

УДК 575.17+575.8

В. И. Авдеев

Л. Д. Комар-Тёмная

А. Ж. Саудабаева

Белковые маркёры ряда южных декоративных культиваров косточковых плодовых растений

Проанализированы электрофореграммы запасных белков семян декоративных сортов и форм из подсемейства сливовых (*Prunoideae Focke*) — видов персика (*Persica Mill.*) и их гибридов с миндалём обыкновенным (*Amygdalus communis L.*), гибридов алычи (*Prunus cerasifera Ehrh.*) с луизеанией (*Louiseania Carr.*). Выявлены отдельные белковые маркёры сортов и форм персика, обсуждаются механизмы наследования генов при гибридизации.

Ключевые слова: виды персика, виды миндаля, алыча, электрофорез запасных белков семян, уникальные маркёры, механизмы материнского наследования.

На юге Украины, в Крыму, в Государственном Никитском ботаническом саду (ГНБС, ныне НБС—ННЦ) начиная с деятельности известных учёных И. Н. Рябова, К. Ф. Костиной, И. В. Крюковой, Е. П. Шоферистова проводится важная многолетняя работа по мобилизации, интродукции, созданию межвидовых и межродовых гибридов косточковых видов плодовых растений, включая их декоративные культивары. Сейчас эту работу продолжает Л. Д. Комар-Тёмная. В результате создан крупнейший генофонд декоративных косточковых, а для практических целей рекомендованы их ценные сорта и формы [1—6 и др.]. Полученные сорта, формы, гибриды могут представлять большой интерес и в более северных регионах Украины, России. Здесь особое значение имеют сорта, формы, выведенные на основе зимостойкого персика Давида.

Большое научное и практическое значение представляют идентификация этих сортов, форм на основе общепринятых белковых маркёров и анализ на полученных электрофореграммах (ЭФ) запасных белков семян передаваемых по наследству гибридам ЭФ-компонентов. Отметим, что ранее были получены и изучены белковые маркёры для видов персика (*Persica Mill.*), миндаля (*Amygdalus L.*), сливы, в том числе алычи (*Prunus L.*), луизеании (*Louiseania Carr.*) и многих других косточковых плодовых растений, включая межвидовые и межродовые гибриды [7—9]. Необходимая для этого методика вертикального гель-электрофореза запасных белков семян уточнена сотрудниками в отделе биохимии и молекулярной биологии ВНИИР им. Н. И. Вавилова и была опубликована [10]. В данной статье для анализа использованы 24 сорта, формы и гибрида персика обыкновенного (*Persica vulgaris Mill.*); сорта, гибриды, полученные от свободного опыления персика мира, или странного [*Persica mira (Koehne) Koval. et Kostina*], и скрещенные с персиком обыкновенным; гибрид персика Давида (*Persica davidiana Carr.*) с персиком обыкновенным; гибриды миндаля обыкновенного (*Amygdalus communis L.*) с персиками обыкновенным и странным; гибриды алычи Писсарда (*Prunus cerasifera var. pissardii Carr.*) с луизеанией трёхлисточковой [*Louiseania triloba (Lindl.) Pachom.*]. Поскольку для ЭФ-анализа использованы семена, то было проведено краткое описание морфологических признаков эндокарпия этих сортов, форм, гибридов и других культиваров, всего 69 сортов, форм, гибридов (см. табл. 1—4; рис. 1—4).

Ещё И. Н. Рябов [2, 3] отмечал огромное разнообразие по признакам, в том числе косточки, у культиваров персика обыкновенного. Из данных таблицы 1 видно, что его

© Авдеев В. И., Комар-Тёмная Л. Д., Саудабаева А. Ж., 2013

косточки бывают от яйцевидной до удлинённой, правильной и асимметричной формы, умеренно- и грубобороздчатые, бороздчатые и ямчато-бороздчатые, различной окраски. Изучены 36 сортов и форм персика, из них 14% имели форму косточки, близкую к округло-овальной, 28% — к яйцевидной, остальные — в разной степени вытянутой формы (рис. 1—2). Косточки с сильной, грубой бороздчатостью занимают 75%. Однако по белковым маркёрам такого разнообразия нет (табл. 2 и 3). У разных культиваров (табл. 1; рис. 4) в ЭФ-спектрах содержатся от 55 (форма № 89) до 46 компонентов (форма № 77). У большинства культиваров варьирует средняя зона ЭФ (компоненты 30, 32, 34, 38, реже 43, 47, 50), где локализованы кислые полипептиды глобулинов с молекулярной массой 38—50 кДа [7]. Но у сорта Корейский Декоративный 054 и формы № 77 отмечено выпадение в этой зоне компонента 74 (масса около 23 кДа), а в зоне основных полипептидов выпал компонент 87 (около 20 кДа). Отметим, что у трёх видов *Persica* в зоне основных полипептидов ранее была найдена родоспецифичная группа (радикал, по Н. И. Вавилову) — компоненты 88, 87 и 82 [7—9]. В культуре у многих отселектированных культиваров обычно удерживается компонент 87, компонент же 82 встречен у формы № 89 (табл. 2).

