

На правах рукописи

САВЕЛЬЕВА
Наталья Николаевна

**ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ ИСХОДНЫХ ФОРМ ЯБЛОНИ
ДЛЯ СОЗДАНИЯ УСТОЙЧИВЫХ К ПАРШЕ И ИНТЕНСИВНЫХ
КОЛОННОВИДНЫХ СОРТОВ**

06.01.05 – селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени
доктора биологических наук

Рамонь – 2015

Работа выполнена в ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и селекции плодовых растений имени И.В. Мичурина»

Официальные оппоненты: Кудрявцев Александр Михайлович,
доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Институт общей генетики им.Н.И. Вавилова», заместитель директора по научной работе, лаборатория генетики растений, заведующий лабораторией

Шоферистов Евгений Петрович,
доктор биологических наук, Государственное учреждение Никитский ботанический сад, лаборатория южных плодовых культур, главный научный сотрудник

Сорокопудов Владимир Николаевич,
доктор сельскохозяйственных наук, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский селекционно-технологический институт садоводства и питомниководства», отдел генетики и селекции плодовых и ягодных культур, ведущий научный сотрудник, профессор

Ведущая организация **Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт селекции плодовых культур»**

Защита состоится «16» октября 2015 года в 10-00 часов на заседании диссертационного совета Д 006.065.01 при Федеральном государственном бюджетном научном учреждении «Всероссийский научно-исследовательский институт сахарной свеклы и сахара им. А.Л. Мазлумова» по адресу: 396030, Воронежская область, Рамонский район, п. ВНИИСС, д. 86; телефон/факс (47340) 5-33-26;
E-mail: dissovetvniiss@mail.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в научной библиотеке ФГБНУ «ВНИИСС им. А.Л. Мазлумова» и на сайте www.gnuvniiss.narod.ru

Диссертация и автореферат размещены на сайтах ВАК РФ www.vak2.ed.gov.ru «15» июля 2015 г. и ФГБНУ «ВНИИСС им. А.Л. Мазлумова» www.gnuvniiss.narod.ru «13» июля 2015 г.

Автореферат разослан «_____» _____ 2015 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета,
доктор сельскохозяйственных наук

Минакова
Ольга Александровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследований. Яблоня является одной из наиболее распространенных плодовых культур, под которой в мире занято 5,2 млн. га и в 2013 году было произведено около 80 млн. т плодов при средней урожайности 15,5 т/га. При этом в России площадь плодоносящих насаждений яблони составляет 186,3 тыс. га и в 2013 году валовое производство – 1,6 млн. т при урожайности 8,4 т/га (www.fao.org), причем более 77% плодов производится в хозяйствах населения. Около 80% из потребляемых россиянами яблок приходится на импортную продукцию (Мищенко, 2010).

Одним из путей повышения продуктивности насаждений яблони является создание новых сортов и быстрое их освоение в производстве. Новые сорта должны иметь преимущества перед существующими аналогами по продуктивности, устойчивости к абиотическим и биотическим стрессорам, качеству плодов, отличаться новизной, конкурентоспособностью и быстрой окупаемостью (Кичина, 1988; Седов, 2011; Савельева, 2014).

В условиях средней полосы России приоритетной задачей является создание сортов яблони с генетической устойчивостью к наиболее вредоносному заболеванию – парше, которой в 2012 году в Центральном Федеральном Округе было поражено 20,1 тыс. га насаждений. Возделывание таких сортов позволит снизить пестицидную нагрузку, энергозатраты, улучшить экологическую обстановку и получить экологически безопасную продукцию для потребления в свежем виде и получения продуктов здорового питания, в том числе на основе органического производства (Савельева, 2008, 2014; Говорова, Живых, 2013). В Швейцарии на базе иммунных к парше сортов производится около 40% органической продукции (Gessler, Pertot, 2012). Для закладки суперинтенсивных, особенно сырьевых, садов заслуживают внимания колонновидные сорта (Кичина, 2006; Jacob, 2010; Zhu et al., 2010; Савельева и др., 2012; Седов и др., 2013, 2014).

Успешное решение селекционных задач по совершенствованию сортимента неразрывно связано с комплексной оценкой биологического и генетического потенциала исходных форм яблони по важнейшим селекционно значимым признакам, углублением генетических исследований, выделением доноров, совершенствованием методов селекции, базирующихся на знании закономерностей наследования качественных и количественных признаков, характера взаимодействия генов, комбинационной способности родительских форм, в том числе на основе ДНК-технологий.

Решение этих научных проблем имеет актуальное значение и позволит ускорить и повысить эффективность селекционного процесса, а также создать новое поколение генисточников и доноров, высокопродуктивных коммерческих сортов с высоким уровнем устойчивости к абиотическим и биотическим стрессорам. Актуальность научного направления также подтверждается включением его в Государственные научно-технические программы (№ 01.9.80006535 и № 15070.68270011 2196.001.6), а также «Программу фундаментальных научных исследований государственных академий наук до 2020 года».

Цель и задачи исследований. Разработка методологии комплексной оценки и использования генетического потенциала исходных форм яблони на основе молекулярно-генетических методов, закономерностей наследования, комбинации-

онной способности селекционно значимых признаков для создания устойчивых к парше и интенсивных колонновидных сортов.

Задачи исследований:

- изучить генетический потенциал устойчивости дикорастущих видов, разновидностей и сортов яблони разного эколого-генетического происхождения к абиотическим и биотическим стрессорам и выделить генисточники для селекционного использования с максимальной выраженностью компонентов зимостойкости, солевыносливости, жаро- и засухоустойчивости, устойчивости к парше;

- провести генетико-селекционную оценку исходных форм и гибридных сеянцев по важнейшим компонентам зимостойкости (максимальная морозостойкость, способность сохранять устойчивость к низким температурам в период оттепели и при повторной закалке после оттепели), установить характер взаимодействия генов, комбинационную способность родительских пар и выделить ценные гендоноры для селекции;

- выявить закономерности наследования устойчивости к парше и мучнистой росе в потомствах родительских пар с колонновидным габитусом роста и различными типами устойчивости;

- изучить особенности наследования колонновидного габитуса роста в потомствах новых колонновидных сортов;

- на основе молекулярно-генетического анализа исходных форм и гибридных сеянцев выявить генотипы с детерминированной устойчивостью к парше по гену V_f , в том числе с доминантным гомозиготным генотипом;

- провести молекулярно-генетическое тестирование колонновидных родительских форм и гибридных сеянцев с целью выделения генотипов, несущих целевые аллели гена Co и надежных ДНК-маркеров для скрининга колонновидных сеянцев;

- изучить генетический полиморфизм дикорастущих видов и сортов яблони по аллелям генов, вовлеченных в контроль биосинтеза этилена ($Md-ACS1$ и $Md-ACO1$) и экспансина ($MD-Exp7$) в плодах, определяющих их длительную лежкость и твердость мякоти;

- на основе генетико-селекционных исследований создать новые высокопродуктивные устойчивые к парше и интенсивные колонновидные сорта яблони с высоким уровнем устойчивости к абиотическим и биотическим стрессорам и провести оценку их экономической эффективности

Научная новизна. Разработана методология комплексной оценки генетического потенциала исходных форм и скрининга потомств яблони на основе молекулярно-генетических методов, закономерностей наследования, характера взаимодействия генов, комбинационной способности селекционно значимых признаков.

Выявлен потенциал видов и разновидностей рода *Malus* Mill, сортов уралосибирской, дальневосточной, народной, отечественной и зарубежной селекции, в том числе иммунных к парше и колонновидных по комплексной устойчивости к низким и резким перепадам температуры, жаро- и засухоустойчивости, солевыносливости.

Установлены закономерности наследования и впервые определены эффекты общей и специфической комбинационной способности, характера взаимодействия генов по устойчивости к биотическим и абиотическим стрессорам в потомствах иммунных к парше и колонновидных родительских пар.

На основе молекулярно-генетического анализа исходных форм и гибридных семян выделены генотипы несущие целевые аллели генов моногенной устойчивости к парше, в том числе с доминантным гомозиготным генотипом (V_fV_f), 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.

Обоснована эффективность использования ДНК-маркеров с праймерами 29f1 и jwlr, амплифицирующие фрагмент 5'CR размером 586 п.н. в селекции яблони на колонновидность. Впервые объединены в одном генотипе гены колонновидного габитуса роста (*Co*) и моногенной устойчивости к парше (V_f) в гомозиготном доминантном состоянии.

Теоретическая и практическая значимость. Теоретическая значимость исследований состоит в получении новых знаний в области генетического потенциала исходных форм яблони по важнейшим признакам, их генетического разнообразия и генотипической структуры. Установлены закономерности наследования важнейших селекционно значимых качественных и количественных признаков, особенности генотипической взаимосвязи между ними, а также характер взаимодействия генов и комбинационная способность родительских форм. С использованием метода ДНК-маркирования расширены и углублены научные представления о генетическом полиморфизме исходного материала и разнообразии генов, контролирующих селекционно значимые признаки (устойчивость к парше, колонновидность, биосинтез этилена и экспансина в плодах). На основе выявленных закономерностей наследования признаков и ДНК-маркирования разработаны методы подбора родительских пар и отбора ценных генотипов с учетом их генетических особенностей и генотипической структуры. Для селекционного использования выделены и созданы новые генисточки и доноры ценных признаков, которые позволят значительно повысить эффективность селекционного процесса.

На основе генетико-селекционных исследований создано (в соавторстве) 5 высокопродуктивных иммунных к парше (Академик Казаков, Благовест, Вымпел, Флагман, Фрегат) и 5 колонновидных сортов яблони (Гейзер, Готика, Каскад, Стела, Стрела), внесенных в Госреестр селекционных достижений, допущенных к использованию на которые выдано 5 авторских свидетельств и 5 патентов. Новые сорта характеризуются высокой экономической эффективностью и переданы для дальнейшего селекционного использования, изучения и освоения в ряд Федеральных государственных бюджетных научных учреждений: ВНИИР им. Н.И. Вавилова (Санкт-Петербург), ВНИИЦиСК (Сочи), СКЗНИИСиВ (Краснодар), ЮУНИИСК (Челябинск), ДОС ВИР (Владивосток), ФГБОУ ВО Мичуринский ГАУ и специализированные садоводческие предприятия. В экспериментальном хозяйстве ФГБНУ ВНИИГиСПР им.И.В. Мичурина заложены сады на площади 6 га колонновидными и 45 га иммунными к парше сортами.

В специализированном садоводческом предприятии ОАО «Дубовое» Петровского района, Тамбовской области в 2012 году на площади 11,3 га заложен интенсивный сад иммунными к парше сортами яблони Благовест, Вымпел, Былина, Флагман.

Методология и методы исследований. Методологической основой диссертационной работы послужили теоретико-экспериментальные методы исследования в области частной генетики, молекулярно-генетического анализа и селекции

плодовых культур. В экспериментальных исследованиях опирались на методы наблюдения, гибридологический анализ, моделирования стрессовых факторов и сравнения полученных данных с использованием генетико-статистических методов.

Положения, выносимые на защиту:

1. Генетический потенциал устойчивости дикорастущих видов и разновидностей рода *Malus* Mill. и сортов различного эколого-генетического происхождения по устойчивости к абиотическим и биотическим стрессорам (компонентам зимостойкости, солевыносливости, жаро- и засухоустойчивости, устойчивости к парше).

2. Закономерности наследования важнейших селекционно-значимых признаков (максимальная морозостойкость, способность сохранять устойчивость к резким перепадам температуры в период оттепели и при повторной закалке после оттепели, устойчивость к парше, мучнистой росе, колонновидный габитус роста), методы подбора родительских пар и отбора ценных генотипов на основе ДНК-маркирования, характера взаимодействия генов, генотипической структуры и комбинационной способности исходных форм.

3. Генетический полиморфизм и генотипическая структура исходного материала по генам, контролирующим селекционно значимые признаки (устойчивость к парше – ген V_f ; колонновидный габитус роста – ген Co , биосинтез этилена – гены *Md-ACS1*, *Md-ACO1* и экспансина – *MD-Exp7* в плодах, определяющих их длительную лежкость и твердость мякоти).

4. Генисточники и доноры важнейших селекционно значимых признаков для селекционного использования; новые иммунные к парше и колонновидные сорта яблони с высокой экономической эффективностью для освоения в производстве.

Степень достоверности и апробация результатов. Обоснованность научных положений, достоверность результатов исследований вытекает непосредственно из экспериментальных данных, полученных на сертифицированном оборудовании и подтверждены их статистической обработкой с использованием современных методов и программного обеспечения. Они воспроизводимы и согласуются с опубликованными данными, полученными на других культурах.

Результаты исследований прошли апробацию на 26 международных (Барнаул, 2008; Краснодар, 2008; Самохваловичи, 2008, 2011; Орел, 2009, 2010, 2012, 2013; Москва, 2010, 2011, 2012, 2013, 2014; Мичуринск, 2010; Санкт-Петербург, 2012, 2014; Воронеж, 2013, 2014; Сочи, 2014; Челябинск, 2015; Варшава, 2011; Вена, 2014; Нью-Йорк, 2015; Прага, 2015; Шеффилд, 2015; Штуттгард, 2015) и 12 всероссийских и региональных научных конференциях, симпозиумах, форумах (Москва, 2007, 2008; Орел, 2008; Пенза, 2008; Мичуринск, 2009, 2010, 2011; Краснодар, 2009, 2013; Бердск, 2010; Самара, 2011; Казань, 2012).

Публикации материалов исследований. По материалам диссертации опубликовано 84 научные работы, в том числе: 2 монографии, 1 книга, 2 каталога (в соавторстве), 1 методика, 30 статей в журналах, рекомендуемых ВАК РФ.

Получено 5 авторских свидетельств и 5 патентов (в соавторстве) на новые иммунные к парше и колонновидные сорта яблони.

Объем и структура диссертации.

Диссертационная работа изложена на 350 страницах, состоит из введения, 6 глав, заключения, рекомендаций для селекции и производства, содержит 56 таблиц, 28 рисунков и 20 приложений. Список литературы включает 522 источника, из них 167 иностранных.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во введении обосновывается актуальность темы исследования, приводится степень ее разработанности, определяются цели и задачи, методология и методы исследования, а также научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы, формулируются основные положения, выносимые на защиту, степень достоверности и апробация результатов и рекомендации по их использованию.

Глава 1. Обзор литературы

Рассматриваются биологические и генетические особенности яблони, генетический контроль устойчивости к парше, колонновидности, приводятся идентифицированные гены. Анализируются достижения и перспективы совершенствования сортимента яблони, а также использования ДНК-маркеров в селекции.

Глава 2. Материал, методы и условия проведения исследований

Работа выполнена в ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и селекции плодовых растений имени И.В. Мичурина» в 2004-2015 гг.

Материалом для исследований служили 70 видов и разновидностей рода *Malus* Mill., 235 сортов яблони урало-сибирской, дальневосточной, народной, отечественной и зарубежной селекции, а также 30,0 тыс. штук гибридных семян, полученных от опыления 169,6 тыс. цветков.

Изучение потенциала устойчивости исходных форм и гибридных семян по II, III и IV компонентам зимостойкости проводили в соответствии с методическими рекомендациями М.М. Тюриной, Г.А. Гоголевой (1978) с некоторыми модификациями.

Солевыносливость, жаро- и засухоустойчивость исходных форм оценивали согласно методических рекомендаций Г.Н. Еремеева и др. (1966), Г.В. Удовенко и др. (1976, 1988), В.Г. Леонченко и др. (2002).

При изучении устойчивости к парше, мучнистой росе, колонновидности и других селекционно значимых признаков руководствовались «Программой и методикой селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур. – Орел, 1995».

Для идентификации генов устойчивости к парше использовали маркеры VfC, AL07-SCAR, AM19-SCAR; колонновидного габитуса роста – C18470-25831, Mdo.chr10.12, Co04R12, 29f1 и jwlr; биосинтеза этилена и экспансина в плодах – Md-ACS1, Md-ACO1, MD-Exp7.

Исследования по молекулярно-генетическому анализу проводились совместно с сотрудниками лаборатории «ДНК-технологий и маркер-опосредованной селекции» А.С. Лыжиным и И.Н. Шамшиным (Савельева, Шамшин, 2014; Савельева, Шамшин, Лыжин, 2014; Савельева, Лыжин, Шамшин, 2014).

Экстрагирование геномной ДНК для выявления носителей генов ценных признаков у исходных форм и гибридных семян яблони проводили из молодых листьев согласно протоколам Puchoa (Puchoa, 2004) и Diversity Arrays Technology P/L (DArT) (www.DiversityArrays.com) с модификациями, адаптированными для работы с растительным материалом с высоким содержанием полифенольных соединений.

Аmplификацию проводили в режимах, рекомендованных авторами праймеров (Tartarini et al., 1999; Afunian et al., 2004; Costa et al., 2005; Tian et al., 2005; Costa et al., 2008; Bai et al., 2012; Moriya et al., 2012; Baldi et al., 2013).

Климат юго-западной окраины г. Мичуринска Тамбовской области, где расположены экспериментальные насаждения, умеренно-континентальный с относительно холодной зимой и достаточно теплым летом.

В период проведения исследований погодные условия характеризовались значительным разнообразием, особенно резкими перепадами температуры в зимне-весенний период.

Абсолютный минимум температуры воздуха в зиму 2005/2006 года достигал $-37,8^{\circ}\text{C}$. За последние 11 лет число дней с оттепелями в январе-феврале превышало многолетние данные в 2,2-2,5 раза, в марте – в 2,3 раза, а максимум среднесуточной температуры ($+4,7^{\circ}\text{C}$) отмечен в 2014 году.

Крайне неблагоприятные засушливые погодные условия сложились в 2010 и 2014 годах, когда за вегетационный период выпало всего 115,2 и 161,5 мм осадков, что соответственно составило 40,0 и 56,1% от средних многолетних норм.

Погодные аномалии сказались на снижении устойчивости яблони к неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам, а также продуктивности насаждений.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Глава 3. Потенциал устойчивости исходных форм яблони к абиотическим и биотическим стрессорам, генисточники для селекционного использования

3.1. Устойчивость к низким температурам в различные периоды зимовки

Низкотемпературный стресс, которому в зимний период подвержена яблоня на большей части территории России, является одним из факторов, снижающих продуктивность и долговечность насаждений (Мичурин, 1932; Туманов, 1940; Лисавенко, 1967; Седов, 1973; Тюрина, Гоголева, 1976; Кичина, 1999; Савельев, 2010).

В результате проведенных исследований установлено, что среди дикорастущих видов яблони высоким уровнем устойчивости по II компоненту зимостойкости характеризуются *M. baccata* 14207, *M. pallasiana*, *M. sachalinensis* 25951, *M. cerasifera* v. *aurantiaca*, *M. prunifolia* 2430, которые способны без повреждений тканей камбия, древесины и почек выдерживать в середине зимовки морозы в -40°C (рис. 1). Однако эти виды недостаточно устойчивы по III и IV компонентам зимостойкости. Относительно высокой способностью сохранять морозостойкое состояние при резких перепадах температуры в период оттепели обладают яблоня маньчжурская (*M. mandshurica* 41277) и вишнеплодная (*M. cerasifera* v. *aurantiaca*) с незначительными обратимыми повреждениями тканей коры, камбия, древесины (до 1 балла) и почек до 2,5 баллов (рис. 2). Высокий потенциал устойчивости к низким температурам (-35°C) при повторной закалке после оттепели в $+3^{\circ}\text{C}$ имеют виды *M. baccata* v. *coerulescens* 2333, *M. sachalinensis* 85, а также *M. sylvestris* 41639.

Низкой устойчивостью по II, III и IV компонентам зимостойкости характеризуются виды из серии Зибольда (*Sieboldinae* Rehd.) (рис. 1, 2), яблони Недзвецкого (*M. niedzwetzkyana*), Кашмирская (*M. caspiensis*), туркменов (*M. turkmenorum*), пурпуровая (*M. purpurea*), замечательная (*M. spectabilis*), из серии настоящие яблони (*Eumalus* Zab.), а также яблони флорентийская (*M. florentina*), сиккимская (*M. sikkimensis*), из секции эриолобус (*Eriolobus* Schneid) и доциниопсис (*Docyniopsis* Schneid / Langenf.).

