УДК 634.1:631.52

DOI 10.30679/2219-5335-2023-3-81-157-168

АЛЛЕЛЬНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ КОЛЛЕКЦИОННЫХ ОБРАЗЦОВ MALUS MILL. ПО ГЕНУ SСАМОНЕСОВМЕСТИМОСТИ*

Ульяновская Елена Владимировна д-р с.-х. наук заведующая лабораторией сортоизучения и селекции садовых культур e-mail: ulyanovskaya_e@mail.ru https://orcid.org/0000-0003-3987-7363

Чернуцкая Евгения Анатольевна аспирант, младший научный сотрудник лаборатории сортоизучения и селекции садовых культур e-mail: ev.belenko95@yandex.ru https://orcid.org/0000-0001-5140-9891

Балапанов Ильнур Маликович младший научный сотрудник лаборатории сортоизучения и селекции садовых культур e-mail: i-balapanov@rambler.ru https://orcid.org/0000-0002-0727-3605

Степанов Илья Владимирович младший научный сотрудник селекционно-биотехнологической лаборатории e-mail: ivstepanof@gmail.com https://orcid.org/0000-0002-6251-300X

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия», Краснодар, Россия

Исследования проводили согласно общепринятым и разработанным в ФГБНУ СКФНЦСВВ программам и методикам сортоизучения и селекции в центре коллективного пользования

UDC 634.1:631.52

DOI 10.30679/2219-5335-2023-3-81-157-168

ALLELIC POLYMORPHISM OF COLLECTION SPECIMENS OF MALUS MILL. ON THE GENE S OF SELF-INCOMPATIBILITY*

Ulyanovskaya Elena Vladimirovna Dr. Sci. Agr. Head of Laboratory of Variety study and Breeding of Garden crops e-mail: ulyanovskaya_e@mail.ru https://orcid.org/0000-0003-3987-7363

Chernutskaya Evgenia Anatolyevna Postgraduate, Junior Research Associate of Variety study and Breeding of Garden crops Laboratory e-mail: ev.belenko95@yandex.ru https://orcid.org/0000-0001-5140-9891

Balapanov Ilnur Malikovich Junior Research Associate of Variety study and Breeding of Garden crops Laboratory e-mail: i-balapanov@rambler.ru https://orcid.org/0000-0002-0727-3605

Stepanov Ilya Vladimirovich Junior Research Associate of Breeding and Biotechnological Laboratory e-mail: ivstepanof@gmail.com https://orcid.org/0000-0002-6251-300X

Federal State Budget Scientific Institution «North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making», Krasnodar, Russia

The studies were carried out according to the programs and methods of variety study and breeding generally accepted and developed at the FSBSI NCFSCHVW in the center for collective use «Research

^{*} Исследование выполнено при финансовой поддержке Кубанского научного фонда в рамках научного проекта № МФИ – 20.1/92.

The research was carried out with the financial support of the Kuban Scientific Foundation within the framework of the scientific project No. MFI -20.1/92.

«Исследовательско-селекционная коллекция генетических ресурсов садовых культур». Объекты исследований – 57 сортов и форм яблони (Malus × domestica Borkh.) разной плоидности, эколого-географического и генетического происхождения. Цель исследования – изучение аллельного полиморфизма по гену самонесовместимости при опылении у представителей рода Malus Mill. для использования в процессе селекции яблони. Для приготовления препарата ДНК использован СТАВ-метод. Для идентификации аллелей S2, S3, S5, S7 *и S10* искомого гена использован метод ПЦР-анализа. Выявлено, что данные аллели гена S имеют значительную разницу в частоте встречаемости в изученной выборке. Наиболее распространен аллель S2, частота встречаемости которого в выборке максимальна -40,35 %; частота встречаемости аллелей S3. S5. S7 и S10 существенно ниже (в 1,9-4,6 раз) и составляет 21,05 %; 8,77 %; 17,54 % и 21,05 %, соответственно. Среди иммунных к парше сортов яблони наиболее распространены аллели S2 и S10 (частота распространения 54,17 % и 33,33 %, соответственно). По результатам ДНК-анализа среди 57 образцов выборки у 10 сортов: Виктория, Вирджиния, Гертруда, Джон Дауни, Желтозеленое, Империал Павла, Кетни, Никита, Рислинг красный, Флоркинг не выявлено наличие аллелей S2, S3, S5, S7 и S10. За исключением сортов Виктория и Вирджиния с низкой жизнеспособностью пыльцы, остальные сорта выделены как перспективные опылители (с учетом сроков и длительности периода цветения, степени жизнеспособности пыльцы) для использования в селекции и производстве. Полученные результаты анализа данной выборки сортов яблони важны для решения задач структурирования коллекционного фонда, пополнения информационных баз данных, выявления лучших опылителей для селекционных исследований и использования в производстве. research and use in production.