Таблица 1

Морфологическое описание признаков эндокарпия изученных культиваров

Название культивара в НБС—ННЦ	Происхождение культивара; тип косточки	Характерные внешние признаки эндокарпия (косточки)
1	2	3
Культивары персика обыкновенного		
Манифик (ДП-6)	Старый сорт; тип персика обыкновенного	Форма удлинённая, поперечно-извилисто-бороздчатая, основание и вершина оттянутые, средней величины, окраска красновато-коричневая
Лебединое Озеро (ДП-8)	Сеянец сорта Манифик; тип персика обыкновенного	Удлинённая, немного саблевидная, поперечно-извилисто-бороздчатая, основание оттянутое, вершина очень острая, средней величины, красновато-коричневая
Адалары в Снегу (красная, ДП-9)	Сеянец сорта Манифик; тип персика обыкновенного	Удлинённая, грубо-извилисто-бороздчатая, основание оттянутое, вершина оттянутая и острая, средней величины, красновато-коричневая
№ 84 (<i>Yuan Ping Chui Zhi</i> , ДП-10)	Тип персика обыкновенного	Яйцевидная, ямчато-бороздчатая, вершина приострена, мелкая, светло-коричневая
Иранский Пестроцветный (ДП-11)	Тип персика обыкновенного	Удлинённая, саблевидная, изогнутая, извилисто-бороздчатая, вершина приострена, средней величины, красновато-коричневая
Адалары в Снегу (пёстрая, ДП-15)	Сеянец сорта Манифик; тип персика обыкновенного	Яйцевидная, немного саблевидная, изогнутая, грубо-извилисто-бороздчатая, основание и вершина слабооттянутые, вершина острая, средней величины, красновато-коричневая
№ 89 (<i>Terutehime</i> , ДП-34)	Тип персика обыкновенного	Обратнойяйцевидная, ямчато-мелкобороздчатая, основание оттянутое, остальные элементы средневыражены, мелкая, тёмно-коричневая
Корейский Декоративный 054 (ДП-65)	Тип персика обыкновенного	Эллиптическая, слабоасимметричная, ямчато-бороздчатая, брюшное ребро среднеострое, мелкая, красновато-тёмно-коричневая
№ 75 (<i>Yuan Yang Chui Zhi</i> , ДП-49)	Тип персика обыкновенного	Удлинённая, немного саблевидная, ямчато-мелко-бороздчатая, брюшное ребро средневыражено, мелкая, красновато-тёмно-коричневая
№ 77 (<i>Iiang Tao</i> , ДП-52)	Тип персика обыкновенного	Удлинённая, ямчато-бороздчатая, все элементы косточки средневыражены, мелкая, коричневая или тёмно-коричневая

1	2	3
Персик странный, гибриды между его сортами в М₃, полученными от свободного опыления		
Лель (ДП-5)	Тип персика обыкновенного	Яйцевидная, редко-крупнобороздчатая, все элементы средневыражены, светлокоричневая
Жизель (ДП-14)	Тип персика обыкновенного	Яйцевидная, слабоасимметричная, мелко-редко- и -часто-извилистобороздчатая, притуплённая, мелкая по величине, светло-коричневая
Гибриды персика странного и персика обыкновенного, их сеянцы		
Персимира (ДП-1)	Близок к типу миндаля Вавилова	Широкоовальная, слабоуплощённая, среднебороздчатая, почти без ямок, величина и все элементы средние, брюшное ребро сильно развитое, коричневая
Весенний Рассвет (ДП-2)	Близок к типу миндаля Вавилова	Яйцевидная, слабоуплощённая, среднебороздчатая, без ямок, величина и все элементы средние, брюшное ребро сильно развитое, светло-коричневая
Вешние Грёзы (ДП-3)	Тип персика обыкновенного (ферганского)	Яйцевидная, немного асимметричная, редко продольно- и глубокобороздчатая, величина и все элементы средние, светло-коричневая
Гибрид персика обыкновенного и персика Давида		
Фрези Грант (ДП-7)	Тип персика обыкновенного	Овальная, ямчато-бороздчатая, величина и все элементы средние, светло-коричневая
Гибриды персика обыкновенного и миндаля обыкновенного		
Персико-миндаль Флер Помпон (ДП-4)	Тип миндаля	Широкояйцевидная, сильноасимметричная, плосковатая, слабобороздчато-дырчатая, средняя величина, светлокоричневая
Персико-миндаль № 2998 (ДП-12)	Тип миндаля	Яйцевидная, сильно асимметричная, бороздчато-дырчатая, поверхность сглажена, вершина приострена, размер средний, светло-коричневая
Гибрид персика странного и миндаля обыкновенного		
Декоративный Рябова (ДП-13)	Тип миндаля	Яйцевидная, слабобороздчато-дырчатая, величина средняя, светло-коричневая
Гибриды алычи Писсарда (сливы) с луизеанией трёхлисточковой и алыча Писсарда		
ПЛ-1	Тип алычи	Яйцевидная, немного асимметричная, поверхность среднешероховатая, величина очень мелкая, окраска светлокоричневая
ПЛ-2	Тип алычи	Яйцевидная, немного асимметричная, среднешероховатая, мелкая, светлокоричневая
ПЛ-4	Тип алычи	Яйцевидная, немного асимметричная, среднешероховатая, очень мелкая, крупнее ПЛ-1, светлокоричневая
ПЛ-8	Тип алычи	Яйцевидная, немного асимметричная, среднешероховатая, элементы косточки острые, очень мелкая, светлокоричневая
ПЛ-♀ (алыча Писсарда)	Тип алычи	Яйцевидная, немного асимметричная, среднешероховатая, очень мелкая, коричневая

На территории от Хорезма (северо-запад Средней Азии) и вплоть до северо-запада Китая (Синьдзян-Уйгурский автономный район) произрастают в культуре персика, выделенные в отдельный вид — персик ферганский (*Persica ferganensis Kostina et Rjab.*) [11 и др.] — или в подвид персика обыкновенного — *Persica vulgaris ssp. ferganensis (Kostina et Rjab.) Rjab.* Н. И. Рябов считал его разновидностью персика обыкновенного [3]. Из изученных сортов этот персик представляет сорт Ферганский Белый (ДП-63), а из гибридов *Persica mira* × *Persica vulgaris* к нему близок сорт Вешние Грёзы (табл. 1). Персик ферганский по белковым маркерам, имея радикалы 88, 87 и 82, не отличается от других видов персика [7—9]. У сорта-гибрида Вешние Грёзы радикал иной — обычный набор

компонентов 87, 84, 81 (табл. 3). Данные таблицы 2 показывают, что из десяти изученных культиваров персика обыкновенного первые 5 очень близки, только различаясь интенсивностью компонентов 30, 34 и 38. Взаимно близкие форма № 77 и сорт Корейский Декоративный 054 имеют только разную интенсивность компонента 47, более уникальна форма № 89 с новыми компонентами (табл. 2).

