



Применение достижений генетики в селекции плодовых культур: вклад Мичуринского отделения Вавиловского общества генетиков и селекционеров

Н.И. Савельев, Н.Н. Савельева

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и селекции плодовых растений им. И.В. Мичурина», Мичуринск, Россия

В работе представлен обзор исследований, проводимых по частной генетике ведущих плодовых культур (яблоня, груша, вишня). Приведены литературные данные и результаты, полученные специалистами Мичуринского отделения ВОГиС, по изучению и идентификации генов устойчивости к грибным болезням и признаков, определяющих качество плодов, закономерностей наследования устойчивости к низким температурам. Показан опыт использования гибридологического анализа и ДНК-маркирования для выявления генотипов, несущих целевые аллели генов колонновидности яблони (*Co*), карликовости груши (*PcDw*), слаборослости вишни (*O₂*). Показано, что молекулярные маркеры не всегда дают надежные результаты для выявления колонновидного габитуса у сеянцев яблони. На основе молекулярно-генетического анализа исходных форм и гибридных сеянцев яблони выделены генотипы, содержащие целевые аллели генов моногенной устойчивости к парше *Rvi6*, в том числе с гомозиготным генотипом (*Rvi6*), а также с аллелями генов, вовлеченных в контроль биосинтеза этилена (*Md-ACS1* и *Md-ACO1*) и экспансина (*Md-Exp7*) в плодах, определяющих их длительную лежкость и твердость мякоти. Созданы новые высокопродуктивные зимостойкие сорта груши, характеризующиеся комплексной устойчивостью к болезням, длительной лежкостью (до восьми месяцев) и высоким качеством плодов. Впервые идентифицированы гены, контролирующие устойчивость вишни к коккомикозу (*Coccomyces hiemalis* Higg.) (*A*), слаборослость вишни (*O₂*), терпкость (*Ta*) и сочность (*Su*) мякоти плодов груши. В результате проведенных исследований в Государственный реестр селекционных достижений включено 35 сортов яблони, 20 – груши, 8 – вишни.

Ключевые слова: плодовые культуры; яблоня; груша; вишня; наследование; идентификация генов; ДНК-маркеры; селекция; сорта; колонновидность; устойчивость к болезням; устойчивость к низким температурам.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Савельев Н.И., Савельева Н.Н. Применение достижений генетики в селекции плодовых культур: вклад Мичуринского отделения Вавиловского общества генетиков и селекционеров. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(4):555-562. DOI 10.18699/VJ16.178

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Savel'ev N.I., Savel'eva N.N. Using achievements of fruit crop genetics and breeding: a contribution from the Michurinsk Department of the Vavilov Society of Geneticists and Breeders. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(4):555-562. DOI 10.18699/VJ16.178

REVIEW

Received 11.04.2016 r.

Accepted for publication 27.06.2016 r.

© AUTHORS, 2016

e-mail: cglm@rambler.ru

Using achievements of fruit crop genetics and breeding: a contribution from the Michurinsk Department of the Vavilov Society of Geneticists and Breeders

N.I. Savel'ev, N.N. Savel'eva

I.V. Michurin All-Russian Scientific Institute for Genetic and Breeding of Fruit Plants, Michurinsk, Russia

The Michurinsk Department of the Vavilov Society of Geneticists and Breeding Scientists (VOGiS) was formed in 1966 after the constituent congress of VOGiS and nowadays includes 54 members. The scientists are engaged in 4 scientific institutions affiliated with FASO of Russia. The paper presents investigations of the individual genetics of leading fruit crops (pear, cherry, apple), identified genes, regularities of inheriting resistance to low temperatures, the most harmful diseases and several characters responsible for fruit quality. Some genes were identified for the first time. These are genes regulating *Coccomyces hiemalis* Higg. resistance (*A*), retarded growth habit in cherry (*O₂*), astringency (*Ta*) and juiciness (*Su*) of fruit in pear. On the base of hybridological analysis and DNA marking, genotypes were identified. These genotypes carry target alleles of the following genes: columnar growth habit (*Co*) in apple, dwarf trait (*PcDw*) in pear, retardant growth (*O₂*) in cherry. It was found that the markers C18470-25831, Mdo.chr 10.12, Co04R12 do not always show robust results for screening of young apple seedlings with columnar growth habit (*Co*) because they are identified as non-columnar forms. The primer pairs of 29f1 и jwi1r are the most robust ones for identification of columnar genotypes. These primers amplify specific PCR product of 586 bp (5'CR). On the basis of molecular-genetic analysis of apple initial forms and hybrid seedlings, there were identified targeted alleles of monogenic scab resistance genes including dominant homozygous genotype (*Rvi6Rvi6*) and also alleles of genes involved in the control of the biosynthesis of ethylene (*Md-ACS1* and *Md-ACO1*) and expansin (*Md-Exp7*) controlling fruit long shelf life and pulp firmness.

Key words: fruit crops, apple, pear, cherry, inheritance, gene identification, DNA-markers, breeding, varieties, columnar tree type, disease resistance, cold tolerance.

Плоды являются важнейшей и незаменимой составной частью качественного, рационального питания, обеспечивают здоровье и долголетие человека. В настоящее время в мире производится более 120 млн т плодов яблони, груши, вишни и других плодовых культур. В России в 2013 г. собрано 1,57 млн т яблок, 70 тыс. т груш и 200 тыс. т вишни и черешни (www.faostat.fao.org). Более 77 % урожая приходится на хозяйства населения, 4,2 % – малые предприятия и около 20 % – сельскохозяйственные организации. Уровень самообеспеченности россиян плодами в 2013 г. составил 32,5 %.

Важнейшим условием повышения экономической эффективности садоводства является постоянное совершенствование сортового состава. К настоящему времени в России в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию, внесено 410 сортов яблони, 151 – груши, 95 – вишни. Однако не все сорта в полной мере отвечают современным требованиям, и предел улучшения их потенциальных возможностей пока еще не достигнут. Новые сорта должны иметь преимущества перед существующими аналогами по продуктивности, устойчивости к абиотическим и биотическим стрессорам, качеству плодов, отличаться новизной, конкурентоспособностью и быстрой окупаемостью (Седов, 2011; Савельева, 2016).

В настоящее время приоритетной задачей является создание сортов плодовых культур с генетической устойчивостью к наиболее вредоносным заболеваниям. Возделывание таких сортов позволит снизить пестицидную нагрузку, энергозатраты, улучшить экологическую обстановку и получать экологически безопасную продукцию для потребления в свежем виде и производства продуктов питания, в том числе на основе органического производства (Савельева, 2016). В Швейцарии на базе иммунных к болезням сортов производится около 40 % органической продукции (Gessler, Pertot, 2012). Для закладки суперинтенсивных, особенно сырьевых, садов заслуживают внимания колонновидные сорта (Tobutt, 1985; Кичина, 2006; Jacob, 2010; Савельева, Савельева, 2012).

