Н.Г. Красова, доктор сельскохозяйственных наук А.В. Пикунова, кандидат биологических наук А.М. Галашева, кандидат сельскохозяйственных наук

Всероссийский научно-исследовательский институт селекции плодовых культур РФ, 302530, Орловская область, Орловский район, д. Жилина E-mail: krasovang@vniispk.ru

УДК: 634.11:575.167:632.4 DOI: 10.30850/vrsn/2020/6/49-54

# ОЦЕНКА ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА ГЕНОФОНДА ЯБЛОНИ ПО УСТОЙЧИВОСТИ К ПАРШЕ

Представлены результаты многолетнего изучения генофонда яблони ВНИИСПК по устойчивости к наиболее вредоносной болезни — парше (Venturia inaequalis (Ske). Выделены сорта с высокой полевой устойчивостью. Скрининг на наличие ДНК-маркеров, сцепленных с генами устойчивости, позволил обнаружить среди новых сортов селекции ВНИИСПК дигенные формы (Vf и Vm — Поэзия, Va1 и Vf — Свежесть, Vm и Va1 — Зарянка, Патриот, Соковинка), а также сорта источники генов Vh2 (Peкa) и Va1 (Антоновка краснобочка, Антоновка обыкновенная, Патриот, Орлик, Зарянка, Бессемянка мичуринская, Свежесть, Соковинка). Генотипирование подтвердило наличие гена Vm у сортов Зарянка, Орловим, Патриот, Соковинка, Чистотел, гена Vf у сортов Афродита, Веньяминовское, Жилинское, Здоровье, Имрус, Первоуральское, Поэзия, Рождественское, Свежесть, Солнышко, Строевское, Юбиляр. Больший интерес для практического использования представляют сорта яблони, объединяющие полигенную и моногенную устойчивость к парше — Имрус (Антоновка обыкновенная × OR18T13), Здоровье (Антоновка обыкновенная × OR48T47), Свежесть (Антоновка краснобочка × PR12T67). Привлечение в селекцию новых источников моногенной и высокой полигенной устойчивости позволит выводить сорта с длительной устойчивостью. Ключевые слова: яблоня, парша, устойчивость, генотипирование, ПЦР-анализ, генофонд.

N.G. Krasova, Grand PhD in Agricultural sciences
A.V. Pikunova, PhD in Biological sciences
A.M. Galasheva, PhD in Agricultural sciences
Russian Research Institute of Fruit Crop Breeding
RF, 302530, Orlovskaya oblast', Orlovskij rajon, d. Zhilina
E-mail: krasova@vniispk.ru

# ASSESSMENT OF INITIAL MATERIAL OF AN APPLE TREE GENE POOL TO SCAB RESISTANCE

Apple (Malus. Mill.) germplasm has been studied for resistance to scab (Venturia inaequalis (Ske.) in the Central Russia at VNIISPK (Russian Research institute for Fruit Crop Breeding) for many years. Apple varieties with high field resistance to scab have been identified. Variety screening for DNA markers linked to genes of resistance made it possible to find among the new varieties of VNIISPK breeding digenic ones (V<sub>f</sub> and V<sub>m</sub> – Poezia, Va1 and Vf – Svezhest, Vm and Va1 – Zarianka, Patriot and Sokovinka) as well as sources of Vh2 (Reka) and Va1 (Antonovka Krasnobochka, Antonovka Obyknovennaya, Patriot, Orlik, Zarianka, Bessemianka Michurinskaya, Svezhest and Sokovinka). The genotyping confirmed the Vm presence in Zarianka, Orlovim, Patriot, Sokovinka and Chistotel and the Vf presence in Afrodita, Veniaminovskoye, Zhilinskoye, Zdorovie, Imrus, Rozhdestvenskoye, Svezhest, Solnyshko, Stroevskoye and Yubilar. Apple varieties that combine polygenic and monogenic resistance to scab – Imrus, Zdorovie and Svezhest are of great interest for practical use. The involvement of new sources of resistance will allow developing varieties with long-term resistance to scab. Key words: apple, scab, resistance, genotyping, PCR analysis, gene pool.

