16 (диплоид) 2n=32 (тетраплоид)	Tischler, 1950 Kumar и Subramanian, 1987 Bennett и Leitch,

2.2.3. Молекулярные маркеры для идентификации генотипов

Поскольку морфологические маркеры могут иногда по разному оцениваться, а их проявление требует обычно много времени, был начат поиск биохимических и молекулярных маркеров для растений рода *Prunus*. Разработка ДНК маркеров, подобных RFLP или RAPD, только недавно стала проводиться для плодовых деревьев (Eldredge и др., 1992).

Сначала были разработаны изоферментные маркеры для таких культур рода *Prunus*, как персик (Messegueur и др., 1987; Monet и Gribault, 1991), миндаль (Cerezo и др., 1989; Agus и др., 1994a) и вишня (Santi и Lemoine, 1990; Boskovic и Tobout, 1994).

В дополнение к изоферментным маркерам RAPD, RFLP и AFLP (Agus и др., 1994 a,b), которые используются для четкого отличия сортов косточковых плодовых культур, поступающих на мировой плодовой рынок, недавно были разработаны такие маркеры, как SSRs, для персика (Cirriani и др., 1999) и абрикоса (da Camara Machado и др., в печати).

2.3. Центры происхождения/разнообразия

2.3.1. Географическое происхождение и естественное распространение *P. amygdalus*

Популяция миндаля появилась, как было описано, в двух регионах: а) на юго-западных склонах в глубоких ущельях (800-1700 м) Копет-Дага в Туркменистане, в сухой и бесснежной местности, и б) в Узбекистане на западных склонах Тянь-Шаня на такой же высоте.

Согласно D.A.Web, культурный миндаль *Prunus dulcis* выращивали с древнейших времен из-за его съедобных семян. Из центра его происхождения в Центральной Азии он распространился во всех древних цивилизациях Азии (2000 лет до н.э.), Европы (350 лет до н.э.) и Северной Африки (600-700 лет н.э.) (Vavilov, 1930; de Candolle, 1964). Миндаль был первоначально завезен в Калифорнию во время периода её колонизации Испанией, но значительных его посадок не было до появления в Калифорнии первых поселений вслед за периодом золотой лихорадки (Wickson, 1910; Wood, 1925; Taylor и Philip, 1925). В это же время (1850-1900 гг.) миндаль был распространен в Западной Австралии (Quinn, 1928), Южной Африке и Южной Америке (в частности, Чили и Аргентине), в районах с теми же климатическими условиями, что и в Калифорнии.

Производство миндаля сосредоточено в трех регионах мира: Азии, Средиземноморье (Европа и Африка) и Калифорнии (Kester и Horel, 1980).

Различные виды имеют различное географическое распределение:

- *P. amygdalus* Batsch. , синоним *P. communis* Arcang, растет на юго-восточных склонах и в глубоких ущельях Копет-Дага, а также на западных склонах гор Тянь-Шаня
- *P. bucharica* (Korsh.) Fedtsch. произрастает в степях Центральной Азии
- *P. fenzliana* Fritsch. распространен в горах Кавказа, вблизи Арарата и Армении
- *P. kuramica* Korchinsky в дикорастущей форме растет на склонах гор Индостана
- *P. orientalis* Mill. распространен в Южной и Центральной Азии
- *P. webbii* (Spach) Vieh, европейский вид миндаля, обнаруживается на Балканах
- *P. tenella*, европейский вид миндаля с выраженной способностью к разветвлению

2.3.2. Географическое происхождение и естественное распространение *P. persica*

Персик растет в Китае, а его культурные формы возникли, по меньшей мере, 4000 лет назад (Wang, 1985). Персики Wolda, известные как «Маотао» (персик волосатый) или «Витао» (персик дикий), сейчас растут в удаленных районах Китая, где они используются в качестве семенных подвоев для улучшенных сортов (Li, 1984). Китайцы выделяют три группы персиков (Li, 1984, Wang, 1985). Южная группа персика выращивается вдоль реки Янцзы в провинциях Жансу, Жеянг, Хубей, Хунан и Сихуан. Северная группа персика обнаруживается вдоль Желтой реки в Шандуне, Хэбее, Хэнане, Шанси и Ганьсу, а третья группа – в засушливых местностях на северо-востоке Китая. Персики распространились на запад от Китая, следуя торговым путям через Персию. В Египте персики использовались как дар «бога спокойствия», примерно, в 1400 лет до н.э. (Roach, 1985). Согласно Плинию, персик выращивался в Греции с 332 года до н.э.; он был упомянут Виргилием (Virgil, 70-90 до н.э.) в романской литературе. Вдоль пути распространения персика по Европе можно обнаружить прижившиеся популяции местных видов. Среди них имеются «виноградниковые» персики во Франции, Румынии и бывшей Югославии (Pargmía и др., 1988), расположенные по направлению к Великой Венгерской равнине. Персик был обычным растением в Англии с XIV-го века (Bunyard, 1938). Персики были завезены в Северную и Южную Америку и в мексиканские поселения ранними испанскими завоевателями через Сан-Августин, Флориду в 1600 году.

Пять видов считаются персиками:

- *P. davidiana* (Carr.) Franch. растет в Северном Китае
- *P. ferganensis* (Kost. et Rjyb) Kov. et Kost. обнаружен в Западном Китае
- *P. kansuensis* Rehd растет в Северо-восточном Китае
- *P. mira* Koehne находят в Гималаях и вдоль рек Желтая и Янцзы
- *P. persica* (L.) Batsch. составляет большую часть культурных персиков и нектаринов (*convarietas leavis*) и бывает с отделяющейся косточкой (*provar. glabra*) или с неотделяющейся косточкой (*provar. nudlicarpa*).

2.3.3. Географическое происхождение и естественное распространение *P. armeniaca*

Вид культурного абрикоса *Prunus armeniaca* L. возник, как считается, в горах Северного и Северо-восточного Китая, в том же районе, где находится Великая Китайская стена, частично совпадая с южной областью распространения вида *P. sibirica* L. (Mehlenbacher и др., 1991). Абрикос был привезен в Италию через Малую Азию и Армению более 2000 лет назад, в Англию - в XIII-ом веке, а в Северную Америку - только в 1720 году (Westwood, 1978).

Дикорастущие абрикосы также встречаются в горах Тянь-Шаня в автономном округе Синьдзян (Wang, 1985) и горах Джунгара и Джайлинга в бывшей советской Центральной Азии. Считается, что это второй центр происхождения абрикоса (Zeven и de Wet, 1982). Область распространения культурного абрикоса занимает гораздо большую площадь и включает регионы, где дикорастущие абрикосовые сады являются привычными, например, Центральную Азию, Афганистан, Кашмир, Иран, Турцию и Закавказье (Kostina, 1936; Mehlenbacher и др., 1991). Все эти области являются важными источниками генетических ресурсов.

Производство абрикоса строго ограничено экологическими условиями. Генофонд абрикоса включает только несколько видов и сортов, которые простираются в районах приживаемости с условиями от холодных зим Сибири до субтропического климата Северной Африки, от Калифорнии до пустынь Центральной Азии и влажных районов Японии и Восточного Китая. Однако, районы коммерческого производства абрикоса все еще очень ограничены (Mehlenbacher и др., 1991; Faust-Suranyi и Nyujto, 1998).

В Китае хранится приказ императора Ю (2200 год до н.э.) относительно выращивания абрикоса, имеются также документы VII-го века (Loschnig и Passecker, 1954; Nyujto и Suranyi, 1981; Faust и др., 1998). Костина (1969) представила замечательную эколого-географическую классификацию сортов и видов абрикоса. Она выделяет центрально-азиатскую, ирано-кавказскую, европейскую, северокитайскую, тибетскую,

северо-западную китайскую, восточно-китайскую и джунгаро-цзяулиньскую группы (Faust и др., 1998; Mehlenbacher и др., 1991). Основными видами абрикоса считаются следующие:

- *P. ansu* Maxim. распространен в Восточном Китае, Южной Корее и Японии
- *P. armeniaca* L. происходит из Северного и Северо-восточного Китая
- *P. brigantia* Vill. (абрикос альпийский) распространен в районе Альп, на северо-востоке Франции
- *P. mushurica* (Maxim.) Koehne происходит с северо-востока Китая
- *P. x dasycarpa*, гибрид *P. cerasifera* и *P. armeniaca* Ehrh.
- *P. holosericea* (Batal) Kost. (абрикос тибетский) происходит с гор Тибета
- *P. mume* (Sieb.) Sieb. et Zucc. происходит с юга Китая
- *P. sibirica* L. распространен вдоль озера Байкал, в Манчжурии, Северной Корее

2.3.4. Географическое происхождение и распространение *P. domestica* и *P. salicina*

Известно, что виды слив происходят из районов всего северного полушария, но, главным образом, - из зон с умеренным климатом. Предполагают, что слива известна в течение 2000-4000 лет (Banegal, 1954).