Ключевые слова: ЯБЛОНЯ, СОРТ, ГЕНОТИП, ГЕН, ДНК-МАРКИРОВАНИЕ, САМОНЕСОВМЕСТИМОСТЬ

and breeding collection of genetic resources of horticultural crops». The objects of research are 57 varieties and forms of apple trees (*Malus* × *domestica* Borkh.) of different ploidy, ecological geographic and genetic origin. The purpose of the study is to study allelic polymorphism for the self-incompatibility gene during pollination in representatives of the genus *Malus* Mill. for use in apple breeding. The CTAB method was used to prepare the DNA preparation. To identify alleles S2, S3, S5, S7 and S10 of the desired gene used the method of PCR analysis. It was revealed that these alleles of the S gene have a significant difference in the frequency of occurrence in the studied sample. The most common allele is S2, the frequency of which is the highest in the sample -40.35%; the frequency of occurrence of alleles S3, S5, S7 and S10 is significantly lower (in 1.9–4.6 times) and is 21.05 %; 8.77 %; 17.54 % and 21.05 %, respectively. Among scab-immune apple cultivars, the S2 and S10 alleles are the most common (distribution frequency 54.17 % and 33.33 %, respectively). According to the results of DNA analysis among 57 sample samples in 10 varieties: Victoria, Virginia, Gertrude, John Downey, Zheltozelenoe, Imperial Pavla, Ketney, Nikita, Riesling red, Florking did not reveal the presence of alleles S2, S3, S5, S7 and S10. With the exception of Victoria and Virginia varieties with low pollen viability, the remaining varieties are identified as promising pollinators (taking into account the timing and duration of the flowering period, the degree of pollen viability) for use in breeding and production. The results of the analysis of this sample of apple varieties are important for solving the problems of structuring the collection fund, replenishing information databases, identifying the best pollinators for breeding

Key words: APPLE-TREE, VARIETY, GENOTYPE, GEN, DNA-MARKING, SELF-INCOMPATIBILITY

Введение. Различные представители рода *Malus* Mill., в том числе видовые формы и имеющие сложное межвидовое происхождение, вызывают значительный интерес у селекционеров в мире как источники усиления многих важнейших хозяйственно-биологических признаков яблони, в том числе: иммунитета и устойчивости к грибным патогенам (парша – Venturia inaequalis (Cooke) Wint.; филлостиктоз – Phyllosticta mali Pr. et. Del., Phyllosticta briardi Sacc.; мучнистая poca – Podosphaera leucotricha (Ell. & Ev.) E.S. Salmon) [1], устойчивости к засухе, морозам, заморозкам, жаростойкости, длительного срока и обильного цветения [2-6], длительного срока хранения, ценного биохимического состава плодов [7-9], яркой красной и розовой окраски мякоти плодов различной интенсивности [10, 11] и др. Однако стоит признать достаточно длительный срок, высокую сложность и энергозатратность реализации большинства этапов селекционного процесса яблони при создании коммерчески привлекательных сортов, крупноплодных, с интенсивной яркой однородной окраской, с десертным вкусом и длительным сроком хранения (или с необычной окраской мякоти плодов), селекции на повышение устойчивости к морозам, засухе, основным грибным заболеваниям и их комплексному воздействию, создание сортов с улучшенным биохимическим составом и т.д. [12].