Успешное решение селекционных задач по совершенствованию сортимента плодовых культур неразрывно связано с комплексной оценкой биологического и генетического потенциала исходных форм по важнейшим селекционно значимым признакам; совершенствованием методов селекции, базирующихся на знании закономерностей наследования качественных и количественных признаков, характера взаимодействия генов, комбинационной способности родительских форм (Савельева, 2016). Одним из путей интенсификации селекционного процесса плодовых культур является использование современных молекулярно-генетических методов анализа генома исходных форм на основе ДНК-маркеров.

Использование ДНК-маркеров в селекции выводит ее на качественно новый уровень, позволяя вести скрининг по хозяйственно значимым признакам на начальных стадиях селекционного процесса по аллелям хозяйственно важных генов, а не по фенотипическому проявлению. Это дает возможность ускорить процесс получения новых генотипов и сократить площади экспериментального материала, что в конечном итоге приводит к экономии

трудовых и материальных ресурсов (Beckmann, Soller, 1986; Tartarini et al., 1999; Xu, Crouch, 2008; Moriya et al., 2012; Хлесткина, 2011; Савельева, 2016).

Мичуринское отделение Вавиловского общества генетиков и селекционеров берет свое начало с 1966 г., после Учредительного съезда ВОГиС, и в настоящее время объединяет 54 члена, которые трудятся в четырех научных учреждениях ФАНО России.

В обзоре представлены обобщенные сведения по использованию достижений генетики в селекции наиболее распространенных в России плодовых культур (яблони, груши, вишни) и вклад ученых Мичуринского отделения ВОГиС в генетико-селекционные исследования этих культур.

Яблоня (*Malus*)

Яблоня, как и большинство плодовых культур, является сложным объектом для генетических исследований вследствие продолжительности ювенильного периода, гетерозиготности по многим наследственным факторам и высокой степени самонесовместимости. К настоящему времени у яблони идентифицировано 145 генов, из которых более 70 контролируют хозяйственно ценные признаки (Alston et al., 2000).

Ранние исследования, проведенные на различных видах и сортах яблони, позволили установить генетический контроль и идентифицировать ряд генов устойчивости к парше: V_f (*Malus floribunda* 821), V_m (*M. micromalus* 245-38), V_a (Антоновка PI172612), V_b (*M. baccata* Dolgo), V_{bj} (*M. baccata jackii* Dg R 27 T 1), V_r (Russian seedling R 127407A) (Dayton, Williams, 1968).

Анализ гибридных семян выявил доминантные гены устойчивости к другим заболеваниям и вредоносным насекомым: $Bp-1$, $Bp-2$ (устойчивость к горькой ямчатости плодов), Gb (горькая гниль яблок), $Ps-1$, $Ps-2$ (восприимчивость к пятнистости), $Er-1$ (кровавая тля), $Sd-1$, $Sd-2$, $Sd-3$ (устойчивость к разным биотипам красногалловой тли), $Sm-h$ (сверхчувствительность к подорожниковой тле) (Alston et al., 2000).

Идентификация гена колонновидности (Co) у клона Мекинтош «Важак» открыла принципиально новые возможности в селекции яблони по созданию сортов с колонновидным габитусом роста и потенциальной продуктивностью более 400 т/га (Tobutt, 1985; Кичина, 2006).

Имеются достижения по генетике признаков, определяющих качество плодов, что позволяет целенаправленно вести селекцию на окраску, кислотность, текстуру мякоти и их биохимический состав. Рядом авторов было показано, что антоциановая покровная окраска плодов определяется доминантным геном Rf , оржавленность – геном Ru , а аромат плодов у сорта Фиеста контролируется геном Ar (Sampson, Cameron, 1965; Alston, Watkins, 1975). Кислотность плодов яблони определяется геном Ma и детерминируется в потомстве моногенно, при этом для сортов Акеро, Балдер, Боровинка, Бойкен и Ингрид Мария был установлен гомозиготный генотип по данному гену (Brown, Harwey, 1971; Савельев, 1998).

В последние годы для генов, контролирующих устойчивость к парше (V_m , V_f и др.), мучнистой росе (Pl_1 , Pl_2 , Pl_d , Pl_w), красногалловой тле (Sd), колонновидный габитус

кроны (*Co*), биосинтез этилена и экспансина в плодах (*Md-ACO1*, *Md-ACS1*, *MD-Exp7*), и ряда других генов были разработаны диагностические ДНК-маркеры (Tartarini et al., 1999; Cevik, King, 2002; Evans, James, 2003; Afunian et al., 2004; Costa et al., 2005, 2008; Patocchi et al., 2005; Bai, 2012; Baldi et al., 2013; Velasco et al., 2010).

Наиболее изученным признаком является устойчивость яблони к парше, для которого к настоящему времени идентифицировано 17 генов, обозначенных *Rvi* (Bus et al., 2009, 2011; Урбанович, 2013). Главные гены устойчивости локализованы в 8 хромосомах из 17, при этом 6 генов картированы в хромосоме 2 (Bus et al., 2011). Ген *Rvi6* ($=V_f$), наиболее распространенный в новых иммунных к парше сортах, расположен в хромосоме 1 (Maliepaard et al., 1998) и в гомозиготном состоянии может существенно повышать устойчивость к парше (Gessler et al., 1997; Tartarini et al., 2000). В дальнейших исследованиях в данной хромосоме был идентифицирован кластер из четырех рецептор-подобных генов, которые были обозначены как *Rvi6-1*, *Rvi6-2*, *Rvi6-3* и *Rvi6-4* (Vinatzer, 2001; Afunian et al., 2004; Gessler, Pertot, 2012).

Использование молекулярных маркеров для выявления в генетической коллекции, состоящей из 130 генотипов яблони, различных генов устойчивости к парше показало, что SCAR-маркер OPL19, сцепленный с геном *Rvi2* (2), был идентифицирован в генотипах 81 образца яблони (Урбанович, 2013). Применение SCAR-маркера AD13 позволило выявить локус *Rvi4* (*Vf4*) в геноме 34 форм. Ген *Rvi5* (V_m) был идентифицирован с помощью маркера OPB12 в сортах Мекинтош, Орловим, Первинка и формах SR 0523, 84-39/58 и 84-50/9. В этой же работе с помощью маркеров *VfC*, AL07 и AM19 было установлено, что все иммунные к парше сорта яблони, созданные во Франции, США, Польше, России и Республике Беларусь на основе гена *Rvi6* от *M. floribunda* 821, действительно содержали в своем генотипе этот ген, причем у сортов Фридом и Джонаффри он находится в гомозиготном состоянии.