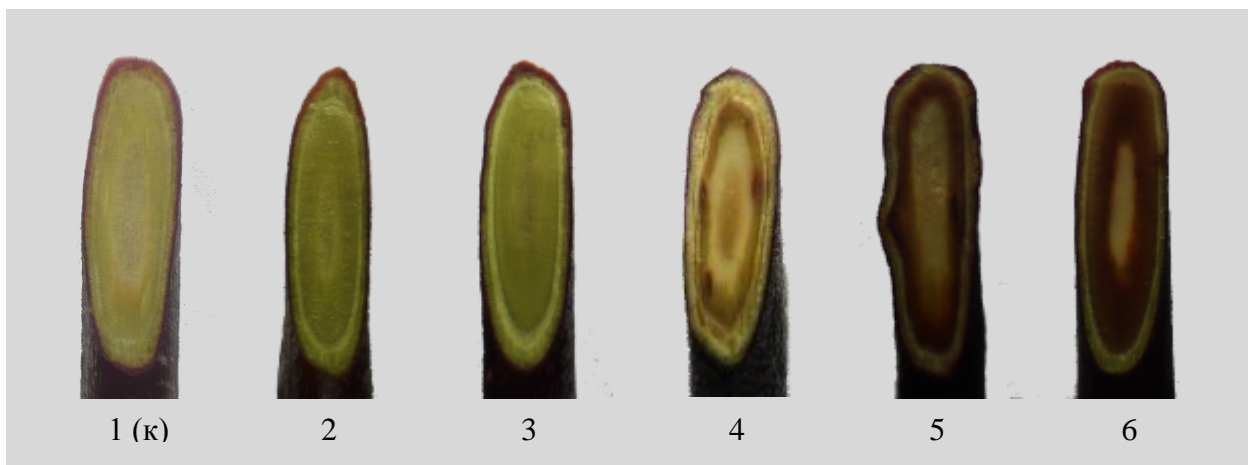


Рис. 1. Степень подмерзания дикорастущих видов и разновидностей яблони в середине зимы при -40°C :

1 – Антоновка обыкновенная (контроль); 2 – *M. baccata* 14207; 3 – *M. cerasifera* v. *aurantiaca*; 4 – *M. caspiensis* 14642; 5 – *M. floribunda*; 6 – *M. zumi*

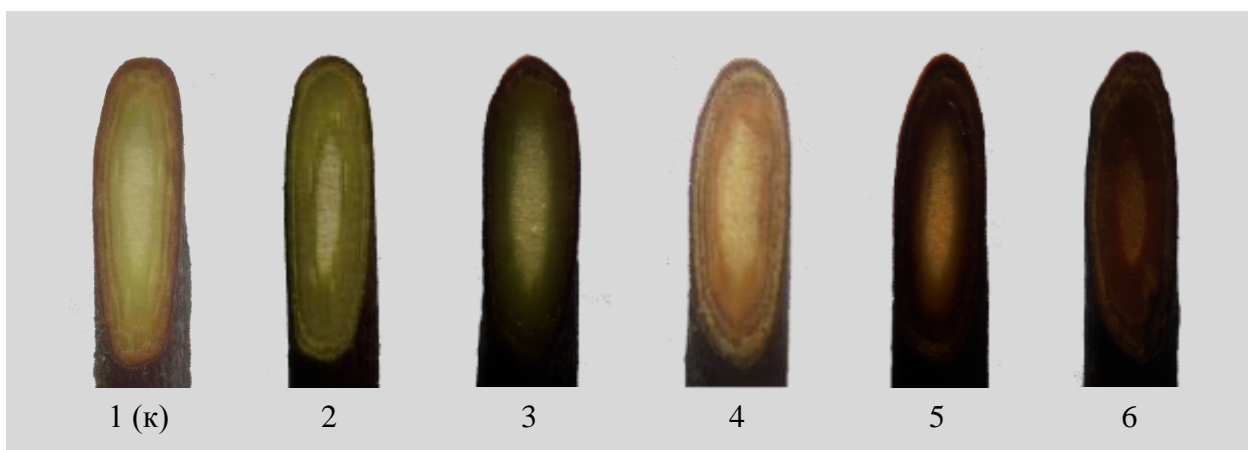


Рис. 2. Степень подмерзания дикорастущих видов и разновидностей яблони при -28°C после оттепели в $+3^{\circ}\text{C}$:

1 – Антоновка обыкновенная (контроль); 2 – *M. cerasifera* v. *aurantiaca*; 3 – *M. mandshurica* 41277; 4 – *M. sieversii* 29493; 5 – *M. coronaria*; 6 – *M. floribunda*

Сорта урало-сибирской, дальневосточной и народной селекции Алтайское багряное, Амурское урожайное, Грушовка восточная, Абориген, Боганенок, Алтайское нарядное, Краса степи, Терентьевка, Коричное полосатое, сеянец Титовки сочетают с своим генотипе высокие уровни устойчивости по II и IV компонентам зимостойкости, а Налив амурский, Алые паруса, Павлуша, Степное, Тонконожка, Слава Приморья – только по II компоненту.

Из сортов этой группы наибольшим потенциалом устойчивости к низким температурам по II, III и IV компонентам зимостойкости обладает Красная гроздь селекции Новосибирской зональной плодово-ягодной опытной станции, которая выдерживает без повреждений -40°C в середине зимовки, -35°C при повторной заморозке после оттепели, -28°C в период оттепели в $+3^{\circ}\text{C}$ (с обратимыми повреждениями почек до 2,1 балла).

Сорта Китайка золотая ранняя, Папировка, Аркад сахарный наиболее устойчивы к резким перепадам температуры (-28°C) в период оттепели в $+3^{\circ}\text{C}$, однако

им недостает устойчивости по II и IV компонентам зимостойкости. Сорты народной селекции Мирончик, Бабушкино, Антоновка краснобочка по уровню максимальной морозостойкости несколько уступают Коричному полосатому и Терентьевке, но превосходят их по III компоненту зимостойкости. Сорты Багратион, Бирская грушовка, Башкирский красавец, Зоренька, Рижский голубок обладают высокой способностью сохранять морозостойкость при повторной закалке после оттепели, но недостаточно устойчивы по II и III компонентам зимостойкости. Аналогичная закономерность характерна и для отечественных сортов Орлик, Бессемянка мичуринская, Звездочка, Титовка, а также сортов с моногенной устойчивостью к парше Фрегат, Орловим, Кандиль орловский, Болотовское, Строевское, Дарунак.

Для зарубежных сортов с полигенной (Бреберн, Лигол, Гринсливз, Голден спайр, Гала, Делишес Марии, Фуджи, Голден Делишес, Старк спур Голден Делишес) и моногенной (Прайм, Дьямант, Либерти, Скифское золото, Ренора, Ванда, Фридом, Галарина, Уильямс прайд, Интерпрайз, Редфри, Голдраш) устойчивостью к парше, понижения температуры в середине зимовки до -40°C , -28°C в период оттепели в $+3^{\circ}\text{C}$ (рис. 3, 4) и -35°C при повторной закалке после оттепели являются летальными. Такие стрессовые воздействия в период перезимовки губительны и для отечественных иммунных к парше сортов и форм Красный янтарь, Виола, Василиса, Сочи 80/6.

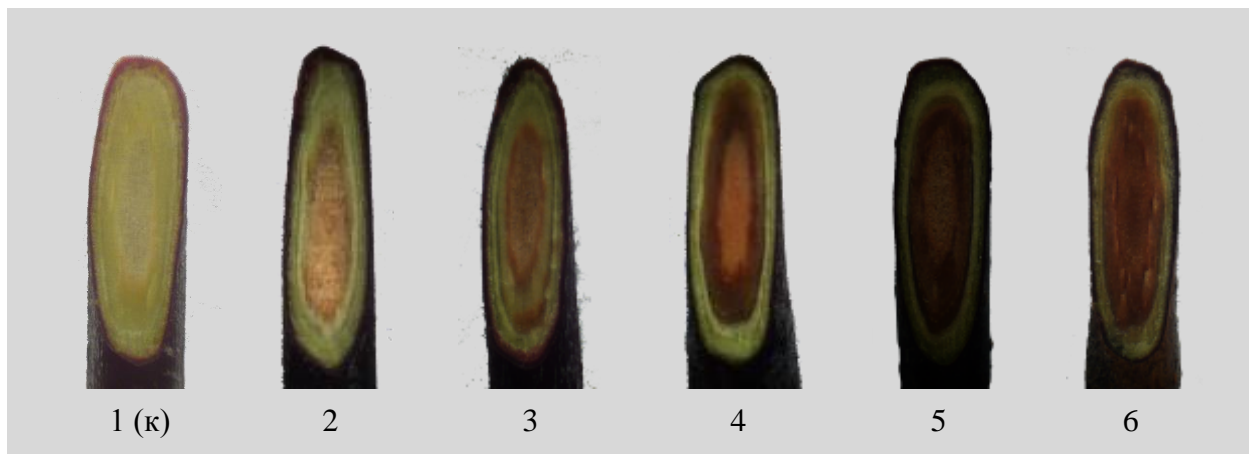


Рис. 3. Степень подмерзания сортов яблони в середине зимы при -40°C :
1 – Антоновка обыкновенная (контроль); 2 – Вымпел;
3 – Рождественское; 4 – Лигол; 5 – Гала; 6 – Фуджи

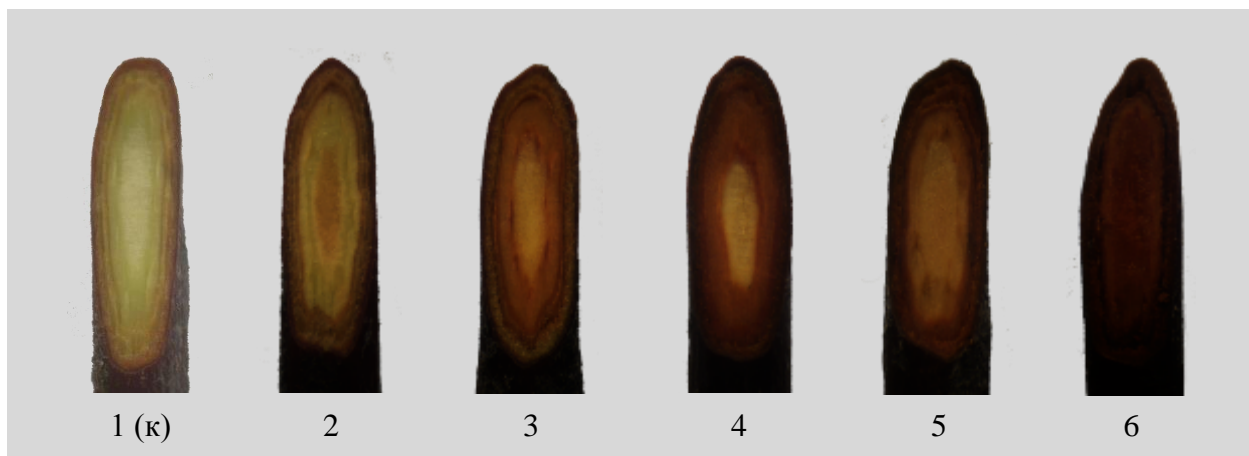


Рис. 4. Степень подмерзания сортов яблони при -28°C после оттепели в $+3^{\circ}\text{C}$:
1 – Антоновка обыкновенная (контроль); 2 – Вымпел; 3 – Лигол;
4 – Гала; 5 – Фуджи; 6 – Прима

Из изученных колонновидных сортов достаточно высоким потенциалом (на уровне Антоновки обыкновенной) по устойчивости к низким температурам (до -40°C) в середине зимовки характеризуются сорта Васюган, Каскад, Гейзер, Кумир; способности сохранять морозостойкое состояние (-28°C) в период оттепели в $+3^{\circ}\text{C}$ – Васюган, Каскад, Кумир, Янтарное ожерелье; способности восстанавливать морозостойкость (до -35°C) при повторной закалке после оттепели – Васюган, Московское ожерелье, Янтарное ожерелье.

Таким образом, на основе проведенных исследований выделены генисточники высоких уровней устойчивости по отдельным или нескольким компонентам зимостойкости, которые являются ценным исходным материалом повышения стрессоустойчивости в период перезимовки при создании новых сортов.

3.2. Устойчивость к засолению

В мире около 80% суши покрыто засоленными почвами, а в России площадь засоленных и солонцовых сельхозугодий составляет более 35 млн. га, причем около 16 млн. га приходится на пашню (Жученко, 2001, 2008).

Установлено, что виды и разновидности из серии ягодные яблони (*Baccatae*) характеризуются недостаточной солеустойчивостью. Наименьшее поражение листьев (1,3 балла) при натриево-хлоридном засолении в 0,4% имела яблоня маньчжурская (*M. mandshurica* 41277), а наибольшее (3,2 балла) – Палласа (*M. pallasiana*). Среди разновидностей ягодной яблони (*M. baccata*) наиболее солевывосливые формы *M. baccata* 2324 и *M. baccata* 14207. Яблоня хубейская (*M. hupehensis*) также характеризуется относительно высокой устойчивостью к засолению.

Секция настоящие яблони (*Eumalus*) включает в себя виды и разновидности с различным уровнем солевывосливости. Наибольшим потенциалом устойчивости к засолению обладают виды пурпуровая (*M. purpurea* 2392) и пурпуровая плакучая (*M. purpurea* v. *pendula*), из серии киргизские яблони (*Kirghisores*), однако пурпуровая Элея (*M. purpurea* v. *eleyi*) менее солевывослива.

Из других видов и разновидностей анализируемой секции высокой устойчивостью к засолению также характеризуются яблони: замечательная (*M. spectabilis* 2415), восточная (*M. orientalis* 29484), сливолистная (*M. prunifolia* 2454) и туркменов (*M. turkmenorum* 29421), у которых степень повреждения листьев при 0,4% концентрации не превышала 1 балла. Яблоня лесная (*M. sylvestris*) и Сиверса (*M. sieversii*) по солеустойчивости близки к Антоновке обыкновенной (*M. domestica*). Низкую солеустойчивость имеют яблони замечательная белая махровая (*M. spectabilis* v. *albi plena*) и замечательная красная махровая (*M. spectabilis* v. *rubra plena*), у которых при 0,4% засоления степень повреждения листьев соответственно составила 3,0 и 3,7 балла.

Из секции рябиновидных яблонь наибольшей устойчивостью к засолению характеризуется яблоня Саржента (*M. sargentii*), а наименьшей – обильноцветущая (*M. floribunda*). Виды и разновидности зеленоплодной яблони (*Cloromeles*), айовская (*M. ioensis*), венечная (*M. coronaria*) обладают высоким потенциалом солевывосливости. Недостаточно устойчива к засолению флорентийская яблоня (*M. florentina*), у которой на пятые сутки при 0,4 процентном засолении листья были повреждены на 3,1 балла.

Среди иммунных к парше сортов яблони наибольшей устойчивостью к натриево-хлоридному засолению характеризуются сорта Фрегат, Флагман, Рожде-

ственное, Академик Казаков, у которых на пятые сутки при 0,6% концентрации солей степень поражения листьев не превышала 1 балла. При этом наиболее серьезные повреждения отмечены у контрольного сорта Антоновка обыкновенная (2,3 балла) и сортов Свежесть (2,2 балла), Красуля (2,5 балла), Чародейка (2,9 балла).

Более длительное засоление (7 суток) привело к появлению сильных некрозов и усыханию листовых пластинок, выделению соли на листьях, черешках, а у некоторых сортов и на побегах. Степень повреждения листьев у большей части сортов колебалась от 3,3 балла (Флагман) до 5 баллов (Чародейка). Однако у относительно устойчивых к засолению сортов Фрегат, Академик Казаков, Рождественское повреждение листьев не превышало 2,1 балла.

Наибольшей солевыносливостью характеризуется элитная форма 40-10 (Карповское x Шарлотта), у которой незначительное повреждение листьев (0,3 балла) наблюдалось на седьмые сутки при 0,6% засолении.

Изученные колонновидные сорта по солеустойчивости превосходят Антоновку обыкновенную. При 0,6% засолении на пятые сутки повреждение листьев у колонновидных сортов Каскад, Стрела, Гейзер не превышало 1 балла. Менее устойчивы к засолению Московское ожерелье, Валюта и Готика со степенью поражения листьев от 1,2 до 1,9 балла. Семисуточное 0,6% засоление привело к необратимым повреждениям листьев (4,0-4,3 балла) у сортов Валюта, Готика, однако у Стелы этот показатель был значительно ниже и составил 1,1 балла.

Таким образом, проведенные исследования позволили выделить генисточники солевыносливости среди дикорастущих видов и разновидностей яблони, а также иммунных к парше и колонновидных сортов.

3.3. Засухоустойчивость и жаростойкость

Одним из самых опасных стихийных бедствий в мире является засуха, на долю которой приходится от 50 до 80% потери урожая, причем около 70% земель сельскохозяйственной территории России находится в условиях гидротермической недостаточности (Жученко, 2010, 2011).

В условиях Тамбовской области засушливые периоды могут повторяться с вероятностью 20-40%. За столетний период (1901-2000 гг.) встречаемость засух в мае и августе составила 35 лет; июне – 25 лет и сентябре – 21 год (Коновалов, 2000).

Установлено, что виды и разновидности из серии ягодные яблони (*Vaccatae*) характеризуются недостаточной засухоустойчивостью. После 4-х часового завядания они теряли 37,8% воды и восстанавливали оводненность всего на 45,5%. После воздействия теплового шока (+50°C) отмечалась потеря воды на 10,5% ниже, а степень восстановления оводненности на 11,2% выше показателей по засухоустойчивости. Следовательно, потенциал жаростойкости рассматриваемых видов несколько выше засухоустойчивости.

Наибольшим потенциалом устойчивости к засухе обладают яблони хубейская (*M. hupehensis*) и вишнеплодная (*M. cerasifera* 29494), которые теряли после 4-часового завядания 27,3-29,8% воды и хорошо восстанавливали оводненность соответственно на 81,1 и 98,2%. Эти виды также характеризуются относительно повышенной жаростойкостью с минимальной потерей воды (17,8-25,4%) после воздействия теплового шока и устойчивым восстановлением оводненности (118,8-96,7%).

Среди киргизских яблонь (*Kirghisores*) выделяется по засухо- и жаростойкости форма яблони Сиверса 13975 (*M. sieversii*) с высоким уровнем водоудержива-

ющей способности и восстановления оводненности. Более низким потенциалом по отмеченному признаку характеризуется яблоня Сиверса 13280 (*M. sieversii*) и другие изученные формы этого вида, что свидетельствует об их полиморфности.

Относительно высокая водоудерживающая способность при завядании и воздействии теплового шока (19,1-25,4%) и восстановлении оводненности до 95,6% отмечены у яблони пурпуровой плакучей (*M. purpurea* v. *pendula*) и пурпуровой 2392 (*M. purpurea*), что свидетельствует об их высоком потенциале жаро- и засухоустойчивости. Однако, яблоня пурпуровая Альденгамская (*M. purpurea* v. *aldenhamensis*) и пурпуровая Элея (*M. purpurea* v. *eleyi*) менее устойчивы к засухе и жаре.

Формы яблони Недзвецкого 29422, 29429 (*M. niedzwetzkyana*) обладают более высокой жаростойкостью, но менее засухоустойчивы, так как после воздействия теплового шока они на 6,6-13,9% меньше теряют воды, по сравнению с естественным завяданием, имея при этом высокие показатели восстановления оводненности.

Из серии восточные яблони (*M. orientalis*), более высоким потенциалом засухо- и жаростойкости характеризуются яблони восточная (*M. orientalis* 41623) и туркменов (*M. turkmenorum* 29421), которые теряли после естественного завядания и теплового шока соответственно (28,4-26,7%), (26,1-28,8%) воды, восстанавливали оводненность при насыщении на 73,2-96,0%.