Для решения важнейших задач, основных и приоритетных направлений селекции яблони не только сортовое и видовое, но и межвидовое биоразнообразие генофонда может быть использовано достаточно активно и успешно, особенно при знании генетической основы исходного материала. Для создания коммерчески востребованных, высококачественных отечественных сортов яблони, устойчивых или иммунных к парше, к мучнистой росе и другим грибным патогенам, перспективно использование комплекса методов полиплоидии и отдаленной гибридизации [12, 13]. Стоит отметить, что некоторые особенно ценные межвидовые формы яблони, а не только созданные на их основе культурные сорта, могут быть использованы в гибри-

дизации с крупноплодными сортами и гибридами, в том числе триплоидами. В этой связи для целенаправленного отбора исходных родительских форм для выполнения гибридизации необходимо знание не только их основных хозяйственно-биологических признаков, но и степень совместимости при опылении. Поэтому в качестве важного аспекта ускорения селекционного процесса стоит выделить исследования, направленные на формирование признаковых и идентифицированных коллекций и баз данных, объединяющих характеристики образцов культуры по хозяйственной полезности и селекционной ценности. Цель исследования — изучение аллельного полиморфизма по гену самонесовместимости при опылении у представителей рода *Malus* Mill. для использования в процессе селекции яблони.

Объекты и методы исследований. В качестве объектов исследования были использованы 57 сортов и форм яблони (Malus × domestica Borkh.), обладающих различной плоидностью, эколого-географическим и генетическим происхождением. НИР проводили в СКФНЦСВВ, в ЦКП «Исследовательско-селекционная коллекция генетических ресурсов садовых культур». Сады яблони заложены на подвое M9 по схеме: 5×2 м; $5 \times 1,5$ м; годы посадки садов – 2000-2019 гг. В работе использованы селекционные программы и методики: «Программа Северо-Кавказского центра по селекции плодовых, ягодных, цветочно-декоративных культур и винограда на период до 2030 года» [15]; «Современные методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве» [12]; «Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур» [16]. Применяли СТАВ-метод для приготовления из листьев растений яблони (в конце апреля – мае месяце) препарата ДНК [17]. Применяли метод ПЦР-анализа для идентификации аллелей гена Sсамонесовместимости яблони (аллели S2, S3, S5, S7 и S10) по общепринятым рекомендациям [18]; использовали несколько праймеров для маркерных участков искомых аллелей целевого гена S самонесовместимости [19].

Обсуждение результатов. Для важнейшей сельскохозяйственной плодовой культуры – яблони большое значение имеет проблема подбора наиболее совместимых при опылении сортов. Основная функция в регуляции системы самонесовместимости яблони принадлежит гену S (самонесовместимости при опылении). Известно, что происходит ингибирование пыльцевых трубок в пестиках растений, несущих одинаковый с прорастающей пыльцой аллель S-гена [20]. Таким образом, сорта, обладающие набором аллелей S-гена, которые идентичны, будут несовместимы. У частично совместимых сортов в генотипе идентичен один аллель гена S самонесовместимости, однако до 50 % при этом может снизиться эффективность опыления [21]. Такое явление будет обусловлено генотипом сорта, а при дополнительном неблагоприятном воздействии других существенных факторов (низкое качество пыльцы у опылителя, несовпадение даты периода цветения, недостаточно благоприятная погода и т.д.) степень завязывания плодов яблони может стать еще ниже. Поэтому оценка аллельного разнообразия по гену S самонесовместимости коллекционных образцов яблони имеет большое значение в области селекции и плодоводства. Результаты ДНК-анализа по изучению аллельного полиморфизма гена S яблони важны как для правильного подбора перспективных родительских исходных форм для гибридизации, формирования и пополнения информационных баз данных генетических ресурсов, так и для подбора сортовопылителей к основным сортам производственных насаждений.