Проведенный методом ДНК-маркирования анализ 279 сортов и генотипов яблони на наличие генов устойчивости к парше в Чехии (НИИ помологии, Головоуцы) показал, что в 22 иммунных к парше сортах с геном *Rvi6* были обнаружены гены *Rvi15* и V_h *Rvi2*, причем эти результаты по сортам Флорина, Джонаффри, Отава, Редфри, Релинда, Топаз, Витос совпали с данными, приведенными в работе О.Ю. Урбанович (2013). Однако изученные сорта яблони с геном *Rvi6* не несли в своем генотипе гены *Rvi5* и *Rvi11*, а сорта Анголд, Дукат, Ромус-1 еще и гена *Rvi6* (Patzak et al., 2011). В результате ДНК-маркерного анализа было подтверждено наличие гена *Rvi6* в генотипе устойчивых к парше сортов Афродита, Василиса, Солнышко, Союз, Рассвет, Фортуна, а гена *Rvi5* – в сортах Первинка, Орловский пионер (Ульяновская, 2011).

Проведенный нами анализ сортов и гибридных сеянцев на присутствие в генотипе гена устойчивости к парше *Rvi6* с использованием маркера *VfC* подтвердил наличие гена *Rvi6* у сортов Былина, Чародейка, Красуля, Свежесть, Кандиль орловский, Академик Казаков, Топаз, Дьямант, Прима, Рождественское, полученных на основе родительских форм, производных клона *M. floribunda* 821 (Савельева, 2016). Маркерный анализ не выявил гена *Rvi6*

в сорте Памяти Нестерова, хотя он получен от скрещивания иммунного к парше сорта Летнее иммунное с Галой. Аналогично в колонновидном сорте Стрела, также полученном от гибридизации иммунной к парше формы 25-12 (Прима × Бессемянка мичуринская) с колонной 69-157, отсутствует ген *Rvi6*. Не обнаружено гена *Rvi6* и в геноме сортов Антоновка обыкновенная, Лобо, колоннах Гейзер, Стела и элитной форме 40-10. Этот ген присутствует в других иммунных к парше сортах: Благовест, Вымпел, Скала, Флагман, Имант, Фрегат, Фридом, Галарина, Успенское.

Для анализа сортов и гибридных сеянцев яблони нами был использован кодоминантный SCAR-маркер AL07, амплифицирующий в генотипах содержащие и не содержащие ген *Rvi6* фрагменты размером 570 и 823 п.н. соответственно (Patrascu et al., 2006). Как показали наши исследования (Доп. материалы 1¹), сорта Благовест, Скала, Флагман, Вымпел, Имант, Фрегат, Галарина содержат ген *Rvi6* в гетерозиготном состоянии. Аналогичное аллельное состояние этого гена выявлено у сортов Былина, Чародейка, Красуля, Кандиль орловский, Академик Казаков, Дьямант, Прима, Рождественское, Успенское, Валюта и Белорусское сладкое (Савельева, 2016). Американский сорт Фридом имеет гомозиготный генотип по гену *Rvi6*, что согласуется с результатами О.Ю. Урбанович (2013).

На основе анализа продуктов амплификации геномной ДНК гибридных сеянцев яблони из комбинации Кандиль орловский × Былина с праймером AL07 идентифицированы генотипы, гомозиготные и гетерозиготные по гену *Rvi6*, а также образцы, не содержащие этот ген (Доп. материалы 2). На представленной электрофореграмме показано, что в сортах Кандиль орловский, Былина и гибридных сеянцах № 3, 4, 5, 6, 8, 13, 14, 16, 19, 20, 22, 23, 24 амплифицируются два фрагмента (823 и 570 п.н.), что предполагает гетерозиготное состояние гена *Rvi6*; образцы № 2, 10, 11, 12 оказались гомозиготными по гену *Rvi6*, и сеянец № 21, по-видимому, не содержит данного гена.

В последние годы интенсивно развиваются исследования по разработке молекулярно-генетических методов оценки колонновидного габитуса роста у яблони. Для идентификации гена колонновидного габитуса роста (*Co*) нами были использованы маркеры C18470-25831, Mdo.chr 10.12, Co04R12, 29f1 и jwi1r, разработанные зарубежными исследователями (Bai, 2012; Moriga et al., 2012; Baldi et al., 2013; Wolters et al., 2013).

Оценка восьми колонновидных и четырех неколонновидных сортов яблони с помощью маркера C18470-25831 показала, что у сортов Валюта, Готика, Зеленый шум, Телеймон действительно амплифицируется фрагмент размером 169 п.н., подтверждающий наличие гена *Co* (колонновидности). Однако фрагмент такой же длины был обнаружен и у неколонновидных сортов Боллер Мекинтош, Топаз, Голден Делишес и Голден Спур. Аналогичные результаты получены при использовании маркера Mdo.chr 10.12: у колонновидных сортов Валюта, Готика, Зеленый шум, Телеймон амплифицируется фрагмент размером 272 п.н., указывающий на наличие гена колонновидности, однако фрагмент такой же длины амплифицировался у неколонновидных сортов Боллер

¹ Дополнительные материалы см. в Приложении 2 по адресу: <http://www.bionet.nsc.ru/vogis/download/pict-2016-20-4/appx3.pdf>

Мекинтош, Топаз, Голден Делишес и Голден Спур и не амплифицировался у колонновидных – Приокское, Гейзер, Каскад. Фрагмент размером 194 п. н. амплифицировался при использовании маркера Co04R12 как у колонновидных сортов, так и у сортов Академик Казаков, Лобо, Белорусское сладкое, Успенское с обычным неколонновидным габитусом роста.

Таким образом, изученные ДНК-маркеры не всегда надежны при скрининге генотипов с колонновидным габитусом кроны. Наиболее надежными для маркер-ориентированной селекции на колонновидность оказались праймеры 29f1 и jwi1r, которые детектируют в геноме колонновидных сортов яблони инсерции в локусе *Co* по наличию у фрагмента размером 586 п. н. (Wolters et al., 2013). С использованием данных праймеров нами у сортов Малюха, Президент, Васюган, Есения, Кумир, Останкино, Янтарное ожерелье, Триумф, Поэзия, Созвездие, Московское ожерелье, а также гибридных форм 3-19, 11-6-2, 32-26(к), 33-57, 18-2(к), 10-32, 10-7, 10-4, 10-18, 77-88(3), 8-12, 10-16, 32-35(к) с колонновидным габитусом роста был выявлен фрагмент длиной 586 п. н., что указывает на присутствие доминантного аллеля гена колонновидности (Доп. материалы 3).