Виды из серии настоящие яблони (*Malus*) обладают недостаточной жаро- и засухоустойчивостью. Среди них выделяются по жаро- и засухоустойчивости яблони сливолистная 2454 (*M. prunifolia*) и лесная 123 (*M. sylvestris*), у которых отмечена относительно высокая водоудерживающая способность после завядания и теплового шока (17,3-28,5%), а также степень восстановления оводненности (76,2-98,8%). Другие изученные формы яблони лесной (*M. sylvestris*), замечательной (*M. spectabilis*), кашмирской (*M. caspiensis*) менее засухоустойчивы, но обладают высокой жаростойкостью.

Слабой устойчивостью к засухе и жаре характеризуется контрольный сорт Антоновка обыкновенная (*M. domestica*), у которого потеря воды после естественного завядания и теплового шока составила 36,8-43,1%, а степень восстановления оводненности была очень низкой – (14,1-24,4%).

Большая часть рябиновидных яблонь (*Sorbomalus*) обладают более высокой жаростойкостью, по сравнению с засухоустойчивостью. У яблони Саржента (*M. sargentii*) отмечена относительно высокая водоудерживающая способность (16,3-27,2%) при тепловом шоке и завядании при средней способности восстановления тургора при последующем насыщении (32,8-38,8%). Высокой жаростойкостью обладает яблоня Шейдекера (*M. scheidekerii*), цуми (*M. zumi*), сиккимская (*M. sikkimensis*) при сравнительно низком уровне засухоустойчивости. Виды Арнольда (*M. arnoldiana*), обильноцветущая (*M. floribunda*), транзитория (*M. transitoria*) имеют низкий потенциал засухо- и жаростойкости, так как они сильно теряют и слабо восстанавливают оводненность.

Относительно высоким уровнем засухо- и жаростойкости характеризуются вечнозеленые яблони (*M. coronaria*), которые теряют от 18,2 до 27,3% воды при завядании и тепловом шоке, на 65,8-92,9% восстанавливают оводненность при насыщении.

Проведенная оценка потенциала новых иммунных к парше сортов по засухоустойчивости и жаростойкости показала, что сорта Фрегат, Вымпел, Рождественское обладают высокой водоудерживающей способностью после 4-часового

завядания (8,5-16,3%) и хорошо восстанавливают оводненность (на 75,0-106,1%), что свидетельствует о их высокой засухо- и жаростойкости.

Недостаточной устойчивостью к засухе и жаре характеризуются сорта Красуля и Свежесть и по этому показателю они близки к контрольному сорту Антоновка обыкновенная.

Иммунный к парше сорт Флагман, несмотря на относительно высокую водоудерживающую способность при завядании и воздействии теплового шока (около 14%) сильно уступает другим иммунным сортам по степени восстановления оводненности (28,2%) и не может быть отнесен к засухоустойчивым. По жаростойкости этот сорт приближается к Академику Казакову.

Среди колонновидных сортов относительно высокий уровень жаро- и засухоустойчивости отмечен у сортов Стрела и Стела, которые после 4-х часового завядания теряли (22,0-27,2%) воды и восстанавливали оводненность до 56,5-69,9%.

Новый колонновидный сорт Каскад также обладает повышенным уровнем жаростойкости при среднем уровне засухоустойчивости. Другие колонновидные сорта Васюган, Президент менее засухоустойчивы, но характеризуются высокой жаростойкостью.

Недостаточным уровнем устойчивости к засухе и жаре обладают сорта Теллеймон, Готика, Московское ожерелье, у которых потеря воды после естественного завядания и теплового шока соответственно составляла (36,1-43,8) и (20,3-32,9%), а степень восстановления оводненности была очень низкой (9,5-17,5%). Сорта Кумир, Янтарное ожерелье близки между собой по жаро- и засухоустойчивости. Самый низкий потенциал засухоустойчивости имеет сорт Малюха, у которого потеря воды при естественном завядании составила 55,6%, а степень восстановления тургора при насыщении составила 13,9%.

Таким образом, в результате проведенных исследований методом моделирования в лабораторных условиях высокотемпературных стрессов проведена оценка жаро- и засухоустойчивости исходных форм яблони и выделены генисточники для селекционного использования.

3.4. Устойчивость к парше

Многие дикорастущие виды и разновидности рода *Malus* Mill. являются ценным исходным материалом в селекции на устойчивость к парше.

Установлено, что наибольшим потенциалом устойчивости к этому заболеванию характеризуются виды и разновидности яблони из секций рябиновидные (*Sorbomalus*), зеленоплодные (*Chloromeles*) и эриолобус (*Eriolobus*). Из серии яблони Зибольда (*Sieboldinae*) не отмечено повреждения паршой у *M. sieboldii*, *M. floribunda*, *M. sargentii*, *M. zumi*, однако виды *M. arnoldiana*, *M. scheidekerii* из этой серии были повреждены на 2,7 балла. Незначительное поражение (0,7 балла) отмечено и у хэнаньской яблони (*M. honanensis*). Иммунитетом к парше характеризуются *M. kansuensis*, *M. coronaria*, *M. coronaria* 14986, *M. ioensis*, а также *M. florentina*. Наши данные подтверждают ранее проведенные исследования О.Н. Барсуковой (2007). Виды *M. soulardii*, *M. platicarpa* из серии венечные яблони (*Coronariae*) поражились паршой на 2,0-2,3 балла.

Виды и разновидности, входящие в секцию ягодные яблони (*Baccatomalus*) также значительно различаются между собой по устойчивости к парше. Так, формы *M. baccata* 14207, *M. baccata* 2319, *M. baccata* v. *coerulescens* 2333 обладают

иммунитетом к этому заболеванию, а *M. baccata* 2324, *M. baccata* 2317 и *M. baccata* 2316 были поражены на 1,3-1,7 балла. Среди этой секции иммунны к парше виды *M. mandshurica* 41947, *M. robusta* 43199, *M. robusta v. persicifolia*, а также *M. hupehensis*. Не выявлено иммунных к парше форм среди яблони сахалинской (*M. sachalinensis*) и вишнеплодной (*M. cerasifera*), хотя и среди них встречаются разновидности с высокой устойчивостью к этому заболеванию с поражением до 1 балла.

Виды и разновидности киргизской яблони (*Kirghisores*) характеризуются недостаточной устойчивостью к парше, степень повреждения которых колебалась от 2,7 (*M. sieversii* 13280) до 4,0 баллов (*M. purpurea v. eleyi*). Не отмечено иммунных к парше форм и среди яблони восточной (*M. orientalis*) и туркменов (*M. turkmenorum*). Более 28% разновидностей из восточной яблони были поражены на 2,3-3,7 балла. Из серии настоящие яблони (*Malus* Mill.) меньше повреждается паршой (1,7 балла) *M. domestica* (Антоновка обыкновенная), *M. prunifolia* 2430, *M. spectabilis v. albi plena*, а у других видов этот показатель колебался от 2,0 (*M. sylvestris* 29493, *M. caspiensis* 14942, *M. prunifolia* 2454) до 3,7 балла (*M. sylvestris* 41639).

Изучение устойчивости к парше в 2009-2014 гг. более 210 сортов яблони различного эколого-генетического происхождения позволило выделить генисточки высокой устойчивости к этому заболеванию. За все годы наблюдений не выявлено поражения паршой сортов Орловим, Орловский пионер, Чистотел, Раувилл с геном V_m , хотя в годы эпифитотий этот ген преодолевается пятой расой парши во многих регионах России и стран СНГ (Барсукова, 1985; Жданов, Седов, 1991; Козловская, 2006). Следовательно, можно предположить, что пятая раса парши еще не распространилась в условиях Тамбовской области (Савельев, 1992, 1998).

Стабильной устойчивостью к этому заболеванию характеризуются и более 70 изученных сортов отечественной и зарубежной селекции, у которых устойчивость к парше контролируется геном V_f от *M. floribunda* 821. Однако в научной литературе все чаще появляются сообщения о преодолении гена V_f у иммунных к парше сортов.

Высокой полигенной устойчивостью к парше обладают сорта Алтайское багряное, Алтайское нарядное, Алтайское пурпуровое, Алтайское урожайное, а также Боганенок и Приморское, степень повреждения которых за все годы исследований не превышала 1 балла.

Более 47% из изученных сортов с полигенной устойчивостью к парше характеризуются средней устойчивостью к этому заболеванию со степенью поражения от 2,1 до 3,0 баллов.

Недостаточной устойчивостью к парше (с повреждением более 3,0 баллов) характеризуются сорта Бабушкино, Бархатное, Бельфлер китайка, Боллер Мекинтош, Боровинка, Зимнее Будаговского, Квинти, Кумир, Лобо, Мелба, Мирончик, Новогоднее Горшкова, Пепин шафранный, Полинка, Ренет бергамотный, Ренет Симиренко, Тамбовское, Телеймон, Фуджи.

Таким образом, на основе проведенных исследований, выявлен потенциал устойчивости дикорастущих видов, разновидностей и сортов яблони к парше и выделены генотипы с максимальной выраженностью этого признака для селекционного и производственного использования.

Глава 4. Генетико-селекционная оценка исходных форм яблони по важнейшим селекционно значимым признакам адаптации

4.1. Наследование устойчивости к низким температурам в середине зимовки

На основе гибридологического анализа более 2,7 тыс. семян, полученных от топкросс скрещиваний родительских пар с полигенной, моногенной устойчивостью к парше и колонновидным габитусом роста установлено, что устойчивость к низким температурам (-40°C) наследуется полигенно, так как наблюдается непрерывный ряд изменчивости по этому признаку с преобладающим влиянием аддитивных генных взаимодействий по материнским родительским формам, как по общей степени подмерзания, так и по устойчивости древесины – наиболее уязвимой ткани.

По отцовским родителям в топкроссе колонновидных (Валюта, Московское ожерелье), иммунных к парше (Вымпел, Флагман, Успенское) форм и сорта Гала роль аддитивного и неаддитивного взаимодействия генов примерно одинакова, а в потомствах южных сортов с полигенной устойчивостью (Бреберн, Нимфа, Память есаулу, Прикубанское, Золотая корона, Персиковое, Кубанское багряное) преобладают неаддитивные генные эффекты. В этой связи в селекции на морозостойкость заслуживают внимания как сорта с высокой общей комбинационной способностью (ОКС), так и конкретные комбинации скрещивания с высокими эффектами СКС.

В середине зимовки наибольшим потенциалом морозостойкости характеризуется кора и камбий, которые при -40°C не имели подмерзаний у 70-100% семян.

При оценке комбинационной способности установлено, что высокими эффектами ОКС по устойчивости древесины к низким температурам среди материнских родительских форм характеризуется Кандиль Горшкова (0,547) (табл. 1).

Таблица 1

Устойчивость гибридных семян яблони к низким температурам (-40°C) и комбинационная способность родительских форм (2009-2011 гг.)

♂ \ ♀	Количество семян (%) без повреждений древесины			Эффекты ОКС
	Богатырь	Антоновка обыкновенная	Кандиль Горшкова	
Бреберн	0,6	7,1	2,7	-0,054
Гала	4,2	0,9	1,5	-0,109
Нимфа	2,0	8,5	2,2	-0,108
Память есаулу	1,2	12,5	2,8	0,223
Прикубанское	0,9	2,9	10,0	-0,189
Золотая корона	0,9	9,7	1,9	0,065
Персиковое	1,2	2,9	12,5	-0,060
Кубанское багряное	2,1	0	8,3	0,232
Эффекты ОКС	-0,614	0,067	0,547	

Положительные эффекты ОКС также отмечены у сорта народной селекции Антоновка обыкновенная (0,067).

У сорта Богатырь отмечены низкие отрицательные эффекты ОКС (-0,614). Это согласуется с ранее полученными результатами других исследователей.

Среди отцовских родительских форм высокие эффекты ОКС имеют Кубанское багряное (0,232), Память есаулу (0,223), Золотая корона (0,065). Низкие отрицательные эффекты ОКС отмечены у сортов Прикубанское (-0,189), Гала (-0,109), Нимфа (-0,108), Персиковое (-0,060), Бреберн (-0,054).

Сорта Память есаулу, Кубанское багряное также обладают высокими эффектами комбинационной способности и по общей степени подмерзания однолетнего прироста, которая складывается из повреждения тканей коры, камбия, древесины и сердцевины, а низкими – Бреберн, Гала, Прикубанское, Персиковое. Однако у сорта Золотая корона ОКС по общей степени подмерзания несколько ниже, чем по древесине, а у Нимфы – выше. Среди материнских родительских форм ранжирование сортов Кандиль Горшкова, Антоновка обыкновенная и Богатырь по ОКС, как по общей степени подмерзания тканей однолетнего прироста, так и по повреждению древесины совпадают. В потомствах колонновидных и иммунных к парше родительских пар высокими эффектами ОКС по общей степени подмерзания тканей коры, камбия, древесины и сердцевины и отдельно древесины обладает материнский колонновидный сорт Московское ожерелье (0,256) и отцовские иммунные к парше сорта Вымпел (0,355), Флагман (0,037).

Среди сеянцев с колонновидным габитусом роста из семей Валюта х Вымпел, Московское ожерелье х Вымпел отобрано около 13,3% генотипов со степенью подмерзания тканей коры, камбия, древесины и сердцевины до 1 балла, а в группе сеянцев с обычным типом роста их было около 14,8%.

Следовательно, подтверждается ранее высказанное предположение, что колонновидный габитус роста и устойчивость к низким температурам наследуется в гибридном потомстве независимо и могут сочетаться в одном генотипе.

Наибольшими эффектами СКС по устойчивости древесины характеризуются семьи Богатырь х Гала, Антоновка обыкновенная х Бреберн, Антоновка обыкновенная х Память есаулу, Антоновка обыкновенная х Золотая корона, Кандиль Горшкова х Кубанское багряное, Кандиль Горшкова х Прикубанское, Кандиль Горшкова х Персиковое, Московское ожерелье х Вымпел, Московское ожерелье х Флагман, Московское ожерелье х Успенское, Валюта х Вымпел, в которых отмечен и наибольший выход сеянцев с высокой устойчивостью тканей древесины к низким температурам, в том числе 0,9-12,5%, превосходящих по устойчивости родительские формы, которые заслуживают селекционного использования для повышения потенциала зимостойкости новых сортов.

4.2. Наследование способности сохранять устойчивость к низким температурам в период оттепелей

Способность сорта сохранять устойчивость к низким температурам в период оттепелей является важнейшим компонентом зимостойкости, так как в последние десятилетия неустойчивые с оттепелями зимы все чаще повторяются в средней полосе России (Савельев, 1998).

Анализ экспериментальных данных по устойчивости тканей коры, камбия, древесины, сердцевины и почек к понижению температуры в -28°C после пятидневной оттепели в $+3^{\circ}\text{C}$ с высокой достоверностью подтвердил существенность различий между отдельными гибридными комбинациями. Резкие перепады температуры привели к сильному подмерзанию почек.

В гибридных семьях материнских сортов с полигенной устойчивостью к

парше Богатырь, Кандиль Горшкова, Антоновка обыкновенная только у 0,5-2,8% сеянцев почки не имели подмерзаний. В топкроссе колонновидных и иммунных к парше родительских форм доля сеянцев с неповрежденными почками колебалась от 1,3 (Валюта х Успенское) до 20,7% (Московское ожерелье х Вымпел). Резкие перепады температуры в период оттепели также привели к сильному подмерзанию клеток камбия, но в меньшей степени, чем почек. Более устойчива к резким перепадам температуры древесина. В изученных комбинациях скрещивания от 48,0 до 96,3% сеянцев не имели повреждений отмеченной ткани.

Устойчивость к резким перепадам температуры наследуется полигенно и передается определенной части сеянцев, причем в топкроссе, полученном с участием сортов средней полосы России Антоновка обыкновенная, Богатырь, Кандиль Горшкова и южных – Бреберн, Гала, Нифма, Память есаулу, Прикубанское, Золотая корона, устойчивость почек и камбия по материнским формам, наряду с аддитивным действием, определяется и неаддитивным взаимодействием (эпистаз, доминирование, сверхдоминирование). При этом неаддитивное действие генов в большей степени выражено по устойчивости камбия. По отцовским родительским формам южной зоны также преобладают неаддитивные эффекты генов. В потомствах колонновидных материнских родительских форм Московское ожерелье, Валюта на формирование устойчивости камбия и почек преобладающее влияние оказывают неаддитивные генные взаимодействия, а по отцовским родителям Вымпел, Флагман, Успенское, Гала роль аддитивного и неаддитивного взаимодействия генов примерно одинакова. В этой связи в селекции на III компонент зимостойкости перспективны конкретные комбинации скрещивания с высокой специфической комбинационной способностью, а также родительские формы с высокой ОКС (табл. 2).

Таблица 2

Устойчивость гибридных сеянцев яблони к резким перепадам температуры (-28°C) в период пятидневной оттепели в +3°C (2012-2014 гг.)

♂ \ ♀	Количество сеянцев (%) с подмерзанием почек и камбия до 1 балла				Эффект ОКС	
	Валюта		Московское ожерелье		почки	камбий
	почки	камбий	почки	камбий		
Вымпел	3,5	24,1	61,2	73,5	0,734	0,620
Гала	0	0,9	6,3	39,1	-1,151	-1,224
Успенское	14,3	48,1	20,4	55,6	0,366	0,668
Флагман	21,4	54,8	3,0	12,6	0,050	-0,065
Эффект ОКС	0,305	-0,276	0,305	0,276		

Высокие положительные эффекты ОКС по устойчивости почек, камбия и средней степени подмерзания тканей однолетнего прироста к резким перепадам температуры в период оттепели отмечены у колонновидной материнской формы Московское ожерелье, которая превосходит по этому показателю сорт Валюта с аналогичным колонновидным габитусом. Среди отцовских родительских форм с генетической устойчивостью к парше выделяются по ОКС сорта Вымпел, Успенское, Флагман, но последний сорт имеет отрицательные эффекты комбинационной способности по устойчивости камбия.

Из изученных материнских родительских форм с полигенной устойчивостью к парше наиболее высокими положительными эффектами ОКС по устойчивости почек, камбия и средней степени подмерзания тканей в период оттепели в $+3^{\circ}\text{C}$ и резком понижении температуры до -28°C характеризуется Антоновка обыкновенная и Кандиль Горшкова, а отцовских – Память есаулу. Зарубежный сорт Бреберн характеризуется низкой комбинационной способностью по отмеченным признакам. Сорта Гала, Прикубанское имеют положительные эффекты ОКС по устойчивости почек, но отрицательные по устойчивости камбия.

Наибольшими значениями СКС по общей степени повреждения однолетнего прироста, при резких перепадах температуры в период оттепели из изученных комбинаций скрещивания характеризуется Антоновка обыкновенная х Память есаулу, Антоновка обыкновенная х Прикубанское, Антоновка обыкновенная х Золотая корона, Московское ожерелье х Вымпел, Московское ожерелье х Успенское, Валюта х Флагман. Потомства этих родительских форм также обладают высокой специфической комбинационной способностью и по устойчивости почек. В семьях с высокими показателями СКС, как правило, отмечен и наибольший выход гибридов с высоким уровнем устойчивости тканей прироста и почек к резким перепадам температуры в период оттепели, в том числе и небольшого количества (0,5-2,8%) генотипов, превосходящих по устойчивости родительские формы, которые являются ценным исходным материалом для селекции.

4.3. Наследование устойчивости к парше (*Venturia inaequalis* (Cooke) Wint.)

У яблони устойчивость к парше может контролироваться полигенно и моногенно. Проведенный гибридологический анализ потомств, полученных на основе топкросс скрещиваний с участием материнских сортов Антоновка обыкновенная, Богатырь, а отцовских – Бреберн, Гала, Золотая корона, Кубанское багряное, Нимфа, Память есаулу, Персиковое, Прикубанское, позволил установить закономерности наследования гибридными сеянцами устойчивости к парше, характер взаимодействия генов, генетические особенности и комбинационную способность родительских форм.

Установлено, что генотипическое разнообразие изученных материнских форм (Антоновка обыкновенная, Богатырь) по устойчивости к парше составило 4,2%, по отцовским сортам (Бреберн, Гала, Нимфа, Память есаулу, Прикубанское, Золотая корона, Персиковое, Кубанское багряное) – 9,8% и по совместному комбинационному влиянию – 22,8%. Сравнительно невысокие значения коэффициентов наследуемости свидетельствуют о низкой генетической обусловленности по отмеченному признаку и не всегда фенотипическое проявление устойчивости к парше соответствует генотипическому.