Вид *Prunus domestica* происходит, скорее всего, из Южной Европы или Западной Азии, из района Кавказских гор и Каспийского моря (Cullinan, 1937). Однако, он также широко распространен в балканских и средиземноморских странах.

Вид *Prunus salicina* произошёл в Китае и был завезен в Японию 200-400 лет назад. В Китае его культивировали с древних времен. Считают, что он встречается в диком виде в районах Цзяулиня в Шанси и Кансу. Недавно его распространение достигло Европы по пути из Калифорнии и Италии.

Сливы – это весьма разнообразная группа растений со многими ботаническими видами, которые культивировались последние 3000 лет. Наиболее важные виды *Prunus* обычно подразделяются на три группы: европейскую, азиатскую и американскую. Сливы могли быть первым видом плодов, привлечшим внимание человека. Шесть из наиболее важных видов слив – *P. domestica*, *P. italica*, *P. syriaca*, *P. salicina* и *P. americana* неизвестны в дикорастущем виде и, предположительно, были выведены и культивированы человеком очень давно. Интересно, что раннее культивирование *P. domestica* началось где-то между Восточной Европой и Кавказом, в то время, как *P. salicina* и *P. simonii* начали выращивать в Азии.

В отношении Krieche/Haferpflaume (*P. insistitia* var. *juliana*), постоянно описываемого как «дикий» вид, Korber-Grohne (1996) считается, что это не правомочно для Юго-западной Германии. В качестве приятного садового кустарника этот вид служил живой изгородью вокруг фермерских садовых участков или разделительной полосой между фруктовыми садами. Этот кустарник не применяется для ограждения открытых полей, в отличие от дикой яблони, он не встречается в лесах и на полянах. Древнейшие ископаемые косточковые плодовые растения были найдены в поселениях времен неолита в Германии и Швейцарии (Ehrenstein, Robenhausen). Krieche/Haferpflaume (*P. insistitia* var. *juliana*) – это типичный пример длительного культивирования сливы с неолита до наших дней, для которого характерны размножение с помощью прививки, начиная со времен Римской империи, или в случае сливовых сортов - с помощью корневых отпрысков.

Классификация слив по географическим группам:

2.3.5. Географическое происхождение и распространение *P. avium* и *P. cerasus*

Watkins (1976) предположил, что первые диплоидные виды *Prunus* возникли в Центральной Азии и что виды в секции *Cerasus*, которая включает черешню, вишню обыкновенную и вишню степную, отделились на раннем этапе от предковой формы *Prunus*. Вишни *Cerasus* распространялись на запад от Центральной Азии, центр происхождения подрода *Cerasus*, в то время, как большинство других видов *Cerasus* продвинулись к востоку.

Hedrick (1976) описал географию распространения дикорастущей черешни, как на всей территории Европы, так и в южной части СССР, вплоть до восточной части северной Индии, с большим преимуществом распространения в районе между Каспийским и Черным морями. В противоположность этому, центром происхождения вишни степной является Западная и Центральная Азия (Watkins, 1976).

Сообщается, что черешня (*Prunus avium*) была завезена из Церасунта по Черному морю в Рим римским генералом Лукуллом в 74 году до н.э. Оттуда она распространилась в Германию и Британию.

Черешня долгое время выращивалась в местности, простирающейся от юга России, северной части Кав-

Европейская группа	<i>P. spinosa</i> L. <i>P. cerasifera</i> Ehrh. (u <i>P. divaricata</i> Ledeb.) <i>P. insititia</i> L. <i>P. domestica</i> L. <i>P. italica</i> (Borkh.) em. Karpati	Европа, Малая Азия и Северная Африка Некоторые эко-географические подвиды на Балканах, в Малой Азии, на Кавказе и в Центральной Азии Центральная Европа, Балканы, Западная Азия Уроженка Западной Азии Гибрид между <i>P. domestica</i> и <i>P. insititia</i> с <i>pomianarum</i> , <i>claudiana</i> , <i>ovoidea</i> u <i>mamillaris</i> Гибрид между <i>P. cerasifera</i> u <i>P. domestica</i>
Азиатская группа	<i>P. syriaca</i> (Borkh. em. Karpati) <i>P. salicina</i>	Уроженка бассейна Янцзы Нет диких форм, только культурные Вдоль реки Уссури
Американская группа	<i>P. simonii</i> <i>P. ussuriensis</i> <i>P. subcordata</i> <i>P. mexicana</i> <i>P. rivularis</i> <i>P. maritima</i> <i>P. americana</i> <i>P. nigra</i> <i>P. angustifolia</i>	Уроженка Калифорнии и Орегона Юго-восточнее Кентукки от Западного Теннесси до Оклахомы и Мексики Уроженка Техаса От Брунсвика до Вирджинии От Массачусетса до Джорджии вблизи Мексиканского залива и к западу От Нью-Брунсвика до Северного Огайо От Делавара до Флориды и Техаса Уроженка Ц. Кентукки и Теннесси до Оклахомы От Кентукки до Канзаса и Техаса

казского хребта, до севера Франции. Кустарниковая вишня, *Prunus fruticosa* Pall., имеет более широкий ареал распространения, частично совпадающий с центром происхождения дикой вишни, что способствует появлению новых гибридов, таких как вишня обыкновенная. Вишня обыкновенная является уроженкой Карпатского бассейна. Ее одомашнивание и культивирование привело к возникновению некоторых экотипов черешни и вишни или вишни степной в различных районах Европы и частично - в Азии. Некоторые виды черешни и вишни адаптировались к суровым зимним условиям (Iezzoni и др., 1990; Faust и Suranyi, 1997).

Хотя культурные виды вишни широко распространены в зонах с умеренным климатом, практически не предпринимались попытки продвинуть их дальше на юг в субтропические регионы. Существуют такие сорта вишни, у которых снижены температурные требования по сравнению с остальными генотипами, хотя все высококачественные сорта вишни имеют высокие требования к температурному режиму. Коммерческое производство черешни ограничивается количеством дождей в период созревания плодов, которые вызывают растрескивание плодов черешни типа бигарро и последующее заражение коричневой гнилью, что снижает ценность плода.

Вишня обыкновенная не подвержена растрескиванию плодов, тем не менее, она также лучше адаптирована к холодному климату. Большая часть производства вишни в мире приходится на Европу - место ее естественного обитания.

Вишни Duke являются гибридами сортов черешни и вишни обыкновенной.

Дикие и культурные виды используются для селекции и выращивания :

<i>P. avium</i> L.	происходит из Евразии
<i>P. cerasus</i> L.	гибрид между <i>P. avium</i> и <i>P. fruticosa</i>
<i>P. fruticosa</i> Pal.	произрастает в Юго-восточной Азии, Центральной и Западной Европе
<i>P. mahaleb</i> L.	произрастает в Южной и Центральной Европе и Малой Азии
<i>P. pseudocerasus</i> L.	происходит из Северного Китая
<i>P. tomentosa</i> Thunb.	происходит из китайских провинций и Восточного Тибета

Кроме того, существуют американский и азиатский экотипы:

- *P. capuli* L. Mexican cherry
- *P. japonica* Thunb.
- *P. maackii* Rupr.
- *P. pumila* L.
- *P. serrulata* Lindl.

2.4. Биология размножения рода *Prunus*

2.4.1. Половое размножение

Этот род является исключительным в семействе *Rosaceae*, который представляет собой эволюционно

наиболее развитый таксон - с пестиком, уменьшенным до размеров только одного плодолистика. В пестике обычно имеются две семяпочки, но в большинстве случаев только одна из них вырастает до семени. Количество (два или более) семян на косточку иногда бывает типично для определенных разновидностей плодовых культур, образующих плод яблоко, но у *Prunus* это встречается редко. Андроец, с его тремя кругами тычинок с радиально-симметричными пыльниками, не сильно отличается от остальных представителей семейства. Семена опыленных плодовых растений с зародышами, появляющимися из зигот - продуктов слияния половых клеток (гамет), служат главной формой размножения, хотя даже межвидовые гибриды с генеративной стерильностью и многие сорта способны давать побеги. Не имеется данных об апогамии или партеногенезе, неизвестно также о партенокарпии, за исключением ряда разновидностей с признаками гибели зародышей, как результата отбора при сверххранном созревании. В таком случае, однако, спасение зародышей *in vitro* может сохранить жизнеспособное потомство. Генетическая динамика вида сохраняется при высокой частоте перекрестного скрещивания, обусловленного полиаллельной системой самонесовместимости (2.4.2). Семена плотно закрыты в косточке, т.е. в деревянистом эндокарпе плода. Однако, для прорастания семени необходимо стратифицировать, т.е. выдержать несколько недель или месяцев при температуре ниже 10°, практически при зимних условиях, чтобы началось прорастание. Более того, срезанные проростки, выросшие из зрелых семян, тоже нуждаются в «охлаждении» для их нормального развития, т.е. для формирования удлиненной оси стебля. То же самое верно и для извлеченных, недоразвитых зародышей, спасенных для целей селекции.