Максимум реализации потенциальной продуктивности сортов яблони основан на применении хороших опылителей или подборе сортов с высокой совместимостью при опылении. Применение ДНК-маркеров для идентификации аллельного разнообразия гена *S* обладает по сроку и качеству получаемых результатов серьезным преимуществом в сравнении с многолетней оценкой в полевых условиях совместимости сортов и подбором лучших опылителей. Генетика признака «совместимость при опыле-

нии» достаточно серьезна изучена; к наиболее распространенным следует отнести аллели: S2, S3, S5, S7, S10 в генофонде культурных сортов яблони в мире [22]. Этим фактором обусловлено применение метода ДНК-анализа для идентификации аллелей S2, S3, S5, S7 u S10 (как наиболее распространенных в мировом генофонде) у наиболее ценных по результатам исследования образцов яблони различного происхождения.

Для генотипирования были взяты 57 сортообразцов яблони генофонда СКФНЦСВВ. Входящие в выборку образцы имеют различное экологогеографическое и генетическое происхождения и разную плоидность. Полученные результаты ДНК-маркирования для выявления целевых аллелей гена в изученной выборке представлены в таблице.

Результаты идентификации целевых аллелей гена S у образцов яблони

№ п/п		Аллели Γ ена S (самонесовместимости)						
	Название образца	S2	S3	S5	S7	S10		
1	2	3	4	5	6	7		
1	Азимут	-	+	-	-	-		
2	Айдаред	-	+	-	+	-		
3	Апорт АСС	-	-	-	-	+		
4	Василиса	-	-	-	-	+		
5	Веста	+	-	-	-	-		
6	Виктория	-	-	-	-	-		
7	Вирджиния	-	-	-	-	-		
8	Гертруда	-	-	-	-	-		
9	Голден Делишес	+	+	-	-	-		
10	Джин	-	+	-	-	-		
11	Джон Дауни	-	-	-	-	-		
12	Желтозеленое	-	-	-	-	-		
13	Желторумяное	+	-	-	-	-		
14	Женева Эрли	-	+	-	-	-		
15	Заря Ставрополья	-	-	-	-	+		
16	Золотое летнее	-	+	-	-	+		
17	Империал Павла	-	-	-	-	-		
18	Кармен	+	-	-	-	-		
19	Кетни	-	-	-	-	-		
20	Красный янтарь	+	-	-	+	-		
21	Либерти	-	-	+	-	+		
22	Линда	-	-	-	+	-		
23	Любава	-	-	-	-	+		
24	Любимое Дутовой	-	-	-	-	+		
25	Марго	+	-	-	-	-		
26	Ника	+	-	-	-	-		
27	Никита	-	-	-	-	-		

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	таолицы 7
28	Новелла	-	+	-	_	-
29	Ноктюрн	+	-	-	-	-
30	Орион	-	+	+	-	-
31	Орфей	-	-	+	-	-
32	Пиотош	+	_	-	-	-
33	Подарок Ставрополью	+	-	-	+	-
34	Рассвет	+	-	-	+	-
35	Ренет Платона	-	-	-	+	-
36	Ренет Симиренко	-	-	-	+	-
37	Рислинг красный	-	-	_	-	-
38	Родничок	-	+	-	_	+
39	Розовое облачко	+	-	-	-	-
40	Союз	+	-	-	+	+
41	Спартак	+	-	-	-	-
42	Тайна	-	+	-	-	-
43	Талида	+	-	-	-	+
44	Талисман	-	+	-	-	+
45	Темно-вишневое	+	-	-	-	-
46	Транс Люценс	+	-	-	+	-
47	Фери	-	-	-	+	-
48	Фея	-	-	+	-	-
49	Флорина	+	_	-	-	-
50	Флоркинг	-	-	-	-	-
51	Фортуна	-	-	-	-	+
52	Хоней Крисп	+	-	-	-	-
53	Чемпион	-	+	+	-	-
54	Эксцельзиор	+	-	-	-	-
55	Юнона	+	-	-	-	+
56	12/1-21-11	+	-	-	-	-
57	12/3-21-36	+	-	-	-	-

Согласно полученным данным различные аллели гена S самонесовместимости имеют значительную разницу в частоте встречаемости в изучаемой выборке образцов яблони различного эколого-географического и генетического происхождения.