Оценка экспериментальных данных по устойчивости к парше методом дисперсионного анализа с высокой достоверностью подтвердила существенность различий между отдельными гибридными комбинациями ($F_{\text{факт}}=12,1$ превышает $F_{\text{теор}0,05}=1,67$; $F_{\text{теор}0,01}=2,04$).

Доля устойчивых генотипов с поражением не более 1 балла составляла в различных комбинациях от 0 до 9,4%. Максимальный выход устойчивых растений отмечен в гибридных семьях Богатырь х Кубанское багряное (8,3%), Антоновка обыкновенная х Память есаулу (7,6%), Антоновка обыкновенная х Золотая корона (3,1%).

Значительно меньше сеянцев с аналогичной устойчивостью было выявлено в комбинациях Богатырь х Персиковое, Богатырь х Бреберн, Антоновка обыкновенная х Персиковое, Богатырь х Нимфа (от 1,0 до 1,8%).

Низкая устойчивость сеянцев наблюдалась в комбинациях скрещивания Богатырь х Память есаулу, Богатырь х Прикубанское, Богатырь х Золотая корона, Антоновка обыкновенная х Прикубанское и др., где не отмечено устойчивых генотипов с поражением до 1 балла, а процент выхода гибридных растений с поражением менее 2 баллов не превышал 4,0%.

В комбинациях скрещивания Богатырь х Кубанское багряное выявлено небольшое количество (около 1%) генотипов, обладающих высокой устойчивостью, значительно превосходящей родительские формы.

Изученные родительские формы и гибридные потомства существенно различались между собой по общей (ОКС) и специфической комбинационной способности, причем эти различия были существенны при уровне значимости 0,01.

Более высокими значениями ОКС по устойчивости к парше характеризуется материнский сорт Антоновка обыкновенная (+0,100), который превосходит по этому показателю Богатырь (-0,100).

Из изученных сортов южной зоны садоводства высокими эффектами ОКС обладают сорта Память есаулу (0,349), Персиковое (0,251), Прикубанское (0,110). Сорта Нимфа, Кубанское багряное, Гала и Бреберн характеризуются низкими значениями.

Отмечены относительно близкие значения среднего квадрата ОКС по сравнению со средним СКС, что свидетельствует о том, что на формирование признака полигенной устойчивости к парше существенное влияние оказывают как аддитивные, так и неаддитивные генные взаимодействия (доминирование, сверхдоминирование, эпистаз). В этой связи в качестве доноров полигенной устойчивости к парше заслуживают использования не только исходные формы с высокой ОКС, но и перспективны некоторые конкретные комбинации с высокими эффектами специфической комбинационной способности: Антоновка обыкновенная х Память есаулу, Антоновка обыкновенная х Золотая корона, Антоновка обыкновенная х Нимфа, Богатырь х Кубанское багряное.

На основе гибридологического анализа более 10 тыс. сеянцев, полученных с участием иммунных к парше родительских форм, изучены закономерности наследования моногенной устойчивости к этому заболеванию.

В комбинациях, полученных от скрещивания иммунных к парше сортов Скала и Чародейка с сортами Гала, Чемпион, Персиковое, Дин Арт, Золотая корона, Нимфа, на естественном инфекционном фоне выщеплялось от 40,1 (Чародейка х Золотая корона) до 49,8% (Чародейка х Персиковое) сеянцев без признаков поражения паршой. Фактическое расщепление между устойчивыми и неустойчивыми генотипами соответствует теоретически ожидаемому 1:1, что подтверждается статистически. Полученное значение χ^2 (0,004-2,322) меньше критического (3,84) при уровне значимости 0,05. Некоторое превышение доли неустойчивых к парше генотипов наблюдалось в комбинации Чародейка х Золотая корона, в которой расщепление по устойчивости не соответствует теоретически ожидаемому 1:1. Это, по-видимому, связано с гибелью на ранних этапах сеянцев с сублетальными генами карликовости и бледно-зеленой окраски. Несоответствие фактического расщепления по гену устойчивости к парше (V_f) теоретически ожидаемому в ком-

бинации Эколетт х Сантана из-за сублетальных генов наблюдали и другие исследователи (Gao et al., 2006). На снижение выхода устойчивых сеянцев в потомствах форм с моногенной устойчивостью к парше может также повлиять уровень устойчивости второго родителя, причем родители с высоким потенциалом устойчивости имеют тенденцию к увеличению в потомстве доли устойчивых сеянцев, и наоборот, с низкой устойчивостью – к снижению этой доли (Жданов и др., 1991). Сорт Золотая корона характеризуется недостаточной устойчивостью к парше и это могло привести к снижению выхода устойчивых сеянцев в комбинации Чародейка х Золотая корона.

Хорошо передают потомству устойчивость к парше сорта Летнее иммунное, Успенское, Флагман, Былина, Кандиль орловский, Имант, Академик Казаков, Белорусское сладкое, производные яблони обильноцветущей (*M. floribunda* 821). В потомстве этих доноров отобрано от 45,1 до 56,2% устойчивых сеянцев. Из других исходных форм в качестве донора моногенной устойчивости к парше заслуживает колонновидный сорт Валюта, в потомстве которого получено от 47,4 до 50,7% устойчивых к парше генотипов, причем среди них выщеплялось от 44 до 51% колонновидных сеянцев, при этом эмпирическое распределение по сочетанию отмеченных признаков существенно не отличалось от теоретически ожидаемых, исходя из предположения о независимом их наследовании. Независимое наследование гена устойчивости к парше (V_f) и гена колонновидности (Co) ранее было отмечено и другими исследователями (Морозова, 1987; Кичина, 1993; Савельев, 1998; Казаков, 2010; Савельева и др., 2012). Следовательно, не существует генетических препятствий для объединения в одном генотипе генов иммунитета и колонновидности. К настоящему времени уже созданы колонновидные сорта с моногенной устойчивостью к парше.

Таким образом, в селекции на полигенную устойчивость к парше заслуживают внимания сорта с высокими эффектами общей комбинационной способности, к которым относится Антоновка обыкновенная, Память есаулу, Персиковое, Прикубанское.

Сорта Скала, Успенское, Чародейка, Летнее иммунное, Флагман, Былина, Кандиль орловский, Имант, Академик Казаков, Белорусское сладкое, производные *M. floribunda* 821, имеют гетерозиготный генотип по гену устойчивости ($V_f V_f$) и при скрещивании с восприимчивыми сортами в потомстве дают около 50% генотипов с моногенной устойчивостью к парше.

4.4. Наследование устойчивости яблони к мучнистой росе (*Podosphaera leucotrica* (Ell. Everh) Salm.)

В последние годы в связи с более мягкими зимами в условиях средней полосы России, ухудшением экологической обстановки и нарушений в проведении необходимых защитных мероприятий все большее распространение получает мучнистая роса яблони, вызываемая грибом (*Podosphaera leucotrica* (Ell. Everh) Salm.), которая в эпифитотийные годы может до 100% поражать молодые растения в питомниках, а также в селекционных и производственных садах. В южных регионах эта болезнь не уступает по вредоносности парше, а в некоторых зонах и превосходит ее (Барсукова, 1993). В научной литературе приводится довольно много сведений об устойчивости дикорастущих видов и сортов яблони по устойчивости к мучнистой росе, однако генетико-селекционные аспекты устойчивости к этому за-

болеванню изучены крайне недостаточно.

На основе гибридологического анализа 32 потомств, полученных от топкросс скрещиваний родительских форм с полигенной, моногенной устойчивостью к парше и колонновидным габитусом роста, установлено, что устойчивость к мучнистой росе наследуется полигенно с преобладающим влиянием аддитивных генных взаимодействий, причем это действие более значительно по материнским родительским формам, чем по отцовским, у которых роль аддитивного и неаддитивного действия примерно одинакова.

При селекции яблони на устойчивость к мучнистой росе необходимо учитывать выявленные закономерности в отношении компонент генетической изменчивости. Так, если большая часть генетической вариации аддитивна, то используют скрещивания наиболее устойчивых фенотипов в течение нескольких поколений. При преобладании неаддитивной вариации следует применять методику, предусматривающую использование всей генетической вариации в одном поколении отбора. Установлены достоверные различия между изученными комбинациями скрещивания по устойчивости к этому заболеванию и не выделено сеянцев без поражения мучнистой росой.

Наибольшее количество гибридов со степенью повреждения до 1 балла отмечено в семьях, полученных с участием Антоновки обыкновенной (21,6%) и Богатырь (17,3%), а наименьшее – с Кандиль Горшкова (10,3%) (табл. 3).

Таблица 3

Устойчивость гибридных сеянцев яблони к мучнистой росе и комбинационная способность родительских форм

♂ \ ♀	Количество сеянцев (%) с повреждением до 1 балла			Эффект ОКС
	Антоновка обыкновенная	Кандиль Горшкова	Богатырь	
Бреберн	24,0	5,4	14,1	-0,179
Гала	24,8	14,6	5,6	-0,067
Золотая корона	31,4	9,6	15,7	0,167
Кубанское багряное	30,0	16,7	19,8	0,183
Нимфа	25,5	11,1	20,2	0,157
Память есаулу	3,8	14,8	20,7	0,0024
Персиковое	14,3	0	26,2	-0,103
Прикубанское	18,6	10,0	16,2	-0,181
Эффект ОКС	0,185	-0,101	-0,084	

Среди отцовских родительских форм доля сеянцев с аналогичным уровнем устойчивости колебалась от 13,1 (Память есаулу) до 22,2% (Кубанское багряное). Относительно высокий процент таких сеянцев (18,9-22,2%) был в комбинациях отцовских родительских форм Нимфа, Золотая корона, Кубанское багряное.

Выявлены значительные различия по выходу устойчивых к мучнистой росе сеянцев в изученных комбинациях скрещивания и в пределах одного топкросса.

Так, в топкроссе, где в качестве материнской родительской формы была Антоновка обыкновенная, наибольшее количество сеянцев с незначительным поражением до 1 балла отмечено в семьях: Антоновка обыкновенная x Нимфа (25,5%), Антоновка обыкновенная x Кубанское багряное (30,0%), Антоновка обыкновенная x Золотая корона (31,4%), а наименьшее – Антоновка обыкновенная x Память есаулу (3,8%). Среди других топкроссов низким выходом устойчивых генотипов характеризуются гибридные семьи Кандиль Горшкова x Персиковое (0%), Кандиль Горшкова x Бреберн (5,4%), Богатырь x Гала (5,6%).

Наибольшее количество устойчивых сеянцев с повреждением до 1 балла выявлено в топкроссе, полученном с участием материнского колонновидного сорта Московское ожерелье (17,2%), а наименьшее – с колонновидным сортом Валюта (2,1%). В гибридных семьях материнской формы Московское ожерелье отобрано на 21,1% больше генотипов и с поражением до двух баллов, по сравнению с Валютой (рис. 5).



Рис. 5. Степень поражения мучнистой росой сеянцев яблони из гибридной семьи (Московское ожерелье x Успенское)

Среди отцовских родительских форм с моногенной устойчивостью к парше доля сеянцев с поражением до 1 балла была наибольшей в потомствах сортов Успенское (13,4%), Флагман (9,3%). В этих гибридных семьях наблюдался и сравнительно высокий процент относительно устойчивых сеянцев с поражением до двух баллов (15,9-25,4%). Наиболее сильное поражение мучнистой росой отмечено в гибридных семьях, где в качестве отцовских родителей были использованы зарубежный сорт Гала и отечественный – Вымпел, в которых от 61,0 до 93,2% гибридов были неустойчивы к этому заболеванию и поражались на 3-5 баллов (рис. 6). У сорта Гала недостаточная устойчивость к мучнистой росе отмечена и в условиях Краснодарского края (Ульяновская, 2009).



Рис. 6. Степень поражения мучнистой росой сеянцев яблони из гибридной семьи (Валюта х Гала)

Изученные родительские формы и гибридные потомства существенно различаются между собой по общей (ОКС) и специфической (СКС) комбинационной способности, причем различия по ОКС и СКС существенны при уровне значимости 0,01. Из изученных материнских форм наиболее высокими положительными эффектами ОКС по устойчивости к мучнистой росе обладает Антоновка обыкновенная (0,185), Московское ожерелье (0,242), а у сортов Богатырь, Кандиль Горшкова и Валюта значения ОКС были отрицательные. Среди отцовских родителей по общей комбинационной способности выделялись сорта Кубанское багряное (0,183), Золотая корона (0,167), Нимфа (0,157), Успенское (0,111), Флагман (0,110). Низкими отрицательными эффектами ОКС отличаются отцовские сорта Прикубанское, Бреберн, Вымпел, Персиковое, Гала.

Наибольшими значениями СКС по устойчивости к мучнистой росе из изученных комбинаций скрещивания характеризуются Антоновка обыкновенная х Золотая корона, Антоновка обыкновенная х Кубанское багряное, Антоновка обыкновенная х Нимфа, Богатырь х Персиковое, Кандиль Горшкова х Память есаулу, Московское ожерелье х Успенское, Московское ожерелье х Флагман. Эти семьи имели и наибольший выход относительно устойчивых сеянцев с повреждением до 1 балла. В комбинациях Антоновка обыкновенная х Память есаулу, Богатырь х Гала, Кандиль Горшкова х Персиковое, Валюта х Вымпел, Валюта х Гала отмечены низкие отрицательные эффекты СКС, а следовательно, и самый низкий процент устойчивых генотипов (0-5,6%).

В изученных гибридных семьях, полученных с участием колонновидных форм, выделено определенное число сеянцев, совмещающих в своем генотипе колонновидный тип роста и высокую устойчивость к мучнистой росе с поражением до 1 балла. Доля таких сеянцев в комбинациях Московское ожерелье х Вымпел, Московское ожерелье х Успенское соответственно составила 3,8-11,2%. Среди сеянцев с обычным типом роста в этих семьях было выделено 3,0-6,9% устойчивых к мучнистой ро-

се генотипов. Следовательно можно предположить, что колонновидный габитус роста и устойчивость к мучнистой росе наследуются в потомстве независимо и не существует генетических препятствий при их объединении в одном генотипе.

4.5. Наследование колонновидного габитуса роста

Колонновидный тип роста обусловлен наличием у растений доминантного гена *Co*, который впервые обнаружен у спонтанного мутанта Мекинтош Wijcik (Важак) (Lapins, 1969; Lapins, Watkins, 1973). На основе гибридологического анализа более 5 тыс. гибридных семян, полученных на основе скрещивания колонновидных и иммунных к парше сортов яблони с обычным габитусом роста, нами также было подтверждено моногенное наследование признака колонновидного габитуса роста. В изученных 15 гибридных комбинациях выщеплялось от 44,4 (Валюта x Успенское) до 59,6% (Московское ожерелье x Флагман) семян с колонновидным габитусом роста.

Фактическое расщепление между колонновидными и неколонновидными фенотипами соответствует теоретически ожидаемому 1:1, что подтверждается статистически. Полученные значения χ^2 (0,006-1,889) значительно меньше критического (3,84) при уровне значимости 0,05. В комбинации Московское ожерелье x Вымпел расщепление 1:1 подтверждается при уровне значимости 0,01. Следовательно, на основе гибридологического анализа потомств подтверждается гетерозиготный генотип по гену колонновидности (*Coco*) у сортов Готика, Валюта, Московское ожерелье. В гибридной семье Московское ожерелье x Гала выщепилось только 44,4% колонновидных семян и фактическое расщепление между колоннами и неколоннами не соответствует теоретическому ожидаемому 1:1, что доказывается статистически. Полученное значение χ^2 (13,914) превышает критический уровень (6,63) при уровне значимости 0,01. По-видимому, на ранних этапах произошла гибель колонновидных семян по генетическим или другим причинам.

Доноры колонновидности дают в потомствах около 50% колонновидных генотипов независимо от того, использовались ли они в гибридизации в качестве материнских или отцовских родителей. Так, в реципрокных семьях (Московское ожерелье x Гала) и (Гала x Московское ожерелье) выщеплялось соответственно 44,4 и 46,7% колонновидных семян.

При скрещивании двух колонновидных форм между собой в потомствах выщепляется около 75% семян с колонновидным габитусом роста. Так, в гибридных семьях (Московское ожерелье x Валюта), (Валюта x Московское ожерелье) было отобрано соответственно 75,1 и 77,1% колонновидных генотипов (Савельева и др., 2012). Фактическое расщепление между колонновидными и неколонновидными генотипами соответствует теоретически ожидаемому 3:1, что подтверждается статистически – $\chi^2_{\text{факт}}$ (0,01; 0,742) меньше критического (3,84; 6,63) при 0,05 и 0,01 уровне значимости.

Таким образом, колонновидные сорта Валюта, Готика, Московское ожерелье, Стела, Стрела имеют гетерозиготный генотип по гену *Co*; при их скрещивании с родительскими формами с обычным типом роста в потомстве можно отбирать до 50% колонновидных генотипов, а при гибридизации двух колонновидных форм – до 75%.

Глава 5. Оценка генетического полиморфизма исходных форм яблони по аллелям генов некоторых качественных признаков на основе ДНК-маркирования

5.1. Устойчивость к парше (ген V_f)

В последние годы интенсивно развиваются исследования по ДНК-технологиям. Особое место молекулярно-генетическим методам отводится при маркер-опосредованной селекции плодовых культур, в частности яблони.

Для идентификации генов устойчивости к парше у исходных форм и гибридных сеянцев яблони были использованы праймеры к маркерам VfC, AL07-SCAR, AM19-SCAR (Tartarini et al., 1999, 2000; Afunian et al., 2004).

Исследования проводились совместно с сотрудниками лаборатории ДНК технологий и маркер-опосредованной селекции А.С. Лыжиным и И.Н. Шамшиным.

Проведенный анализ сортов и гибридных сеянцев на присутствие в генотипе доминантного гена устойчивости к парше (V_f) с использованием праймеров VfC1F и VfC 2R подтвердил наличие доминантного гена V_f у сортов Былина, Чародейка, Красуля, Свежесть, Кандиль орловский, Академик Казаков, Топаз, Дьямант, Прима, Рождественское, полученных на основе родительских форм, производных клона *M. floribunda* 821 (рис. 7).



Рис. 7. ПЦР-анализ сортов яблони для выявления гена устойчивости к парше (V_f) с использованием маркера VfC:

- 1 – Былина, 2 – Чародейка, 3 – Красуля, 4 – Стрела, 5 – Свежесть, 6 – Кандиль орловский, 7 – Памяти Нестерова, 8 – Академик Казаков, 9 – Топаз, 10 – Дьямант, 11 – 40-10, 12 – Прима, 13 – Рождественское; М – маркер молекулярного веса

Фрагмент размером 286 п.н. соответствует доминантному аллелю гена V_f

Сорт Памяти Нестерова не несет гена V_f , хотя и получен от скрещивания иммунного к парше сорта Летнее иммунное с Галой (рис. 7, табл. 4). Колонновидный сорт Стрела также выведен от гибридизации иммунной к парше формы 25-12 (Прима x Бессемянка мичуринская) с колонной 69-157, но в его генотипе также не присутствует ген V_f . Не обнаружено гена V_f и в сортах Антоновка обыкновенная, Лобо и колоннах Гейзер, Стела и элитной форме 40-10.

Этот ген присутствует и в других иммунных к парше сортах Благовест, Вымпел, Скала, Флагман, Имант, Фрегат, Фридом, Галарина, Успенское (табл. 4).