У миндаля самонесовместимость контролируется различными аллелями гена гаметофитной самонесовместимости гена (Ktster и Asay, 1975; Crossa-Raynaud и Grassely, 1985; Socias i Company и Felipe, 1988). Гены самофертильности были обнаружены у миндаля и родственных видов. Недавно в Италии в популяции дикого миндаля было выявлено 17 дополнительных самофертильных генотипов (Reina и др., 1985).

Вид *Prunus persica* является самофертильным. Однако, стерильность пыльцы *P. persica* могла бы быть полезной для межвидовой гибридизации.

У абрикоса многие центрально-азиатские сорта являются самонесовместимыми, в то время как его европейские сорта самосовместимы (Mehlenbacher и др., 1991).

В настоящее время большинство выращиваемых сортов черешни являются самонесовместимыми. Самонесовместимость черешни была впервые показана в 1925г. (East и Mangelsdorf) и позднее определен ее тип как монофакторный гаметофитный тип с многоаллельным S локусом (Lewis, 1948).

Самооплодотворение у черешни было получено в результате рентгеновского облучения цветочных бутонов на стадии образования клеток материнской пыльцы (Lewis, 1948; Lewis и Crowe, 1954), а также путем спонтанных мутаций (Lewis, 1951).

2.4.2. Способы оплодотворения большинства культурных видов *Prunus*

Способы оплодотворения для большинства культурных видов *Prunus* задаются четко определенной системой самонесовместимости, которая неразрывно связана с межвидовой несовместимостью. Однако, высокое число (20-40) известных аллелей единственного (Sx) локуса с гаметофитной детерминацией дает малый шанс на встречу несовместимых пар противоположного пола культурных видов. Такие несовместимые комбинации регистрируются согласно экспериментальным доказательствам, накопленным за последние 70 лет со времени обнаружения этого явления. Самонесовместимость выражается в различной степени, она может быть полной, средней и едва заметной. Явное отсутствие такого механизма обнаружено у персиков, хотя мужская стерильность встречается с относительно высокой частотой, например, у сорта J.H.Nale и некоторых сортов сливы Tuleu, gras Pitestan и Carpentin (Silibereisen и др., 1996). Эволюционная роль мужской стерильности во многом аналогична роли несовместимости. Как общая тенденция процесса одомашнивания, увеличение показателя самооплодотворения происходит в результате давления отбора с целью регулярного получения высоких урожаев культур, выращиваемых ради их генеративных органов. Подтверждение этому можно видеть среди видов *Prunus*, так как многие из недавно созданных сортов являются самофертильными. Другим условием для самооплодотворения является полиплоидия, появляющаяся на границе распространения видов, как например, сливы европейской и вишни обыкновенной, - амфилоидов межвидовых гибридов, в которых активность S аллелей ослаблена. Нет сомнений в том, что некоторые из этих клонов также спонтанно дают побеги. Условия культивирования, интродукция в новые места обитания сходны с маргинальными ареалами видов, где редкие мутации имеют больше возможностей для выживания. Все эти причины усиливают шансы самофертильных генотипов. Некоторые исключения, в случае со сливой европейской и вишней обыкновенной, доказывают, что самонесовместимость не исчезла полностью с появлением амфилоидии, поэтому ощутимые усилия в достижении высокой продуктивности дали толчок к появлению новых самофертильных сортов вишни

обыкновенной.

В настоящее время самооплодотворение поддерживается преднамеренно. Поиск мутантов в популяции вишни, появившихся в результате радиационного облучения, обнаружил Sf аллель, который, как было доказано, является доминантным по отношению к остальным стерильным аллелям. Этот феномен используется в программах по скрещиванию с целью получения новых самофертильных сортов вишни. Первый сорт самофертильной черешни был получен при использовании программы по скрещиванию в 1968 году и назван Stella (Lapins, 1971). Это был результат скрещивания Lambert и JI 2420. Скрещивание было осуществлено в 1956 году. JI 2420 был получен в институте Джона Иннеса в Великобритании и представлял собой результат скрещивания Emperor Fransis и облученной пыльцы Napoleon. В настоящее время Stella отчасти является предком всех самофертильных сортов. Институт Джона Иннеса имеет ряд других гибридов, которые являются самофертильными, однако, еще не доведены до состояния сорта.

Пчелы играют важную роль в качестве опылителей, т.к. пыльца видов *Prunus* не может переноситься ветром и даже самоопыление требует механического вмешательства насекомых.

2.4.3. Естественное вегетативное размножение

Естественное вегетативное размножение встречается довольно редко у рода *Prunus*, но все подроды имеют представителей, которые образуют обширные заросли с помощью корневой поросли. Некоторые сорта поддерживались с древнейших времен, благодаря корневой поросли, например, слива европейская (гексаплоидная) в Северо-восточной Венгрии (на берегах Тиссы) и клоны полудиких сортов культурных растений - терновника черного и вишни обыкновенной. Однако, большинство существующих сортов размножаются с помощью прививки и распространяются путем продажи, кроме, может быть, некоторых старых сортов, таких как сорта вишни Ciganumeggy (Венгрия) и Oblacinska (бывшая Югославия). В группе миндаля только единственный дикорастущий вид, дающий корневую поросль, *P. tenella*, пригоден в качестве возможного карликового подвоя.

Было предпринято много попыток осуществления вегетативного размножения подвоев *Prunus*. Так как очень немногие из них склонны спонтанно образовывать корневую поросль, большой интерес представляют способы микро-размножения *in vitro*, например, быстрое размножение GF 677. По существу, миллионы растений размножаются в мире с использованием методов *in vitro* (Rosali de Paoli, 1992). Получение корнесобственных растений с помощью высаживания зеленых черенков в туманообразующие установки представляется менее выгодным, в основном, из-за спорной ценности корнесобственных деревьев и/или малой эффективности данной техники. С другой стороны, техника прививки стала рутинной несколько веков назад. Кроме того, некоторые подвой размножаются черенками.

2.5. Скрещиваемость

2.5.1. Межвидовые и межродовые гибриды

Межвидовые (и межродовые) связи у *Prunus* ясны не до конца, возможно, из-за широко распространенной самонесовместимости и относительной фертильности межвидовых гибридов. Различная протяженность периода цветения видов *Prunus*, даже среди сортов одного вида, существенным образом влияет на возможность взаимоопыления как сортов, так и видов. Это вызвано разными фазами цветения культурных видов *Prunus* во время сезона цветения.

Физиологическое или экологическое разнообразие видов вызвано значительной изоляцией их природных мест обитания. Следовательно, они с трудом уживались с другими популяциями своего вида в их естественной среде, в то время, как некоторые виды *Prunus* обычно выращивались на приусадебных участках или в более крупных садах. Межвидовые барьеры не развиваются в процессе естественной эволюции, но появление гибридов культурных видов растений замедляет их развитие, начиная с первых этапов одомашнивания, и устанавливает пределы для таксономического разнообразия. Хотя вишня – это, возможно, наиболее удаленный от остальных видов, имеются промежуточные виды между вишней и сливой, что показано для *P. salicina*. Как сообщается в перечне удачных межвидовых скрещиваний (Таблица 1) проще было обнаружить передачу генов между сливой-абрикосом-персиком и миндалем.