Не столь отличаются от них и культивары с участием персиков странного и обыкновенного. Сорта Персимира, Весенний Рассвет и Весенние Грёзы [как и культивары персика обыкновенного — Адалары в Снегу (пёстрая), Корейский Декоративный 054, № 77] не имеют в нижней части ЭФ низкомолекулярного кислого компонента 74, а кроме того, у сортов Персимира, Весенний Рассвет (как и Корейский Декоративный 054, № 77) нет и компонента 87. Но у сортов Персимира, Весенний Рассвет есть уникальный компонент 35, у сорта Вешние Грёзы — компонент 37. Этим двух уникальных компонентов нет у сортов Лель, Жизель, родственных персику странному. Сорт Лель вообще близок к сортам персика обыкновенного, а сорт Жизель отличается от них в основном наличием компонентов 21 и 28 и не содержит компонент 74. Заметим, что компоненты 21 и 28 найдены и у культивара № 2998 (гибрид персика странного и миндаля обыкновенного), однако их нет у сортов-гибридов персика обыкновенного и миндаля обыкновенного — сортов Флер Помпон (чрезвычайно близок к персику обыкновенному) и Декоративный Рябова (сорт имеет уникальные компоненты 26, 39 и 44). Таким образом, уникальные компоненты 21, 28, 35, 37 связаны с геномом персика странного. В этих же гибридных комбинациях к миндалю обыкновенному относятся только компоненты 26, 39 и 44, которые выявились при гибридизации с персиком странным. Компонент 26 всегда присутствует у дикорастущего *Amygdalus communis*, а компоненты 38, 39, 40 часто встречаются у разных видов миндаля и персика [8]. Выпадение же компонентов 74 и 87 у ряда культиваров всецело нужно относить к особенностям у отдельных геномов персика обыкновенного (см. табл. 2 и 3; рис. 4).

Таблица 2

Полипептидные спектры культиваров *Persica vulgaris*

Позиции полипептидных компонентов по шкале (2 балла — сильной, 1 балл — слабой интенсивности)																
22	23	24	27	29	30	32	34	36	38	40	41	42	43	45	47	48
Манифик (ДП-6)																
2	1		1	2	1		2	2	1	2	2	1		1	2	2
Лебединое Озеро (ДП-8)																
2	1		1	2	2		1	2	1	2	2	1		1	2	2
Адалары в Снегу (красная, ДП-9)																
2	1		1	2	1		1	2	2	2	2	1		1	2	2
№ 84 (<i>Yuan Ping Chui Zhi</i> , ДП-10)																
2	1		1	2	1		2	2	1	2	2	1		1	2	2
Иранский Пестроцветный (ДП-11)																
2	1		1	2	1		1-2	2	1	2	2	1		1	2	2
Адалары в Снегу (пёстрая, ДП-15)																
2	1		1	2	1		1	2	1	2	2	1		1	2	2
№ 89 (<i>Terutehime</i> , ДП-34)																
2	2	2	1	1	1		2	2	1	2	2	2	2	1	2	2
Корейский Декоративный 054 (ДП-65)																
2	1		1	2	1		2	2	1	2	2	1		1	1	2
№ 75 (<i>Yuan Yang Chui Zhi</i> , ДП-49)																
2	1		1	2	1			2	1	2	2	1		1	2	2
№ 77 (<i>Iiang Tao</i> , ДП-52)																
2	1		1	2	1		2	2	1	2	2	1		1	2	2

Продолжение табл. 2

50	52	55	58	61	62	65	68	71	74	77	79	81	82	84	86	87
Манифик (ДП-6)																
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2		2		2		1
Лебединое Озеро (ДП-8)																
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2		2		2		1
Сорт Адалары в Снегу (красная, ДП-9)																
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2		2		2		1
№ 84 (<i>Yuan Ping Chui Zhi</i> , ДП-10)																
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1-2		2		2		1
Иранский Пестроцветный (ДП-11)																
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2		2		2		1
Адалары в Снегу (пёстрая, ДП-15)																
1	1	1	1	1	1	1	1	1		2		2		2		1
№ 89 (<i>Terutehime</i> , ДП-34)																
2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2	1
Корейский Декоративный 054 (ДП-65)																
1	1	1	1	1	1	1	1	1		2		2		2		
№ 75 (<i>Yuan Yang Chui Zhi</i> , ДП-49)																
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2		2		2		1
№ 77 (<i>Iiang Tao</i> , ДП-52)																
1	1	1	1	1	1	1	1	1		2		2		2		

Примечание. Не показаны общие компоненты интенсивностью в 1 балл — 1, 3, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 15, 17, 18, 20 и компоненты 90, 93, 96, 98, 100, 103, 110.