Так, например, аллель S2 был идентифицирован у 23 образцов среди 57 изученных (частота встречаемости в выборке его максимальна и составила 40,35%), аллель S3 – идентифицирован у 12 образцов (Азимут, Джин, Тайна, Золотое летнее и др.), аллель S5 — только у 5 образцов (Либерти, Орион, Орфей, Фея, Чемпион), аллель S7 – у 10 образцов (Айдаред, Красный янтарь, Рассвет, Союз, Транс Люценс, Фери и др.), аллель *S10* – у 12 образцов (Василиса, Родничок, Талисман и др.).

Таким образом, частота встречаемости аллелей S3, S5, S7 u S10 составила 21,05 %; 8,77 %; 17,54 % и 21,05 % соответственно. Несмотря на то, что в мировом генофонде аллель S10 признан наиболее распространенным, в изученной нами выборке его встречаемость не так значительна.

В данной выборке из 57 образцов яблони 24 генотипа обладают иммунитетом к парше, в том числе отечественной селекции: Азимут, Василиса, Веста, Джин, Кармен, Красный янтарь, Любава, Марго, Ника, Ноктюрн, Орфей, Подарок Ставрополью, Рассвет, Союз, Тайна, Талисман, Флоркинг, Фортуна, Юнона, 12/1-21-11, 12/3-21-36 и зарубежные: Либерти, Флорина. Необходимо отметить, что наиболее распространены среди них аллели S2, S3 и S10, частота распространения 54,17 %, 16,67 % и 33,33 % соответственно. К наиболее редко встречаемым следует отнести аллель S5, который идентифицирован только у сортов: Либерти и Орфей. Кроме того, у четырех новых иммунных к парше сортов со сходным генетическим происхождением: Рассвет (S2S7), Союз (S2S7S10), Красный янтарь (S2S7) и Подарок Ставрополью (S2S7) из одной семьи Редфри х Папировка тетраплоидная выявлен аллель S7.

В данной выборке три сорта: Союз, Джин, Юнона обладают триплоидным набором хромосом, но только у сорта Союз выявлено 3 аллели целевого гена — S2 S7 S10. Так, у сорта Джин выявлен только один аллель, у сорта Юнона — только два, что может свидетельствовать о наличии у них других, менее распространенных аллелей S-гена.

Полученные данные генотипирования образцов яблони по 5 наиболее распространенным аллелям *S*-гена наряду с другими данными генотипирования и фенотипирования по комплексу целевых признаков вошли в две базы данных, включающих информацию по 57 сортам по основным хозяйственно-значимым и биологическим показателям.

Среди изученных образцов яблони у 10 генотипов: Империал Павла, Виктория, Флоркинг, Вирджиния, Рислинг красный, Джон Дауни, Гертруда, Желтозеленое, Кетни и Никита не было выявлено наличие искомых аллелей гена. Однако, выявлено, что сорта Виктория и Вирджиния имеют низкую жизнеспособность пыльцы.

Таким образом, выделены как наиболее перспективные опылители сорта: Империал Павла, Флоркинг, Рислинг красный, Джон Дауни, Гертруда, Желтозеленое, Кетни и Никита вследствие установления у них отсутствия аллелей S2, S3, S5, S7 и S10, которые наиболее распространены в мире. С учетом сроков и длительности периода цветения, степени жизнеспособности пыльцы данные сорта можно рекомендовать в качестве хороших опылителей для возделываемых сортов основного промышленного сортимента или как ценные отцовские формы при выполнении гибридизации в селекции яблони.