Таблица 1. Межвидовые гибриды с *Prunus persica*

<i>P. amygdalus</i>	x <i>P. persica</i>
<i>P. armeniaca</i>	x (<i>P. amygdalus</i> x <i>P. davidiana</i>)
<i>P. besseyi</i>	x <i>P. davidiana</i>
	x <i>P. persica</i>
<i>P. cerasus</i>	x <i>P. persica</i>
<i>P. hortulana</i>	x <i>P. persica</i>
<i>P. nana</i>	x <i>P. persica</i>
	x <i>P. amygdalus</i>
	x <i>P. davidiana</i>
	x <i>P. cerasifera</i> var. <i>divaricata</i>
	x cherry (sps?)
<i>P. persica</i>	x <i>P. kansuensis</i>
	x <i>P. mira</i>
	x <i>P. nana</i>
	x <i>P. besseyi</i>
	x <i>P. salicina</i>
	x <i>P. spinosa</i>
<i>P. salicina</i>	x <i>P. persica</i>
<i>P. spinosa</i>	x <i>P. persica</i>
	x <i>P. davidiana</i>
<i>P. tenella</i>	x <i>P. persica</i>

Источник: Janick и Moor, 1975

Все упомянутые выше виды были перекрестно скрещены с разной степенью сложности и привиты в пределах разумных ограничений, что является доказательством их генетического и физиологического сходства. Использование корневых побегов значительно увеличивает возможности занятия ранее недоступных экологических ниш видами с собственной корневой системой.

Гибридизация легко осуществляется между *Prunus amygdalus* и *Prunus persica* (Kester и Asay, 1975, 1988). Естественные межвидовые гибридные подвои, например, 'GH 667', являются обычными там, где два разных вида растут вместе.

Северо-американские виды и их межвидовые гибриды, созданные между 1907 и 1965 годами, представляют собой отдельную группу культивируемых видов *Prunus*, алычи (отличной от вида *P. cerasifera*, вишнесливы в традиционном понимании). В основном, их получают путем скрещивания *P. besseyi* и *P. pumila* с вишней песчаной западной и восточной в качестве общего родителя (Janick и Moore, 1975) (Таблица 2).

Таблица 2. Гибриды вишни песчаной (*P. besseyi* и *P. pumila*) с другими видами

Вишня песчаная	x <i>P. americana</i>
Вишня песчаная	x <i>P. salicina</i>
Вишня песчаная	x <i>P. salicina</i>
Вишня песчаная	x <i>P. salicina</i>
Вишня песчаная	x <i>P. simonii</i>
Вишня песчаная	x <i>P. armeniaca</i>
Вишня песчаная	x <i>P. persica</i>

Знаменательно, что персик (*P. persica*) – один из наиболее восприимчивых видов *Prunus* для использования в межвидовом скрещивании для селекционных целей. Описанные результаты этих селекционных усилий делятся на две различные группы: главным образом, фертильные гибриды (А) и стерильные гибриды (Б). В большинстве случаев сложная полигибридная основа предполагается из таксонов *P. davidiana* (d), *fergamensis* (f), *kansuensis* (k), *mira* (m) и *persica* (p), согласно Scorza и Okie (1990) и Janick и Moore (1996) (Таблица 3). В группе (А) гибриды можно рассматривать как потенциально новые плоды, т.е. продукты потребления, как это произошло с производными вишни песчаной на Среднем Западе США.

Таблица 3. Виды *Prunus*, гибриды персика и его видов

Вид	Гибрид	Общепринятое название	Место происхождения
<i>P. amygdalus</i>	d.m.p.	Миндаль	Ю-з. Азия
(A)	k.p.	Персик горный, Шан тао	С. Китай
<i>P. davidiana</i>	p.	Ксинджиянг тао	С-в. Азия, С. Россия
(A)	d.p.	Персик дикий, Кансу тао	С-з. Азия
<i>P. ferganensis</i>	p.	Персик тибетский, ксяинг тао,	З. Китайские Гималаи
(A)		с мягкой косточкой	
<i>P. kansuensis</i>	(A)		
<i>P. mira</i>	(A)	Персик, маотао	Китай
	p.	Слива американская	США
<i>P. persica</i>	(A)	Абрикос	Азия
<i>P. americana</i>	(B)	Вишня песчаная западная	С. США, Канада
<i>P. armeniaca</i>	(B)	Абрикос Бриакон	Франция
<i>P. besseyi</i>	(B)	Слива мирабель	З. Азия
<i>P. brigantina</i>	(B)	Вишня обыкновенная	З. Азия, Ю-в. Европа
<i>P. cerasifera</i>	(B)	Слива европейская	З. Азия, Европа
<i>P. cerasus</i>	(B)	Слива дикая	Ю. США
<i>P. domestica</i>	(B)	Вишня японская	Китай, Корея
<i>P. hortulana</i>	(B)	Слива Канадская	С. США, Канада
<i>P. japonica</i>	(B)	Вишня песчаная восточная	С. США
<i>P. nigra</i>	(B)	Слива китайская	Китай
<i>P. pumila</i>	(B)	Слива Симона	С. Китай
<i>P. salicina</i>	(B)	Терн или чернослив	Европа, З. Азия, С. Африка
<i>P. simmonii</i>	(B)	Миндаль сибирский	Ю-з. Европа, З. Азия
<i>P. spinosa</i>	(B)	Вишня японская,	С. и В. Европа, З. Азия
<i>P. tenela = nana</i>	(B)	вишня манчжурская	
<i>P. tomentosa</i>	(B)	Вишня душистая	С. США, Канада

(A) Близкородственные персику фертильные гибриды

(B) В основном, стерильные гибриды. Коды вида обозначают родителя с указанием происхождения:

P. davidiana (d), *ferganensis* (f), *Kansuensis* (k), *mira* (m) и *persica* (p)

с.-северный, ю.-южный, з.-западный, в.-восточный.

видового опыления существует между видами черешни и вишни обыкновенной (Nyeki и Soltesz, 1996). Поскольку партенокарпия, понимаемая как отсутствие семян в плодах, нехарактерна для рода *Prunus*, очевидно, что абортивность развития семян является редким явлением при развитии плода. Некоторые сверхскороспелые сорта вишни и персика давали нежизнеспособные семена. Было доказано, что удаление зародышей до созревания плодов облегчает получение проростков в условиях *in vitro*. Таким образом, селекционерами была разработана эффективная технология, которая заключается в комбинировании генов таких сверхскороспелых сортов, как Bailey и Hough.

Из-за легкости естественной гибридизации *P. fruticosa* с *P. cerasus* и *P. avium* некоторые испытываемые подвой *P. fruticosa* могут быть межвидовыми гибридами.

Prunus tomentosa была скрещена с вишней (Fisher и Schmidt, 1938; Noznikov, 1951). *Prunus salicina* легко гибридизуется с *P. simonii*, *P. armeniaca* и американскими видами сливы.

Согласно литературным данным, межвидовое скрещивание *P. armeniaca*, *P. sibirica*, *P. mundshurica* и *P. mume* не представляет никаких трудностей, хотя не все такие комбинации были проверены. *P. x dasycarpa* была перекрестно скрещена с *P. cerasifera* и *P. armeniaca*; скрещивание с родителем сливы обычно осуществляется с большей легкостью.

Последние результаты показывают, что скрещивание видов настоящего абрикоса (*P. armeniaca*, *P. mundshurica*, *P. sibirica* и *P. mume*) проходит успешно, когда оно однонаправлено и получившиеся гибриды жизнеспособны и фертильны.

Имеются сведения о большом количестве скрещиваний между различными видами сливы и абрикоса. Такие гибриды перечислены в порядке начала цветения: *P. salicina* Lindl., *P. x dasycarpa*, *P. cerasifera* Ehrh., *P. domestica* L., *P. besseyi* Bailey, и *P. maritima* Marsh. Первое скрещивание обычно бывает более успешным, если сливы используются в качестве матери. *P. cerasifera* и *P. armeniaca* дают гибриды, похожие на природные

межвидовые гибриды вида *P. x dasicapra*.

Гибриды вида азиатской сливы *P. salicina* с *P. armeniaca* также были получены с небольшими затруднениями. Фертильность гибридов различна, фертильность пыльцы обычно весьма низкая.

Несколько авторов также сообщают об успешной гибридизации гексаплоидной сливы *P. domestica* с абрикосом. Полученные гибриды являются тетраплоидными.

Слива прибрежная *P. maritima* была успешно скрещена с обычным абрикосом. Сообщалось о более удачных гибридах абрикоса с персиком и миндалем. Подобные скрещивания достаточно трудно осуществить, и полученные гибриды часто оказываются слабыми и стерильными. Не исключено, что включение генов из *P. persica* могло бы значительно расширить области произрастания абрикоса.