Большой вред современным насаждениям яблони (*Malus domestica*) причиняют грибковые болезни, в том числе парша, поражающая плоды и листья, что значительно снижает урожайность и качество плодов. Возбудитель инфекции — гриб *Venturia inaequalis* 

(Cook). Наиболее радикальный способ борьбы с этой вредоносной болезнью — создание высокоустойчивых и иммунных сортов. [2, 5]

Широко в селекционных программах США, Канады, европейских стран используют сорта с олиго-

генным типом устойчивости к парше, контролируемым геном Vf(Rvi6) от клона M. Floribunda 821. [8] На основе источника гена Vf в многих странах (США, Россия, Канада, Англия, Бельгия, Бразилия, Германия, Голландия, Франция, Италия, Польша, Румыния, Чехия, Латвия) в результате 4...5 бекроссов создано свыше 250 иммунных к парше сортов. В последние годы появились сообщения о потере устойчивости к парше сортов с геном Vf, что связано с появлением новых вирулентных рас парши. [10, 11, 16, 19] Поэтому среди большого разнообразия сортов и видов яблони необходим поиск доноров новых генов устойчивости к парше для превентивной селекции на иммунитет.

Известно более 15 генов устойчивости к различным расам парши [10], обнаружены тесно сцепленные ДНК-маркеры и разработаны методики для маркер-вспомогательной селекции, как правило, требующие анализа одного внутригенного или двух фланкирующих маркеров. [21] ДНК-маркеры позволяют быстро обнаружить генотипы с несколькими генами устойчивости. Современные методы молекулярной биологии с применением ДНКмаркеров существенно расширили возможности селекции при подборе исходных форм для скрещивания и создания новых с заданными признаками. Во ВНИИСПК собрана большая коллекция сортов яблони различного географического и генетического происхождения. [1] Одно из основных направлений исследований - оценка генотипов по устойчивости к биотическим факторам среды, в том числе к самому вредоносному заболеванию ябло-

Цель данных исследований — выделение доноров и источников высокой полигенной и моногенной устойчивости к парше для использования в зоне умеренного климата при селекции иммунных сортов яблони, а также скрининг сортов на присутствие ДНК-маркеров генов устойчивости к парше в локусах Vfa4, Ch-Vf1, Hio7h02, Ch02B10, сцепленных с генами Vf, Vm, Va, Vh2 соответственно.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в помологических садах яблони ВНИИСПК на естественном инфекционном фоне по общепринятой методике сортоизучения и в лаборатории биохимической генетики с использованием полимеразной цепной реакцией (ПЦР) в 2000–2019 годах. Степень поражения плодов и листьев паршой оценивали с помощью количественной шкалы в баллах: 0 – нет пораженных листьев и плодов; 1 – очень слабое поражение мелкими единичными пятнами (без спороношения); 2 — слабое поражение до 10 % листьев мелкими пятнами, на плодах – немногочисленные пятна диаметром не более 1 см (спороношение слабое или умеренное); 3 – среднее поражение до 25 % листьев, на плодах -мелкие и крупные пятна парши диаметром более 1 см (спороношение умеренное); 4 -сильное поражение до 50 % листьев крупными пятнами с темным обильным спороношением, на плодах пятна многочисленные, крупные, с трещинами, занимают до 10...15 % поверхности плода; 5 — очень сильное поражение более 50 % листьев, пятна крупные, сливающиеся с темным спороношением гриба, на плодах — крупные, сливающиеся, опробковевшие пятна с глубокими растрескиваниями и спороношением.

ДНК яблони выделяли из молодых листьев СТАВ-методом (Diversity Arrays Technology P/L (DArT) www DiversityArrays.com). Последовательность праймеров и условия ПЦР описаны у Afunian и других ученых. [6, 20, 21] Разгонку ПЦРпродуктов амплификации с праймерами VFC проводили в 2 %-м агарозном геле. При анализе образцов в локусах Hio7h02 и Ch-Vf1 использовали метод разделения в 8...10 %-м денатурирующем полиакриламидном геле в камере VE-20 (Helicon, США) с последующим окрашиванием бромистым этидием. Размеры фрагментов определяли путем сравнения с маркером молекулярной массы 50 пар нуклеотидов (п.н.). (Диалат Лтд, Россия) или Gene Pak DNA LadderM-100. ПЦР-продукты некоторых сортов и гибридов яблони в локусе Ch-Vf1, а также все образцы по локусу Ch02b10 отсылали в фирму Синтол для разделения с помощью наиболее точного метода анализа полиморфизма микросателлитных локусов — фрагментного анализа на генетическом анализаторе ABI Prizm 3130xl (Applied Biosystems, USA). Выявляли интересующие фрагменты в микросателлитных локусах путем сравнения ПЦРпродуктов сортов с положительными контролями, у которых, по ранее опубликованным данным, эти аллели присутствуют. Так, наличие аллеля, сцепленного с Va1 геном в локусе CH-Vf1, определяли, сравнивая с размером меньшего аллеля сорта Антоновка обыкновенная, который идентичен Антоновке Шмидта. [10] Аллель, сцепленный с Vf геном в локусе CH-Vf1 на 20 п.н., больше сцепленного с Va1 геном и амплифицируется у *M.Floribunda* 821. [10] Наличие аллеля, сцепленного с Vm геном в локусе Hio7h02, находили по меньшей аллели формы 9-AR2T196 — дифференциатора гена *Vm*, а аллеля с Vh2 геном в локусе Ch02b10 — по меньшей аллели формы TSR34T15— дифференциатора гена Vh2. [21]