Выводы. В результате исследований выявлено, что аллели *S2*, *S3*, *S5*, *S7 и S10* гена самонесовместимости яблони имеют разную частоту встречаемости в изученной выборке образцов, имеющих разное происхождение. Наиболее распространен аллель *S2*, частота встречаемости которого в выборке максимальна и составляет 40,35 %. Среди иммунных к парше сортов яблони наиболее распространены аллели *S2 и S10*, частота их распространения составляет 54,17 % и 33,33 % соответственно. По результатам исследования среди изученных образцов у 10 сортов: Виктория, Вирджиния, Гертруда, Джон Дауни, Желтозеленое, Империал Павла, Кетни, Никита, Рислинг красный, Флоркинг не выявлено наличие аллелей *S2*, *S3*, *S5*, *S7 и S10* целевого гена (как наиболее распространенных в мировом сортименте). Данные сорта, за исключением Виктории, Вирджинии с низкой жизнеспособностью пыльцы, могут быть рекомендованы как наиболее ценные опылители (с учетом оценки качества пыльцы, срока и продолжительности

фенофазы цветения) для ведущих сортов отрасли плодоводства, а также как исходные отцовские формы при подборе пар скрещивания при гибридизации.

Литература

- 1. Choupannejad R., Sharifnabi B., Bahar M., Talebi M. Searching for resistance genes to Venturia inaequalis in wild and domestic apples in Iran // Scientia Horticulturae. 2018. Vol. 232. P. 107-111. DOI: 10.1016/j.scienta.2018.01.006
- 2. Барсукова О.Н. Состав коллекции дикорастущих видов яблони и перспективы использования ее в селекции // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2018. T. 179, № 3. C. 95-103. DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-95-103
- 3. Niu C.D. et al. Genome-wide identification of drought-responsive microRNAs in two sets of Malus from interspecific hybrid progenies // Horticulture Research. 2019. Vol. 6. 75. DOI: 10.1038/s41438-019-0157-z
- 4. Brite E.B. The origins of the apple in central Asia // Journal of World Prehistory. 2021. Vol. 34 (2). P. 159-193. DOI: 10.1007/s10963-021-09154-8
- 5. Привалов А.А., Папихин Р.В., Григорьева Е.В. Роль межвидовой гибридизации в селекции яблони // Наука и Образование. 2022. Т. 5. №. 1. 104.
- 6. Седов Е.Н., Красова Н.Г., Корнеева С.А., Янчук Т.В., Галашева А.М. Сорта яблони народной селекции как исходные формы при создании конкурентоспособных, адаптивных сортов // Аграрная наука. 2022. № 1. С. 106-109. DOI: 10.32634/0869-8155-2022-355-1-106-109
- 7. Górnas P., Seglina D., Lācis G., Pugajeva I. Dessert and crab apple seeds as a promising and rich source of all four homologues of tocopherol (α , β , γ and δ) // LWT – Food Science and Technology. 2014. Vol. 59 (1). P. 211-214. DOI: 10.1016/j.lwt.2014.05.006
- 8. Górnas P. et al. Phenolic compounds in different fruit parts of crab apple: Dihydrochalcones as promising quality markers of industrial apple pomace by-products // Industrial Crops and Products. 2015. Vol. 74. P. 607-612. DOI: 10.1016/j.indcrop.2015.05.030
- 9. Sedov E.N. Apple breeding programs and methods, their development and improvement // Russian Journal of Genetics: Applied Research. 2014. № 4. P. 43-51. DOI: 10.1134/S2079059714010092
- 10. Dan C., Sestras A.F., Bozdog C., Sestras R.E. Investigation of wild species potential to increase genetic diversity useful for apple breeding // Genetika. 2015. Vol. 47, Issue 3. P. 993-1011. DOI: 10.2298/GENSR1503993D
- 11. Shogo M. et al. Efficient Breeding and Cultivation of Type 2 Red-fleshed Apple Cultivars Using a Search System for Suitable Apple Cultivar Combination // Horticultural Plant Journal. 2018. Vol. 4 (6). P. 219-225. DOI: 10.1016/j.hpj.2018.06.002
- 12. Современные методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве / Е.А. Егоров [и др.]. Краснодар, 2012. 569 с.
- 13. Инновации в изменении генома яблони. Новые перспективы в селекции. / Е.Н. Седов, Г.А. Седышева, М.А. Макаркина [и др.]. Орел: ВНИИСПК, 2015. 336 с.
- 14. Podwyszyńska M., Marasek-Ciołakowska A. Ploidy, genome size, and cytogenetics of apple // The Apple Genome / Edited by S.S. Korban. Springer, Cham, 2021. P. 47-71. DOI: 10.1007/978-3-030-74682-7
- 15. Программа Северо-Кавказского центра по селекции плодовых, ягодных, цветочно-декоративных культур и винограда на период до 2030 года. Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2013. 202 с.