Таблица 3

Полипептидные спектры культиваров с участием *Persica vulgaris*, *Persica mira*, *Persica davidiana*, *Amygdalus communis*

Позиции полипептидных компонентов по шкале (2 балла — сильной, 1 балл — слабой интенсивности)																
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
22	23	24	27	29	30	32	34	36	38	40	41	42	43	45	47	48
Сорта и гибриды <i>Persica mira</i>																
Лель (ДП-5)																
2	1		1	2	2		2	2	1	2	2	1		1	2	2
Жизель (ДП-14)																
2	1		1	2	1		1	1	1	2	2	1		1	1	1
Гибриды <i>Persica mira</i> × <i>Persica vulgaris</i>																
Персимира (ДП-1)																
2	1		1	2	2		2	2	1	2	2	1		1	2	2
Весенний Рассвет (ДП-2)																
2	1		1	2	2			2	1	2	2	1		1	2	2
Вешние Грёзы (ДП-3)																
2	1		1	2	2		2	2	1	2	2	1		1	2	2
Фрези Грант (ДП-7) — гибрид <i>Persica vulgaris</i> × <i>Persica davidiana</i>																
2	1		1	2	2		2	1	1	2	2	1		1	1	2
Гибриды <i>Persica vulgaris</i> × <i>Amygdalus communis</i>																
Флер Помпон (ДП-4)																
2	1		1	2	2		2	2	2	2	1			1	2	2
№ 2998 (Персико-миндаль, ДП-12)																
1	1		1	2	2		1	2	2	2	2	1		1	2	2
Декоративный Рябова (ДП-13) — гибрид <i>Persica mira</i> × <i>Amygdalus communis</i>																
1	1		1	2	2		2	1	2	2	2	1		1	2	2

50	52	55	58	61	62	65	68	71	74	77	79	81	82	84	86	87
Сорта и гибриды <i>Persica mira</i>																
Лель (ДП-5)																
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2		2		2		1
Жизель (ДП-14)																
1	1	1	1	1	1	1	1	1		2		2		2		1
Гибриды <i>Persica mira</i> × <i>Persica vulgaris</i>																
Персимира (ДП-1)																
1	1	1	1	1	1	1	1	1		2		2		2		
Весенний Рассвет (ДП-2)																
1	1	1	1	1	1	1	1	1		2		2		2		
Вешние Грёзы (ДП-3)																
1	1	1	1	1	1	1	1	1		2		2		2		1
Фрези Грант (ДП-7) — гибрид <i>Persica vulgaris</i> × <i>Persica davidiana</i>																
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2		2		2		1
Гибриды <i>Persica vulgaris</i> × <i>Amygdalus communis</i>																
Флер Помпон (ДП-4)																
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2		2		2		1
№ 2998 (Персикоминдаль, ДП-12)																
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2		2		2		1
Декоративный Рябова (ДП-13) — гибрид <i>Persica mira</i> × <i>Amygdalus communis</i>																
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2		2		2		1

Примечание. Не приведены следующие компоненты: сорт Жизель — 21 (интенсивность в 2 балла) и 28 (1 балл); сорта Персимира и Весенний Рассвет — 35 (2 балла); сорт Вешние Грёзы — 37 (2 балла), форма № 2998 — 21 (1 балл) и 28 (1 балл), сорт Декоративный Рябова — 26 (1 балл), 39 (1 балл) и 44 (2 балла). Остальные примечания (дополнительные компоненты) аналогичны табл. 2.

С участием персика Давида изучен сорт Фрези Грант (*Persica vulgaris* × *Persica davidiana*). Культивары Мильи, Фрези Грант имеют преимущественно округло-овальную, ямчато-бороздчатую косточку, а другие её элементы, в отличие от типа персика Давида (ДП-62) с округлой, ямчатой и почти сглаженной поверхностью косточки [3], довольно рельефны. В этих внешних признаках проявляется влияние персика обыкновенного, как и в том, что ЭФ-спектр мало отличается от матери (табл. 1 и 3). Был изучен также ЭФ-спектр миндаля-посредника И. В. Мичурина (миндалеперсика), в селекции которого был использован персик Давида [12]. Этот межродовой гибрид, кроме общих с персиками компонентов (11, 13, 14, 17, 22, 27, 29, 30, 34, 36, 44, 50, 65, 74, 85, 87, 90, 93, 100, 110), имеет и свои, близкие к ним компоненты — 19, 25, 49, 54, 60, 63, 69, 79, 99, 105. Анализ показывает, что он от миндаля низкого и Ледебура (мать-гибрид) получил компоненты 19, 60, 63, 79, 69, 79 [12]. В итоге персик Давида может содержать специфические компоненты 25, 49, 54, 99, 105. По имеющимся данным [8, 9], компонент 105 — это общий древний компонент для сливовых, компонент 49 есть и у персиков (странного и обыкновенного), компоненты 54, 99 часты у видов миндаля, абрикоса, сливы и др. [8, 9]. Персик Давида на основе обобщения данных по иммунохимии и электрофорезу запасных белков семян представляется молодым видом [9]. Близки к персику обыкновенному по косточке его гибриды с персиком ганьсуанским (отцом) [*Persica kansuensis* (Rehd.) Koval. et Kostina] — форма П10-59/3 (ДП-19), сорта Фрея, Маленький Принц. По ЭФ персик ганьсуанский не отличается от других видов персика [7, 8]. Персик обыкновенный, как культивированный вид, явно имел в качестве одного из предков персик ганьсуанский. Род персик является по ДНК очень древним, а *Persica kansuensis* — это один из древних видов с бороздчатой косточкой [9].

Таблица 4

Полипептидные спектры гибридов в F₁ *Prunus cerasifera* × *Louiseania triloba* и форм *Prunus cerasifera* (первая строка — гибриды ПЛ-1, ПЛ-2, ПЛ-4, ПЛ-♀, вторая строка — ПЛ-8, третья строка — форма алычи с розово-красными плодами, четвёртая строка — форма алычи с жёлтыми плодами)

Позиции полипептидных компонентов по шкале (2 балла — сильной, 1 балл — слабой интенсивности)															
21	22	27	29	30	32	34	35	37	40	42	43	44	50	51	52
2	1	2	2	1	2	2	2	2	1	2	2		1		1
2	1	2	2	1	2	2	2	2	1	2	2		1	1	
2	1	2	1	1	2	2	2	2	1	2	2	1	1		1
2	1	2	1	1	2	2	2	2	1		2	1	1		1
53	54	56	59	62	63	65	68	73	77	80	82	85	86	87	95
	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2		1	1
2	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	1	1	1
	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2		1	1
	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2		1	1

Примечание. Для краткости не показаны общие для всех гибридов и форм компоненты в позициях 1, 4, 5, 8, 11, 13, 14, 17, 19 (интенсивностью в 1 балл) и компоненты 96, 98 (в 1 балл), 101, 103 и 105 (в 2 балла).