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Устойчивость к парше — сортовая особенность, но проявление ее в значительной степени связано с условиями внешней среды. Развитие возбудителя парши и поражение листьев и плодов зависит от наличия зимующей инфекции и метеоусловий вегетационного периода. Решающую роль в поражении паршой имеет температура воздуха, его относительная влажность, осадки, длительность их выпадения, туманы, росы в весенне-летний период. За последние 20 лет наиболее благоприятными для распространения парши были 2000—2003, 2005, 2006, 2014, 2015, 2016 годы.

Самый радикальный способ борьбы с болезнями — селекция на устойчивые сорта, результативность которой зависит от оценки и правильного подбора исходного материала. Многолетнее изучение генофонда яблони позволило выявить значительные различия по степени поражения сортов яблони паршой, распределить сорта и формы яблони по полевой устойчивости к болезни (высокоустойчивые, устойчивые, среднеустойчивые и

восприимчивые). Большинство сортов отнесены к группам восприимчивых и среднеустойчивых. За годы изучения сильное поражение паршой (группа восприимчивых) отмечено у сортов Ананасное, Вакster, Весна, Золотая осень, Кортланд, Линда, Мамутовское, Мантет, Мекинтош, Пепин шафранный, Пепинка литовская, Ренет бергамотный, Россошанское полосатое, Скрыжапель, Успех, Феймез, Шафранкитайка, Яндыковское и других с поражением до 4...5 баллов.

Среднеустойчивые сорта (степень поражения плодов и листьев 3 балла) — Анис алый и полосатый, Апорт Александра. Апорт розовый, Апрельское, Аркад зимний, Бабушкино, Бархатное, Бордовое, Боровинка, Волгарь, Волжское зимнее, Грушовка московская, Грушовка зимняя, Грушовка ревельская, Дачное, Джойс, Делишес, Джонаголд, Душистый леденец, Желтое ребристое, Жигулевское, Земляничное, Зимнее полосатое, Кальвиль белый летний, Конфетное, Коричное полосатое, Краса сада, Линда, Лобо, Мелба, Мечта, Овечья мордочка, Орлик, Осеннее полосатое, Оранжевое, Папировка, Первенец, Поповка, Превосходное розовое, Прогресс, Ренет воронежский, Ренет Мичурина, Славянка, Слоненок, Суворовец, Титовка, Ханикрисп, Хорошавка алая, Царский шип сладкий и др.

К устойчивым отнесены сорта с поражением на листьях в виде неспороносящих пятен и точек с поражением листьев и плодов в эпифитотийные годы не более 2,0 балла: Антоновка новая, Антоновка обыкновенная, Антоновка краснобочка, Бессемянка мичуринская, Белорусское малиновое, Белорусский синап, Бойкен, Голден Грайма, Десертное Исаева, Долго, Зоренька, Диана, Добрый крестьянин, Желтое наливное, Коричная-китайка, Коричное полосатое, Коробовка, Кутузовец, Малиновка желтая, Несравненное, Память Мичурина, Осенняя радость, Ренет Лансберга, Ренет Черненко, Черное дерево. От этих сортов произошли сорта с таким же уровнем устойчивости: Память Семакину (Уэлси × 11-24-28 - сеянец Голден Грайма), Конфетное (Папировка × Коробовка), Коричное новое (Коричное полосатое  $\times$  Уэлси).