2.5.2. Интрогрессия в дикорастущие близкородственные виды

Интрогрессия между культурными и дикими видами недостаточно хорошо описана. Нет сомнений относительно ее физической возможности. Одичавшие культурные виды часто обнаруживаются в лесах, на лугах, в заброшенных садах, во дворах, пригородах и пограничных зонах. Межвидовые скрещивания с действительно дикими популяциями маловероятны, поскольку терн, дикая вишня и карликовый миндаль (*P. tenella*) чрезвычайно различны по своей морфологии, а также по способности к адаптации. Случайные гибриды смогли бы выжить только в очень защищенной среде. Вишни могут иметь больше шансов для интрогрессии в дикие популяции. Стоит рассмотреть одичавшие виды и виды растений, используемые в качестве подвоев в питомниках, а также выросшие из корней и пней срубленных растений в заброшенных садах. Таким способом в последнее время возникло большое разнообразие алычи. В результате алыча стала намного более устойчивой к разрушающему воздействию вируса Plum Pox Virus (PPV) по сравнению с европейской сливой и абрикосом. Одичавшие подвои и спонтанные гибриды старых и недавно появившихся сортов повсеместно обнаруживаются в заброшенных садах, там же находят одичавшие растения, не имеющие непосредственного родства с плодовыми культурами, растущими на той же территории. Примерами являются *P. serotina*, *P. mahaleb*, *P. padus*, горький миндаль.

В Центральной Европе возможность интрогрессии намного более ограничена, чем на Ближнем Востоке, на Кавказе, в Иране, в Центральной Азии и на Индокитайском полуострове, где имеется огромное количество промежуточных и полу-культурных форм растений.

Раздел III. Окультуривание видов *Prunus*

3.1. Селекция *Prunus*

Одной из очевидных причин широкого окультуривания видов *Prunus* могло быть совпадение центра разнообразия *Prunus* и эволюции человека и/или первых древних цивилизаций в истории человечества. Древняя окаменевшая фруктовая косточка доказала, что фрукт значительного размера существовал задолго до появления человека. Сливы «предложили» себя человеку для одомашнивания. По экологическим соображениям, очень возможно, что такие виды, как терн (*P. spinosa*), которыми человек пренебрегает сегодня, следовали за ним в качестве вторичных культур и были спутниками древней культуры со времен Неолита произрастая вдоль дорог и на пастбищах в качестве живой изгороди. Родоначальники того тетраплоидного вида не известны. Этот вид пережил суровые бедствия и извлек пользу от обезлесения во время распространения примитивного сельского хозяйства на Ближнем Востоке и Европе, где его более сильный родственник - диплоидная слива мирабель (*P. cerasifera*) представляла постоянную возможность для скрещивания. Появление сливы европейской (*P. domestica* и *P. insititia*, включительно) не было уникальным и эндемичным событием в истории евро-азиатского региона. Рыбиным, учеником Вавилова в начале 1930-х годов были выведены гексаплоидные (амфилоидные) виды путем целенаправленной селекции в соответствии со схемой для пшеницы, табака, масличного рапса, садовой клубники и других культурных видов. Со времен древних и средних веков слива европейская прогрессировала, во-первых, благодаря ее способности давать корневую поросль, которую также имел её предшественник терн, и, во-вторых, из-за ее приживаемости в мезофитных участках на границах возделываемых территорий и в долинах некоторых рек (например, Felső-Tisza). В течение веков слива служила беднякам в качестве самого важного и почти основного продукта питания. Однако, позже, став одним из садоводческих продуктов для экспорта, она превратилась в символ богатства (чем больше сливовых деревьев было в поместье, тем богаче считался господин). Сливовица, будучи чрезвычайно популярной в качестве национального напитка в Юго-восточной Европе, заменила джин. Недавно судьба европейской сливы оказалась под угрозой из-за опасного PPV вируса, который был обнаружен в первой половине XX-го века.

Родительские виды, имеющие происхождение в Западной Азии и Северной Америке, являются диплоидными. Эти виды были успешно подвергнуты межвидовому скрещиванию с алычой. В результате в течение последних десятилетий был дан импульс для развития так называемой сливы японской. Первые докумен-

тированные попытки принадлежат Luther Burbank, калифорнийскому селекционеру конца XIX-го века. Такие межвидовые гибриды, широко представленные в списке сортов, являются только малой частью огромных генетических запасов Северного полушария. О них необходимо помнить, как об источниках чрезвычайно ценных генов, отсутствующих у традиционной сливы европейской.

3.2. Сохранение генетических ресурсов *Prunus*

Международный институт генетических ресурсов растений (IPGRI), ранее известный как Международное управление генетическими ресурсами растений (IBPGR), разработал перечень-описание для сливы, персика, вишни и абрикоса (IBPGR 1984a,b,c, 1995) и рекомендации для безопасного перемещения зародышевой плазмы косточковых плодовых культур (Diekmann and Putter, 1996).

Европейская информационная программа по генетическим ресурсам культурных растений была создана в рамках европейской программы сотрудничества для сетей по генетическим ресурсам культурных растений (ЕСР/GR) с целью облегчения доступа к информации о генетических ресурсах в региональных генбанках повсеместно. Европейская база данных *Prunus* была поддержана Anne Zanetto в "Institut National de la Recherche Agronomique" (INRA) в Бордо, Франция, в рамках инициативы европейской программы сотрудничества по сетям генетических ресурсов культурных растений (ЕСР/GR) с 1994 года. База данных включает коллекции из 26 европейских стран всех видов *Prunus* - выращиваемых косточковых плодовых культур и их родственных видов (даже диких). База данных состоит из 19 паспортных данных из перечня (IPGRI/FAO Multicrop), 13 описаний, общих для различных видов, и от 3 до 7 специфических описаний, зависящих от вида поступления. Эти описания главным образом, морфологические. Возможность включения агрономического или физиологического описания рассматривается Рабочей группой ЕСР/GR *Prunus*. База данных поддерживается в течение трех лет Европейским Союзом под названием «Международная сеть по генетическим ресурсам *Prunus*» (GENRES61) в рамках «Европейской программы по сохранению, характеристике, сбору и использованию генетических ресурсов в сельском хозяйстве». Также существуют банки в Китае и Японии.

3.3. Синэкология

В Европе некоторые дикие, культурные и исчезающие виды *P. nana*, *P. avium*, *P. fruticosa*, *P. mahaleb* и *P. spinosa* могут быть обнаружены в естественных посадках, лесах и на пустырях.

3.4. Взаимодействие с патогенами

Семейство *Rosaceae*, в целом, и виды *Prunus*, в частности, склонны в различной степени к инфекциям, вызванным рядом патогенов, например грибами, *Monilia laxa*, *Taphrina deformans*, бактериями, *Pseudomonas* и *Xanthomonas*, вирусами PPV, PNRSV и PDV и фитоплазмой, а также к желтухе европейских косточковых плодовых культур (ESFY) (<http://www.boku.ac.at/pbiotech/phytopath>).

Главными проблемами, связанными с выращиванием абрикоса, являются: сушевершинность, чувствительность к вирусам, ущерб от заморозков зимой или весной, периодичность плодоношения, а также грибы и грибной рак.

В последние годы вирусы стали главной угрозой для выращивания косточковых плодовых культур на огромных площадях в Центральной и Южной Европе и странах Средиземноморья. Патогены нанесли значительный экономический ущерб и вызвали уменьшение производственных площадей. PPV вирус сливы, возбудитель болезни шарка и член семейства potyvirus, был классифицирован в США и ЕС карантинными службами растений как наиболее важный патоген для абрикоса, сливы и персика (это единственный растительный патоген, для которого существует план действия APHIS (Scorza, 1991). Сведения об инфекционном заболевании Sharka из Испании, Греции, Франции и Италии ясно демонстрируют экономические последствия этой угрозы (COST 88 Семинар, посвященный PPV вирусу сливы – группа *Potyvirus*, Валенсия, июнь 1993), в результате которой абрикосовые культуры в значительной степени были заменены. Абрикос, как оказалось, является самой чувствительной к инфекции PPV косточковой плодовой культурой. Производство абрикоса практически исчезло в конце 70-х в некоторых долинах Северной Италии, например Vintschgau (Eynard и др., 1991), и серьезно пострадало в некоторых долинах Австрии, например Wachau. На южно-американском континенте (Negrera и др., 1997) в 1999 г. первое появление инфекции было подтверждено США в 1999г. (<http://aphis.usda.gov/lpa/press/1999/10/plumpox.txt>). Это побудило Канаду запретить ввоз *Prunus* из США (<http://www.cfia-acia.agr.ca/english/corpaaffr/newsrelease/19991122e.shtml>).

Учитывая серьезность заболевания, трудность контроля за его распространением, отсутствие устойчивых к заболеванию сортов, необходимо создание резистентных сортов и выработка действенной страте-

гии. Фактически отсутствуют устойчивые к вирусу Plum Pox виды, переопыленные с культурными сортами. Это означает, что невозможно получить резистентные сорта при помощи обычной гибридизации.