- 16. Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур. Орел, 1999. 606 с.
- 17. Murray M.G., Thompson W.F. Rapid isolation of high molecular weight plant Nucleic acids research. 1980. Vol. 8, Issue 19. P. DNA // DOI: 10.1093/nar/8.19.4321
- 18. Шибата Д.К. Полимеразная цепная реакция и молекулярно-генетический анализ биоптатов // Молекулярно-клиническая диагностика. Методы. Москва: Мир, 1999. C. 395-425.
- 19. Janssens G.A., Goderis I.J., Broekaert W.F., Broothaerts W. A molecular method for S-allele identification in apple based on allele-specific PCR // Theoretical and Applied Genetics. 1995. Vol. 91. P. 691-698. DOI: 10.1007/BF00223298
- 20. Sassa H. Molecular mechanism of the S-RNase-based gametophytic selfincompatibility in fruit trees of Rosaceae // Breeding science. 2016. Vol. 66., Issue 1. P. 116-121. DOI: 10.1270/jsbbs.66.116
- 21. Padmarasu, S. et al. Fine-mapping of the apple scab resistance locus Rvi12 (Vb) derived from 'Hansen's baccata #2'// Molecular Breeding. 2014. Vol. 34. P 2119-2129. DOI: 10.1007/s11032-014-0167-3
- 22. Matsumoto S. Apple pollination biology for stable and novel fruit production: search system for apple cultivar combination showing incompatibility, semicompatibility, and full-compatibility based on the S-RNase allele database // International journal of agronomy. 2014. Vol. 2014. 138271. DOI: 10.1155/2014/138271

References

- 1. Choupannejad R., Sharifnabi B., Bahar M., Talebi M. Searching for resistance genes to Venturia inaequalis in wild and domestic apples in Iran // Scientia Horticulturae. 2018. Vol. 232. P. 107-111. DOI: 10.1016/j.scienta.2018.01.006
- 2. Barsukova O.N. Composition of the collection of wild apple-tree species and its prospects for use in breeding // Proceedings on applied botany, genetics and breeding. 2018. Vol. 179, № 3. P. 95-103. DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-95-103 (in Russian)
- 3. Niu C.D. et al. Genome-wide identification of drought-responsive microRNAs in two sets of *Malus* from interspecific hybrid progenies // Horticulture Research. 2019. Vol. 6. 75. DOI: 10.1038/s41438-019-0157-z
- 4. Brite E.B. The origins of the apple in central Asia // Journal of World Prehistory. 2021. Vol. 34 (2). P. 159-193. DOI: 10.1007/s10963-021-09154-8
- 5. Privalov A.A., Papikhin R.V., Grigorieva E.V. The role of interspecific hybridization in apple tree breeding // Science and Education. 2022. Vol. 5, № 1. 104. (in Russian)
- 6. Sedov E.N., Krasova N.G., Korneeva S.A., Yanchuk T.V., Galasheva A.M. Apple cultivars of common selection as initial forms when creating competitive adaptive cultivars // Agrarian science. 2022. №1. P. 106-109. DOI: 10.32634/0869-8155-2022-355-1-106-109 (in Russian)
- 7. Górnas P., Seglina D., Lācis G., Pugajeva I. Dessert and crab apple seeds as a promising and rich source of all four homologues of tocopherol (α , β , γ and δ) // LWT – Food Science and Technology. 2014. Vol. 59 (1). P. 211-214. DOI: 10.1016/j.lwt.2014.05.006
- 8. Górnas P. et al. Phenolic compounds in different fruit parts of crab apple: Dihydrochalcones as promising quality markers of industrial apple pomace by-products // Industrial Crops and Products. 2015. Vol. 74. P. 607-612. DOI: 10.1016/j.indcrop.2015.05.030
- 9. Sedov E.N. Apple breeding programs and methods, their development and improvement // Russian Journal of Genetics: Applied Research. 2014. № 4. P. 43-51. DOI: 10.1134/S2079059714010092

