

ГЕНОТИПИРОВАНИЕ СОРТОВ ЯБЛОНИ РОССИЙСКОЙ И ЗАРУБЕЖНОЙ СЕЛЕКЦИИ ПО АЛЛЕЛЯМ S-ЛОКУСА (ГЕНЫ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТИ)

Дулов Михаил Иванович, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, ведущий научный сотрудник

ГБУ Самарской области «Научно-исследовательский институт садоводства и лекарственных растений «Жигулевские сады»

443072, Самарская область, г. Самара, поселок опытной станции по садоводству, 18 км; тел. 89179549450, e-mail: dulov-tehfak@mail.ru

Ключевые слова: яблоня, сорта, генотипирование, самонесовместимость, S-локус, S-PHКаза, молекулярные маркеры.

Большинство сортов яблони имеют гаметофитную самонесовместимость и не способны к самооплодотворению. Сорта с одним общим S-аллелем обладают пониженной совместимостью и не достигают своей потенциальной урожайности, если их высаживают вблизи. Полная совместимость сортов происходит, когда оба S-аллеля между родителями различаются. При скрещивании генотипов яблони с полной совместимостью все пыльцевые зерна одного растения способны опылить другое растение. Информация о перекрестной совместимости сортов необходима при подборе родительских форм в селекционных программах и для подбора опылителей в коммерческих садах. В сортах яблони зарубежной селекции из аллелей S-локуса, кодирующих другую S-PHКазу, наиболее распространенным аллелем является S_3 (16,9%), за ним следуют S_7 (12,3%), S_1 и S_2 (по 10,8%), S_5 (8,7%), S_9 (5,6%), S_{10} (5,4%), S_{24} и S_{28} (по 4,9%), S_{20} (3,1%), S_{25} (2,6%). В России генотипирование сортов яблони проводится по ограниченному количеству аллелей S-локуса. Самым распространенным аллелем S-локуса среди генотипов яблони российской селекции с полностью установленным аллельным составом является S_{10} (26,8%), за ним следуют S_3 (23,2%), S_7 (16,1%), S_2 (14,3%), S_5 и S_9 (по 8,9%). Для выявления полного аллельного статуса S-локуса сортов яблони отечественной селекции, установления перекрестной совместимости и лучших опылителей дополнительно необходимо проведение ПЦР-анализа по другим S-аллелям, особенно по аллелям S_{11} , S_{20} , S_{22} , S_{23} , S_{24} , S_{25} и S_{28} . В статье проведена оценка 195 генотипов яблони зарубежной селекции и 58 генотипов российской селекции по их S-аллельному составу для представления селекционерам и производителям яблочной информации о несовместимости между сортами. Приведена характеристика ДНК-маркеров, нуклеотидная последовательность праймеров, размеры целевых фрагментов ПЦР-продукта для обнаружения у яблони наиболее распространенных аллелей S-гена, разработки программ гибридизации и улучшения эффективности перекрестного опыления.

Введение

Яблоня (*Malus domestica* Borkh.) является экономически важной культурой во многих регионах с умеренным климатом по всему миру. Плоды яблони незаменимы в питании человека, так как содержат много полезных для человека питательных и биологически активных природных веществ антиоксидантного действия, повышающих устойчивость организма к неблагоприятным факторам внешней среды [1].

Урожайность и качество плодов яблони во многом зависят от опыления цветков перед началом оплодотворения. Большая часть сортов яблони, формируя обоеполые цветки и имея функционирующую мужскую часть (тычинки) и женскую часть (пестик), не способна к самооплодотворению. При распускании цветков, растрескивании пыльников и попадании пыльцевого зерна на рыльце собственного пестика оно прорастает, но вскоре останавливает рост, и пыльцевые трубки погибают, не достигнув

зародышевого мешка. Это связано с тем, что в пыльце (пыльцевых трубках) и тканях пестика цветков активны одни и те же гены самонесовместимости, продукты взаимодействия которых приводят к остановке роста пыльцевых трубок и их разрушению [2]. Растения, неспособные к самооплодотворению в результате подавления роста собственных пыльцевых трубок в тканях пестиков, называют самонесовместимыми.