Косточки сортов и форм культивируемого персика



Рис. 1. Косточки персика обыкновенного (слева направо — сорта Иранский Декоративный, Никитский Рубин, Югославский Декоративный, № 80) и сорта Персимира, гибрида персиков странного и обыкновенного (крайний справа)



Рис. 2. Косточки межвидовых гибридов персика (слева направо — сорт Фрези Грант, гибрид персиков обыкновенного и Давида; форма П10-59/3, гибрид персиков обыкновенного и ганьсуанского; сорт Флер Помпон, гибрид персика обыкновенного и миндаля обыкновенного)

**Электрофореграммы культивируемых и одичавших косточковых плодовых растений
(счёт спектров слева направо)**

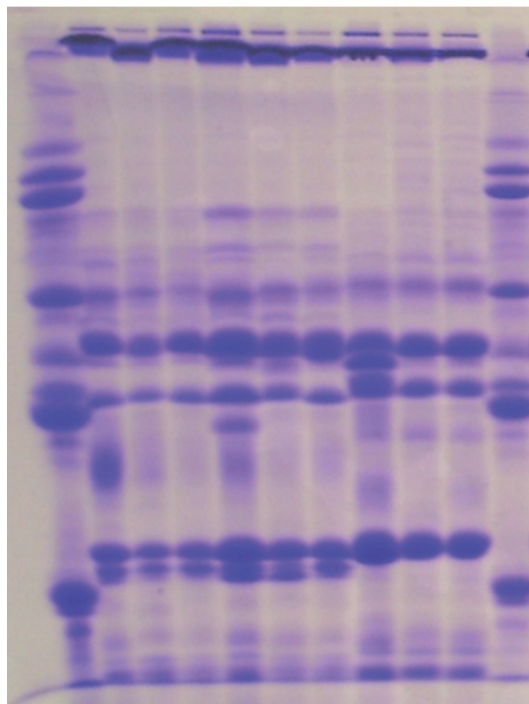


Рис. 3. 1-й — молекулярный метчик (соя); со 2-го по 5-й — гибриды алычи Писсарда × луизеания трёхлисточковая; 6-й и 7-й — местные формы алычи Крыма; с 8-го по 10-й — формы местного одичавшего абрикоса на севере Ростовской области РФ (для сравнения); 11-й — соя

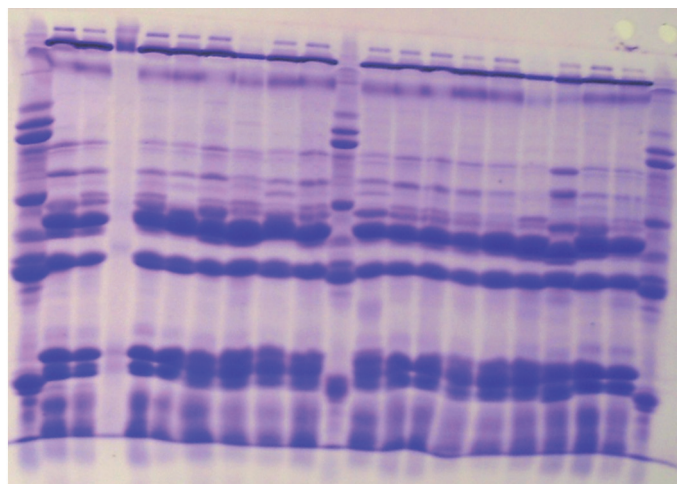


Рис. 4. 1-й — соя; персики и гибриды: 2-й — ДП-49, 3-й — ДП-52, 4-й — ДП-65 (персик обыкновенный); 5-й — ДП-1, 6-й — ДП-2, 7-й — ДП-3 (гибриды персик странный × персик обыкновенный); 8-й — ДП-4 (гибрид персик обыкновенный × миндаль обыкновенный); 9-й — ДП-5 (сеянец персика странного, сорт Лель); 10-й — ДП-6 (персик обыкновенный, сорт Манифик); 11-й — соя; 12-й — ДП-7 (персик обыкновенный × персик Давида); 13-й — ДП-8, 14-й — ДП-9, 15-й — ДП-10, 16-й — ДП-11 (персик обыкновенный); 17-й — (гибрид персик обыкновенный × миндаль обыкновенный); 18-й — ДП-13 (гибрид персик странный × миндаль обыкновенный); 19-й — сеянец персика странного); 20-й — ДП-15 (персик обыкновенный); 21-й — соя

Изучение ЭФ-спектров гибридов алычи с луизеанией показало, что для них характерен спектр алычи, произрастающей в Крыму. Алыча Крыма по ЭФ не отличается от хорошо изученной алычи Западного Копетдага и Северного Кавказа. Видоспецифичным