- 10. Dan C., Sestras A.F., Bozdog C., Sestras R.E. Investigation of wild species potential to increase genetic diversity useful for apple breeding // Genetika. 2015. Vol. 47, Issue 3. P. 993-1011. DOI: 10.2298/GENSR1503993D
- 11. Shogo M. et al. Efficient Breeding and Cultivation of Type 2 Red-fleshed Apple Cultivars Using a Search System for Suitable Apple Cultivar Combination // Horticultural Plant Journal. 2018. Vol. 4 (6). P. 219-225. DOI: 10.1016/j.hpj.2018.06.002
- 12. Modern methodological aspects of the organization of the selection process in horticulture and viticulture / E.A. Egorov et al. Krasnodar, 2012. 569 p. (in Russian)
- 13. Innovations in changing the genome of the apple tree. New perspectives in breeding / E.N. Sedov, G.A. Sedysheva, M.A. Makarkina et al. Orel: VNIISPK, 2015. 336 p. (in Russian)
- 14. Podwyszyńska M., Marasek-Ciołakowska A. Ploidy, genome size, and cytogenetics of apple // The Apple Genome / Edited by S.S. Korban. Springer, Cham, 2021. P. 47-71. DOI: 10.1007/978-3-030-74682-7
- 15. Program of the North Caucasian Center for the breeding of fruit, berry, flower and ornamental crops and grapes for the period up to 2030. Krasnodar: NCFSCHVW, 2013. 202 p. (in Russian)
- 16. Program and methods of variety study of fruit, berry and nut crops. Orel, 1999. 606 p. (in Russian)
- 17. Murray M.G., Thompson W.F. Rapid isolation of high molecular weight plant acids research. 1980. Vol. 8, Issue 19. Nucleic Р. DOI: 10.1093/nar/8.19.4321
- 18. Shibata D.K. Polymerase chain reaction and molecular genetic analysis of biopsies // Molecular-clinical diagnostics. Methods. Moscow: Mir, 1999. P. 395-425. (in Russian)
- 19. Janssens G.A., Goderis I.J., Broekaert W.F., Broothaerts W. A molecular method for S-allele identification in apple based on allele-specific PCR // Theoretical and Applied Genetics. 1995. Vol. 91. P. 691-698. DOI: 10.1007/BF00223298
- 20. Sassa H. Molecular mechanism of the S-RNase-based gametophytic selfincompatibility in fruit trees of Rosaceae // Breeding science. 2016. Vol. 66., Issue 1. P. 116-121. DOI: 10.1270/jsbbs.66.116
- 21. Padmarasu, S. et al. Fine-mapping of the apple scab resistance locus Rvi12 (Vb) derived from 'Hansen's baccata #2'// Molecular Breeding. 2014. Vol. 34. P 2119-2129. DOI: 10.1007/s11032-014-0167-3
- 22. Matsumoto S. Apple pollination biology for stable and novel fruit production: search system for apple cultivar combination showing incompatibility, semicompatibility, and full-compatibility based on the S-RNase allele database // International journal of agronomy. 2014. Vol. 2014. 138271. DOI: 10.1155/2014/138271