Реакция несовместимости проявляется в пестике, диплоидная часть которого контролируется генотипом материнского растения, определяется генотипом пыльцевого зерна и контролируется геном несовместимости S (self-incompatibility), представленным несколькими десятками аллелей. Каждый аллель имеет свой порядковый номер по мере их открытия и обозначается индексами S_1 , S_2 , S_3 и т.д. Ученые университета штата Вашингтон и университета Миннесоты [3] в 2020 году охарактеризовали новую S-PHКазу аллель яблони цветущей *Malus*

«Doubloons», назвали её S_{59} и сообщают об аллель-специфичном методе ПЦР для обнаружения этого аллеля из геномной ДНК.

Клетки диплоидной ткани пестика цветка яблони всегда имеют два аллеля, в каждом пыльцевом зерне представлен лишь один из этих аллелей. Если в генотипе пестика есть тот аллель, что и генотипе пыльцевого зерна, то развитие пыльцевой трубки подавляется. Сорта яблони, которые имеют один общий S-аллель, обладают пониженной совместимостью и не достигают своей потенциальной урожайности, если их высаживают поблизости вместе с другими сортами [4]. При скрещивании генотипов яблони с полной совместимостью все пыльцевые зерна одного растения способны опылить другое растение.

Самонесовместимость, контролируя перекрестное опыление у растений, предотвращает негативные последствия, возникающие в потомствах родственных скрещиваний. Все потомки в скрещивании по генам самонесовместимости являются гетерозиготными, что позволяет поддерживать эффект гетерозиса на определенном уровне, позволяя растениям лучше адаптироваться к меняющимся условиям внешней среды. Информация об аллельном составе S-локуса нужна при закладке садовых плантаций может быть использована для оценки генетического разнообразия в коллекциях зародышевой плазмы, идентификации сортов яблони и определения их происхождения [5].

Генотипирование сортов яблони по аллелям S-локуса

Знание S-генотипа сортов очень важно как для селекционеров, так и для производителей яблочек, чтобы планировать совместимые скрещивания и комбинации сортов. В селекционной работе от подбора родительских пар и их совместимости зависит успешность гибридизации и количество полученных гибридных форм. При генотипировании 432 генотипов яблони из коллекции сортов датской селекции (334 сорта) и других европейских сортов B. Larsen et al [6] идентифицировали 25 S-аллелей. Отмечено, что наиболее распространенными аллелями датских сортов являются S_1 , S_3 и S_7 , которые присутствуют более чем в 25% сортов. В сортах яблони смешанного международного происхождения чаще всего встречается аллель S_3 (35%), за которым следуют S_1 , S_5 и S_9 (все более 25%). На основе частоты аллелей S-РНКазы среди датских сортов яблони выделены три группы: общие аллели S_1 , S_3 и S_7 (> 27% сортов), за которыми сле-

дуют S_2 , S_4 , S_5 , S_6 , S_8 , S_9 , S_{10} , S_{11} , S_{16b} , S_{20} , S_{24} , S_{28} , S_{33} (6-12%) и редкие аллели S_{16c} , S_{21} , S_{23} , S_{25} , S_{26} , S_{31} , S_{34} , S_{36} , S_{40} (< 3%).

Для предоставления производителям яблочек и селекционерам информации о несовместимости между сортами H. Nybom et al. [7, 8] исследовали S-аллельный состав 104 сортов яблони, выращиваемых в основном в Северной Европе. Выявлено, что в анализируемом наборе сортов яблони самым распространенным аллелем был S_7 (18%), за ним следовали S_3 (17%), S_5 (14%), S_1 и S_2 (по 11%). В коллекции из 23 устойчивых к парше сортов яблони преобладала аллель S_3 (30%). Это позволяет предположить, что при выращивании иммунных к парше сортов яблони перекрестная совместимость может быть проблемой, особенно в органических садах.