В условиях средней зоны садоводства России проявили высокую устойчивость к парше (степень поражения 0...1,5 балла) сорта урало-сибирской и дальневосточной селекции: Амурское урожайное, Аленушка, Алпек, Алтайский голубок, Алтайское пурпуровое, Августовское дальневосточное, Дальневосточное раннее, Алтынай, Алтайское зимнее, Алтайская красавица, Алтайское юбилейное, Горноалтайское, Коммунарка, Красная горка, Нежное забайкальское и другие, как и в условиях Алтая по данным авторов сортов. Выделены по фенотипу сорта-источники и доноры высокой полигенной устойчивости к парше (с пораженгием плодов и листьев в эпифитотийные годы не более 1,0 балла):  $\Phi$ еникс, Стримка, а также из местных сортов народной селекции -Бель розовая, Вязниковка, Ренет золотой курский (Золотаревка), Склянка курская и полученные с их участием устойчивые сорта — Россошанское золотое (Ренет золотой курский – свободное опыление), Ренет украинский (Ренет золотой курский × Ренет Писгуда), Тамбовское (Склянка × Белый налив).

В результате скрининга сортов из коллекции ВНИИСПК на присутствие ДНК-маркеров генов устойчивости к парше у сортов *Антоновка обык*-

новенная, Антоновка краснобочка и Бессемянка мичуринская (Скрыжапель × Бессемянка комсинская), селекции И.В. Мичурина обнаружен аллель, сцепленный с геном Va1. С участием Антоновки создано более 80 сортов, в том числе с высокой полевой устойчивостью: Избранница (Антоновка обыкновенная х Бельфлер-китайка), Белорусское малиновое (Антоновка × Лавфам), Белорусский синап (Пепинка литовская  $\times$  Антоновка), Московское зимнее (Уэлси  $\times$ Антоновка), Память воину (Уэлси  $\times$  Антоновка обыкновенная). Использование в селекции сортов с полигенным иммунитетом к парше дает возможность получать устойчивые крупноплодные сорта, однако более надежный способ получения высокоустойчивых форм в сочетании полигенной устойчивости с моногенной. Результатами селекции подтверждена эффективность в применении исходных форм зарубежных сортов (2...4 поколение от клонов от Malus floribunda 821 (ген Vf) — OR18T13, OR48T47, PR12T67, BM 41497. 814, 1924, от M. pumila (ген V) – Река, Ремура. Производные от иммунных форм зарубежные сорта – Джонафри, Либерти, Макфри, Прима, Прайм, Редфри, Флорина и другие в условиях средней зоны садоводства России недостаточно зимостойки, что характерно для всех западно-европейских сортов, плоды их не вызревают из-за недостатка летнего тепла, но используются в селекции иммунных к парше и высокотоварных сортов. [3] Первый иммунный к парше сорт яблони в России – Имрус создан во ВНИИСПК (селекционеры Е.Н. Седов, В.В. Жданов). С помощью доноров олигогенной устойчивости к парше получены сорта яблони с геном И устойчивости к пяти расам парши: Афродита, Веньяминовское, Здоровье, Рождественское, Солнышко, Свежесть, Юбиляр и другие, которые могут применяться в дальнейшей селекции. [5] Скрининг этих сортов на присутствие ДНК-маркеров подтвердил наличие гена Vf (рис. 1, 2-я стр. обл.).

Высокую устойчивость к парше проявили молдавские сорта *Коремодет*, *Коремолда* и сорт уральской селекции *Первоуральское* (рис 2, 2-я стр. обл.).

В дальнейшем были созданы новые иммунные триплоидные (3n) сорта Александр Бойко, Вавиловское, Жилинское, Масловское, Праздничное, Спасское, Яблочный Спас с плодами высокого качества.

Высокую полевую устойчивость к парше (поражение не более 1,5 балла) проявили сорта, устойчивость которых контролируется геном  $V_m$ : Первинка, Зарянка, (происходящие от скрещивания Антоновки краснобочки с сеянцем SR 0523 (Вольф Ривер  $\times$  М. Atrosanquinea 804)) и сорта Орловим, Чистотел, (полученные от скрещивания Антоновки обыкновенной  $\times$  SR 0523). Для сортов с геном Vm характерно образование точечных некротических пятнышек без спороношения (реакция сверхчувствительности).

Скрининг сортов из коллекции ВНИИСПК на присутствие ДНК-маркеров генов *Vf, Vm, Va1, Vh2* устойчивости к парше в локусах Vfa4, Ch-Vf1, Hio7h02, Ch02B10 подтверждает наличие генов устойчивости, предполагаемых по родословным, так же он позволил обнаружить дигенные формы, лучше понять генетическую обусловленность устойчивости ряда сортов. В таблице представлены данные

о тестировании сортов из коллекции ВНИИСПК на присутствии ДНК-маркеров генов устойчивости к парше.