радикалом для алычи этих двух регионов являются компоненты 87, 85, 82 и 80, которые маркируют древний род *Prunus* [9]. Эти же компоненты характерны и для крымской алычи, но интенсивность компонента 87 снижена вдвое. Из других компонентов для алычи Крыма общими являются компоненты 21, 29, 32, 40, 42, 52, 53, 54, 98 и др. Специфичен для крымской алычи ряд компонентов — 44 (его нет у гибридов), 30, 95 и др. У луизеании трёхлисточковой, весьма близкой к луизеании вязолистной [*Louiseania ulmifolia* (Franch.) Pachom.], общими с гибридами являются компоненты 87 и 85, но они присущи и алыче и поэтому трудно идентифицируются с самой луизеанией. Известно, что луизеания вязолистная при гибридизации с алычей в Западном Тянь-Шане (запад Средней Азии) не передаёт гибридам единственно чёткий и уникальный компонент 81, а при гибридизации в Памирском ботаническом саду (юго-восток Средней Азии) с микровишней войлочной [*Microcerasus tomentosa* (Thunb.) Erem. et Yushev] получен гибрид, который не имеет никаких ЭФ-компонентов от луизеании. У крымского гибрида ПЛ-8 отмечен редкий компонент 86, который отличает некоторые формы луизеании трёхлисточковой от луизеании вязолистной. Можно назвать ещё ряд общих компонентов — 27, 40, 42, 77 и др. [7—9; табл. 4; рис. 3]. Отметим, что по внешним признакам плода, вегетативных органов гибриды алычи и луизеании мало отличаются от алычи, тогда как в Средней Азии в природе и культуре существует великое множество гибридов этих рядом растущих растений, у которых очень чётко наблюдаются гибридные признаки, в том числе и признаки луизеании [8, 13 и др.]. Видимо, гибриды в Средней Азии наследуют признаки луизеании после неоднократной интрогрессии в них генома этого растения.

Оценивая результаты белкового маркирования декоративных персиков, можно сказать, что идентификация их геномов не имеет той результативности, какая получена, например, у абрикоса. Эти проблемы возникают в случае применения как белковых маркёров, так и ДНК-маркёров и на других растениях (овёс, просо, виноград, смородина и др.). Поэтому нужно ещё раз остановиться на механизмах наследования признаков и на специфике белковых маркёров. Это тем более важно, ибо и сейчас нет понимания того, почему у семян и гибридов часто возникает феномен полного преобладания («доминирования») материнского спектра. Этот феномен в общем виде рассмотрен ранее [14, 15]. Существуют по крайней мере три основных механизма осуществления этого феномена, из которых наиболее изучен нижеследующий.

Во-первых, при оплодотворении у цветковых растений хромосомы опылителя (спермия, отца), проникая в яйцеклетку матери и деспирализуясь, образуют ядрышко, которое у большинства этих растений (исключение — некоторые лилейные) сливается с ядрышком яйцеклетки (матери) [16—18]. Это, во-вторых, обуславливает возникновение у гибридов известного в генетике эффекта ядрышкового доминирования, когда транскрипция рибосомной ДНК (рДНК) в клетке одного из ядрышек (обычно опылителя, отца) репрессирована (подавлена) за счёт метилирования его рДНК [19]. В итоге биосинтез белков (трансляция) в семенах идёт чаще на основе генома матери. Именно по этой причине в пределах одного растения в семенах F_0 формируется однотипный белковый спектр (обычно матери). В этой связи у F_0 (матери) возможен ЭФ-анализ сорта, формы только по одному семени [10]. У выросших сеянцев эта репрессия на белках семян может наблюдаться при их пересеве даже в течение нескольких поколений, что связано с полным сохранением у генов семян метилированного состояния. Хорошо известно, что эти гены чрезвычайно консервативны, так как определяют важнейшие функции прорастающих семян, и сохраняются до конца онтогенеза выросшего из них сеянца [19]. Указанное явление на белках семян можно отнести к длительной модификации [15].

На других же генеративных и вегетативных структурах проявляется в той или иной степени наследование различных генов по линии матери и отца, поэтому-то всегда необходим совместный анализ ЭФ-спектров белков семян и различных внешних признаков [8, 9]. Из этого видно, что на ЭФ-компонентах семян выявляется только часть экспрессирующихся генов всего растения [19]. Примером длительного модифицирования является сохранение в M_2 белкового ЭФ-спектра материнских сортов *Amygdalus communis* при их гибридизации с другими видами миндаля и сортами-нектаредами персика обыкновенного [8]. В приведённых данных (см. табл. 2—4) к этому механизму можно отнести все данные по преобладанию в ЭФ-спектрах компонентов персика обыкновенного (как в качестве матери, так и в качестве отца) и алычи (в качестве матери). Существование особенностей в наследовании компонентов в разных гибридных комбинациях этих изученных растений связано с тем, что культивары персика обыкновенного, а также и других видов, всегда индивидуальны по генам (как и многие другие живые существа).

Однако нужно обратить внимание на отмеченный выше факт, что при спонтанной гибридизации так называемых Принцскопов (гибридов в F_1 сортов миндаля обыкновенного Принцесса, Преккер с *Amygdalus arabica Olivier* [8]) с персиками (*Persica vulgaris*) и другими видами миндаля сохранялся в M_2 (сеянцев в M_3 и т.д. тогда не было) у потомков спектр *Amygdalus communis* [8], а семя косточки было сладким или горьким [19]. В итоге в ЭФ-спектрах семян гибридных Принцскопов в M_2 присутствуют только лишь компоненты *Amygdalus communis*, тогда как внешние признаки всегда имеют гибридный характер. Это резко отличает наследование у гибридов персика с миндалями, растущих в Туркменистане и в Крыму. Из практики известно, что сорта миндаля обыкновенного при гибридизации индивидуальны [21], поэтому их проявление в ЭФ-спектрах у разных гибридов (с миндалём, персиком) можно отнести на счёт сортовых различий миндаля обыкновенного и взаимодействия геномов этих родственных, но разных родов.