Информация, касающаяся взаимоотношений видов *Prunus*, дает возможность рассмотреть их патосистемы. Большинство патогенов и вредителей эволюционируют параллельно с одомашниванием и появлением новых видов и гибридов. Из-за географической непрерывности паразиты этих культур легко распространились на Восток. Одним из лучших примеров служит персиковая тля, *Myzis persicae*, в отношении которой доказано, что, несмотря на её полифагию, она предпочитает персиковые деревья: никакие родственные сорта не заменяют для неё персик в качестве первичного растения-хозяина. Знаменательно, что, хотя персик достаточно поздно появился в Европе по сравнению с другими восточными видами растений, персиковая тля стала одним из наиболее эффективных переносчиков вирусных инфекций в Северной Европе. Патоген *Taphrina deformans*, наоборот, не причиняет вреда ни одному из родственников персика. Вместе с тем, другая привнесенная болезнь, *Polystigma rubrum*, выбрала европейскую сливу (и чернослив) в качестве хозяина, несмотря на постоянное и симпатрическое присутствие растений, родственников роду *Prunus*. Различная степень восприимчивости к другим болезням и вредителям указывает на наличие генетической сопротивляемости, несмотря на возможно малую генетическую дивергенцию (например, сниженная пролиферация тлей на абрикосе по сравнению с персиком и сливой).

В последнее время была признана возросшая угроза фитоплазменных болезней для производства косточковых плодовых культур в странах Средиземноморья. Хотя давно был отмечен значительный спад их производства в Европе, абрикоса - во Франции в 1924 году, сливы японской - в Италии в 1933 году, только в 1973 году была открыта их фитоплазменная этиология. В это время фитоплазмами называли микоплазмо-подобные организмы (MLOs). Поскольку были поражены разные виды *Prunus*, болезням были даны различные названия: скручивание листьев у абрикосов (ACLR), лептонекроз (PLN) у вишни японской, желтуха, розеточная болезнь (мелколистность) у персика и некоторые другие некрозы у сливы европейской, миндаля и вишни. Подвой *Prunus* тоже часто атакуются схожими болезнями. Их обычные симптомы – это пожелтение и скручивание листьев летом, внесезонный рост зимой, суховершинность и более или менее быстрое усыхание. До сих пор распространение этих болезней ограничивалось южной половиной Европы и заканчивалось на северной границе Германии. За последние несколько десятилетий возросло их экономическое значение, например, ACLR и PLN наносят особенно значительный ущерб абрикосам и сливе китайской. Молекулярный анализ патогена подтвердил, что только один тип фитоплазмы, вызывающий желтуху европейских косточковых плодовых культур (ESFY), ассоциируется со всеми этими болезнями (Jarausch и др., 2000). ESFY фитоплазмы генетически отличаются от фитоплазм, поражающих различные виды *Prunus* в Северной Америке. Согласно европейскому законодательству, ESFY фитоплазмы классифицированы как карантинные организмы (Laimer da Camara Machado и др., 2001; Heinrich и др., 2001). По результатам экспериментальной инокуляции, абрикос, персик и слива китайская являются косточковыми плодовыми культурами, наиболее подверженными заражению, в то время, как слива европейская и миндаль - более толерантными, а вишни - устойчивыми (Larausch и др., 2000).

Раздел IV. ССЫЛКИ

- Archangeli. 1882. Comp. Fl. Ital. 209.
- Arus P., Vlarde C., Romero M and Vargas F. 1994a. Linkage analysis of ten isozyme genes in F1 segregating progenies of almond. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 119: 339 –344.
- Arus, P., Messeguer, R., Viruel, F., Tobutt, K., Dirlwanger, E., Santi, F., Quarta, R. and Ritter, E. 1994. The European *Prunus* mapping Project 1994b. In: Progress in temperate Fruit Breeding. Schmidt H, and Kellerhals M. (eds.) Kluwer Acad. Publ. The Netherlands 305-308.
- Banegal, N.B. 1954. History and development of the cultivated fruits. Ass. Agric. Rev. 24:21-28.
- Batsch, A.S. 1801. Beitr. Gesch. Naturr. 1:30.
- Beachy, R.N., Loesch-Fries, L.S. and Tumer, N.E. 1990. Coat Protein-Mediated Resistance against Virus Infection. Annual Rev. of Phytopath. 451-474.
- Bennett, M.D. and Leitch, I.J. 1995. Nuclear DNA Amounts in Angiosperms. Annals of Botany 76: 113 -176.
- Bolkhovskikh, Z., Grif, V., Matvejeva, T., Zakharyeva, O. 1969. Chromosome Numbers of Flowering Plants. In Russian. Leningrad. Academy of sciences of the USSR. V.L. Komarov Botanical Institute. 629
- Boskovic, R. and Tobutt, K. 1994. Inheritance and linkage of isoenzymes in two interspecific cherry progenies. Acta Hort.
- Bunyard, E.A. 1938. The history and cultivation of the peach and nectarine. J. Royal Hort. Soc. 63:114-121.
- Cerezo, M., Socias i Company and Arus, P. 1989. Identification of almond cultivars by pollen isoenzymes. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 114: 164-169.
- Christensen, J.V. (1985) Production of cherries in Western Europe. Acta Hort. 169:15-26
- Cipriani, G., Lot, G., Huang, W.G., Marrazzo, M.T. Peterlunger, E. and Testolin, R. 1999. AC/GT and AG/CT microsatellite repeats in peach (*Prunus persica* L. Batsch): isolation, characterisation and cross-species amplification in *Prunus*. TAG 99:65-72.