Результаты S-генотипирования сортов яблони Карпатского бассейна свидетельствуют, что наиболее частыми являются S_3 и S_7 аллели [9]. Среди европейских, американских и японских сортов W. Broothaerts et al. [10] также обнаружили, что самым распространенным аллелем является S_3 , далее следуют S_2 и S_9 . R. S. Dreesen et al. [11] методом ПЦР-анализа определили генотип S-РНКазы 140 сортов домашней (*Malus domestica*), 196 деревьев яблони дикой (*Malus sylvestris*) и 27 гибридов *M. sylvestris* × *M. domestica*. Аллельное богатство S-РНКаз у *M. sylvestris* было намного выше, чем у *M. domestica*, что указывает на негативное влияние одомашнивания на S-РНКазное разнообразие. Неоднородность аллельного распределения S-РНКазы значительно выше у яблони домашней, чем у яблони дикой. Наиболее распространенным аллелем является S_3 , за ним следуют S_1 и S_5 .

P. De Franceschi et al. [12] считают, что наличие в генотипе яблони аллелей S_2 , S_3 и S_5 связано с устойчивостью к парше (*Venturia inaequalis*). По-видимому, ни один из этих S-аллелей не связан с геном вертикальной устойчивости против парши яблони (*Vf/Rvi6*), но каким-то образом они связаны с разными уровнями устойчивости, близкими к генам, незначительно влияющими на горизонтальную устойчивость. Косвенный отбор по этим аллелям может выполняться селекционерами, и большинство родителей, используемых для создания устойчивых к парше растений, имеют, по крайней мере, один из этих аллелей (S_2 , S_3 и S_5), что объясняет их более высокую частоту в элитных генотипах растений. Авторы также отмечают, что наличие в генотипе яблони аллелей S-РНКазы S_{10} и S_{41} тесно связа-

но с присутствием гена устойчивости к парше Rvi5 (V_m). Следовательно, S-генотип культурных сортов, используемых в качестве родительских, может существенно влиять на частоту наследования сеянцев геном устойчивости, что может быть использовано для повышения эффективности программ селекции, направленных на пирамидирование генов устойчивости к парше.

Цель исследования - провести оценку сортов яблони зарубежной и российской селекции по их S-аллельному составу, чтобы предоставить селекционерам и производителям яблок информацию о несовместимости между сортами.

Материалы и методы исследований

Для создания новых сортов яблони (*Malus domestica* Borkh.) классическими методами селекции требуется от 15 до 20 лет исследований. Процесс начинается с выбора исходных родительских сортов и форм с интересующими морфологическими, биологическими и хозяйственными признаками, которые затем скрещиваются для создания новых сортов [13]. Возможные родительские комбинации могут быть ограничены системой гаметофитной самонесовместимости (GSI), присутствующей у яблони [14] и характеризующей неспособность производить зиготы после самоопыления или опыления среди генотипов, имеющих общие S-аллели [15].

Наличие S-аллелей традиционно определяется косвенно путем опыления и тестов роста пыльцевых трубок. Однако результаты определений по данной методике во многом зависят от факторов окружающей среды, что для обеспечения надежности идентификации S-аллелей требует повторения исследований в годы с разными погодными условиями [16]. Использование генетических маркеров для идентификации S-аллелей таких, как аллель-специфические праймеры позволяет получить информацию об их распределении среди генотипов яблони и планировать селекционерам скрещивания между совместимыми генотипами.