Согласно недавним данным [22], генетическое разнообразие домашних растений и животных значительно выше, чем их природных предков, из-за наличия в их геноме ретротранспозонов (МГЭ) и ретровирусов (РВ). Но это пока лишь гипотеза, ещё нуждающаяся в проверке фактами. Ведь мобильные носители генов (МГЭ, РВ) должны при гибридизации обуславливать не только региональные различия по ЭФ-спектрам в Туркменистане, Крыму, но и давать в различных условиях экологическую нестабильность белков на ЭФ-спектрах. С давних пор ЭФ-маркёры признаны как стабильные сигналы генов, широко используемые в мире для идентификации сортов и форм. Правда, на абрикосе (*Armeniaca Scop.*) была выявлена изменчивость ЭФ-спектров под влиянием экстремальных условий отдельных годов, что будет перспективным для отбора стрессоустойчивых культиваров [23, 24]. Добавим, что и у мягкой пшеницы (*Triticum aestivum L.*), этого классического объекта ЭФ-анализа, была также обнаружена нестабильность экспрессии иРНК в ответ на те же экстремальные факторы [25], что всегда будет приводить к изменению по годам состава запасных белков зерновки. Работы в плане выявления роли МГЭ, вирусов нужно расширять, но репрессия кодирующих генов путём метилирования ДНК распространена в живом мире и используется в биологии, медицине.

У персиков окраска лепестков цветка определяется ядерными генами. Так, у сорта Манифик лепестки цветка пурпурно-розовые, а его сеянцы имеют белые лепестки (сорт Лебединое Озеро), другие сеянцы — близки к матери. У сорта Лебединое Озеро, в отличие от матери, ослаблен компонент 34, однако усилен компонент 30. Сорт Адалары в Снегу (пёстрая) близок к Манифику-матери, но у него выпал компонент 74. У сорта же Адалары в Снегу (красная) тоже обнаружен слабый компонент 34, усилен же компонент 38 (табл. 2). О сортах персика странного сказано выше. Добавим, что у сорта Жизель

с пурпурно-розовыми лепестками [1, 6] на фоне новых компонентов 21, 28 отмечены слабые компоненты 34, 36, 47, 48 (у сорта Манифик они сильные) и также нет компонента 74. У сорта Лель, имеющего слабопурпурные лепестки, усилен компонент 30, отсутствуют же компоненты 21, 28, однако, как у сорта Манифик, выявлены сильные компоненты 34, 36, 47, 48 (табл. 3). Итак, эти различия и сходства по окраске лепестков цветка у персиков обусловлены взаимодействием целого ряда генов, т.е. этот признак полиаллелен.

Вторым механизмом названного феномена является известное в генетике цитоплазматическое (внеядерное) наследование. Оно связано с ДНК пластид и митохондрий, а также с другими существующими вне ядра типами ДНК. Как отметил А. А. Жученко [26], этот тип наследования признаков у растений, проявляясь в виде стерильности их гибридов, пёстрой окраске листьев, в окраске цветка и т.п., очень похож на проявления мутаций ядерных генов. Это, конечно, затрудняет выявление наследования через цитоплазму. Известно, что, например, пёстрая окраска лепестков цветка тюльпанов — результат внедрения в клетки вирусов, которые наследуются у этих растений через цитоплазму. Анализ данных по миндалю [20, 27, 28] показывает, что вид *Amygdalus arabica* передаёт гибридам через цитоплазму гены, определяющие форму и габитус кроны, характер ветвления, форму и размеры листьев. Но гибриды *Amygdalus communis* × *Amygdalus arabica* имеют промежуточный тип наследования этих признаков. Следовательно, такие признаки кодируются не только генами цитоплазмы, но и самого ядра [29]. Этот случай является весьма обычным в мире растений [19]. Как отмечено выше, гибриды этих двух видов миндаля наследуют в М2 ЭФ-компоненты семян *Amygdalus communis*.

Исключительно по материнской линии будут определяться признаки при агамоспермии (апомиксисе). В этом случае потомки получают гены цитоплазмы и ядра, а их ЭФ-компоненты будут неотличимы от матери [15].

Список использованной литературы

1. Крюкова И. В. Никитский ботанический сад. История и судьбы. К 200-летию юбилею. Симферополь : Н. Орианда, 2012. 414 с.
2. Костина К., Рябов И. Персики Ферганской долины // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1932. Серия VIII. № 1. С. 293—370.
3. Рябов И. Н. Классификация персиков. М. : ВАСХНИЛ, 1939. 32 с.
4. Тёмная Л. Д. Сорта персика декоративного // Помология. Киев : Урожай, 1997. Т. 3 : Абрикос, персик, алыча. С. 209—222.
5. Комар-Тёмная Л. Д. Генофонд диких видов, отдалённых гибридов, декоративных форм косточковых плодовых культур НБС—ННЦ // Генофонд южных плодовых культур и его использование : сб. науч. тр. Ялта, 2010. Т. 132. С. 7—19.
6. Комар-Тёмная Л. Д. Новые декоративные сорта персика // Генофонд южных плодовых культур и его использование : сб. науч. тр. Ялта, 2010. Т. 132. С. 79—87.
7. Авдеев В. И., Егги Э. Э., Жадько М. Г. Сравнительный анализ белков семян представителей подсемейства *Prunoideae* Focke сем. *Rosaceae* методом электрофореза // Растительные ресурсы. 1992. Т. 27, вып. 3. С. 83—89.
8. Авдеев В. И. Плодовые растения Средней Азии, их происхождение, классификация, исходный материал для селекции : дис. ... д-ра с.-х. наук. СПб. : ВНИИР им. Н. И. Вавилова, 1997. 328 с.
9. Авдеев В. И. Абрикосы Евразии: эволюция, генофонд, интродукция, селекция. Оренбург : Издат. центр ОГАУ, 2012. 408 с.
10. Авдеев В. И. Белковые маркёры в систематике и селекции двудольных растений / Мин-во сельского хозяйства РФ. Оренбург : Издат. центр ОГАУ, 2012. 56 с.
11. Смыков В. К., Рихтер А. А., Елманова Т. С., Лишук А. И., Павлюк В. В. Персик. Видовой состав и классификация сортов // Помология. Киев : Урожай, 1997. Т. 3 : Абрикос, персик, алыча. С. 70—71.
12. Авдеев В. И., Саудабаева А. Ж. Сравнительное исследование плодовых растений подсемейств сливовых и ореховых методом электрофореза запасных белков семян [Электронный ресурс] // Вестник Орен-

бургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2013. № 1(5). С. 61—73. URL: http://www.vestospu.ru/archive/2013/articles/avdeev_saud1_5.html

13. Костина К. Ф., Линчевский И. А. *Prunus silvestris* M. Pop. и его формы (К познанию процесса гибридизации в природе) // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1932. Серия VIII. № 1. С. 223—262.