- Cociu, V., Dragoi, D., Popescu, A.N., 1997: Gene sources for breeding new plum (*Prunus domestica* L.) varieties with tolerance to plum pox virus (sharka). Horticultural Science (Budapest) 29, 52-56.
- Coutanceau, M. 1953. Arboriculture fruitiere: technique eteconomie des cultures de rosacees fruitieres ligneuses. Bailliere. Paris.
- Crane, M.B. and Lawrence, W.J. 1952. The genetics of garden plants. 3rd ed. Macmillan. London.
- Crossa-Raynaud, P. and Grasselly, C. 1985. Existence de groupes dmintersterile chez l'amandier . GREMPA Coll. Thessaloniki. Options Mediterraneennes 1985. I: 43-45.
- Cullinan, F.P. 1937. Improvement of stone fruits. Yearbook Agric. USDA 665-748.
- da Camara Machado, A. and Laimer da Camara Machado, M. 1995a. Genetic transformation in *Prunus armeniaca* L. (apricot). in Biotechnology in Agriculture and Forestry. Plant protoplasts and genetic engineering VI. ed. Bajaj Y.P.S. Vol. 34: 246-260.
- da Camara Machado, A., Puschmann, M., Puhringer, H., Kremen, R., Katinger, H. and Laimer da Camara Machado, M. 1995b. Somatic embryogenesis of *Prunus subhirtella autumnno-rosa* and regeneration of transgenic plants after Agrobacterium-mediated transformation. Plant Cell Reports 14: 335-340.
- da Camara Machado, A., Knapp, E., Seifert, G., Puhringer, H., Hanzer, V., Weiss, H., Wang, Q., Katinger, H. and Laimer da Camara, M. 1995c. Gene transfer methods for the pathogen mediated resistance breeding in fruit trees. XXIV ISHS Congress, Kyoto, 1994. Acta Hort 392:193-202.
- da Camara Machado, A., Lopes, M.S., Mendonca, D. and Laimer da Camara Machado, M. 2001. Microsatellites for the characterisation of european cultivars of *Prunus armeniaca* (submitted).
- Darlington, C.D., Ammal Janaki, E. K. 1945. Chromosome Atlas of Flowering Plants. London. Allen § Unwin LTD. 149 pp.
- Darlington, C.D., Wylie, A.P. 1955. Chromosome Atlas of Flowering Plants. 2nd ed. London. Allen § Unwin LTD.
- De Candolle, A. 1964. Origin of cultivated plants. Hafner Publ. Co. N.Y.
- Dickson, E.E., Arumuganathan, K., Kresovich, S. and Doyle, J.J. 1992. Nuclear DNA content variation within the Rosaceae. Amer. J. of Botany. 79(9): 1081-1086
- Diekmann, M. and Putter, C.A. 1996. FAO/IPGRI Technical Guidelines for the Safe Movement of Stone Fruits. Nr. 16.
- Druart, Ph. and Gruselle, R. 1986. Plum (*Prunus domestica*) in: Biotechnology in Agriculture and Forestry Trees I. ed. Y.P.S. Bajaj, Springer Vlg Berlin. Heidelberg. Vol. 1: 130-156.
- ECP/GR <http://www.cgiar.org/ecpgr/platform/index.htm>
- East, E.M. and Mangelsdorf, A.J. 1925. A new interpretation of the heredity behaviour. Proc. Nat. Acad. Sci. 11:166-171.
- Eldridge, L., Ballard, R., Baird, W.V., Abbot, A., Morgens, P., Callahan, A., Scorza, R. and Monet, R. 1992. Application of RFLP analysis to genetic linkage mapping in peaches. Hort. Sci. 27:160-163.
- Eynard, A., Ruggero, P., Renzi, R., Conti, M and Milne, R.G. 1991. Test for pollen and seed transmission of Plum Pox Virus (Sharka) in two apricot cultivars. Adv. In Hort. Sci. 3: 104-106.
- Fisher, A. and Schmidt, M. 1938. Wild species of pome and stone fruit, their homeland and their importance for the origin of cultivated varieties and for breeding. Zuchter. 10: 157-167.
- FAO (ed) (1975) Production Yearbook, FAO, Rome, Vol. 29:196
- FAO (ed) (1999) Production Yearbook, FAO, Rome, Vol. 53:171 - 183.
- Fogle, H.W. 1975. Cherries. In: Janick J. and Moore J.N. eds. Advances in Fruit Breeding. Purdue University Press, West Lafayette: 348-366.
- Fowells, H.A. 1965. Prunus (cherries, plums). Silvics of forest trees of the USDA. Agriculture Handbook 271.538 - 545.
- Gautier, M. 1977. Le prunier et sa culture. Arboric. Fruit. 284:285-286
- GENRES61 <http://europa.eu.int/comm/dg06/res/gen/61a.htm>
- Grzyb, Z.S., Zmarlicki, K., Sitarek, M., 1998: Plum and Prune Genetics, Breeding and Pomology. VI. International Symposium of ISHS, Warszawa-Skierniewice 1997. Acta Hort. 478
- Hamilton, R.I. 1980. Defenses triggered by previous invaders: viruses. In: Plant disease: an advanced treatise. Horsfall JG, Cowling EB (eds) Academic Press, N.Y. Vol 5. p. 270-303
- Hammerschlag, F.A., Owens, L.D. and Smigocki, A.C. 1989. Agrobacterium-mediated transformation of peach cells derived from mature plants that were propagated in vitro. J. Americ. Soc. Hort. Sci. 114: 508-510.
- Hammerschlag, F.A. 1986. Peach (*Prunus persica* L. Batsch). In: Bajaj Y.P.S. (ed.) Biotechnology in Agriculture and Forestry, Vol. 1 Trees I. Springer Vg. Berlin 170-183.
- Hartmann, W. 1998. Breeding of plums and *Prunes* resistant to Plum Pox Virus. Acta Virologica 42: 230-232.
- Hedrich, U.P. 1915. The cherries of New York. Albany. N.Y.: J.B. Lyon
- Heinrich, M., Botti, S., Caprara, L., Arthofer, W., Strommer, S., Hanzer, V., Paltrinieri, S., Martini, M., Katinger, H., Bertaccini, A. and Laimer da Camara Machado, M. 2001. Improved detection methods for fruit tree phytoplasmas. Plant Mol. Biol. Rep. accepted.
- Herrera, G., Rosales, M. and Hinrichsen, P. 1997. Detection of Sharka Disease (plum Pox Virus) in Chile. Proceedings of the Middle European Meeting 1996 on Plum Pox. Budapest, October 1996: 87-90
- Iezzoni, A.F., Schmidt, H. and Albertini, A. 1991. Cherries (*Prunus*) In: Moore J.N., Ballington Jr. J.R. (eds.) Genetic resources of temperate fruit and nut crops. ISHS Wageningen: Vol. 1: 109- 173.
- IBPGR 1994a. Descriptor List for Peach (*Prunus persica*). Sellini E., Watkins R. and Pomarici E. (eds.) IBPGR /CEC 84/90 Rome, Brussels.
- IBPGR 1984b. Revised Descriptor List for Apricot (*Prunus armeniaca*). Guerriero R. and Watkins R. (eds.) IBPGR /CEC 84/91 Rome, Brussels.
- IBPGR 1984c. Descriptor List for Plum and allied species. Cobianchi D. and Watkins R. (eds.) IBPGR /CEC 84/92 Rome, Brussels.

- IBPGR 1985. Cherry Descriptor List. Schmidt H., Vittrup-Christensen J., Watkins R. and Smith R.A. (eds.) IBPGR /CEC 85/37 Rome, Brussels.
- Ivanicka, J. and Pretova, A. 1986. Cherry (*Prunus avium* L.) In: Bajaj Y.P.S. (ed.) Biotechnology in Agriculture and Forestry, Vol. 1 Trees I. Springer Vg. Berlin 154-169.
- James, D.J. and Dandekar, A.M. 1991. Regeneration and transformation of apple (*Malus pumila* Mill.) In: Lindsey K. (ed.) Plant Tissue Culture Manual: Fundamentals and Applications. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. B8/1-B8/18.
- Janick, J. and Moore, J.N., 1975: Advances in fruit breeding. Purdue University Press, West Lafayette, Indiana.
- Janick, J. and Moore, J.N., 1996: Fruit Breeding, Volume 1. Tree and Tropical Fruits. John Wiley & Sons, Inc.
- Jarusch, W., Saillard, C., Broquaire, J.M., Garnier, M. & Dosba, F. 2000. PCR-RFLP and sequence analysis of a non-ribosomal fragment for genetic characterization of European stone fruit yellows phytoplasmas infecting various *Prunus* species. *Molecular and Cellular Probes* 14: 171-179, (2000).
- Kester, D.E. and Asay, R. 1975. Almonds. In: Janick K. and Moore J.N. (eds.) Advances in fruit breeding. Purdue University Press; West Lafayette: 387-419.
- Kester, D.E. and Asay, R. 1988. Hybridization between cultivated almond (*Prunus dulcis*) and almond species germplasm from Europe and Asia. In: Abstracts. of Intl. Symp. on Hort. Germplasm, cultivated and wild. Chin. Soc. Hort. Sci. (ed.) Beijing, China.
- Kester, D.E. and Horel, L.A. 1980. Almond production. In: Handbook of Energy Utilization in Agriculture. D. Pimentel (ed.) CRC Press. Inc. Boca Raton, Fla.
- Kostina, K.F. 1936. The apricot. (in Russian) *Bul. Appl. Bot. Gen. Plant Brdg. Suppl.* 83; Institute of Plant Industry, Leningrad.
- Kostina, K.F. 1969. The use of varietal resources of apricots for breeding (in Russian). *Trudy Nikit. Bot. Sada.* 40:45-63.
- Kramer, S. 1985. Production of cherries in the European socialist countries. *Acta Hort.* 69:27-34
- Korber-Grohne, U. 1996. Pflaumen, Kirschkirschen, Schlehen: heutige Pflanzen und ihre Geschichte seit der Fuhzeit. K. Theiss Vg. Stuttgart.
- Kumar, V., Subramaniam, B. 1987. Chromosome Atlas of Flowering Plants of the Indian Subcontinent. Volume I. Dicotyledons. Botanical survey of India. 342 pp.
- Laimer, M., da Camara Machado, A., Hanzer, V., Himmler, G., Mattanovich, D. and Katinger, H.W.D. 1989. Regeneration of shoots from leaf discs of fruit trees as a tool for transformation. *Acta Hort.* 235, 85-92
- Laimer da Camara Machado, M., da Camara Machado, A., Hanzer, V., Weib, H., Regner, F., Steinkellner, H., Mattanovich, D., Plail, R., Knapp, E., Kalthoff, B., Katinger, H. 1992. Regeneration of transgenic plants of *Prunus armeniaca* containing the coat protein gene of Plum Pox Virus. *Plant Cell Reports* 11(1): 25-29.
- Laimer da Camara Machado, M., Paltrinieri, S., Hanzer, V., Arthofer, W., Strommer, S., Martini, M., Pondrelli, M. and Bertaccini, A. 2001. Presence of European stone fruit (ESFY or 16SrX-B) phytoplasmas in apricots in Austria. *Plant Pathology* 50 (1) 130 – 135.
- Lapins, K.O. 1971. Stella, a self-fruitful sweet cherry. *Can. J. Plant Sci.* 51: 252-253.
- Lewis, D. 1948. Structure of the incompatibility gene I. Spontaneous mutation rate. *Heredity* 2:221.
- Lewis, D. 1951. Structure of the incompatibility gene III: Types of spontaneous and induced mutation. *Heredity* 5:399.
- Lewis, D. and Cowe, C.K. 1954. The induction of self-fertility in tree fruits. *J. Hort. Sci.* 29: 220-225.
- Li, Z. 1984. Peach germplasm and breeding in China. *HortScience* 19: 348-351.
- Lichou, J. 1998. Abricot, les varietes, mode d'emploi. CTIFL, France 11-17.
- Loschnig, J. and Passecker, F. 1954. Die Marille (Aprikose) und ihre Kultur. (in German) oster. Agrarverlag, Wien.
- Mante, S., Morgens, P.H., Scorza, R., Cordts, J.M. and Callahan, A.M. (1991) Agrobacterium-mediated transformation of plum (*Prunus domestica*) hypocotyl slices and regeneration of transgenic plants. *Bio/Techn.* 9: 853-857.
- Marin, J.A. and Gella, R. 1991. Sour cherry (*P. cerasus*). in: Biotechnology in Agriculture and Forestry Trees III. ed. Y.P.S. Bajaj, Springer Vlg Berlin. Heidelberg. Vol. 16:23-43.
- Mansfeld, R. 1965. Verzeichnis landwirtschaftlicher und g_rtnerischer Kulturpflanzen (ohne Zierpflanzen). Band 1. Herausgegeben von Jurgen Schultze-Motel. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Maynard, C.A., Kavanagh, K., Fuernkranz, H. and Drew, A.P. 1991. Black Cherry (*Prunus serotina* Ehrh.) in Biotechnology in Agriculture and Forestry. Trees III. ed. Y.P.S. Bajaj. Springer Vlg Berlin, Heidelberg Vol. 16: 3-22.
- Mc Granahan, G.H., Leslie, C.A., Uratsu, S.I., Martin, L.A. and Dandekar, A.M. 1988. Agrobacterium-mediated transformation of walnut somatic embryos and regeneration of transgenic plants. *Bio/Techn.* 6:800-804
- McKinney, H.H. 1929. Mosaic disease in the Canary Islands, West Africa, and Gibraltar. *Journal of Agricultural Research*, 39:557-578.
- Mehlenbacher, S.A., Cociu, V and Hough, L.F. 1991. Apricots. In: Moore J.N. and Ballington R.J. (eds) Genetic resources of temperate fruit and nut crops. ISHS Wageningen pp. 65-107.
- Messeguer, R., Arus, P. and Carrera, M. 1987. Identification of peach cultivars with pollen isozymes. *Scientia Hort.* 31:107-117.
- Missouri Botanical Garden. 1985. Index to plant chromosome numbers 1982-1983. *Monographs in Systematic Botany*. Vol 13: 175
- Missouri Botanical Garden. 1990. Index to plant chromosome numbers 1986 - 1987. *Monographs in Systematic Botany*. Vol 30: 169
- Missouri Botanical Garden. 1991. Index to plant chromosome numbers 1988 - 1989. *Monographs in Systematic Botany*. Vol 40: 172
- Monet, R. and Gibault, B. 1991. Polymorphisme de l'a-amylase chez le pecher. *Etude genetique. Agronomie* 11: 353-358.
- Moore, J.N. and Ballington, R.J. 1991. Genetic resources of temperate fruit and nut crops. ISHS Wageningen pp. 65-107.
- Nyeky, J. and Soltesz, M. 1996: Floral biology of temperate zone fruit trees and small fruits. *Akademiai Kiado Budapest.*
- Oliveira, M.M. and Pais, M.S. 1992. Somatic embryogenesis in leaves and leaf-derived protoplasts of *Actinidia deliciosa* var. *deliciosa* cv. Hayward. *Plant Cell Rep.* 11:314-317.
- Parnia, P., Mladin, G.H., Dutu, I. and Stanciu, N. 1988. Progress in breeding rootstocks in Romania. *HortScience* 23:107-109.