Аллельное состояние гена V_f в геноплазме сортов яблони

Сорт / форма	VfC	AL07-SCAR		Генотип
	286 п.н.	570 п.н.	823 п.н.	
Антоновка обыкновен.	0	0	1	$v_f v_f$
Гейзер	0	0	1	$v_f v_f$
Лобо	0	0	1	$v_f v_f$
Памяти Нестерова	0	0	1	$v_f v_f$
Стрела	0	0	1	$v_f v_f$
40-10	0	0	1	$v_f v_f$
Былина	1	1	1	$V_f v_f$
Чародейка	1	1	1	$V_f v_f$
Красуля	1	1	1	$V_f v_f$
Кандиль орловский	1	1	1	$V_f v_f$
Академик Казаков	1	1	1	$V_f v_f$
Дьямант	1	1	1	$V_f v_f$
Прима	1	1	1	$V_f v_f$
Рождественское	1	1	1	$V_f v_f$
Благовест	1	1	1	$V_f v_f$
Скала	1	1	1	$V_f v_f$
Флагман	1	1	1	$V_f v_f$
Вымпел	1	1	1	$V_f v_f$
Имант	1	1	1	$V_f v_f$
Фрегат	1	1	1	$V_f v_f$
Галарина	1	1	1	$V_f v_f$
Успенское	1	1	1	$V_f v_f$
Фридом	1	1	0	$V_f V_f$

Примечание: 1 – целевой фрагмент присутствует; 0 – целевой фрагмент отсутствует

Доминантный аллель гена V_f выявлен у 79,2% гибридных семян, полученных от скрещивания двух иммунных к парше сортов Кандиль орловский и Былина (рис. 8). В потомствах семей Валюта (ген V_f) x Белорусское сладкое (ген V_f) и Валюта (ген V_f) x Успенское (ген V_f) доминантный аллель гена V_f имели соответственно 74,4 и 78,8% семян (Савельев и др., 2014; Савельева, 2014).

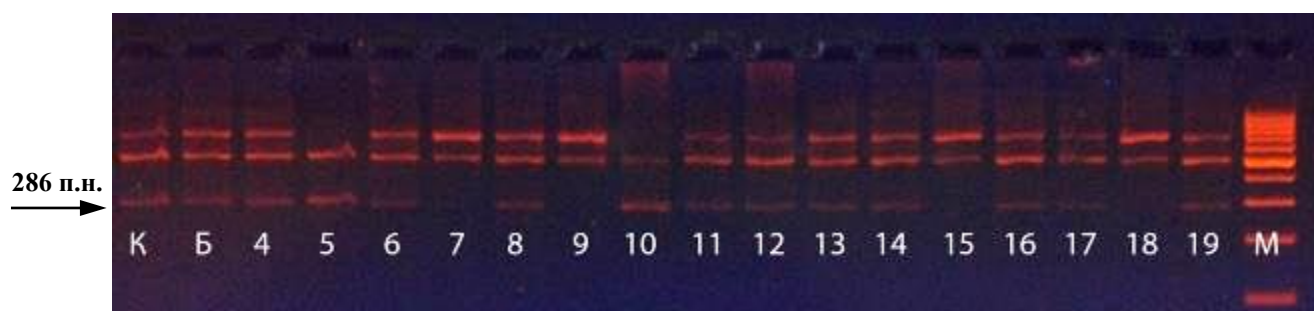


Рис. 8. ПЦР-анализ гибридного потомства яблони для выявления генотипов с детерминированной моногенной устойчивостью к парше (V_f) с использованием маркера VfC: К – Кандиль орловский, Б – Былина, 4-19 – гибридные семена, М – маркер молекулярного веса

Фрагмент размером 286 п.н. свидетельствует о наличии доминантного аллеля гена V_f

Анализ геномной ДНК сортов и гибридных семян яблони с праймером AL07-SCAR позволил идентифицировать аллельное состояние гена V_f (моногенная устойчивость к парше). Доминантный гомозиготный аллель гена V_f определяется по наличию на электрофореграмме фрагмента размером 570 п.н., а гомозиготный рецессивный – 823 п.н. (Tartarini et al., 1999). Присутствие обоих фрагментов свидетельствует о гетерозиготном состоянии гена V_f (Patzascu et al., 2006).

Как следует из рис. 9, сорта Благовест, Скала, Флагман, Вымпел, Имант, Фрегат, Галарина содержат ген V_f в гетерозиготном состоянии. Аналогичное аллельное состояние этого гена выявлено у сортов Былина, Чародейка, Красуля, Кандиль орловский, Академик Казаков, Дьямант, Прима, Рождественское, Успенское (табл. 4). Также гетерозиготны по гену V_f сорта Валюта и Белорусское сладкое (Савельев и др., 2014; Савельева, 2014). Американский сорт Фридом имеет гомозиготный доминантный генотип по гену устойчивости к парше ($V_f V_f$). Это согласуется с результатами других исследователей (Tartarini et al., 1999; Урбанович, 2013).

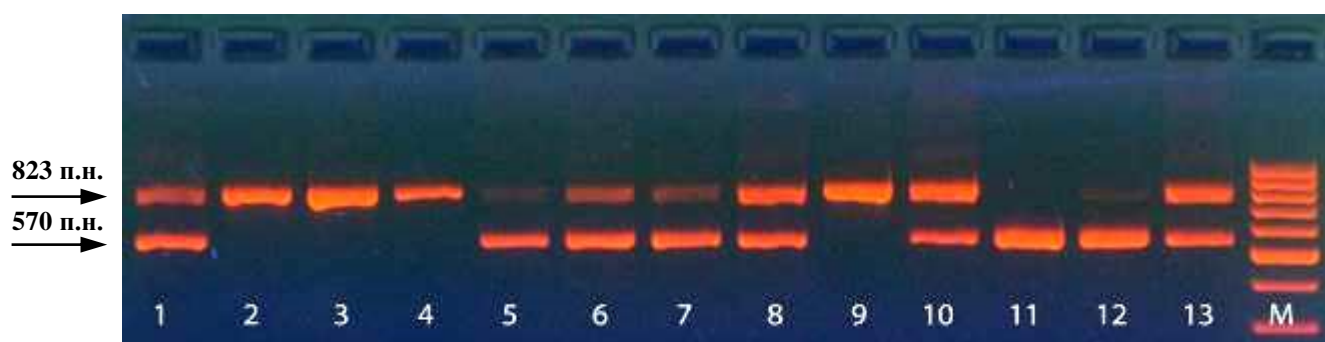


Рис. 9. ПЦР-анализ сортов яблони для выявления аллельного состояния гена устойчивости к парше (V_f) с использованием маркера AL07-SCAR:

1 – Благовест; 2 – Гейзер; 3 – Лобо; 4 – Стрела; 5 – Скала; 6 – Флагман; 7 – Вымпел; 8 – Имант; 9 – Антоновка обыкновенная; 10 – Фрегат; 11 – Фридом; 12 – Галарина; 13 – Успенское; М – маркер молекулярного веса

Фрагмент размером 570 п.н. свидетельствует о наличии доминантного аллеля гена (V_f).

Фрагмент размером 823 п.н. свидетельствует о наличии рецессивного аллеля гена (v_f).

На основе анализа продуктов амплификации геномной ДНК гибридных семян яблони из комбинации Кандиль орловский x Былина с праймером AL07-SCAR идентифицированы генотипы с доминантным гомозиготным, гетерозиготным и рецессивным гомозиготным состоянием гена V_f (рис. 10).

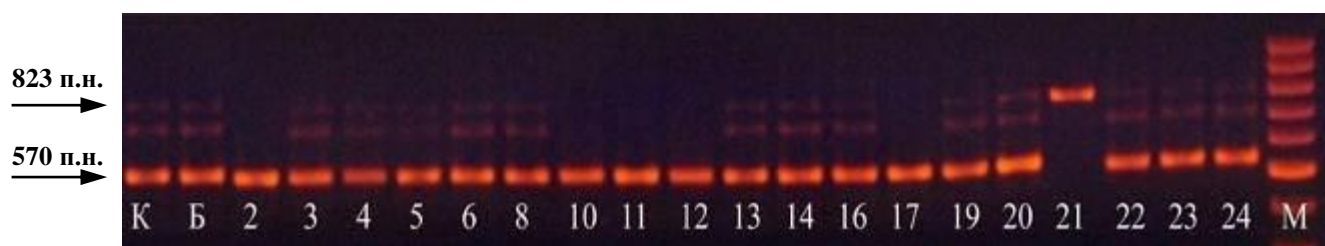


Рис. 10. Электрофореграмма продуктов амплификации геномной ДНК семян яблони гибридной семьи Кандиль орловский x Былина с праймерами к маркеру AL07-SCAR:

К – Кандиль орловский; Б – Былина; 2-24 – гибридные семена;

М – маркер молекулярного веса

Фрагмент размером 570 п.н. свидетельствует о наличии доминантного аллеля гена (V_f).

Фрагмент размером 823 п.н. свидетельствует о наличии рецессивного аллеля гена (V_f).

На представленной электрофореграмме сорта Кандиль орловский, Былина, гибридные сеянцы №№ 3,4,5,6,8,13,14,16,19,20,22,23,24 – гетерозиготны ($V_f v_f$) по доминантному аллелю гена V_f ; №№ 2,10,11,12 – гомозиготны ($V_f V_f$) и сеянец № 21 является рецессивной гомозиготой ($v_f v_f$). Использование дополнительного праймера AM19-SCAR также подтвердило, что в комбинации Кандиль орловский х Былина доля сеянцев с генотипом ($V_f V_f$) составила 22,9% от общего количества гибридов, с генотипом $V_f v_f$ – 56,2% и с генотипом $v_f v_f$ – 20,8% (табл. 5)

Таблица 5

Аллельное состояние гена V_f в гибридном потомстве Кандиль орловский х Былина на основании амплификации геномной ДНК с праймерами AL07-SCAR и AM19-SCAR (Савельева, 2014; Савельев и др., 2014)

Номер сеянца	AL07-SCAR		AM19-SCAR	Генотип
	570 п.н.	823 п.н.	524 п.н.	
2, 10, 11, 12, 17, 25, 26, 27, 31, 44	1	0	1	$V_f V_f$
1, 7, 9, 15, 18, 21, 30, 36, 39, 49	0	1	0	$v_f v_f$
3, 4, 5, 6, 8, 13, 14, 16, 19, 20, 22, 23, 24, 28, 29, 32, 33, 34, 35, 38, 41, 42, 43, 45, 46, 47, 48, 50	1	1	1	$V_f v_f$

Статистический анализ частот распределения аллелей гена V_f в гибридном потомстве по критерию χ^2 показал, что с вероятностью 95% фактическое расщепление по генотипу соответствует теоретически ожидаемому 1:2:1, а по фенотипу 3:1 (Савельев и др. 2014; Савельева, 2014).

Следует отметить (Савельев и др., 2014), что в результате амплификации геномной ДНК яблони с праймером AL07-SCAR помимо двух фрагментов известного размера, в образцах с гетерозиготным состоянием гена V_f наблюдается образование третьего продукта, расположенного между известными фрагментами (рис. 11). Данный продукт стабильно воспроизводился и четко визуализировался в условиях эксперимента. По мнению Shupert et al. (2004), этот фрагмент является гетеродуплексом между фрагментами известного размера.

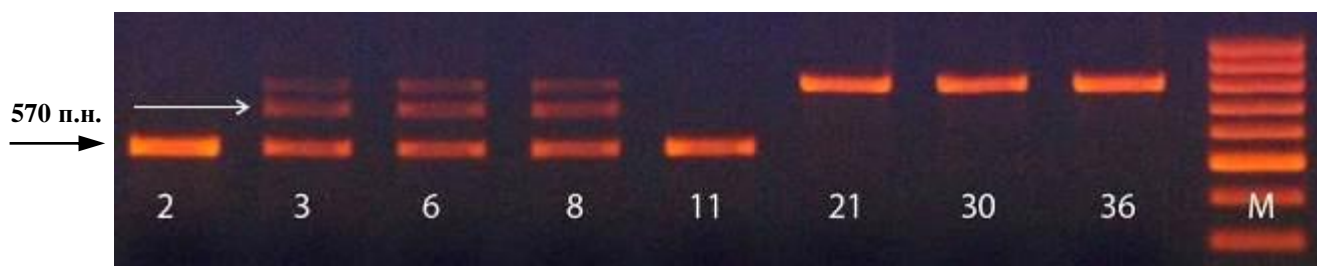


Рис. 11. Электрофореграмма продуктов амплификации ДНК сеянцев яблони гибридной семьи Кандиль орловский × Былина с праймерами к маркеру AL07-SCAR:

2, 3, 6, 8, 11, 21, 30, 36 – гибридные сеянцы; М – маркер молекулярного веса
Фрагмент размером 570 п.н. свидетельствует о наличии доминантного аллеля гена (V_f).

Фрагмент размером 823 п.н. свидетельствует о наличии рецессивного аллеля гена (V_f).

Таким образом, на основе молекулярно-генетического анализа была определена генотипическая структура сортов и гибридных семян по гену устойчивости к парше, выделены гендоноры с доминантным гомозиготным генотипом (V_fV_f) по этому гену. Подтверждена надежность праймеров VfC, AL07-SCAR и AM19-SCAR для оценки исходного материала по гену устойчивости к парше (V_f) и его аллельному состоянию, а также скрининга иммунных семян при маркер-опосредованной селекции.

5.2. Колонновидный габитус роста (ген Co)

В последние годы интенсивно развиваются исследования по разработке молекулярно-генетических методов оценки колонновидного габитуса роста у яблони (Maliepaard et al., 1998; Tian et al., 2005; Bai et al., 2012; Baldi et al., 2013; Otto, 2013). Выявлены и внедряются в селекционную практику ДНК-маркеры сцепленные с геном Co , однако они не всегда надежны (Пикунова и др., 2013).

Для идентификации гена колонновидности габитуса роста (Co) использовали праймеры к маркерам C18470-25831, Mdo.chr 10.12 и Co04R12, 29f1 и jwlr, разработанные зарубежными исследователями (Bai et al., 2012; Moriya et al., 2012; Baldi et al., 2013; Wolters et al., 2013).

Оценка 8 колонновидных и 4 неколонновидных сортов яблони с праймером к маркеру C18470-25831 показала, что у колонновидных сортов Валюта, Готика, Зеленый шум, Телеймон амплифицируется фрагмент размером 169 п.н., указывающий на наличие доминантного аллеля гена Co (колонновидности). Аналогичный фрагмент (169 п.н.) был обнаружен и у неколонновидных сортов Боллер Мекинтош, Топаз, Голден Делишес и Голден спур, однако он отсутствовал у сортов Приокское, Гейзер, Каскад с колонновидным габитусом роста (рис. 12).

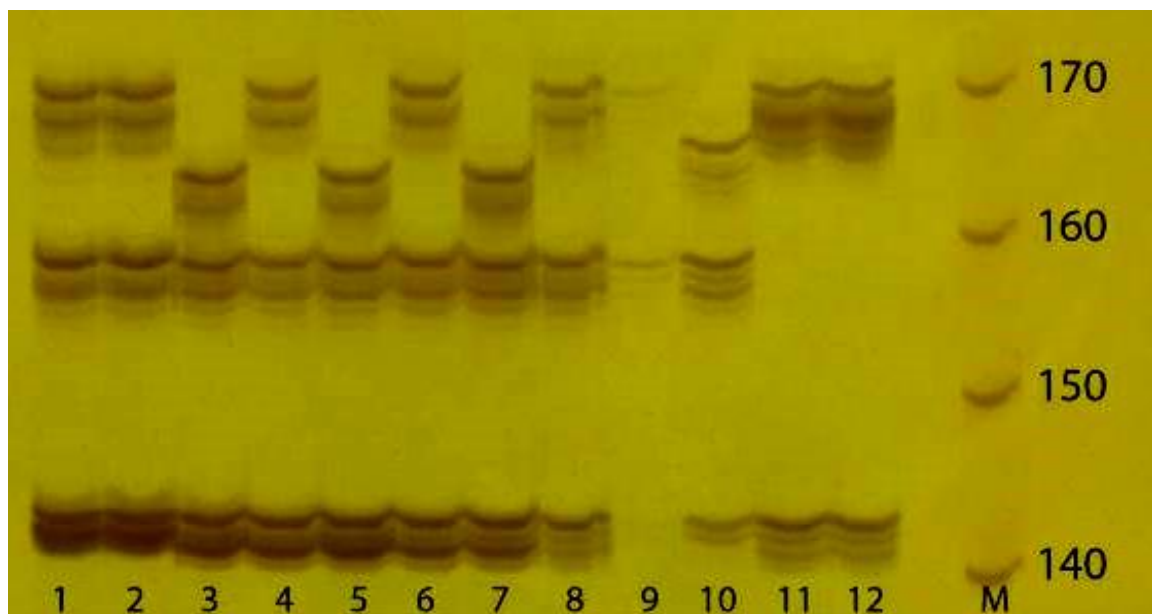


Рис. 12. Электрофоретический профиль продуктов амплификации геномной ДНК сортов яблони с праймерами к маркеру C18470-25831:

1 – Валюта; 2 – Готика; 3 – Приокское; 4 – Зелёный шум; 5 – Гейзер; 6 – Боллер Мекинтош; 7 – Каскад; 8 – Телеймон; 9 – Топаз; 10 – Стрела; 11 – Голден спур; 12 – Голден Делишес; М – маркер молекулярного веса

Аналогичные результаты получены и с праймером Mdo.chr 10.12 (табл. 6). У колонновидных сортов Валюта, Готика, Зеленый шум, Телеймон амплифицируется фрагмент размером 252 п.н., указывающий на наличие доминантного аллеля гена колонновидности, однако этот фрагмент присутствовал и у неколонновидных сортов Боллер Мекинтош, Топаз, Голден Делишес и Голд спур и не амплифицировался у колонновидных – Приокское, Гейзер, Каскад.

Таблица 6

Дифференциация сортов яблони по габитусу кроны (колонна / неколонна) с использованием молекулярных маркеров

Сорт	Фенотип	Генотип*	
		C18470-25831	Mdo.chr10.12
Валюта	колонна	+	+
Готика	колонна	+	+
Приокское	колонна	-	-
Зелёный шум	колонна	+	+
Гейзер	колонна	-	-
Каскад	колонна	-	-
Телеймон	колонна	+	+
Боллер Мекинтош	неколонна	+	+
Топаз	неколонна	+	+
Голден Спур	неколонна	+	+
Голден Делишес	неколонна	+	+

* + колонновидный генотип

- неколонновидный генотип

Праймер к маркеру Co04R12 амплифицирует фрагмент размером 194 п.н. как у колонновидных сортов, так и у сортов Академик Казаков, Лобо, Белорусское сладкое, Успенское с обычным неколонновидным габитусом роста.

Таким образом, изученные ДНК-маркеры C18470-25831, Mdo.chr 10.12 и Co04R12, которые по литературным данным (Bai et al., 2012; Baldi et al., 2013), тесно сцеплены с геном *Co*, не всегда надежны при скрининге генотипов с колонновидным габитусом кроны. Наиболее надежны для маркер-опосредованной селекции на колонновидность праймеры 29f1 и jwlr, которые детектируют наличие в геноме сортов яблони инсерции в околочной области гена колонновидности *Co*. В результате амплификации у колонновидных сортов наблюдается образование фрагмента 5'CR размером 586 п.н. (Wolters et al., 2013). С использованием отмеченных праймеров 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 амплифицируется фрагмент 5'CR длиной 586 п.н., указывающий на наличие доминантного аллеля гена колонновидности. Он также амплифицируется у колонновидных сортов Стрела, Каскад, Гейзер, Зеленый шум, Готика, Приокское. У сортов с обычным габитусом роста Хани крисп, Богатырь, Антоновка зимняя, Антоновка красная, Антоновка каменичка, Свежесть и др. целевой фрагмент 5'CR отсутствует.

Следовательно, праймеры 29f1 и jwlr наиболее пригодны для идентифика-

ции колонновидных генотипов.

5.3. Биосинтез этилена (гены *Md-ACS1* и *Md-ACO1*) и экспансина (ген *MD-Exp7*) в плодах, определяющих их длительную лежкость и твердость мякоти

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 and Hatfield, 1981).

Минимальный уровень биосинтеза этилена наблюдается при сочетании в гомозиготном состоянии в генотипе аллелей *Md-ACS1-2* и *Md-ACO1-1* (Costa et al., 2005).

Для анализа аллельного состояния генов, вовлеченных в биосинтез этилена в плодах сортов и форм яблони, амплифицировали геномную ДНК с праймерами, *Md-ACS1* и *Md-ACO1*. В результате были выявлены различные комбинации аллельных форм исследуемых генов (Шамшин, Савельева, 2014).

Аллельная форма 2 гена *Md-ACS1*, обуславливающая сниженный уровень синтеза этилена идентифицирована у *Malus prunifolia* 2454, *M. sylvestris* 41639. Наибольший интерес для селекции представляет *M. sylvestris* – гомозиготная форма данного аллеля.