14. Авдеев В. И. Генетика растений с основами селекции. Оренбург : Издат. центр ОГАУ, 2002. 228 с.

15. Авдеев В. И. Проблемы и перспективы белкового маркирования дикорастущих видов растений // Труды Института биоресурсов и прикладной экологии. Оренбург : ОГПУ, 2002. Вып. 2. С. 21—31.

16. Герасимова-Навашина Е. Н. Оплодотворение как онтогенетический процесс // Ботанический журнал. 1957. Т. 42, № 11. С. 1654—1674.

17. Кордюм Е. Л. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев : Наукова думка, 1978. 220 с.

18. Атабекова А. И., Устинова Е. И. Цитология растений. М. : Колос, 1980. 328 с.

19. Лутова Л. А., Проворов Н. А., Тиходеев О. Н., Тихонович И. А., Ходжайлова Л. Т., Шишкова С. О. Генетика развития растений. СПб. : Наука, 2000. 540 с.

20. Мизгирёва О. Ф. Гибридизация видов рода *Amygdalus* L. и происхождение миндаля Вавилова (*Amygdalus vavilovii* M. Pop.) // Известия АН Туркменской ССР. Серия биол. наук. 1988. № 2. С. 28—36.

21. Рихтер А. А. Миндаль // Тр. ГНБС. Ялта, 1972. 112 с.

22. Глазко В. И. Нелегитимность признаков доместикиации и их коэволюция с человеком // Идеи Н. И. Вавилова в современном мире : тез. докл. III Междунар. конф. СПб. : ВНИИР им. Н. И. Вавилова, 2012. С. 25.

23. Авдеев В. И. Биоэкологические и морфологические связи маркёров запасных белков семян у культиваров абрикоса // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2013. № 2. С. 241—246.

24. Саудабаева А. Ж. Формовое разнообразие на юго-востоке, молекулярно-биологические особенности *Armeniaca Scop.* Оренбуржья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Оренбург, 2013. 20 с.

25. Обухова Л. В. Онтогенез запасных белков мягких пшениц в сравнении с литературными данными метода SAGE // Идеи Н. И. Вавилова в современном мире : тез. докл. III Междунар. конф. СПб. : ВНИИР им. Н. И. Вавилова, 2012. С. 189—190.

26. Жученко А. А. Мобилизация генетических ресурсов цветковых растений на основе их идентификации и систематизации. М. : РАСХН, 2012. 584 с.

27. Мизгирёва О. Ф. Селекция миндаля в Туркмении // Бюллетень ВНИИР им. Н. И. Вавилова. 1973. № 30. С. 78—80.

28. Ерёмин Г. В., Денисов В. П. Новый спонтанный межсекционный гибрид миндаля — *Amygdalus arabica Oliv.* × *Amygdalus communis* L. // Научно-технический бюллетень ВНИИР им. Н. И. Вавилова. 1984. Вып. 143. С. 68—72.

29. Авдеева З. А., Авдеев В. И., Низова Г. К. Орехоплодные растения мировой коллекции ВИР. Сорта и формы миндаля // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2004. № 3. С. 66—68.

Поступила в редакцию 23.08.2013 г.

Авдеев Владимир Иванович, доктор сельскохозяйственных наук, профессор
Оренбургский государственный аграрный университет
460014, Российская Федерация, г. Оренбург, ул. Челюскинцев, 18
E-mail: avdeev_vl_iv@mail.ru

Комар-Тёмная Лариса Дмитриевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
Никитский ботанический сад — Национальный научный центр НААНУ
98648, Украина, Крым, г. Ялта, Никитский ботанический сад
E-mail: larissadkt@mail.ru

Саудабаева Алия Жоньсовна, кандидат биологических наук, научный сотрудник
Оренбургский государственный аграрный университет
460014, Российская Федерация, г. Оренбург, ул. Челюскинцев, 18
E-mail: aleka_87@bk.ru

UDC 575.17+575.8

V. I. Avdeev

L. D. Komar-Tyomnaya

A. J. Saudabaeva

Protein markers in some southern cultivars of ornamental stone fruit plants

The paper analyses electrophoretograms of seed storage proteins of ornamental varieties and forms of the subfamily of plum (*Prunoideae Focke*) — kinds of peach (*Persica Mill.*) and their hybrids with ordinary almonds (*Amygdalus communis L.*), hybrids of plum (*Prunus cerasifera Ehrh.*) with luiseania (*Louiseania Carr.*). The authors identified individual protein markers of peach varieties and forms and discussed the mechanisms of inheriting genes by hybridization.

Key words: kinds of peach, kinds of almonds, plums, electrophoresis of seed storage proteins, unique markers, mechanisms of maternal inheritance.

Avdeev Vladimir Ivanovich, Doctor of Agricultural Sciences, Professor
Orenburg State Agrarian University
460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Chelyuskintsev, 18
E-mail: avdeev_vl_iv@mail.ru

Komar-Tyomnaya Larisa Dmitrievna, Candidate of Biological Sciences, Senior Research Scientist
Nikitsky Botanical Garden — National Research Center NAANU
98648, Ukraine, Crimea, Yalta, Nikitsky Botanical Garden
E-mail: larissadkt@mail.ru

Saudabayeva Aliya Zhonysovna, Candidate of Agricultural Sciences, Research Associate
Orenburg State Agrarian University
460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Chelyuskintsev, 18
E-mail: aleka_87@bk.ru