ДНК маркер гена Vm обнаружен у сортов Зарянка, Орловим, Патриот, Соковинка, Чистотел, Vf — Афродита, Веньяминовское, Жилинское, Здоровье, Имрус, Коремодет, Коремолда, Первоуральское, Поэзия, Рождественское, Свежесть, Солнышко, Строевское, Юбиляр, Va1 —Антоновка краснобочка, Антоновка Обыкновенная, Патриот, Поэзия, Орлик,

Зарянка, Бессемянка мичуринская, Свежесть, Соковинка (рис. 3, 2-я стр. обл.), Vh2 - Peka.

Аллель, сцепленный с теном Va1, обнаружен также у сортов селекции ВНИИСПК Зарянка, Патриот, Соковинка, Орлик, Свежесть. Устойчивые к парше сорта Зарянка, Патриот и Соковинка унаследовали данный аллель от Антоновки краснобочки, Орлик — от Бессемянки мичуринской. Сорт Орлик по данным изучения во ВНИИСПК на естественном инфекционном фоне — среднеустойчивый к парше.

Результаты скрининга сортов и форм из коллекции ВНИИСПК на присутствие ДНК-маркеров генов устойчивости к парше

Сорт	Оригинатор	Степень поражения паршой в эпифитотийные годы, балл	Наличие аллеля сцепленного с геном устойчивости (ген/локус)				
			Vm/Hi07h02	Vf/Vfa	Vf/ CH-Vf1	Va1/CH-Vf1	Vh2/Ch02h10
GMAL2473 (дифференциатор гена Vr2 (Rvi 15))	Получен от Andrea Patocchi						1
M.Floribunda 821 (дифференциатор гена Vfh (Rvi7))	То же				1	0	•
TSR34T15 (дифференциатор гена Vh2 (Rvi2))	-//-				•	·	1
Алтайская красавица	НИИС Сибири	1,0		0			•
Алтайское зимнее	То же	1,0		0			
Алтайское юбилейное	-//-	1,5		0			
Алтынай	-//-	0,5		0			
Антоновка краснобочка	Народная селекция	2,0		v	0	1	
Антоновка обыкновенная	То же	2,0		0	0	1	
Афродита	ВНИИСПК	0		1	Ū	•	
Бабушкино	Народная селекция	2,6		'	0	0	
Бессемянка мичуринская	Селекция И.В. Мичурина	2,0			0	1	
Веньяминовское	ВНИИСПК	0			1	0	
Жилинское 3х	То же	0		1		U	
Заветное	НИИС Сибири	2,6		0			
Зарянка	ВНИИСПК	1,5	1	0	0	1	
Здоровье	То же	0		1	1	0	
Имрус	-//-	0	0	1	1	0	
. У Коремодет	НИИ Плодоводства, Молдова	0		1		U	
Коремолда	То же	0		1			
Красная горка	НИИС Сибири	1,5		0			
, Орлик	внииспк	2,5		0	0	1	
Орловим	То же	1,5	1	U	0	0	
, Папировка	Народная селекция	2,6			0	0	
Папировка 4п	,	2,6			0	0	
Патриот	ВНИИСПК	1,5	1	0	0	1	
Первоуральское	Свердловская ССС	0		1	U	'	
Поэзия	ВНИИСПК	0	1	1	1	0	(
Река	JKI DresdenPillnitz, Германия	0		1	1	U	1
Рождественское	ВНИИСПК	0		1	1	0	1
Свежесть	То же	0		1	1	1	
Скрыжапель	Народная селекция	2,5		1	0	0	
Соковинка	ВНИИСПК	1,5	1	0	0	1	
Солнышко	То же	0	0	1	1	0	
Сочное	НИИС Сибири	1,5	-	0	'	U	
Строевское	ВНИИСПК	0		1			
Уэлси	США	1,8		I			,
Чистотел	ВНИИСПК	1,5	1				0
Юбиляр	То же	0		1			

Остальные перечисленные сорта, амплифицировавшие аллель, сцепленный с геном Va1, отнесены к устойчивым, так как присутствует ген Vm (Зарянка, Патриот, Соковинка), или иммунным — присутствует ген Vf (Свежесть).