- Panshin, A.J. and De Zeeuw, C. 1970. Textbook of Wood Technology. 3rd ed. Vol. 1. Mac Graw-Hill. New York.
- Punt, W. 1964. Names found to be incorrect for which no legitimate alternative name is available. Regn. Vegetabile 36:9.
- Quinn, N.R. 1928. Almond culture in south Australia. Dept. of Agr. Australia Bull. 367.
- Ravelonandro, M., Scorza, R., Bachelier, J-C., Labonne, G., Levy, L., Damsteegt, V., Callahan, A.M. and Dunez, J. 1997. Resistance of transgenic *Prunus domestica* to plum pox virus infection. Plant Dis. 81: 1231-1235.
- Rehder, A. 1947. Manual of cultivated trees and shrubs. 2nd ed. Macmillan Comp. N.Y.
- Reina, A., Giorgio, V., and Godini, A. 1985. Autres types autocompatibles parmi la population d'amandiers des Pouilles. Options Mediterran_ennes CIHEAM/IAMZ 85/I: 25- 29.
- Roach, F.A. 1985. Cultivated fruits of Britain: Their origin and history. Basil Blackwell Inc. N.Y.
- Rosati, P. and de Paoli, G. 1992. Micropropagation industrielle des arbres fruitiers et plants auto-enracines en Italie. Fruit Belge 60: 318-328.
- Santi, F. and Lemoine, M. 1990. Genetic markers for *Prunus avium* L.: Inheritance and linkage of isozyme loci. Ann. Sci. For. 47: 131 - 139.
- Schneider, K. 1904. Handbuch der Laubholzkunde, Jena. Gustav Fischer Vg.
- Scorza, R. 1991. Gene transfer for the genetic improvement of perennial fruit and nut crops. HortScience 26:1033-1035.
- Scorza, R. and Okie, W.R. 1990. Peaches (*Prunus*). In: Moore J.N., Ballington Jr. J.R. (eds.) Genetic resources of temperate fruit and nut crops. ISHS Wageningen: Vol. 1: 177-231.
- Scorza, R., Ravelonandro, M., Callahan, A.M., Cordts, J.M., Fuchs, M. and Dunez, J. 1994. Transgenic plums (*Prunus domestica* L.) express the plum pox virus coat protein gene. Plant Cell Rep. 14: 18-22.
- Silbereisen, R., Gotz, G. and Hartmann, W. 1996. Obstsorten-Atlas: Kernobst, Steinobst, Beerenobst, Schalenobst. Eugen Ulmer Vg. 2. Aufl.: 247-344.
- Socias i Company R. and Felipe, A.J. 1988. Self-compatibility in almond: transmission and recent advances in breeding. Acta Hort. 244: 307-317.
- Strasburger, E., Noll, F., Schenck, H. and Schimper, A.F. 1991 Lehrbuch der Botanik fur Hochschulen. Sitte P., Ziegler H., Ehrendorfer F. and Bresinsky A. (eds.) 33. Ed. Gustav Fischer Vg. Stuttgart, Jena, N.Y. 778-780.
- Swift, H. 1950. The constancy of deoxyribose nucleic acid in plant nuclei. Proceedings of the National Academy of Sciences 36: 643-654. Royal Botanic Gardens Kew (<http://www.rbgekew.org.uk/cval/pteridophytes/intro.html>)
- Taylor, R.H. and Philip, G.L. 1925. The almond in California. Univ. Calif. Agr. Expt. Sta. Circ. Berkeley 184.
- Tischler, G. 1950. Die Chromosomenzahlen der Gefesspflanzen Mitteleuropas. Uitgeverij Dr WJunk. S-Gravenhage.43.
- Tukey, H.B. 1964. Dwarfed fruit trees. Macmillan, New York
- Watkins, R. 1976. Cherry, Plum, peach, apricot and almond. *Prunus* ssp. In: Evolution of crop plants. N.W. Simmonds (ed.) Logman, London.242-247.
- Wang, Y. 1985. Peach growing and germplasm in China. Acta Hort. 173:51-55.
- Webb, D.A. 1967. *Prunus dulcis* (Miller). D.A. Webb, Comb. Nov. Repertorium Speciarum novarum Regni vegetabilis, Berlin 74:24.
- Westwood, M.N. 1978. Temperate-zone pomology. Freeman, San Francisco
- Wickson, E.J. 1910. The California fruits and how to grow them. Pacific Rural Press. San Francisco.
- Wood, M.N. 1925. Almond varieties in the United States. USDA Bul. 1282.
- Vavilov, N.I. 1930. Wild progenitors of the fruit trees of Turkestan and the Caucasus and the problem of the origin of fruit trees. Proc. 9.th Intl. Hort. Congr. London: 271-286.