У сортов Хани крисп, Богатырь, Антоновка зимняя, Антоновка красная, Антоновка каменичка, Свежесть, Жигулёвское, Беркутовское, Вымпел, Ренет Семеренко, Лобо, обладающих неколонновидным габитусом роста, диагностический фрагмент, указывающий на присутствие в геноме инсерции, отсутствует. Этот фрагмент также амплифицируется у колонновидных сортов Стрела, Каскад, Гейзер, Зеленый шум, Готика, Приокское (данные не приводятся).

Одним из факторов, влияющих на продолжительность хранения плодов яблони, является интенсивность биосинтеза этилена. Ингибирование эндогенного и экзогенного этилена способствует повышению сроков хранения и качества плодов (Knee, Hatfield, 1981). Для диагностики гена биосинтеза этилена был разработан маркер *Md-ACS* (Costa et al., 2005), использованный нами для генотипирования сортов яблони.

Изучение полиморфизма сортов и форм яблони по структурному гену биосинтеза этилена *Md-ACS1* показало, что сорта Старк спур Голден Делишес, Вымпел, Имант и форма 40-10 гомозиготны по аллелю 1 (*Md-ACS1-1/1*). Сорта Голден Делишес, Голден Спур, Хани крисп, Лигол, Памяти Нестерова, Гала, Академик Казаков, Редкрафт, Бреберн содержат ген *Md-ACS1* в гетерозиготном состоянии (*Md-ACS1-1/2*) (Доп. материалы 4). Сорт Фуджи гомозиготен по дефектному аллелю 2 (*Md-ACS1-2/2*).

Сорта Голден Делишес, Голден Спур, Хани крисп, Лигол, Памяти Нестерова, Гала, Академик Казаков, Старк Спур Голден Делишес, Вымпел, Имант, Редкрафт, Бреберн и форма 40-10 содержат другой структурный ген биосинтеза этилена, *Md-ACO1*, в гетерозиготном состоянии (данные не приводятся). Сорт Фуджи гомозиготен по дефектному аллелю *Md-ACO1-1*.

Сочетание аллельных вариантов генов *Md-ACS1-2/2* и *Md-ACO1-1/1*, детерминирующих минимальный уровень биосинтеза этилена, идентифицировано только у японского сорта Фуджи. Сорта Голден Делишес, Голден

Спур, Хани крисп, Лигол, Памяти Нестерова, Гала, Академик Казаков, Редкрафт, Бреберн содержат целевые гены в гетерозиготном состоянии (*Md-ACS1-1/2*; *Md-ACO1-1/2*) и характеризуются средним уровнем биосинтеза этилена в плодах. У сортов Старк спур Голден Делишес, Вымпел, Имант и формы 40-10 отмечено сочетание гомозиготного состояния аллеля *Md-ACS1-1/1* гена *Md-ACS1* с гетерозиготностью по гену *Md-ACO1*, что приводит к незначительному снижению интенсивности биосинтеза этилена относительно нормального уровня (Савельева, 2016).

Оценка генетического полиморфизма сортов и форм яблони с длительной лежкостью плодов по аллелям гена биосинтеза экспансина *MD-Exp7*, проведенная с использованием маркера *MD-Exp7^{SSR}* (Costa et al., 2008), показала, что в геномах сортов Голден Делишес, Голден Спур, Хани крисп, Памяти Нестерова, Лигол, Фуджи, Старк спур Голден Делишес, Имант, Редкрафт, Бреберн амплифицируется фрагмент размером 202 п. н., что предполагает наличие аллеля гена, детерминирующего средний уровень биосинтеза экспансина и, следовательно, среднюю степень потери твердости плодов. Фрагмент амплификации 198 п. н., свидетельствующий о наличии аллеля гена, детерминирующего сниженный уровень биосинтеза экспансина, идентифицирован у сортов Вымпел, Академик Казаков (Савельева, 2016).

Аллели размером 198 и 202 п. н., коррелирующие с минимальным уровнем синтеза экспансина, идентифицированы у формы 40-10 (Карповское × Шарлотта), которая характеризуется плотной мякотью и длительной лежкостью плодов. Однако такое сочетание аллелей 198/202 п. н. наблюдается не только у сортов с длительной лежкостью и плотной мякотью плодов, таких как Антей, Бабушкино, Банановое, Белорусское малиновое, но и у сортов Медуница, Мечта, Орловик, Новинка осени, Осеннее полосатое с плодами летнего и осеннего сроков созревания и рыхлой мякотью (Урбанович, 2013).

Следует отметить, что до настоящего времени крайне ограничены данные по изучению генетики адаптивно значимых и других ценных в хозяйственном отношении признаков.

Путем моделирования повреждающих факторов зимнего периода установлено, что высокие уровни зимостойкости наследуются в потомстве по типу количественных признаков и передаются определенной части семян. На формирование признака устойчивости яблони к низким температурам преобладающее влияние оказывают неаддитивные генные взаимодействия, однако на проявление признака устойчивости гибридных семян к резким перепадам температуры после оттепелей влияние неаддитивного действия генов выражено менее значительно (Савельев, 1998).

При преобладающем влиянии неаддитивного действия генов (доминирование, эпистаз, сверхдоминирование) на зимостойкость наиболее важное значение для селекции имеют определенные комбинации скрещивания с высокой специфической комбинационной способностью, в том числе и для отбора трансгрессивных генотипов, сочетающих на высоком уровне все компоненты зимостойкости, и превосходящие по устойчивости существующие аналоги. Доля таких семян в различных комбинациях незна-

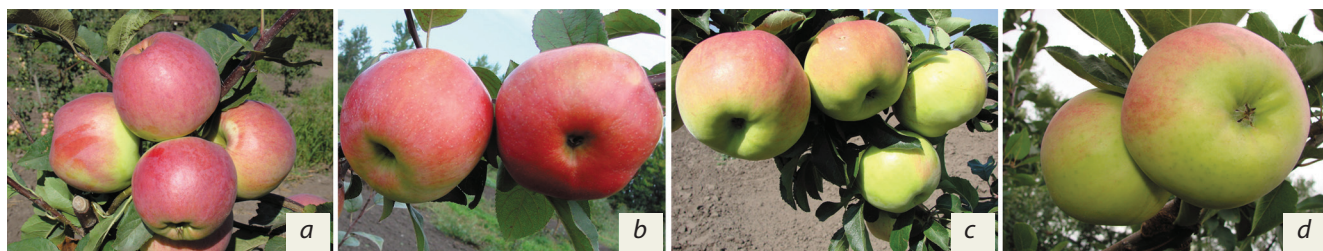


Fig. 1. Varieties of apple with monogenic scab resistance. *a*, Bylina; *b*, Vympel; *c*, Flagman; *d*, Fregat.

чительна и составляет 1,3–12 %. Выделение из гибридных популяций трансгрессивных генотипов с выдающейся устойчивостью является одним из путей повышения уровня устойчивости геноплазмы плодовых культур к низким температурам (Савельева, 2016).