Наибольший интерес для использования представляют сорта яблони, объединяющие полигенную и моногенную устойчивость к парше — Имрус (Антоновка обыкновенная  $\times$  OR18T13), 3доровье (Антоновка обыкновенная  $\times$  OR48T47), Cвежесть (Антоновка краснобочка  $\times$  PR12T67). Наличие двух генов — Vf и Va1 у сорта Cвежесть подтверждается генотипированием.

Актуальная задача – разработка и внедрение методов МВС на присутствие устойчивости, обусловленной геном Vr от Malus pumila. Однако современные зарубежные исследования ставят под сомнение моногенную природу устойчивости этого донора. У его потомков были выявлены, по крайней мере, два гена устойчивости к парше (Vh2, Vh4), локализованные на группе сцепления № 2 и разработаны ДНК-маркеры, сцепленные с ними. [9, 14] Например, сорт Регина, ранее известный как источник гена Vr (Fischer M and Fischer C., 2008), по данным других авторов (Flachowsky H., 2011) – донор генов Vh2 и Vh4, и в потомстве этого сорта проводится маркер-опосредованный отбор с применением ДНК-маркеров этих генов. [12, 13]

В результате генотипирования выделены сорта, имеющие маркеры нескольких генов: *Vf* и *Vm* — *Поэзия*, *Va1* и *Vf* — *Свежесть*, *Vm* и *Va1* — *Зарянка*, *Патриот*, *Соковинка*. О перспективности работы по созданию сортов яблони с долговременной устойчивостью путем объединения в одном генотипе нескольких генов устойчивости сообщали другие исследователи [11, 17], что согласуется с нашими данными. Генетическое разнообразие — основа ускоренного создания перспективных сортов яблони. [4] Поэтому необходим поиск доноров новых генов устойчивости к парше и превентивная селекция на иммунитет к парше сортов с долговременной устойчивостью яблони. [4, 7, 15, 18]

Выводы. Таким образом, в результате многолетнего изучения сортового разнообразия яблони по фенотипической оценке выделены сорта народной селекции с высокой полевой устойчивостью к парше, а также новые селекционные сорта Сибири, Урала и Центральной России. В связи с возможным появлением и распространением новых рас парши необходимо привлечение в селекцию новых источников моногенной и высокой полигенной устойчивости для получения иммунных к парше сортов яблони.

## СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

- 1. Красова, Н.Г. Сортовой фонд яблони и груши и его использование в селекции и производстве / Н.Г. Красова // Диссертация в виде научного доклада. М.: ВСТИСП. 1996. С. 1—48.
- Макаренко, С.А. Сорта яблони Горно-алтайской селекции в сортименте Сибири / С.А. Макаренко // Садоводство и виноградарство. 2017. № 6. С. 13—18. DOI: 10.18454/vstisp. 2017.6.8424.
- 3. Савельева, Н.Н. Биологические и генетические особенности яблони и селекция иммунных к парше и ко-