Объектами исследования являются 195 сортов яблони зарубежной селекции и 58 сортов российской селекции. Характеристика ДНК-маркеров, нуклеотидная последовательность праймеров и размеры целевых фрагментов ПЦР-продукта для обнаружения у яблони наиболее распространенных аллелей S-гена (гена самонесовместимости) и разработки программ гибридизации и улучшения эффективности перекрестного опыления приведены в таблице 1. Последовательности рассматриваемых генов

S-PHKазы (S) *Malus domestica* имеются в Генбанке и доступны под номерами присоединения EU427454.1 (S_1), MG598488.1 (S_2), MG598489.1 (S_3), MG598491.1 (S_5), MG598493.1 (S_7), MG598495.1 (S_9), MG598496.1 (S_{10}), MG598500.1 (S_{20}), AF327222.1 (S_{22}), MG598501.1 (S_{23}), MG598502.1 (S_{24}), MG598503.1 (S_{25}), MG598505.1 (S_{28}).

Реакционная смесь для ПЦР объемом 15 мкл содержит: 20 нг геномной ДНК, 1,5 mM dNTPs, 2,5 mM $MgCl_2$, 10 pM каждого праймера (прямой и обратный), 1 ед. Taq-полимеразы и 2,5 mM 10x Taq-буфера (+ $(NH_4)_2SO_4$, -KCL). Амплификацию проводят в термоциклере T100 производства фирмы «BIO-RAD» (США). Параметры циклов амплификации: 3 минуты при 94°C, 30 циклов при 94°C в течение 1 мин, отжиг при 55-62°C (в зависимости от характеристик праймера) в течение 1 мин и 72°C в течение 1 мин с последующим заключительным этапом удлинения (72°C в течение 7 мин). Разделение ПЦР-продуктов маркеров осуществляется методом электрофореза в 2% агарозном геле. Для визуализации ДНК в гель добавляют раствор бромистого этидия до конечной концентрации 0,005%. Напряженность электрического поля при электрофорезе составляет 3,9-4,5 В/см. После электрофореза гели анализируют в ультрафиолетовом свете с использованием трансиллюминатора. Для определения длины амплифицированных фрагментов используется маркер молекулярной массы Gene Ruler 100 bp DNA Ladder (Thermo Fisher Scientific).

Результаты исследований

Практически все сорта яблони проявляют гаметофитную самонесовместимость (GSI). Если пыльца имеет ту же S-аллель, что и пестик, то развитые пыльцевые трубки распознаются и отторгаются специфичной для пестика рибонуклеазой (S-PHKазой), препятствуя тем самым самоопылению. S-PHKазы всегда являются продуктами S-локуса в пестике и когда S-аллель пыльцы не то же самое, что любой из двух S-аллелей в пестике, то S-PHKазы инактивируются, по меньшей мере, двух генов.

Полная совместимость сортов яблони происходит, когда оба S-аллеля между родителями различаются, что обеспечивает максимальное завязывание плодов, а значит, более эффективное применение удобрений и других агротехнических приемов, проводимых при выращивании яблони.

Для получения информации о перекрестной совместимости сортов и опылителей, кото-

Таблица 1

Характеристика ДНК-маркеров для обнаружения у яблони аллелей S-гена (гена самонесовместимости) для разработки программ гибридизации и улучшения эффективности перекрестного опыления