На основе генетико-селекционных исследований яблони, проведенных в Мичуринском отделении ВОГиС, в Госреестр селекционных достижений внесено 35 сортов. Для промышленного возделывания особого внимания заслуживают зимостойкие сорта зимнего срока потребления с моногенной устойчивостью к парше за счет интрогрессии гена *Rvi6*: Былина, Вымпел, Флагман, Фрегат (рис. 1).

Груша (*Pyrus*)

Частная генетика груши отстает от уровня исследований по генетике других плодовых (яблоня, персик, абрикос) культур. У груши до настоящего времени удалось идентифицировать лишь около 20 генов, контролирующих преимущественно второстепенные признаки, такие как слепая леталь (ген *d*), городчатый край листа (ген *Cr*), стерильные пыльники (ген *Sx₁*) (Knight, 1963).

Изучен характер наследования ряда морфологических признаков у сортов Доктор Жюль Гюйо, Вильямс, Конференция и Деканка дю Комис. Установлено, что темно-зеленая окраска листьев доминирует над светло-зеленой и находится под контролем гена *G*. Наследование красной окраски летних побегов контролируется доминантным геном *R*, тогда как зеленая и светло-зеленая – рецессивным геном *r*. Доминантным признаком также являются опушение летних побегов груши (ген *H*) и отсутствие железок на главной листовой жилке (ген *E*) (Knight, 1963).

К настоящему времени у груши сорта Bartlett (Вильямс) секвенировано 43419 предполагаемых генов (Chagne et al., 2014). Идентифицирован ген *Rvp1*, контролирующий устойчивость к парше (*Venturia pyrina* Aderh.), носителем которого является сорт груши «Navara», и выявлен SSR-маркер SN02b10, тесно сцепленный с данным локусом (Bouvier et al., 2012). Использование в гибридизации груши уссурийской (*Pyrus ussuriensis* Max.) и ее производных, которая характеризуется устойчивостью к парше, является перспективным в создании новых устойчивых сортов (Мичурин, 1948; Яковлев, 1992). Донорами устойчивости к этому заболеванию могут служить сорта Августовская роса, Тема, Нежность, Осенняя мечта, Памяти Яковлева, в потомствах которых наблюдается высокий процент (67,1–100 %) устойчивых сеянцев (Яковлев, 1992).

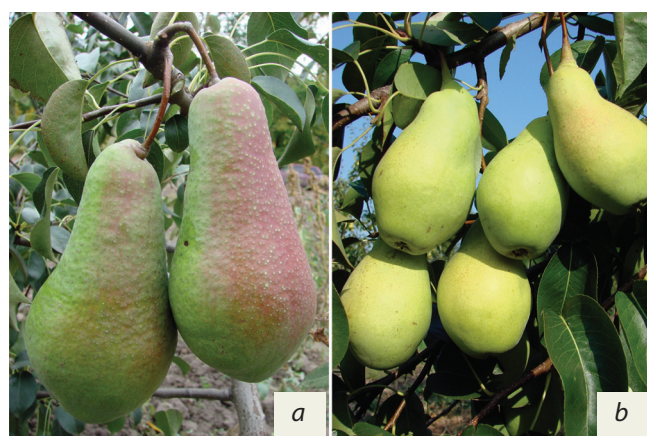


Fig. 2. Varieties of pear with complex resistance to diseases. *a*, Yakovlevskaya; *b*, Feeriya.

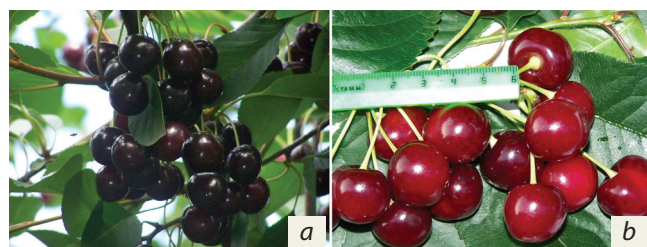


Fig. 3. Varieties of cherry with high resistance to cherry leaf spot. *a*, Kharitonovskaya; *b*, Vechernyaya zarya.

Одно из приоритетных направлений в селекции груши – создание сортов, обладающих сдержанным ростом и компактной кроной. Перспективной исходной формой в селекции на слаборослость и компактность является форма груши Nain Vert, карликовость у которой контролирует главный ген *D* (Decourtye, 1967). Доминантный ген в гетерозиготном состоянии контролирует карликовость у сорта груши Обильная (Туз, Яковлев, 1983). С. Wang с коллегами (2011) был картирован генетический фактор (*PcDw*), контролирующий признак карликовости, и определены молекулярные SCAR- и SSR-маркеры, коосегрегирующие с данным геном.

Ученые Мичуринского отделения ВОГиС проводят исследования по созданию зимостойких сортов груши

с моногенно детерминированной карликовостью. В качестве доноров карликовости используют формы груши Г-0, Г-1, Г-4, Р-2, Р-3, генетически связанные с формой Nain Vert, которые скрещиваются с зимостойкими сортами Северянка, Нежность, Памяти Яковлева. Скрининг гибридных семян на устойчивость к низким температурам проводится методом искусственного промораживания в середине зимовки при -37°C . В комбинации скрещивания (Нежность \times Г-0) было отобрано около 8 % семян с незначительным подмерзанием тканей (до 1 балла), причем из них 30 % генотипов были с генетически детерминированной карликовостью. Характер взаимодействия генов, контролирующих устойчивость к низким температурам у исходных форм груши, неодинаков. В различных комбинациях скрещивания, при некотором преимуществе аддитивных генных эффектов, роль эпистаза и доминирования также весьма значительна (Яковлев, 1992). Аналогичные исследования проводятся и в других научных учреждениях России, но пока еще не созданы коммерческие сорта груши с детерминированной карликовостью (Качалкин, 2011).

Одним из важнейших признаков сорта является качество плодов, которое оценивается по внешнему виду, вкусовым достоинствам и другим признакам. Красная покровная окраска плодов у сорта груши Вильямс красный контролируется доминантным геном *C*. На степень проявления окраски плодов способны влиять как модификационные взаимодействия генов, так и погодные условия. Сеянцы с окрашенными плодами могут выщепляться и в потомствах неокрашенных родительских форм, что предполагает наличие доминантного эпистаза, и структура генотипов таких неокрашенных исходных форм соответствует типу *Cc Dd*. При этом *D* подавляет действие гетерозиготы *Cc*, которая определяет покровную окраску плодов (Яковлев, 1992). Для скрининга генотипов груши с окрашенными плодами на ранних этапах зарубежными исследователями были разработаны SSR-маркеры MS06g03, CH5A03, CH05C07 (Booi et al., 2005; Pierantoni et al., 2010).