Анализ аллельного полиморфизма по гену *Md-ACO1* выявил, что у большинства изученных видов яблони присутствуют обе его аллельные формы.

Дефектный аллель *Md-ACO1-1* в гомозиготном состоянии идентифицирован у видов *M. hupehensis*, *M. robusta* v. *persicifolia*, *M. denticulata* 29416, *M. baccata* 2324, *M. baccata* 2319, *M. baccata* v. *coerulescens*, *M. coronaria*, *M. transitoria*.

В геноплазме диких видов яблони рода *Malus* сочетание аллелей, ответственных за наиболее низкий уровень синтеза этилена в плодах не отмечено. Однако результаты анализа позволили идентифицировать носителей данных аллельных форм генов, которые можно применять в скрещиваниях для создания сортов с длительным сроком хранения плодов. Так, в генотипе вида *M. sylvestris* 41639 присутствует аллель 2 гена *Md-ACS1* в гомозиготном состоянии и ген *Md-ACO1* в гетерозиготном. Сочетание гетерозиготных состояний двух исследуемых генов идентифицировано у вида *M. prunifolia* 2454.

Изучение полиморфизма сортов и форм яблони по гену биосинтеза этилена *Md-ACS1* (рис. 13, табл. 7) показало, что в анализируемой выборке 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*). Сорт Фуджи гомозиготен по дефектному аллелю 2 (*Md-ACS1-2/2*).

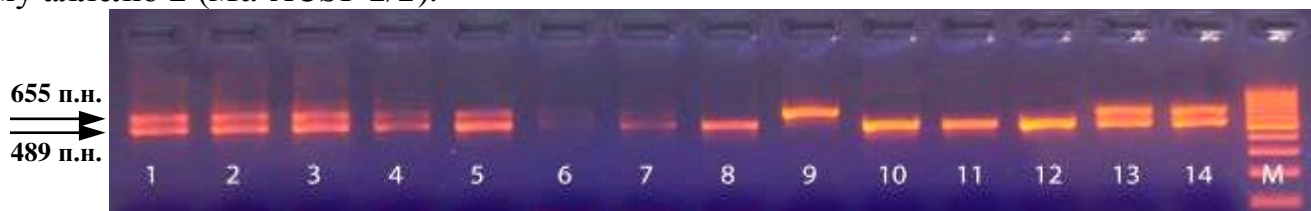


Рис. 13. Электрофореграмма продуктов амплификации геномной ДНК сортов и форм яблони с праймерами к маркеру *Md-ACS1*:

1 – Голден Делишес; 2 – Голден Спур; 3 – Хани крисп; 4 – Лигол; 5 – Памяти Нестерова; 6 – Гала; 7 – Академик Казаков; 8 – 40-10; 9 – Фуджи; 10 – Старк спур Голден Делишес; 11 – Вымпел; 12 – Имант; 13 – Редкрафт; 14 – Бреберн; М – маркер молекулярного веса

Фрагмент размером 489 п.н. соответствует аллелю *Md-ACS1-1*.

Фрагмент размером 655 п.н. соответствует аллелю *Md-ACS1-2*.

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 ген *Md-ACO1* в гетерозиготном состоянии. Сорт Фуджи гомозиготен по дефектному аллелю *Md-ACO1-1* (рис. 14, табл. 7).

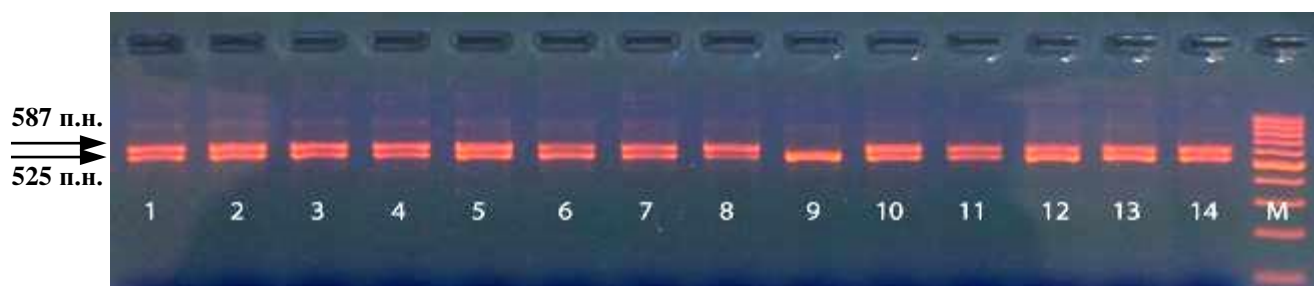


Рис. 14. Электрофореграмма продуктов амплификации геномной ДНК сортов и форм яблони с праймерами к маркеру *Md-ACO1*:

1 – Голден Делишес, 2 – Голден Спур, 3 – Хани крисп, 4 – Лигол, 5 – Памяти Нестерова, 6 – Гала, 7 – Академик Казаков, 8 – 40-10, 9 – Фуджи, 10 – Старк спур Голден Делишес, 11 – Вымпел, 12 – Имант, 13 – Редкрафт, 14 – Бреберн, М – маркер молекулярного веса

Фрагмент размером 525 п.н. соответствует аллелю *Md-ACO1-1*.

Фрагмент размером 587 п.н. соответствует аллелю *Md-ACO1-2*.

Таблица 7

Аллельное состояние генов *Md-ACS1* и *Md-ACO1* в геноплазме сортов и форм яблони

Сорт, форма	<i>Md-ACS1-1</i>	<i>Md-ACS1-2</i>	<i>Md-ACO1-1</i>	<i>Md-ACO1-2</i>
Голден Делишес	1	1	1	1
Голден спур	1	1	1	1
Хани крисп	1	1	1	1
Лигол	1	1	1	1
Памяти Нестерова	1	1	1	1
Гала	1	1	1	1
Академик Казаков	1	1	1	1
40-10	1	0	1	1
Фуджи	0	1	1	0
Старк спур Голден Делишес	1	0	1	1
Вымпел	1	0	1	1
Имант	1	0	1	1
Редкрафт	1	1	1	1
Бреберн	1	1	1	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 1 гена *Md-ACS1* с гетерозиготностью по гену *Md-ACO1*, что приводит к незначительному снижению интенсивности биосинтеза этилена относительно нормального уровня.

Для определения гена, вовлеченного в биосинтез экспансина в плодах у исходных форм яблони, использовали микросателлитный маркер MD-Exp7 (Савельева и др., 2014).

Изучение генетического полиморфизма дикорастущих видов и разновидностей рода *Malus* Mill. по аллелям гена биосинтеза экспансина *MD-Exp7* показало, что аллель длиной 198 п.н. идентифицирован у видов *M. asiatica* 2343, *M. niedzwetzkyana* 29429, *M. purpurea* v. *eleyi*, *M. orientalis* 29476, *M. turkmenorum* 13283, *M. turkmenorum* 29421, *M. sylvestris* 73, *M. caspiriensis* 14942, причем у видов *M. purpurea* v. *eleyi*, *M. turkmenorum* 29421 присутствует и аллель длиной 202 п.н., а у *M. coronaria* 14986 – уникальная аллель 210 п.н.

Из изученных видов наиболее длительной лежкостью плодов характеризуются виды *M. coronaria* и *M. coronaria* 14986, однако у первой формы не выявлено аллеля 198 п.н., но она содержит аллели 202 п.н. и 204 п.н., которые, по-видимому, и определяют продолжительную лежкость.

У более 37% изученных видов и разновидностей присутствует аллель гена длиной 202 п.н. Эта аллель преобладает и среди культурных сортов яблони (Costa et al., 2005; Шамшин и др., 2012; Урбанович, 2013). Виды *M. sargentii*, *M. sieboldii*, *M. ioensis*, *M. cerasifera* v. *aurantiaca*, *M. hupehensis*, *M. niedzwetzkyana* 13279, *M. orientalis* 41623, *M. orientalis* 49478, *M. purpurea* 2392 несут в своем генотипе единственный аллель длиной 204 п.н., хотя отличаются между собой по длительности лежкости плодов, а виды *M. coronaria*, *M. cerasifera* v. *adarata*, *M. caspiriensis* 14942 сочетают отмеченную аллель с другими аллелями гена *MD-Exp7* (202 п.н., 210 п.н., 226 п.н.). Полиморфизм аллелей отмеченного гена выявлен среди разновидностей и форм *M. baccata*. Так, у форм *M. baccata* 2317, *M. baccata* 2324 и *M. baccata* v. *coerulencens* 2333, наряду с аллелями длиной 201 и 202 п.н., присутствуют уникальные аллели размером 210, 220 и 230 п.н., так как ранее они не были установлены. У изученных представителей секции настоящие (*Eumalus*) отсутствует аллель 210 п.н. гена *MD-Exp7*.

Оценка генетического полиморфизма сортов и форм яблони с длительной лежкостью плодов (табл. 8) показала, что сорта Голден Делишес, Голден спур, Хани крисп, Памяти Нестерова, Лигол, Фуджи, Старк спур Голден Делишес, Имант, Редкрафт, Бреберн содержат в генотипе аллель размером 202 п.н., детерминирующий средний уровень биосинтеза экспансина и, следовательно, среднюю степень потери твердости плодов. Аллель 198 п.н., определяющий сниженный уровень биосинтеза экспансина, идентифицирован у сортов Вымпел, Академик Казаков. Наряду с отмеченными аллелями (198 п.н., 202 п.н.), у сортов Хани крисп, Фуджи, Академик Казаков, Имант выявлена аллель размером 200 п.н., у сорта Бреберн – 204 п.н. и сорта Редкрафт – 206 п.н. Участие данных аллелей в формировании твердости плодов пока не выяснено и требует дальнейшего изучения.

Аллели размером 198 и 202 п.н., связанные с минимальным уровнем синтеза экспансина, идентифицированы у формы 40-10 (Карповское х Шарлотта), которая

характеризуется плотной мякотью и длительной лежкостью плодов.

Таблица 8

Состав аллелей гена *Md-Exp7* у сортов яблони с длительной лежкостью плодов

Сорт / форма	Аллельный вариант, п.н.*
Голден Делишес	202
Голден Спур	202
Хани крисп	200/202
Памяти Нестерова	202
Лигол	202
40-10	198/202
Академик Казаков	198/200
Фуджи	200/202
Старк спур Голден Делишес	202
Вымпел	198
Имант	200/202
Редкрафт	202/206
Бреберн	202/204

* размер фрагментов рассчитан приблизительно, опираясь на близлежащие фрагменты маркера молекулярного веса, разница между которыми 10 п.н.

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, Орловим, Новинка осени, Осеннее полосатое с плодами летнего и осеннего сроков созревания и рыхлой мякотью (Урбанович, 2013).

Таким образом, на основе проведенного анализа дикорастущих видов, разновидностей и сортов яблони по генам биосинтеза этилена *Md-ACS1*, *Md-ACO1* и экспансина *MD-Exp7* в плодах установлено их аллельное состояние в различных исходных формах и выделены ценные генотипы для селекционного использования, несущие ценные аллели длительной лежкости и твердой мякоти плодов.

Глава 6. Новые устойчивые к парше и колонновидные сорта яблони, генисточники и доноры для селекционного использования

6.1. Продуктивность и экономическая эффективность иммунных к парше и колонновидных сортов яблони

Проведенная оценка продуктивности и экономической эффективности созданных нами (в соавторстве) сортов яблони с генетической устойчивостью к парше показала, что за период с 2012 по 2014 гг. средняя урожайность колебалась от 201,8 (Вымпел) до 298,3 ц/га (Флагман) (табл. 9).

Таблица 9

Экономическая эффективность выращивания иммунных к парше сортов яблони (схема посадки 6х3 м, возраст 8-10 лет)

Сорт	Урожайность (ц/га)	Полные затраты на 1 га (тыс.руб.)	Стоимость валовой продукции на 1 га (тыс.руб.)	Прибыль (тыс.руб.)	Рентабельность (%)
Богатырь (к)	218,4	146,6	371,3	224,7	153,3
Флагман	298,3	150,1	507,1	357,0	237,8
Фрегат	253,9	134,3	431,6	297,3	221,4
Академик Казаков	245,3	131,2	417,0	285,8	217,8
Благовест	237,1	128,3	403,1	274,8	214,2
Вымпел	201,8	115,7	343,1	227,4	196,5

Наибольшей экономической эффективностью (прибыль с 1 га 357,0 тыс. рублей при уровне рентабельности 237,8%) характеризуется сорт Флагман. Иммунные к парше сорта Фрегат, Академик Казаков и Благовест уступают сорту Флагман по уровню рентабельности на 6,9-9,9%, а прибыли – на 16,8-23,0%. Новый сорт Вымпел по прибыли с одного гектара (227,4 тыс. руб.) приближается к контрольному сорта Богатырь (224,7 тыс. руб.), но превосходит его на 28,2% по уровню рентабельности.

Проведенная оценка урожайности и экономической эффективности выведенных нами (в соавторстве) пяти колонновидных сортов яблони показала, что при площади питания 3х1,5 м на полукарликовом подвое 54-118 за период с 2012 по 2014 гг. средняя продуктивность колебалась от 180,1 (Готика) до 320,5 ц/га (Каскад) (табл. 10).

Таблица 10

Экономическая эффективность выращивания колонновидных сортов яблони (схема посадки 3х1,5 м, возраст 6-8 лет)

Сорт	Урожайность (ц/га)	Полные затраты на 1 га (тыс.руб.)	Стоимость валовой продукции на 1 га (тыс.руб.)	Прибыль (тыс.руб.)	Рентабельность (%)
Московское ожерелье (к)	178,6	111,4	303,6	192,2	172,5
Каскад	320,5	162,0	544,9	382,9	236,4
Гейзер	293,2	152,3	498,4	346,1	227,2
Стрела	268,7	143,5	456,8	313,3	218,3
Стела	242,0	134,0	411,4	277,4	207,0
Готика	180,1	112,0	306,2	194,2	173,4

Колонновидный сорт Готика по урожайности и экономической эффективности близок к контрольному сорту Московское ожерелье. Прибыль с одного гектара при выращивании этого сорта составила 194,2 тыс. рублей при рентабельности в 173,4%. Наибольшая экономическая эффективность отмечена у колонновидных сортов Стрела, Гейзер, Каскад (прибыль с 1 га 313,3-382,9 тыс. рублей) при уровне рентабельности (218,3-236,4%). Сорт Стела по экономической эффективности несколько уступает отмеченным выше сортам, но превосходит в среднем по уровню рентабельности (на 34,5%) и полученной прибыли с 1 га (на 85,2 тыс. рублей) контрольный сорт Московское ожерелье. Недостатками колонновидного сорта Московское ожерелье является то, что с возрастом растений и перегрузке урожаем происходит мельчание плодов, что сказывается на снижении их товарности, а также наблюдается осыпание плодов в засушливые годы. Это сказывается на снижении экономической эффективности данного сорта, хотя в молодом возрасте колонновидный сорт Московское ожерелье характеризуется более высокой экономической эффективностью и уровнем рентабельности в 223,6% (Савельева, 2012; Савельева и др., 2013).

Высокие экономические показатели колонновидных сортов яблони складываются не только из-за их высокой продуктивности, но и экономии производственных затрат при проведении агротехнических мероприятий по уходу, а также сбору урожая и проведении обрезки. Как показали ранее проведенные нами исследования (Савельева, 2008), в структуре общих затрат наибольшую долю составляют расходы на сбор урожая (39,0%) и проведение обрезки (26,8%).

Таким образом, созданные новые иммунные к парше сорта яблони заслуживают освоения в специализированных садоводческих хозяйствах, а колонновидные сорта перспективны для закладки сырьевых садов, а также для фермерского и любительского садоводства.

6.2. Генисточники и доноры селекционно значимых признаков

Проведенная генетико-селекционная и молекулярно-генетическая оценка исходных форм и гибридных сеянцев яблони позволила выделить и создать новые генисточники и доноры селекционно значимых признаков (табл. 11).

Таблица 11

Признак	Генисточник, донор
1	2
Высокий уровень устойчивости к абиотическим стрессорам: - к низким температурам (-40°C) в середине зимы (без повреждения)	<i>M. baccata</i> 14207, <i>M. pallasiana</i> , <i>M. sachalinensis</i> 25951, <i>M. cerasifera</i> v. <i>aurantiaca</i> , <i>M. prunifolia</i> 2430, Алтайское багряное, Амурское урожайное, Грушовка восточная, Абориген, Боганенок, Алтайское нарядное, Красная гроздь, Налив амурский, Алые паруса, Павлуша, Степное, Тонконожка, Слава Приморья, Краса степи, Терентьевка, Анис полосатый, Коричное полосатое, Сеянец Титовки

1	2
<p>Способность сохранять устойчивость к низким температурам (-28°C) в период оттепели в +3°C (с обратимыми повреждениями тканей коры, камбия, древесины и почек в баллах 1:1:1:2,5)</p>	<p><i>M. mandshurica</i> 41277, <i>M. cerasifera</i> v. <i>aurantiaca</i>, Красная гроздь, Китайка золотая ранняя, Анис полосатый, Мирончик, Папировка, Бабушкино, Антоновка краснобочка, Аркад сахарный</p>
<p>Способность восстанавливать морозостойкость (-35°C) при повторной закалке -5, -10°C после оттепели в +3°C (без повреждений тканей коры, камбия, древесины и повреждения почек до 1 балла)</p>	<p><i>M. baccata</i> v. <i>coerulescens</i> 2333, <i>M. sachalinensis</i> 85, <i>M. sieversii</i> 13975, <i>M. sieversii</i> 41639, Алтайское багряное, Амурское урожайное, Грушовка восточная, Абориген, Боганенок, Красная гроздь, Краса степи, Багратион, Бирская грушовка, Башкирский красавец, Зоренька, Рижский голубок, Терентьевка, Коричное полосатое, Сеянец Титовки, Мирончик, Бабушкино, Антоновка краснобочка, Орлик, Бессемянка мичуринская, Звездочка, Титовка, Фрегат, Орловим, Кандиль орловский, Болотовское, Строевское, Дарунак</p>
<p>- жаро- и засухоустойчивости</p>	<p><i>M. hupehensis</i>, <i>M. cerasifera</i> 29494, <i>M. sieversii</i> 13975, <i>M. purpurea</i>, <i>M. purpurea</i> v. <i>pendula</i>, <i>M. turkmenorum</i>, <i>M. prunifolia</i>, <i>M. sargentii</i>, <i>M. coronaria</i>, Вымпел, Рождественское, Фрегат, Каскад, Стела, Стрела</p>
<p>- солевыносливости</p>	<p><i>M. sargentii</i>, <i>M. ioensis</i>, <i>M. coronaria</i>, <i>M. purpurea</i> v. <i>pendula</i>, <i>M. spectabilis</i> 2415, Академик Казаков, Рождественское, Фрегат, Гейзер, Каскад, Стела, элита 40-10</p>
<p>Гендоноры устойчивости к низким температурам (-40°C) с высокой ОКС</p>	<p>Антоновка обыкновенная, Вымпел, Кандиль Горшкова, Флагман, Московское ожерелье, Память есаулу, Кубанское багряное</p>
<p>Гендоноры способности сохранять устойчивость к низким температурам (-28°C) в период оттепели в +3°C с высокой ОКС</p>	<p>Антоновка обыкновенная, Вымпел, Кандиль Горшкова, Успенское, Московское ожерелье, Память есаулу</p>
<p>Устойчивость к парше: - полигенная с высокой ОКС</p>	<p>Антоновка обыкновенная, Память есаулу, Персиковое, Прикубанское</p>