Ген	Описание гена	ПЦР-маркер	Последовательность праймеров (прямой и обратный 5' → 3')	Размер ПЦР-продукта, п.н.	Источник
S ₁	S-локус включает ген S пестика, кодирующий рибонуклеазу (S-РНКазу) и несколько гомологичных SFBB (S locus F-box brothers) генов пыльцы, кодирующих особые белки (F-box proteins), специфическое взаимодействие которых при со-впадении аллельных вариантов блокирует прорастание пыльцы на рыльце пестика, препятствуя тем самым самоопылению (17 хромо-сома).	FTC 168/169	168.F:5'-ATATTGTAAGGCACCGCCATATCAT-3'	530	17
			169.R:5'-GGTCTGTATTGGGAAGACGCACAA		
S ₂		OWB 122/123	122.F:5'-GTTCAAACGTGACTTATGCG-3'	449	
			123.R:5'-GGTTTGGTTCCTTACCATGG-3'		
S ₃		FTC 177/226	177.F:5'-CAAACGATAACAAATCTTAC-3'	500	
			226.R:5'-TATATGGAAATCACCATTTCG-3'		
S ₅		FTC 10/11	10.F:5'-CAAACATGGCACCTGTGGGTCTCC-3'	346	
			11.R:5'-TAATAATGGATATCATTGGTAGG-3'		
S ₇		FTC 143/144	143.F:5'-ACTCGAATGGACATGACCCAGT-3'	302	
			144.R:5'-TGTCGTTTATTGTGGGATGTC-3'		
S ₉		FTC 154/155	154.F:5'-CAGCCGGCTGTCTGCCACTT-3'	343	
			155.R:5'-CGGTTTCGATCGAGTACGTTG-3'		
S ₁₀		FTC 12/228	12.F:5'-CCAAACGTACTCAATCGAAG-3'	209	
			228.R:5'-ATGTCGTCGTCCTGAATC-3'		
S ₂₀		FTC 141/142	141.F:5'-ATCAGCCGGCTGTCTGCCACTC-3'	920	
			142.R:5'-AGCCGTGCTCTTAATACTGAATAC-3'		
S ₂₂		FTC5 OWB249	FTC5.F:5'-TCCCACAATACAGAACGAGA-3'	274	
			OWB249.R:5'-CAATCTATGAAATGTGCTCTTG-3'		
S ₂₃		FTC 222/224	222.F:5'-CAATCGAACCAATCATTTGGT-3'	237	
			224.R:5'-GGTGTTCATATTGTTGGTACTAATG-3'		
S ₂₄		FTC 231/232	231.F:5'-AAATATTGCAACGCACAGCA-3'	580	
			232.R:5'-TTGAGAGGATTCAGAGATG-3'		
S ₂₅		S _z	S _z .F:5'-TTGTCTTCGTCCTGTTGGG-3'	198	
			S _z .R:5'-GTAACATCCAAGGTTGTGTT-3'		
S ₂₈	S _e	S _e .F:5'-AAACGTCTCTGCAATTCTCG-3'	227		
		S _e .R:5'-ATCGTGATCCTTGTGGTGGT-3'			

рая может быть использована при подборе родительских форм в селекционных программах яблони, а также для подбора опылителей в коммерческих садах, нами проанализирован полный аллельный состав S-локуса 195 сортов зарубежной селекции, наиболее распространенных в странах Америки, Европы и Азии (табл. 2), а также аллельный статус S-локуса 58 генотипов яблони российской селекции (табл. 3).

Несмотря на идентификацию из геномной ДНК яблони около 60 S-аллелей S-локуса, кодирующих другую S-РНКазу, в сортах зарубежной селекции чаще всего встречаются аллели S₁, S₂, S₃, S₅, S₇, S₉, S₁₀, S₂₀, S₂₂, S₂₃, S₂₄, S₂₅ и S₂₈ (рис. 1), которые присутствуют в генотипе 90,0% сортов. Отмечено, что в анализируемом сортименте сортов яблони зарубежной селекции с известным полным аллельным составом S-локуса наиболее распространенным аллелем является S₃ (16,9%), за ним следуют S₇ (12,3%), S₁ и S₂ (по 10,8%), S₅

(8,7%), S₉ (5,6%), S₁₀ (5,4%), S₂₄ и S₂₈ (по 4,9%), S₂₀ (3,1%), S₂₅ (2,6%). К аллелям S-РНКазы с частотой распространения от 1,0 до 2,0% аллели S₄, S₈, S₁₆, S₂₂, S₂₃, а редкими аллелями с частотой встречаемости менее 1,0% являются аллели S₆, S₁₁, S₁₇, S₁₉, S₂₆, S₃₃, S₃₄, S₃₉, S₄₃, S₄₆, S₅₀, S₅₈.