Среди факторов, ограничивающих возможности выведения высококачественных сортов груши, выступает, в первую очередь, терпкость плодов. Терпкость плодов груши контролирует ген *Ta*, а сочность – *Su* (Яковлев, 1992). Груша уссурийская (*P. ussuriensis*) и некоторые ее производные (Коперечки мичуринские) гомозиготны по доминантному аллелю *Su*. Структура генотипа сортов Тема, Поля, Бере Арданпон, Бере Боск, Бере Лигеля, Любимица Клаппа, Оливье де Серр и других соответствует *Susu*, а груши Финляндская желтая – *susu* (Яковлев, 1992). Груша уссурийская по наличию в плодах танинов, определяющих их терпкость, гомозиготна по гену *Ta*, а ее производные и культурные сорта (Тема, Ольга, Темнум, Бере Арданпон, Бере Клержо, Бере Лигеля, Деканка зимняя, Деканка осенняя, Жозефина Мехельнская и Оливье де Серр) – гетерозиготны (Яковлев, 1992).

У многих сортов груши в процессе созревания плодов происходит разложение танинов и выделение этилена. К настоящему времени идентифицированы молекулярные маркеры *Pc-ACS1a*, *Pc-ACS1b*, *Pc-ACS2a*, *Pc-ACS2b*, сцепленные с генами *Pc-ACS1*, *Pc-ACS2* и *Pc-AC01*,

контролирующими интенсивность биосинтеза этилена и экспансина – ген *Md-Exp7* (маркер *Md-Exp7^{SSR}*) в плодах, и определяющие их длительную лежкость и твердость мякоти (El-Sharkawy et al., 2004; Gao et al., 2007; Costa et al., 2008).

С использованием в гибридизации доноров длительной лежкости плодов (Дочь Зари, Поздняя МОСВИР, Бере зимняя Мичурина и др.) учеными Мичуринского отделения ВОГиС были созданы новые высокопродуктивные зимостойкие с комплексной устойчивостью к болезням, с длительной лежкостью (6–8 мес.) и высоким качеством плодов сорта: Гера, Февральский сувенир, Первомайская, Чудесница, Феерия, Яковлевская (рис. 2). Всего в Госреестр селекционных достижений внесено более 20 сортов, что составляет более 16 % от всего районированного сортимента этой культуры в России.

Вишня (*Prunus*)

Частная генетика вишни, так же как и у груши, изучена недостаточно, и к настоящему времени идентифицировано менее 20 генов, причем многие из них контролируют второстепенные признаки (Knight, 1969). Так, идентифицированы рецессивные гены, контролирующие морщинистость (*cc*) и пестролистность (*rg₁*) листьев. Самонесовместимость вишни, как и у многих других плодовых культур, определяется действием множественных аллеломорфов *S* (*S¹...S^h*). Выявлены маркеры, тесно сцепленные с локусами *SGB₁...SGB₆*, определяющими самонесовместимость (Ikeda et al., 2005). Темная покровная окраска плодов вишни является доминантной по отношению к красной, розовой и светлой и контролируется геном *R₁*. Генетическими источниками этого признака являются сорта Гриот Победа, Теньковская ранняя, Темноокрашенная, Россошанская темная, Харитоновская и другие (Жуков, Харитонов, 1988). Доминантными признаками также являются твердая (ген *Fm*) и темная (ген *R₂*) мякоть плодов вишни. Генетика большинства селекционно значимых признаков изучена недостаточно.

Значительный ущерб насаждениям вишни причиняет коккомикоз, вызываемый грибом *Coccomyces hiemalis* Nigg. Во ВНИИГиСПР им. И.В. Мичурина впервые идентифицирован доминантный ген *A*, контролирующий устойчивость к этому заболеванию, и выделен донор моногенной устойчивости Алмаз (Падочерус М \times Новоселка) \times Памяти Вавилова с гетерозиготным генотипом *Aa* по гену устойчивости (Жуков, Харитонов, 1988). В результате гибридизации сорта Жуковская с донором моногенной устойчивости к коккомикозу Алмаз получены высокопродуктивные устойчивые к коккомикозу сорта Харитоновская и Фея с плодами универсального назначения, которые включены в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Всего Мичуринским отделением ВОГиС создано восемь новых сортов вишни, из которых наибольшей экономической эффективностью характеризуются Харитоновская и Вечерняя зоря (рис. 3).

У вишни высокий уровень толерантности к низким температурам может контролироваться блоками генов и передаваться потомству при межвидовых скрещиваниях. При скрещивании Падочеруса М (производного черемухи

японской *Padus Maacki* Rupr., Kom.), выдерживающего понижение температуры до -45°C , с вишней Памяти Вавилова (с потенциалом морозостойкости в -37°C) в потомстве выщеплялось около 50 % сеянцев с потенциалом морозостойкости, что соответствует расщеплению 1:1, характерному для моногенного наследования (Жуков, Харитонов, 1988).

Создание сортов вишни со сдержанным ростом и компактной кроной – одно из приоритетных направлений селекции. На основе генетических исследований были отобраны исходные формы вишни, несущие в своем генотипе ген (O_2), контролирующей сдержанный рост и компактность кроны, – Багряная, Октава, Стандарт Урала, Ожерелье и др. (Жуков, Харитонов, 1988).

В последние годы у вишни были идентифицированы экспансин-гены *PcEXP1...PcEXP5*, контролирующие созревание и размягчение кожицы плодов, а также выявлены маркеры, тесно сцепленные с аллелями этих генов (Karaaslan, Hrazdina, 2010).

Таким образом, с целью повышения экономической эффективности садоводства происходит постоянное совершенствование сортового состава яблони, груши и вишни. Для ускорения получения новых сортов разработаны десятки диагностических ДНК-маркеров к генам, определяющим устойчивость к болезням, продолжительность хранения плодов и другие селекционно значимые признаки. В результате исследований, проведенных в Мичуриновском отделении ВОГиС, в Государственный реестр селекционных достижений включены сорта: яблони – 35, груши – 20, вишни – 8.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