- лонновидных сортов / Н.Н. Савельева // Мичуринскнаукоград. — 2016.
- Седов, Е.Н. Селекция и новые сорта яблони / Е.Н. Седов // Орел: ВНИИСПК. 2011. 622 с.
- Седов, Е.Н. Инновации в изменении генома яблони новые перспективы в селекции / Е.Н. Седов, Г.А. Седышева, М.А. Макаркина и др.// Орел. ВНИИСПК. – 2015.
- Afunian, M.R. Linkage Vfa4 in Malus domestica and Malus floribunda with Vf resistanse to the apple scab pathogen Venturia inaequalis / M.R. Afunian, P.H. Goodwin, D.M. Hunter // Plant Pathology. – 2004. – № 53. – P. 461–467.
- 7. Benaouf, G. Genetics of the host-pathogen relationship between Venturia inaequalis races 6 and 7 and Malus species / G. Benaouf, L. Parisi // Phytopathology. 2000. № 90. P. 236—242.
- Brown, S.K. Genetic improvement of Apple: Breeding, Markers, Mapping and Diotechnology / S.K. Brown, K.E. Maloney // Apples: Botani, Production and Unes. – 2003. – P. 31–51.
- 9. Bus, V.G.M. The Vh8 locus of a new gene-for-gene interaction between Venturia inaequalis and the wild apple Malus sieversii is closely linked to the Vh2 locus in Malus pumila R12740–7A / V.G.M. Bus, F.N.D. Laurens, W.E. Van de Weg et al.// New Phytologist. 2005. №166. P. 1035–1049. doi:10.1111/j.1469-8137.2005.01395.x.
- 10. Bus, V.G.M. Revision of the Nomenclature of the Differential Host-Pathogen Interactions of Venturia inaequalisand Malus / V.G.M. Bus, E.H.A. Rikkerink, V. Caffier et al.// Annual Review Phytopathology. 2011. № 49. P. 391–413. DOI: 10.1371 / journal.pone.0053937.
- Fischer, C. Stability of scab resistance evaluation, Problems and Chances of Durability / Fischer M., Dierend W. // Eucarpia Fruit Breeding Section Newsletter. 2001. № 5. P. 11–12.
- Fischer, M. The Pillnitz Re-Series of apple cultivars Do they hold promise? 80 years of professional German fruit breeding / M. Fischer, C. Fischer // Erwerbs-Obstbau. 2008. 50. №. 2. P. 63–67.
- 13. Flachowsky, H. Application of a high-speed breeding technology to apple (Malus domestica) based on transgenic early flowering plants and marker-assisted selection / H. Flachowsky // New Phytologist. − 2011. − 192. − № 2. − P. 364–377.
- 14. Hemmat, M. Tagging and mapping scab resistance genes from R12740−7A apple / Hemmat M., Brown S.K., Weeden N.F. // J.Am.Soc. Hortic Horticulturae. Sci. − 2002. − № 127. − P. 365−70.
- Kazlouskaya, Z.A. Some results of apple breeding programme in Belarus / Z.A. Kazlouskaya, G.M. Murado, A.S. Ruabtsev // Acta Horticulturae. – 2000. – 538 (1). – P. 219–234.
- 16. Kazlouskaya, Z.A. Effectiveness of applying of different genetic origin initial material in scab-resistance selection / Z.A. Kazlouskaya, V.V. Vaseha, T.A. Hashenka, O.Yo. Urbanovich // Fruit-Growing. – 2009. – № 21. – P. 9–17.
- 17. Kellerhals, M. Selection efficiency in apple breeding // M. Kellerhals, M. Spuhler, B. Duffy et al. 2009. 814. P. 177–184.
- 18. Lespinasse, Y. European project: DARE-durable apple resistance in Europe (FAIR5 CT97-3898) durable resistance of apple to scab and powdery-mildew: one step more towards an environmental friendly orchard / Y. Lespinasse, C.E. Durel, F. Laurens et al.// Acta horticulturae. 2000. 538 (1). P. 197–200.

- Masny, S. Occurrence of Venturia inaequalis races in Poland able to overcome specific apple scab resistance genes / S. Masny // European Journal of Plant Pathology. 2017. № 147 (2). P. 313–323. https://doi.org./10.1007/s10658-016-1003.
- Patocchi, A. Identification by genome scanning approach (GSA) of a microsatellite tightly associated with the apple scab resistance gene Vm Genome / A. Patocchi, M. Walser, S. Tartarini et al. – 2005. – 48 (4). – P. 630–636.
- 21. Patocchi, A. Development and test of 21 multiplex PCRs composed of SSRs spanning most of the apple genome / A. Patocchi, F. Fernandez-Fernandez, K. Evans et al.// Tree Genetics @ Genomes. − 2009. − № 5. − P. 211−223. − http://doi:10.1007/s11295-008-0176-7.