1	2
<p>- моногенная с гетерозиготным доминантным генотипом по гену $V_f(V_fV_f)$</p> <p>Моногенная с гомозиготным доминантным генотипом по гену $V_f(V_fV_f)$ подтвержденный ДНК-маркерами</p> <p>Устойчивость к мучнистой росе: - полигенная с высокой ОКС</p> <p>Колонновидный габитус роста (гетерозиготный доминантный генотип по гену $Co(Coco)$, подтвержденный гибридологическим анализом и ДНК-маркерами</p> <p>Колонновидный габитус роста (ген Co), гомозиготный доминантный генотип (V_fV_f) по устойчивости к парше подтвержденный ДНК-маркерами</p> <p>Уровень биосинтеза этилена в плодах: - носители аллеля 2 гена $Md-ACS1$ в гомозиготном состоянии и гена $Md-ACO1$ в гетерозиготном</p> <p>- носители аллеля 2 гена $Md-ACS1$ и $Md-ACO1$ в гетерозиготном состоянии</p> <p>Уровень биосинтеза экспансина в плодах: - носители аллеля гена $Md-Exp7$ 198 п.н. (сниженный уровень)</p> <p>- носители аллеля гена $Md-Exp7$ 198/202 п.н. (сниженный уровень)</p>	<p>Академик Казаков, Былина, Благовест, Вымпел, Галарина, Дьямант, Имант, Кандиль орловский, Красуля, Прима, Рождественское, Скала, Успенское, Чародейка, Флагман, Фрегат</p> <p>Гибридные сеянцы 2, 10, 11, 12, 17, 25, 26, 27, 31, 44 из семьи (Кандиль орловский х Былина), Фридом</p> <p>Антоновка обыкновенная, Успенское, Флагман, Московское ожерелье, Кубанское багряное, Золотая корона, Нимфа</p> <p>Гейзер, Готика, Валюта, Зеленый шум, Каскад, Московское ожерелье, Приокское, Стрела, Телеймон</p> <p>Гибридные сеянцы 3,4,7,8,9,12,13,15 из семьи (Валюта х Успенское)</p> <p><i>M. sylvestris</i> 41639</p> <p><i>M. prunifolia</i>, Голден Делишес, Голден Спур, Хани крисп, Лигол, Памяти Нестерова, Гала, Академик Казаков, Редкрафт, Бреберн</p> <p><i>M. caspiciensis</i> 14942, <i>M. asiatica</i> 2343, <i>M. sylvestris</i>, <i>M. orientalis</i> 29476, <i>M. turkmenorum</i>, <i>M. niedzwetskiana</i> 29422, Вымпел, Академик Казаков</p> <p><i>M. purpurea</i> v. <i>eleyi</i>, <i>M. turkmenorum</i> 29421, элита 40-10 (Карповское х Шарлотта)</p>

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выводы

1. Разработана методология комплексной оценки генетического потенциала исходных форм и скрининга потомств яблони на основе молекулярных, генетических методов, закономерностей наследования, характера взаимодействия генов, комбинационной способности селекционно значимых признаков, выделены и созданы ценные гендоноры, а также устойчивые к парше интенсивные колонновидные сорта.
2. Путем моделирования повреждающих факторов зимнего периода среди изученных исходных форм (70 дикорастущих видов и разновидностей, 235 сортов разного эколого-генетического происхождения) выделены генотипы с высоким стабильным потенциалом компонентов зимостойкости, способные выдерживать критические температуры -40°C в середине зимы, -28°C в период оттепели в $+3^{\circ}\text{C}$ и -35°C при закалке после оттепели.
3. Высокие уровни компонентов зимостойкости (максимальная морозостойкость, способность сохранять устойчивость к низким температурам в период оттепели) наследуются с преимущественным или равным влиянием аддитивных и неаддитивных генных взаимодействий, причем по отцовским родительским формам в некоторых потомствах роль неаддитивного действия генов может быть преобладающей. Сорта Антоновка обыкновенная, Вымпел, Московское ожерелье, Кандиль Горшкова, Память есаулу характеризуются высокими эффектами ОКС по II и III компонентам зимостойкости.
4. Установлены различия по степени солеустойчивости, засухо- и жаростойкости исходных форм. Виды *M. sargentii*, *M. coronaria*, *M. purpurea* v. *pendula*, сорта Каскад, Рождественское, Стела, Фрегат являются комплексными генисточниками высоких уровней солевыносливости, жаро- и засухоустойчивости: *M. ioensis*, *M. spectabilis* 2415, Академик Казаков, Гейзер и элита 40-10 – солеустойчивы, а *M. hupehensis*, *M. cerasifera* 29494, *M. sieversii* 13975, *M. purpurea*, *M. turkmenorum*, *M. prunifolia*, Вымпел, Стрела – жаро- и засухоустойчивы.
5. Наибольшим потенциалом устойчивости к парше характеризуются виды и разновидности яблони из секций рябиновидные (*Sorbomalus*), зеленоплодные (*Chloromeles*) и эриолобус (*Eriolobus*). Не отмечено поражение паршой сортов и форм яблони с генами V_m , хотя в годы эпифитотий этот ген преодолевается пятой расой парши во многих регионах России и стран СНГ (Барсукова, 1985; Жданов, Седов, 1991; Козловская, 2006), а также более 70 отечественных и зарубежных сортов, у которых устойчивость контролируется геном V_f от *M. floribunda* 821. Высокой полигенной устойчивостью к парше обладают сорта Алтайское багряное, Алтайское нарядное, Алтайское пурпуровое, Алтайское урожайное, а также Боганенок и Приморское, степень повреждения которых за все годы исследований не превышала 1 балла.
6. В детерминации полигенной устойчивости к парше существенное влияние оказывают как аддитивные, так и неаддитивные генные взаимодействия и в селекции на этот признак заслуживают использования не только исходные формы с высокой ОКС (Антоновка обыкновенная, Память есаулу, Персиковое, Прикубанское), но и перспективные комбинации скрещивания с высо-

- кими эффектами специфической комбинационной способности (Антоновка обыкновенная x Память есаулу, Антоновка обыкновенная x Золотая корона, Антоновка обыкновенная x Нимфа, Богатырь x Кубанское багряное).
7. Выявлено преобладающее влияние аддитивных эффектов генов в формировании признака устойчивости к мучнистой росе в потомствах родительских пар с полигенной, моногенной устойчивостью к парше и колонновидным габитусом роста, причем это действие более значительно по отцовским формам, чем по материнским, у которых роль аддитивного и неаддитивного действия примерно одинакова и для селекции выделены гендоноры с высокой общей комбинационной способностью (Антоновка обыкновенная, Успенское, Флагман, Золотая корона, Кубанское багряное, Нимфа, Московское ожерелье).
 8. Подтверждено моногенное наследование признака колонновидности в потомствах сортов Валюта, Готика, Московское ожерелье, Стела, Стрела, которые гетерозиготны по гену *Co* (*Coco*) и при их скрещивании с неколонновидными родительскими формами выщепляется около 50% колонновидных генотипов, а при гибридизации двух колонновидных – до 75%.
 9. Оценка генетического полиморфизма исходных форм и гибридных сеянцев яблони по аллелям гена устойчивости к парше (ген *V_f*) с использованием ДНК-маркеров позволила установить их генотипическую структуру и выделить доноры с гетерозиготным (*V_fV_f*) (Академик Казаков, Вымпел, Былина, Чародейка, Красуля, Кандиль орловский, Дыямант, Прима, Рождественское, Благовест, Скала, Имант, Фрегат, Галарина, Успенское) и гомозиготным доминантным генотипом (*V_fV_f*) – [Фридом, сеянцы 2, 10, 11, 12, 17, 25, 26, 27, 31, 44 из семьи (Кандиль орловский x Былина)].
 10. На основе молекулярно-генетического анализа исходных форм яблони с использованием праймеров C18470-25831, Mdo.chr 10.12 выделены сорта, несущие целевые аллели гена колонновидности (Валюта, Готика, Зеленый шум, Телеймон), однако эти маркеры недостаточно эффективны для скрининга колонновидных генотипов, так как идентифицируют ген *Co* и у форм с обычным габитусом роста (Боллер Мекинтош, Топаз, Голден Делишес и Голден Спур). Наиболее надежны для идентификации гена колонновидности праймеры 29f1 и jwlr, амплифицирующие фрагмент 5'CR размером 586 п.н.
 11. Оценка генетического полиморфизма дикорастущих видов и сортов яблони по аллелям генов, вовлеченных в контроль биосинтеза этилена в плодах, определяющих их лежкость показала, что носителем аллеля 2 гена *Md-ACS1* в гомозиготном состоянии и гена *Md-AC01* – в гетерозиготном является *M. sylvestris* 41639, а носителями аллеля 2 гена *Md-ACS1* и *Md-AC01* в гетерозиготном состоянии *M. prunifolia* 2454, Голден Делишес, Голден Спур, Хани крисп, Лигол, Памяти Нестерова, Гала, Академик Казаков, Бреберн, Редкрафт.
 12. Сниженным уровнем биосинтеза экспансина в плодах определяющим твердость их мякоти обладают носители аллеля гена *Md-Exp7* (198 п.н.) – *M. caspiciensis* 14942, *M. asiatica* 2343, *M. sylvestris*, *M. orientalis* 29476, *M. turkmenorum*, *M. niedzwetskiana* 29422, Вымпел, Академик Казаков и аллелей 198/202 п.н. - *M. purpurea v. eleyi*, *M. turkmenorum* 29421, элита 40-10 (Карповское x Шарлотта).
 13. На основе генетико-селекционных и молекулярных генетических методов

для селекционного использования выделено и создано более 160 генисточников и доноров селекционно значимых признаков, а также созданы (в соавторстве) коммерческие сорта яблони с моногенной устойчивостью к парше (Академик Казаков, Благовест, Вымпел, Флагман, Фрегат) и колонновидным габитусом роста (Гейзер, Готика, Каскад, Стела, Стрела) которые внесены в Госреестр селекционных достижений, допущенных к использованию и характеризуются высокой экономической эффективностью (прибыль с 1 га 194,2 – 382,9 тыс.руб., при уровне рентабельности 173,4-237,8%).

Рекомендации для производства и селекции

1. Рекомендовать для промышленного возделывания в средней полосе России и других регионах созданные сорта яблони Академик Казаков, Благовест, Вымпел, Флагман, Фрегат, обладающие моногенной устойчивостью к парше, высокой продуктивностью, зимостойкостью, товарно-потребительскими качествами плодов и экономической эффективностью (прибыль с 1 га 227,4-357,0 тыс. руб. при уровне рентабельности 196,5-237,8%) .
2. Для фермерского, любительского садоводства и закладки сырьевых садов рекомендуются высокопродуктивные, устойчивые к абиотическим и биотическим стрессорам с высоким качеством плодов выведенные колонновидные сорта Гейзер, Готика, Каскад, Стела, Стрела.
3. Для селекционного использования рекомендуются методы научно-обоснованного подбора родительских пар и отбора ценных генотипов, базирующихся на знании их генотипических особенностей, закономерностей наследования селекционно значимых признаков, характера взаимодействия генов, комбинационной способности и ДНК-маркирования.
4. На основе генетико-селекционных и молекулярно-генетических методов выделено и создано более 160 генисточников и доноров селекционно значимых признаков (высокой устойчивости к низким температурам, жаро- и засухоустойчивости, солевыносливости, моногенной и полигенной устойчивости к парше, мучнистой росе, колонновидности, сниженного уровня синтеза этилена и экспансина в плодах), которые рекомендуются для повышения эффективности селекционного процесса.

Перспективы дальнейшей разработки темы

Для повышения эффективности селекционной работы по яблоне необходимо сосредоточить усилия по дальнейшей мобилизации генетических ресурсов, их комплексному изучению, установлению генотипического разнообразия, генотипической структуры по важнейшим селекционно значимым признакам с использованием современных молекулярно-генетических методов и созданию новых гендоноров. Расширить исследования по частной генетики, идентификации новых генов, их аллельного состояния, экспрессии, выявлению групп сцепления, секвенированию отдельных участков и всего генома различных исходных форм. Разработка генетики количественных признаков - устойчивости к абиотическим и биотическим стрессорам, продуктивности, качеству плодов на основе генетико-статистических и молекулярно-генетических методов, в том числе и идентификации локусов QTL, что позволит целенаправленно и на научной основе вести подбор родительских пар и отбор ценных генотипов.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Книги, монографии

1. Савельева, Н.Н. Перспективные иммунные к парше сорта яблони / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев, А.Н. Юшков. – Мичуринск-научоград РФ, 2009. – 128 с.
2. Савельева, Н.Н. Яблоня колонновидная (биология, генетика, селекция) / Н.Н. Савельева, И.Н. Савельева. – Мичуринск-научоград РФ, 2012. – 120 с.
3. Савельева, Н.Н. Генетический потенциал устойчивости плодовых культур к абиотическим стрессорам / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев // Под общей редакцией академика РАСХН Н.И. Савельева. – Мичуринск-научоград РФ: ГНУ ВНИИГиСПР им. И.В. Мичурина, 2010. – 212 с.
4. Каталог сортов плодово-ягодных культур селекции ГНУ ВНИИГиСПР им. И.В. Мичурина / Под общ. ред. академика РАСХН, доктора с.-х. наук, профессора Н.И. Савельева. – Мичуринск: ГНУ ВНИИГиСПР им. И.В. Мичурина, 2009. – 79 с.
5. Каталог сортов плодовых и ягодных культур селекции ГНУ ВНИИГиСПР им. И.В. Мичурина. Изд. 2-е, дораб./ Под общей ред. акад. РАСХН, д-ра с.-х. наук, проф. Н.И. Савельева. – Мичуринск-научоград РФ: ГНУ ВНИИГиСПР им. И.В. Мичурина, 2014. – 80 с., 48 с.

Методики

6. Савельева, Н.Н. Генетические особенности и методические подходы в селекции иммунных к парше и колонновидных сортов яблони / Н.Н. Савельева. – Мичуринск-научоград РФ, 2014. – 128 с.

Авторские свидетельства, патенты

7. Авторское свидетельство Яблоня Флагман № 41966. Заяв. № 9553442, приоритет 25.11.2004, выдано 12.01.2009. Савельева Н.Н., Савельев Н.И., Юшков А.Н.
8. Авторское свидетельство Яблоня Фрегат № 43775. Заяв. № 9463765, приоритет 28.11.2005, выдано 12.01.2009. Савельева Н.Н., Савельев Н.И., Юшков А.Н.
9. Авторское свидетельство Яблоня Вымпел № 53583. Заяв. № 9052409, приоритет 16.11.2009, выдано 16.12.2010. Савельева Н.Н., Савельев Н.И., Земисов А.С., Юшков А.Н.
10. Авторское свидетельство Яблоня Стрела № 58630. Заяв. № 9052410, приоритет 16.11.2009, выдано 09.10.2013. Савельева Н.Н., Савельев Н.И., Савельева И.Н.
11. Авторское свидетельство Яблоня Академик Казаков № 58148. Заяв. № 88553557, приоритет 17.11.2011, выдано 17.12.2012. Савельева Н.Н., Земисов А.С., Савельев Н.И., Савельева И.Н., Юшков А.Н.
12. Патент на селекционное достижение Яблоня Флагман № 4920. Заяв. № 9553442, приоритет 25.11.2004, выдан 22.10.2009. Савельева Н.Н., Савельев Н.И., Юшков А.Н.
13. Патент на селекционное достижение Яблоня Фрегат № 4919. Заяв. № 9463765, приоритет 28.11.2005, выдан 22.10.2009. Савельева Н.Н., Савельев Н.И., Юшков А.Н.
14. Патент на селекционное достижение. Яблоня Вымпел № 5698. Заяв. № 9052409, приоритет 16.11.2009, выдан 16.12.2010. Савельева Н.Н., Савельев Н.И., Земисов А.С., Юшков А.Н.
15. Патент на селекционное достижение № 7034 Яблоня Стрела. Заяв. № 9052410, приоритет 16.11.2009, выдан 09.10.2013. Савельева Н.Н., Савельев Н.И., Савельева И.Н.
16. Патент на селекционное достижение № 6692 Яблоня Академик Казаков. Заяв. № 88553557, приоритет 17.11.2011, выдан 17.12.2012. Савельева Н.Н., Савельев Н.И., Земисов А.С., Савельева И.Н., Юшков А.Н.

Статьи в изданиях, рекомендуемых ВАК РФ

17. Савельева, Н.Н. Потенциал устойчивости иммунных к парше сортов яблони к низким температурам / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев // Доклады РАСХН. – 2008. – № 6. – С. 13-14.
18. Савельева, Н.Н. Наследование устойчивости к мучнистой росе (*Podosphaera leucotrica* (Ell. Everh.) Salm.) в потомствах сортов яблони с различным типом крон / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев // Доклады РАСХН. – 2013. – № 4. – С. 15-16.
19. Савельева, Н.Н. Устойчивость иммунных к парше сортов яблони к резким перепадам температуры после оттепелей / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев // Вестник РАСХН. – 2008. – № 6. – С. 38 – 39.
20. Савельева, Н.Н. Устойчивость к засолению иммунных к парше сортов и форм яблони / Н.Н. Савельева, Р.П. Евсеева // Вестник РАСХН. – 2009. – № 2. – С. 52-53.
21. Савельева, Н.Н. Наследование устойчивости к резким перепадам температуры после оттепелей в потомствах яблони отдаленных пар / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев, А.С. Земисов, С.Н. Артюх // Вестник РАСХН. – 2013. – № 3. – С. 24-26.

22. Савельева, Н.Н. Перспективные иммунные к парше сорта яблони для промышленного садоводства / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев // Вестник РАСХН. – 2014. – № 2. – С. 42-44.
23. Савельева, Н.Н. Идентификация источников генов биосинтеза этилена (*Md-ACSI* и *Md-ACO1*) в геноплазме диких видов яблони рода *Malus* (L.) Mill. / Н.Н. Савельева, И.Н. Шамшин // Вестник РАСХН. – 2014. – № 4. – С. 35-37.
24. Савельева, Н.Н. Новые сорта яблони с генетической устойчивостью к парше / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев, А.Н. Юшков, А.С. Земисов // Селекция и семеноводство. – 2006. – № 3-4. – С. 28-30.
25. Савельева, Н.Н. Устойчивость диких видов и разновидностей яблони рода *Malus* Mill. к засолению / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев // Вестник Российской сельскохозяйственной науки, 2015. – № 1. – С. 29-32.
26. Савельева, Н.Н. Селекция иммунных к парше сортов яблони, проблема стабильной устойчивости и возможные способы ее решения (обзор) / Н.Н. Савельева // Сельскохозяйственная биология. – 2010. – № 1. – С. 13-21.
27. Савельева, Н.Н. Полиморфизм дикорастущих видов рода *Malus* Mill. по гену (*MD-Exp7*) биосинтеза экспансина / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев, И.Н. Шамшин, А.С. Лыжин // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2014. – Т. 18, № 4/1. – С. 713-717.
28. Савельева, Н.Н. Моногенная устойчивость яблони к парше и проблема ее стабильности / Н.Н. Савельева // Садоводство и виноградарство. – 2008. – № 4. – С. 10-11.
29. Савельева, Н.Н. Роль иммунных к болезням сортов в снижении фунгицидной нагрузки на садовые агроценозы / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев, А.Н., Юшков, В.В. Чивилев, А.В. Кружков // Плодоводство и ягодоводство России: сб. науч. работ / ГНУ ВСТИСП. – М., 2010. – Т. XXIV. – Ч. 2. – С. 443-448.
30. Савельева, Н.Н. Защита яблоневого сада от парши на основе иммунных сортов / Н.Н. Савельева, И.Н. Савельева // Плодоводство и ягодоводство России: сб. науч. работ / ГНУ ВСТИСП. – М., 2010. – Т. XXIV. – Ч. 2. – С. 221-228.
31. Савельева, Н.Н. Потенциал устойчивости колонновидных сортов и форм яблони к парше / Н.Н. Савельева, И.Н. Савельева // Плодоводство и ягодоводство России: сб. науч. работ / ГНУ ВСТИСП. – М., 2011. – Т. XXVIII. – Ч. 2. – С. 205-208.
32. Савельева, Н.Н. Влияние биорегуляторов на ростовые процессы и устойчивость к низким температурам колонновидной яблони / Н.Н. Савельева, И.Н. Савельева // Плодоводство и ягодоводство России: сб. науч. работ / ГНУ ВСТИСП. – М., 2011. – Т. XXVI. – С. 96-100.
33. Савельева, Н.Н. Адаптивный потенциал и продуктивность иммунных к парше сортов яблони / Н.Н. Савельева, И.Н. Савельева // Плодоводство и ягодоводство России : сб. науч. работ / ГНУ ВСТИСП – М., 2012. – Т. XXIX. – Ч. 2. – С. 141-146.
34. Савельева, Н.Н. Биологические особенности и хозяйственная ценность колонновидных сортов яблони селекции профессора В.В. Кичины / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев // Плодоводство и ягодоводство России: сб. науч. работ / ГНУ ВСТИСП – М., 2012. – Т. XXXI. – Ч. 2. – С. 183-186.
35. Савельева, Н.Н. Донорские свойства сортов яблони по устойчивости к мучнистой росе / Н.Н. Савельева, И.Н. Савельева, Е.Н. Савельева // Плодоводство и ягодоводство России: сб. науч. работ / ГНУ ВСТИСП. – М., 2012. – Т. XXXII. – Ч. 2. – С. 131-135.
36. Савельева, Н.Н. Генетико-селекционное улучшение сортимента яблони для повышения эффективности садоводства / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев // Плодоводство и ягодоводство России: сб. науч. работ / ГНУ ВСТИСП. – М., 2012. – Т. XXXII. – Ч. 2. – С. 153-157.
37. Савельева, Н.Н. Устойчивость колонновидных сортов яблони к резким перепадам температуры после оттепелей / Н.Н. Савельева, И.Н. Савельева // Плодоводство и ягодоводство России: сб. науч. работ / ГНУ ВСТИСП. – М., 2012. – Т. XXXIV. – Ч. 2. – С. 193-199.
38. Савельева, Н.Н. Роль иммунных к парше сортов яблони в защите садовых агроценозов от биотических стрессоров / Н.Н. Савельева, И.Н. Савельева // Плодоводство и ягодоводство России: сб. науч. работ / ГНУ ВСТИСП. – М., 2012. – Т. XXX – С. 374-377.
39. Савельева, Н.Н. Наследование устойчивости к парше в потомствах колонновидных и иммунных родительских пар яблони / Н.Н. Савельева, И.Н. Савельева // Плодоводство и ягодоводство России: сб. науч. работ / ГНУ ВСТИСП. – М., 2013. – Т. XXXVI. – Ч. 2. – С. 143-146.
40. Савельева, Н.Н. Устойчивость перспективных коммерческих сортов яблони зарубежной селекции к низким температурам / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев // Плодоводство и ягодоводство России: сб. науч. работ / ГНУ ВСТИСП. – М., 2013. – Т. XXXVII. – Ч. 1. – С. 286-289.
41. Савельева, Н.Н. Новые сорта плодовых культур – основа инновационного развития садоводства / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев // Плодоводство и ягодоводство России:

сб. науч. работ / ГНУ ВСТИСП. – М., 2014. – Т. XXXVIII. – Ч. 2. – С. 76-79.