- Afunian M.R., Goodwin P.N., Hunter D.M. Linkage of Vfa4 in *Malus domestica* and *Malus floribunda* with V_f resistance to the apple scab pathogen *Venturia inaequalis*. Plant Pathol. 2004;53:461-467.
- Alston F.N., Phillips K.L., Evans K.M. A *Malus* gene list. Proc. Eucarpia Symp. on Fruit Breed. and Genetics. Acta Hort. 2000;2(538): 561-565.
- Alston F.H., Watkins R. Apple breeding at East Malling. Proc. Eucarpia Symp. on Tree Fruit Breeding. Canterbury, 1975:14-29.
- Bai T. Fine genetic mapping of the Co locus controlling columnar growth habit in apple. Mol. Genet. Genom. 2012;287:437-450.
- Baldi P., Wolters P.J., Komjanc M., Viola R., Velasco R., Salvi S. Genetic and physical characterization of the locus controlling columnar habit in apple (*Malus × domestica* Borkh.). Mol. Breeding. 2013; 31(2):429-440.
- Beckmann J.S., Soller M. Restriction fragment length polymorphisms and genetic improvement of agricultural species. Euphytica. 1986; 35:111-124.
- Booi M.M., van Dyk M.G., du Preez D.J.G. Rees molecular typing of red and green phenotypes of “Bon Rouge” pear trees, with the use of microsatellites. Acta Hort., 2005;671:293-297.
- Bouvier L., Bourcy M., Boulay M., Tellier M., Guerif P., Denance C., Durel C.-E., Lespinasse Y. A new pear scab resistance gene *Rvp1* from the European pear cultivar “Navara” maps in a genomic region syntenic to an apple scab resistance gene cluster on linkage group 2. Tree Genet. Genomes. 2012;8:53-60. DOI 10.1007/s11295-011-0419-x.
- Brown A.G., Harvey D.M. The nature and inheritance of sweetness and acidity in the cultivated. Euphytica. 1971;20(1):68-80.
- Bus V.G.M., Rikkerink E.H., Aldwinckle H.S., Caffier V., Durel C.E., Gardiner S., Gessler C., Groenwold R., Laurens F., Le Cam B. A proposal for the nomenclature of *Venturia inaequalis* races. Acta Hort. 2009;814:739-746.
- Bus V.G.M., Rikkerink E.H.A., Caffier V., Durel C.E., Plummer K.M. Revision of the nomenclature of the differential host-pathogen interactions of *Venturia inaequalis* and *Malus*. Ann Rev. Phytopathol. 2011;49:191-193.
- Cevik V., King G.I. High-resolution genetic analysis of the Sd-1 aphid resistance locus in *Malus* spp. Theor. Appl. Genet. 2002;105: 346-354.
- Chagne D., Crowhurst R.N., Pindo M., Thrimawithana A., Deng C., Ireland H., Fiers M., Dzierzon H., Cestaro A., Fontana P. The draft genome sequence of European pear (*Pyrus communis* L. “Bartlett”). PLoS ONE. 2014;9(4).
- Costa F., Stella S., Van de Weg W.E., Guerra W., Cecchinell M., Dallavia J., Koller B., Sansavini S. Role of the genes *Md-ACO1* and *Md-ACS1* in ethylene production and shelf life of apple (*Malus domestica* Borkh.). Euphytica. 2005;141:181-190.
- Costa F., Van de Weg W.E., Stella S. Map position and functional allelic diversity of *Md-Exp7*, a new putative expansin gene associated with fruit softening in apple (*Malus domestica* Borkh.) and pear (*Pyrus communis*). Tree Genet. Genomes. 2008;4:575-586.
- Dayton D.F., Williams E.B. Independent genes in *Malus* for resistance to *Venturia inaequalis*. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 1968;92: 89-94.
- Decourtye L. Etude de quelques caractères à contrôle génétique simple chez le pommier (*Malus* sp.) et le Poirier (*Pyrus communis*). Ann. Amel. Plantes. 1967;17:243-266.
- El-Sharkawy I., Jones B., Gentzbittel L., Lelièvre J.-M., Pech J.C., Latche A. Differential regulation of ACC synthase genes in cold-dependent and -independent ripening in pear fruit. Plant Cell Environ. 2004;27:1197-1210.
- Evans K.M., James C.M. Identification of SCAR markers linked to *Pl-w* moldew resistance in apple. Theor. Appl. Genet. 2003;106: 1178-1183.
- Gao M., Matsuta N., Murayama H., Toyomasu T., Mitsuhashi W., Dandekar A., Tao R., Nishimura K. Gene expression and ethylene production in transgenic pear (*Pyrus communis* cv. “La France”) with sense or antisense cDNA encoding ACC oxidase. Plant Sci. 2007; 173:32-42. DOI 10.1016/j.plantsci.2007.03.014.
- Gessler C., Patocchi A., Kellerhals M., Gianfranceschi L. Molecular marker applied to apple breeding and map-based cloning of resistance genes. IOBC/WPRS Bull. 1997;20:105-109.
- Gessler C., Pertot I. V_f scab resistance of *Malus*. Trees-Struct. Funct. 2012;26(1):95-108.
- Ikeda K., Ushijima K., Yamane H., Tao R., Hauck N.R., Sebott A.M., Iezzoni A. Linkage and physical distances between the S-haplotype S-RNase and SFB genes in sweet cherry. Sex. Plant Reprod. 2005;17(6):289-296.
- Jacob H.B. Breeding experiments of apple varieties with columnar growth and low chilling requirements. Acta Hort. 2010:159-164.
- Kachalkin M.V. Kolonny, kotorye plodonosyat [Columns that Bear Fruit]. Moscow, 2011.
- Karaaslan M., Hrazdina G. Characterization of an expansin gene and its ripening-specific promoter fragments from sour cherry (*Prunus cerasus* L.) cultivars. Acta Physiol. Plant. 2010;32:1073-1084. DOI 10.1007/s11738-010-0499-5.
- Khlestkina E.K. Molecular methods of the analysis of the structural and functional organization of genes and genomes in higher plants. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2011;15(4):757-767.
- Kichina V.V. Kolonovidnye yabloni [Columnar Apple Genotypes]. Moscow, VSTISP Publ., 2006.
- Knee M., Hatfield S.G.S. Benefits of ethylene removal during apple storage. Ann. Appl. Biol. 1981;98:157-165.