#### LIST OF SOURCES

- Krasova, N.G. Sortovoj fond yabloni i grushi i ego ispol'zovanie v selekcii i proizvodstve / N.G. Krasova // Dissertaciya v vide nauchnogo doklada. – M.: VSTISP. – 1996. – S. 1–48.
- Makarenko, S.A. Sorta yabloni Gorno-altajskoj selekcii v sortimente Sibiri / S.A. Makarenko // Sadovodstvo i vinogradarstvo. – 2017. – № 6. – S. 13–18. DOI: 10.18454/vstisp. 2017.6.8424.
- 3. Savel'eva, N.N. Biologicheskie i geneticheskie osobennosti yabloni i selekciya immunnyh k parshe i kolonnovidnyh sortov / N.N. Savel'eva // Michurinsk-naukograd. 2016.
- Sedov, E.N. Selekciya i novye sorta yabloni / E.N. Sedov // Orel: VNIISPK. – 2011. – 622 s.
- Sedov, E.N. Innovacii v izmenenii genoma yabloni novye perspektivy v selekcii / E.N. Sedov, G.A. Sedysheva, M.A. Makarkina i dr.// Orel. VNIISPK. – 2015.
- 6. Afunian, M.R. Linkage Vfa4 in Malus domestica and Malus floribunda with Vf resistanse to the apple scab pathogen Venturia inaequalis / M.R. Afunian, P.H. Goodwin, D.M. Hunter // Plant Pathology. − 2004. − № 53. − R. 461−467.
- Benaouf, G. Genetics of the host-pathogen relationship between Venturia inaequalis races 6 and 7 and Malus species / G. Benaouf, L. Parisi // Phytopathology. – 2000. – № 90. – R. 236–242.
- 8. Brown, S.K. Genetic improvement of Apple: Breeding, Markers, Mapping and Diotechnology / S.K. Brown, K.E. Maloney // Apples: Botani, Production and Unes. 2003. R. 31–51.
- 9. Bus, V.G.M. The Vh8 locus of a new gene-for-gene interaction between Venturia inaequalis and the wild apple Malus sieversii is closely linked to the Vh2 locus in Malus pumila R12740–7A / V.G.M. Bus, F.N.D. Laurens, W.E. Van de Weg et al.// New Phytologist. −2005. − № 166. − P. 1035–1049. doi:10.1111/j.1469-8137.2005.01395.x.
- Bus, V.G.M. Revision of the Nomenclature of the Differential Host—Pathogen Interactions of Venturia inaequali-

- sand Malus / V.G.M. Bus, E.H.A. Rikkerink, V. Caffier et al.// Annual Review Phytopathology. 2011. № 49. P. 391—413. DOI: 10.1371 / journal.pone.0053937.
- Fischer, C. Stability of scab resistance evaluation, Problems and Chances of Durability / Fischer M., Dierend W. // Eucarpia Fruit Breeding Section Newsletter. 2001. № 5. P. 11–12.
- 12. Fischer, M. The Pillnitz Re-Series of apple cultivars Do they hold promise? 80 years of professional German fruit breeding / M. Fischer, C. Fischer // Erwerbs-Obstbau. 2008. 50. № 2. R. 63—67.
- 13. Flachowsky, H. Application of a high-speed breeding technology to apple (Malus domestica) based on transgenic early flowering plants and marker-assisted selection / H. Flachowsky // New Phytologist. 2011. 192. № 2. R. 364–377.
- 14. Hemmat, M. Tagging and mapping scab resistance genes from R12740−7A apple / Hemmat M., Brown S.K., Weeden N.F. // J.Am. Soc. Hortic Horticulturae. Sci. 2002. № 127. R. 365–70.
- Kazlouskaya, Z.A. Some results of apple breeding programme in Belarus / Z.A. Kazlouskaya, G.M. Murado,
   A.S. Ruabtsev // Acta Horticulturae. 2000. 538 (1). –
   R. 219–234.
- 16. Kazlouskaya, Z.A. Effectiveness of applying of different genetic origin initial material in scab-resistance selection / Z.A. Kazlouskaya, V.V. Vaseha, T.A. Hashenka, O.Yo. Urbanovich // Fruit-Growing. – 2009. – № 21. – R. 9–17.
- Kellerhals, M. Selection efficiency in apple breeding // M. Kellerhals, M. Spuhler, B. Duffy et al. – 2009. – 814. – P. 177–184
- 18. Lespinasse, Y. European project: DARE-durable apple resistance in Europe (FAIR5 CT97-3898) durable resistance of apple to scab and powdery-mildew: one step more towards an environmental friendly orchard / Y. Lespinasse, C.E. Durel, F. Laurens et al.// Acta horticulturae. 2000. 538 (1). P. 197–200.
- Masny, S. Occurrence of Venturia inaequalis races in Poland able to overcome specific apple scab resistance genes / S. Masny // European Journal of Plant Pathology. 2017. № 147 (2). P. 313–323. https://doi.org./10.1007/s10658-016-1003.
- Patocchi, A. Identification by genome scanning approach (GSA) of a microsatellite tightly associated with the apple scab resistance gene Vm Genome / A. Patocchi, M. Walser, S. Tartarini et al. – 2005. – 48 (4). – P. 630–636.
- 21. Patocchi, A. Development and test of 21 multiplex PCRs composed of SSRs spanning most of the apple genome / A. Patocchi, F. Fernandez-Fernandez, K. Evans et al.// Tree Genetics @ Genomes. − 2009. − № 5. − P. 211− 223. − http://doi:10.1007/s11295-008-0176-7.