42. Савельева, Н.Н. Скрининг диких видов и разновидностей рода *Malus* Mill. по устойчивости к абиотическим, биотическим стрессорам и длительной лежкости плодов / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев, Е.Н. Савельева // Плодоводство и ягодоводство России: сб. науч. работ / ГНУ ВСТИСП. – М., 2014. – Т. XXXX. – Ч. 1. – С. 273-278.

43. Савельева, Н.Н. Перспективные сорта плодовых культур для закладки и реконструкции садов / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев // Плодоводство и ягодоводство России: сб. науч. работ / ГНУ ВСТИСП. – М., 2008. – Т. XX. – С. 352-358.

44. Савельева, Н.Н. Потенциал устойчивости плодовых культур к низкотемпературным стрессорам / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев, А.Н. Юшков, В.В. Чивилев, А.С. Земисов // Плодоводство и ягодоводство России. – М., 2008. – Т. 18.: сборник тр. науч.-практ. конф. «Состояние садовых растений после зимы 2006/07 г. и проблемы их зимостойкости» (13 июня 2007 г.) и междунар. науч.-практ. конф. «Инновационные направления в питомниководстве плодовых культур» (14-15 июня 2007 г.). – С. 503-506.

45. Савельева, Н.Н. Устойчивость иммунных к парше сортов и форм яблони к абиотическим и биотическим стрессорам / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев // Вестник МичГАУ. – 2008. – № 2. – С. 10-15.

46. Савельева, Н.Н. Засухоустойчивость колонновидных сортов и форм яблони / Н.Н. Савельева, И.Н. Савельева // Вестник МичГАУ. – 2011. – № 2, ч. 1. – С. 36-38.

Научные статьи в журналах, сборниках

47. Савельева, Н.Н. Устойчивость иммунных сортов яблони к резким перепадам температуры после оттепелей / Н.Н. Савельева, А.Н. Юшков // Перспективы северного садоводства на современном этапе: матер. науч.-практ. конф., посвящ. 70-летию со дня основания Свердловской селекционной станции садоводства. Екатеринбург, 18-19 августа 2005 года. – Екатеринбург, 2005. – С. 132-134.

48. Савельева, Н.Н. Устойчивость сортов яблони и груши к воздействию высокотемпературных стрессоров / Н.Н. Савельева, А.Н. Юшков, В.В. Чивилев, А.С. Земисов // Актуальные проблемы садоводства России и пути их решения: матер. Всерос. науч.-метод. конф. молодых ученых, 2-5 июля 2007 г. – Орел, 2007. – С. 271-275.

49. Савельева, Н.Н. Устойчивость сортов яблони и груши к температурным стрессорам / Н.Н. Савельева, А.Н. Юшков, В.В. Чивилев, А.С. Земисов // Актуальные проблемы садоводства России и пути их решения: матер. Всерос. науч.-метод. конф. молодых ученых, 2-5 июля 2007 г. – Орел, 2007. – С. 271-275.

50. Савельева, Н.Н. Скороплодность, особенности роста и плодоношения иммунных к парше сортов яблони / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев // Проблемы агроэкологии и адаптивность сортов в современном садоводстве России: материалы Всерос. науч.-метод. конф. (1-4 июля 2008 г., Орел). – Орел, 2008. – С. 227-229.

51. Савельева, Н.Н. Достижения по селекции сортов яблони с генетической устойчивостью к парше / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев // Современные тенденции развития промышленного садоводства: материалы междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 75-летию образования НИИ садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко (г.Барнаул, 18-23 авг. 2008 г.). – Барнаул, 2008. – С. 130-135.

52. Савельева, Н.Н. Продуктивность и экономическая эффективность иммунных к парше сортов яблони / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев // Пути реализации потенциала высокоплотных плодовых насаждений: материалы междунар. науч. конф., посвящ. 85-летию со дня рожд. д-ра с.-х. наук, проф. А.С. Девятова (пос. Самохваловичи, 1 июля – 15 августа 2008 г.). – Самохваловичи, 2008. – С. 89-92.

53. Савельева, Н.Н. Экономическая эффективность иммунных к парше сортов яблони в период полного плодоношения / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев // Оптимизация технологико-экономических параметров структуры агроценозов и регламентов возделывания плодовых культур и винограда: темат. сб. материалов междунар. науч.-практ. конф. – Краснодар, 2008. – Т. 1. – С. 60-64.

54. Савельева, Н.Н. Засухоустойчивость иммунных к парше сортов яблони / Н.Н. Савельева, А.Н. Юшков // Проблемы агроэкологии и адаптивность сортов в современном садоводстве России: материалы Всерос. науч.-метод. конф. (1-4 июля 2008 г., Орел). – Орел, 2008. – С. 292-293.

55. Савельева, Н.Н. Потенциал устойчивости исходных форм и гибридных сеянцев яблони к парше / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев, А.Н. Юшков, А.С. Земисов, С.Н. Артюх // «Вклад фундаментальных научных исследований в развитие современной инновационной экономики Краснодарского края»: Научно-практ. конф. грантодержателей РФФИ и администрации Краснодарского края: сборник тезисов / РФФИ; Департамент образования и науки Краснодарского края, НП «Инновационно-технологический центр «Кубань-Юг». – Краснодар, 2009. – С. 96-97.

56. Савельева, Н.Н. Особенности роста колонновидных сортов и форм яблони в зависимости от генотипа и подвоя / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев, И.Н. Савельева // Создание адаптивных интенсивных яблоневого сада на слаборослых вставочных подвоях: материалы междунар. науч.-практ. конф. 21-24 июля 2009 г., Орёл. – Орёл, 2009. – С. 114-117.
57. Савельева, Н.Н. Селекция высокоадаптивных сортов семечковых культур с генетической устойчивостью к болезням / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев, А.Н. Юшков, В.В. Чивилев, А.С. Земисов, Р.Е. Кириллов // Интенсификация и оптимизация производственного процесса сельскохозяйственных растений: материалы междунар. науч.-практ. конф., Орёл, 6-8 октября 2009 года. – Орёл, 2009. – С. 142-145.
58. Савельева, Н.Н. Создание новых сортов яблони с генетической устойчивостью к болезням / Н.Н. Савельева, А.Н. Юшков, Н.И. Савельев, А.С. Земисов, С.Н. Артюх // Создание адаптивных интенсивных яблоневого сада на слаборослых вставочных подвоях: материалы междунар. науч.-практ. конф. 21-24 июля 2009 г., Орёл. – Орёл, 2009. – С. 156-159.
59. Савельева, Н.Н. Состояние и продуктивность насаждений яблони и груши после суровой зимы 2005-2006 годов / Н.Н. Савельева, А.Н. Юшков, В.В. Чивилев, Н.И. Савельев, А.С. Земисов // Современные проблемы и перспективы отечественного садоводства: материалы межрегион. науч.-практ. конф., посвящ. 90-летию со дня рожд. проф. Е.С. Черненко. – Мичуринск, 2009. – С. 183-188.
60. Савельева, Н.Н. Влияние неблагоприятных погодных условий 2009/10 г. на адаптивный потенциал и продуктивность плодовых насаждений / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев, И.Н. Савельева // Современные системы производства, хранения и переработки высококачественных плодов и ягод: материалы науч.-практ. конф., 4-5 сентября 2010 г. – Мичуринск-научоград РФ, 2010. – С. 40-42.
61. Савельева, Н.Н. Иммунные к парше сорта яблони важный резерв повышения эффективности садоводства / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев И.Н. Савельева // Оценка состояния и резервы повышения эффективности производства продукции садоводства и пчеловодства: сб. науч. тр. юбилейной конф. (г. Бердск, апрель 2010 г.). – Новосибирск, 2010. – С. 102-104.
62. Савельева, Н.Н. Потенциал устойчивости колонновидных сортов и форм яблони к низким температурам / Н.Н. Савельева, И.Н. Савельева // Научное обеспечение адаптивного садоводства Уральского региона: материалы науч.-практ. конф., посвящ. 75-летию со дня основания Свердловской ССС. Екатеринбург, 4-6 августа 2010 года. – Екатеринбург, 2010. – С. 63-65.
63. Савельева, Н.Н. Скороплодность, урожайность и товарно-потребительские качества колонновидных сортов и форм яблони / Н.Н. Савельева, И.Н. Савельева // Совершенствование сортимента и технологий возделывания плодовых и ягодных культур: материалы междунар. науч.-практ. конф., 27-30 июля 2010 г., г. Орёл. – Орёл, 2010. – С. 202-204.
64. Савельева, Н.Н. Солеустойчивость иммунных к парше и колонновидных сортов яблони / Н.Н. Савельева, И.Н. Савельева // Развитие научного наследия И. В. Мичурина по генетике и селекции плодовых культур: материалы междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 155-летию со дня рождения И.В. Мичурина (XXII Мичуринские чтения, 26-28 октября 2010 г.). – Мичуринск-научоград РФ, 2010. – С. 279-281.
65. Савельева, Н.Н. Биохимический состав плодов иммунных к парше сортов яблони в условиях Центрально-Черноземного региона России / Н.Н. Савельева, Т.А. Черенкова // Совершенствование сортимента и технологий возделывания плодовых и ягодных культур: материалы междунар. науч.-практ. конф., 27-30 июля 2010 г., г. Орёл. – Орёл, 2010. – С. 245-247.
66. Савельева, Н.Н. Новые сорта плодовых культур, устойчивые к биотическим и абиотическим стрессорам / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев, А.Н. Юшков, В.В. Чивилев, А.С. Земисов, Р.Е. Кириллов, И.Н. Савельева // Роль отрасли плодового хозяйства в обеспечении продовольственной безопасности и устойчивого экономического роста: материалы междунар. науч. конф., пос. Самохваловичи, 23-25 августа 2011 г. – Самохваловичи, 2011. – С. 17-21.
67. Савельева, Н.Н. Создание устойчивых к болезням сортов плодовых культур с улучшенным биохимическим составом для получения натуральных продуктов питания / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев, А.Н. Юшков, Н.В. Борзых, В.В. Чивилев, А.С. Земисов, Т.А. Черенкова // Достижения науки и инновации в производстве, хранении и переработке сельскохозяйственной продукции: материалы междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 80-летию Засл. работника высш. школы РФ, проф. Ю.Г. Скрипникова, 20-22 сент. 2011 г. – Мичуринск-научоград РФ. – 2011. – С. 84-86.
68. Савельева, Н.Н. Перспективные сорта плодовых культур для промышленного садоводства / Н.Н. Савельева, А.Н. Юшков, Н.И. Савельев, В.В. Чивилев, А.С. Земисов, Ал.В. Кружков // Проблемы садоводства в Среднем Поволжье: сб. тр. науч.-практ. конф., посвящ. 80-летию со дня образования Самарского НИИ «Жигулевские сады», 16-17 сент. 2011 г. – Самара, 2011. – С. 313-317.
69. Savelyeva, N.N. Biochemical composition and antioxidant activity of fruit crops /

N.N. Savelyeva, N.I. Savelyev, V.N. Makarov, A.N. Jushkov, N.V. Borzykh, M.J. Akimov // Abstracts of XIII Eucarpia Symposium on Fruit Breeding and Genetics, Warsaw University of Life Sciences, SGGW (WULS-SGGW), Poland, 11-15 September, 2011. – Warsaw, 2011. – P. 58.

70. Савельева, Н.Н. Экономическая эффективность выращивания колонновидных сортов яблони / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев, И.Н. Савельева // Адаптивный потенциал и качество продукции сортов и сорто-подвойных комбинаций плодовых культур: материалы междунар. науч.-практ. конф. (Орёл, 24-27 июля 2012 г.). – Орёл, 2012. – С. 212-214.

71. Савельева, Н.Н. Роль научного наследия Н.И. Вавилова и И.В. Мичурина в становлении отечественной селекции и улучшении садовых культур / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев // Развитие научного наследия Н.И. Вавилова в современных селекционных исследованиях: материалы Всероссийской научно-практ. конф., посвящ. 125-летию со дня рождения Н.И. Вавилова, 13-14 марта 2012 г. – Казань: Центр информационных технологий, 2012. – С. 160-163.

72. Савельева, Н.Н. Роль научного наследия Н.И. Вавилова и И.В. Мичурина в становлении и развитии селекции садовых культур и совершенствовании сортимента / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев // Идеи Н.И. Вавилова в современном мире: тез. докл. III Вавиловской междунар. конф., Санкт-Петербург, 6-9 ноября 2012 г. – СПб.: ВИР, 2012. – С. 14-15.

73. Савельева, Н.Н. Потенциал устойчивости сортов яблони к низкотемпературным стрессорам – важнейший фактор повышения эффективности садоводства / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев // Научные труды ГНУ СКЗНИИСиВ. – Краснодар, 2013. – Т. 1: Методологическое обеспечение селекции садовых культур и винограда на современном этапе (Материалы науч.-практ. форума «Роль экологизации и биологизации в повышении эффективности производства плодовых культур, винограда и продуктов их переработки»). – С. 66-69.

74. Савельева, Н.Н. Потенциал устойчивости колонновидных сортов и форм яблони к резким перепадам температуры после оттепели / Н.Н. Савельева, И.Н. Савельева // Современные сорта и технологии для интенсивных садов: матер. междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 275-летию А.Т. Болотова (15-18 июля 2013 г., Орел). – Орел: ВНИИСПК, 2013. – С. 205-207.

75. Савельева, Н.Н. Потенциал продуктивности иммунных к парше сортов яблони селекции ВНИИГиСПР им. И.В. Мичурина / Н.Н. Савельева, И.Н. Савельева // Физиологические основы формирования продуктивности, устойчивости и качества продукции в современном садоводстве: материалы междунар. науч.-метод. конф., посвящ. 80-летию со дня рожд. А.С. Овсянникова (14-16 мая 2013). – Воронеж, 2013. – С. 108-110.

76. Савельева, Н.Н. Совершенствование сортимента яблони на основе генетических исследований / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев // Плодовые культуры и роль науки в развитии промышленного садоводства: материалы междунар. науч. конф., посвящ. 110-летию со дня рожд. засл. деятеля науки РФ, докт. с.-х. наук, проф. А.Н. Веньямина. – Воронеж, 2014. – С. 6-10.

77. Савельева, Н.Н. Селекционное использование генетической коллекции плодовых культур для повышения адаптивного потенциала и качества плодов / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев // Генетические ресурсы растений – основа продовольственной безопасности и повышения качества жизни: тез. докл. междунар. науч. конф., посвящ. 120-летию основания института. Санкт-Петербург, 6-8 октября 2014 г. / РАН; ВНИИР им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербургский науч. центр РАН, ВОГИС. – СПб.: ВИР, 2014. – С. 87.

78. Savelyeva, N. N. Biochemical composition of scab immune apple varieties under the circumstances of Black Soilzone of Russia / N.N. Savelyeva, T.A. Cherenkova // Austrian Journal of Technical and Natural Sciences – Austria, Vienna, 2014. – № 7-8 (July-August). – С. 93-95.

79. Савельева, Н.Н. Скрининг устойчивых к парше генотипов яблони на основе ДНК-маркирования / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев, А.С. Лыжин, И.Н. Шамшин // Субтропическое и декоративное садоводство: сб. науч. тр. ГНУ ВНИИЦиСК Россельхозакадемии. – 2014. – Вып. 51. – С. 182-187.

80. Савельева, Н.Н. Потенциал устойчивости к низким температурам сортов яблони южной зоны садоводства / Н.Н. Савельева, Н.И. Савельев, И.Ф. Инденко, С.Н. Артюх // Субтропическое и декоративное садоводство: сб. науч. тр. / ФГБНУ ВНИИЦиСК. – 2015. – Вып. 52. – С. 37-40.

81. Savelyeva, N.N. Resistance to low temperatures in local and foreign apple varieties with monogenous scab resistance / N.N. Savelyeva // “Theoretical and Applied Sciences in the USA”: Papers of the 2nd International Scientific Conference (February 5, 2015). Cibunet Publishing. – New York. 2015. – 302 p.

82. Savelyeva, N.N. Продуктивность и экономическая эффективность новых сортов яблони с генетической устойчивостью к парше / N.N. Savelyeva, N.I. Savelyev // Materialy XI Mezinarodni vedecko-prakticka conference «DNY VEDY-2015». – Dil 17. Zemepis a geologie. Zemédélstvi.: Praha, Publishing House «Education and Science» s.r.o. – 2015. – P. 71-72.

83. Savelyeva, N.N. Селекция колонновидных сортов яблони в России /

N.N. Savelyeva, N.I. Savelyev, I.N. Savelyeva // Materials of XI international research and practice conference «SCIENCE WITHOUT BORDERS-2015». Volume 20. Ecology. Construction and architecture. Agriculture. Sheffield. Science and education LTD. Sheffield, England, 2015. – P. 80-81.

84. Savelyeva, N.N. Drought resistance and heat resistance of apple varieties with monogenic scab resistance / N.N. Savelyeva // 1st International Scientific Conference «Euronan Applied Sciences: challenges and solutions»: Papers of the 1st International Scientific Conference. March 10, 2015, Stuttgart, Germany. – P. 128-130.

Подписано в печать 15.04.15 г. Гарнитура Times New Roman.
Формат 60x84 1 / 16. Бумага офсетная. Усл.печ.л. 1,3. Тираж 100 экз. Заказ № 27

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

393770, Тамбовская область, г. Мичуринск-научоград РФ, ул. ЦГЛ, e-mail: cglm@ Rambler.ru