- Knigt R.L. Abstract bibliography of fruit breeding and genetics to 1960. *Malus* and *Pyrus*. Tech. Commun. Bur. Hort. Plant Crops, E. Malling. London, 1963.
- Knight R.L. Abstract bibliography of fruit breeding and genetics to 1965. *Prunus*. London: Eastern Press, 1969.
- Maliepaard C., Alston F.H., Van Arkel G., Brown L.M., Chevreau E., Dunemann F., Evans K.M., Gardiner S., Guilford P., Van Heusden A.W., Janse J., Laurens F., Lynn J.R., Manganaris A.G., Den Nijs A.P.M., Periam N., Rikkerink E., Roche P., Ryder C., Sansavini S., Schmidt H., Tartarini S., Verhaegh J.J., Vrielink-Van Ginkel M., King G.L. Aligning male and female linkage maps of apple (*Malus pumila* Mill.) using multiallelic markers. *Theor. Appl. Genet.* 1998;97:60-73.
- Michurin I.V. Sochineniya. I-IV. [Works. I-IV]. Moscow, 1948.
- Moriya S., Okada K., Haji T., Yamamoto T., Abe K. Fine mapping of Co, a gene controlling columnar growth habit located on apple (*Malus × domestica* Borkh.) linkage group 10. *Plant Breeding*. 2012;131(5): 641-647.
- Patocchi A., Walser M., Tartarini S., Broggin G., Gennari F., Sansavini S., Gessler C. Identification by genome scanning approach (GSA) of a microsatellite tightly associated to the apple scab resistance gene *V_m*. *Genome*. 2005;48:639-636.
- Patrascu B., Pamfil D., Sestras R., Botez C., Gaboreanu I., Bărbos A., Qin C., Rusu R., Bondrea I., Dîrle E. Marker assisted selection for response attack of *Venturia inaequalis* in different apple genotypes. *Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj*. 2006;34:121-132.
- Patzak J., Paprstein F., Henychova A. Identification of apple scab and powdery mildew resistance genes in Czech apple (*Malus × domestica*) genetic resources by PCR molecular markers. *Czech. J. Genet. Plant Breed.* 2011;47:156-165.
- Pierantoni L., Dondinia L., De Franceshia P., Musacchi S., Winkel B.S.J., Sansavini S. Mapping of an anthocyanin-regulating MYB transcription factor and its expression in red and green pear, *Prunus communis*. *Plant Physiol. Bioch.* 2010;48:1020-1026. DOI 10.1016/j.plaphy/2010/09/002.
- Sampson D.R., Cameron D.F. Inheritance of bronze foliage, extra petals and pendulous habit in ornamental crabapples. *Proc. Am. Soc. Hortic. Sci.* 1965;86:717-722.
- Savel'ev N.I. Geneticheskie osnovy selektsii yabloni [Genetic Basis of Apple Breeding]. Michurinsk, 1998.
- Savel'eva N.N. Biologicheskie i geneticheskie osobennosti yabloni i selektsiya immunnykh k parshe i kolonovidnykh sortov [Biological and Genetical Features of Apple and Breeding of Scab Immune and Columnar Varieties]. Michurinsk, 2016.
- Savel'eva N.N., Savel'eva I.N. Yablonya kolonovidnaya (biologiya, genetika, selektsiya) [Columnar Apple Tree (Biology, Genetics, Breeding)]. Michurinsk, 2012.
- Sedov E.N. Seleksiya i novye sorta yabloni [Breeding and New Apple Varieties]. Orel, 2011.
- Sunako T., Sakuraba W., Senda M., Akada S., Ishikawa R., Niizeki M., Harada T. An allele of the ripening-specific 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase gene (ACS1) in apple fruit with a long storage life. *Plant Physiol.* 1999;119:1297-1304.
- Tartarini S., Gianfranceschi L., Sansavini S. Development of reliable PCR markers for the selection of the *V_f* gene conferring scab resistance in apple. *Plant Breeding*. 1999;118:183-186.
- Tartarini S., Sansavini S., Vinatzer B., Gennari F., Domizi C. Efficiency of marker assisted selection (MAS) for the *V_f* scab resistance gene. *Acta Hortic.* 2000;538:549-552.
- Tobutt K.P. Breeding columnar apple varieties at East Malling. *Acta Hortic.* 1985;159:63-68.
- Tuz A.S., Yakovlev S.P. Grusha. Dostizheniya selektsii plodovykh kultur i vinograda [Pear. Achievements in the Breeding of Fruit Crops and Grapes]. Moscow, 1983:53-71.
- Ul'yanovskaya E.V. Novye metodologicheskie podkhody k sozdaniyu immunnykh vysokoustoychivyykh k parshe sortov yabloni [New methodological approaches to creating immune and highly scab-resistant apple varieties]. *Agro XXI = Arpo XXI*. 2011;1-3:16-18.
- Urbanovich O.Yu. Molekulyarnye metody identifikatsii i genotipirovaniya yabloni i grushi [Molecular Methods of Identification and Genotyping of Apple and Pear]. Minsk, Pravo i ekonomika, 2013.
- Velasco R., Zharkikh A., Affourtit J., Dhingra A., Cestaro A., Kalyanaraman A., Fontana P., Bhatnagar S.K., Troggio M., Pruss D., Salvi S., Pindo M., Baldi P., Castelletti S., Cavaiuolo M., Coppola G., Costa F., Cova V., Dal Ri A., Goremykin V., Komjanc M., Longhi S., Magnago P., Malacarne G., Malnoy M., Micheletti D., Moretto M., Perazzolli M., Si-Ammour A., Vezzulli S., Zini E., Eldredge G., Fitzgerald L.M., Gutin N., Lanchbury J., Macalma T., Mitchell J.T., Reid J., Wardell B., Kodira C., Chen Z., Desany B., Niaz F., Palmer M., Koepke T., Jiwan D., Schaeffer S., Krishnan V., Wu C., Chu V.T., King S.T., Vick J., Tao Q., Mraz A., Stormo A., Stormo K., Bogden R., Ederle D., Stella A., Vecchiatti A., Kater M.M., Masiero S., Lasserre P., Lespinasse Y., Allan A.C., Bus V., Chagné D., Crowhurst R.N., Gleave A.P., Lavezzo E., Fawcett J.A., Proost S., Rouzé P., Sterck L., Toppo S., Lazzari B., Hellens R.P., Durel C.E., Gutin A., Bumgarner R.E., Gardiner S.E., Skolnick M., Egholm M., Van de Peer Y., Salamini F., Viola R. The genome of the domesticated apple (*Malus domestica* Borkh.). *Nat. Genet.* 2010; 42(10):833-839.
- Vinatzer B., Patocchi A., Gianfranceschi L., Tartarini S., Zhang H.B., Gessler C., Sansavini S. Apple contains receptor-like genes homologous to the *Cladosporium fulvum* resistance gene family of tomato with a cluster of genes cosegregating with *V_f* apple scab resistance. *Mol. Plant-Microbe In.* 2001;14:508-515.
- Wang C., Tian Y., Buck E.J., Gardiner S.E., Dai H., Jia Y. Genetic mapping of PcDw determining pear dwarf trait. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 2011;136(1):48-53.
- Wolters P.J., Schouten H.J., Velasco R., Si-Ammour A., Baldi P. Evidence for regulation of columnar habit in apple by a putative 2OG-Fe(II) oxygenase. *New Phytol.* 2013;200:993-999.
- Xu Y., Crouch J.H. Marker-assisted selection in plant breeding: from publications to practice. *Crop Sci.* March-April. 2008;48: 391-407.
- Yakovlev S.P. Seleksiya i novye sorta grushi [Breeding and New Pear Varieties]. Moscow, Kolos Publ., 1992.
- Zhukov O.S., Kharitonova E.N. Seleksiya vishni [Cherry Breeding]. VASKHNIL; Moscow, Agropromizdat Publ., 1988.