Наибольшее распространение в генетической плазме зарубежных сортов яблони аллелей S-гена S₁, S₂, S₃, S₅, S₇, S₉ и S₂₈ связано с использованием в мировых селекционных программах сортов «Брейберн» (S₉S₂₄), «Фудзи» (S₁S₉), «Гала» (S₂S₅), «Голден Делишес» (S₂S₃), «Гренни Смит» (S₃S₂₃), «Джонатан» (S₇S₉), «Ред Делишес» (S₉S₂₈), «Хани Крипс» (S₂S₂₄). Следовательно, несмотря на разнообразие S-локусов в коммерческих садах яблони наблюдается относительно небольшое количество S-аллелей, в связи с чем перекрестная совместимость может стать проблемой в органических хозяйствах интенсивного типа.

В России генотипирование сортов и гибри-

Таблица 2

Полный аллельный состав S-локуса 195 сортов яблони зарубежной селекции

Сорт	S-ген	Источ-ник	Сорт	S-ген	Источ-ник	Сорт	S-ген	Источ-ник
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Ахриста	S ₃ S ₁₀	8	Алиса	S ₃ S ₅	5	Аннеро	S ₅ S ₇	5
Аромат	S ₅ S ₇	5	Арвидсапле	S ₇ S ₇	5	Аспа	S ₃ S ₅	5
Астракан Гюллен-крок	S ₃ S ₂₂	5	Астракан белый	S ₇ S ₂₂	8	Астракан красный	S ₃ S ₇	5
Астракан Стор Клар	S ₇ S ₂₂	5	Альфред Жолибуа	S ₁ S ₂₈	19	Американская летняя жемчужина	S ₁ S ₂₀	22
Арлет	S ₇ S ₇	18	Айдаред	S ₃ S ₇	18	Аббонданза	S ₃ S ₅	19
Айвания	S ₁ S ₂₅	19	Аг Альма	S ₂₃ S ₅₀	19	Аджми	S ₈ S ₂₃	19
Акоро	S ₁ S ₅₈	19	Амаду	S ₂₀ S ₃₃	19	Аннурка	S ₇ S ₂₆	19
Апорт Куба	S ₁ S ₅₀	19	Альпы Отомэ	S ₁ S ₉	20	Акане	S ₇ S ₂₄	21
Антоновка Памторутка	S ₈ S ₅₈	19	Белый прозрачный	S ₁ S ₅	18	Биргит Боннье	S ₂ S ₅	5
Бенироман	S ₃ S ₅	20	Брейберн	S ₉ S ₂₄	19	Бусиард	S ₁ S ₅	19
Банкрофт	S ₇ S ₂₅	18	Бойкен	S ₃ S ₁₆	8	Виста Белла	S ₁₀ S ₂₄	24
Бель де Понтуаэ	S ₄ S ₄₃	11	Бель-Флер Франции	S ₅ S ₁₉	11	Бабушкино рождественское яблоко	S ₃ S ₇	8
Ванда	S ₅ S ₇	8	Вярмландс сётапле	S ₄ S ₂₀	8	Вустер Пирмейн	S ₂ S ₂₄	5
Гданьский Кант	S ₂ S ₇	11	Гроссе де Сен-Клемент	S ₂ S ₃	11	Гронингер Крон	S ₃ S ₅	11
Голдспур	S ₇ S ₃	18	Глостер	S ₄ S ₂₈	8	Гранат	S ₇ S ₁₀	8
Герцогиня Ольденбургская	S ₃ S ₂₈	19	Годельев Хегманс	S ₂ S ₇	19	Граймс Голден	S ₁ S ₃	18
Голд Раш	S ₇ S ₂₈	21	Грогиллинг	S ₇ S ₂₀	8	Гульдборг	S ₃ S ₂₀	8
Граафापпель	S ₁ S ₄₆	11	Голден Делишес	S ₂ S ₃	18	Голден Суприм	S ₃ S ₂₈	21
Гул Ричард	S ₂₀ S ₂₄	8	Джеймс Грив	S ₇ S ₈	11	Делькорф	S ₃ S ₁₀	8
Джонатан	S ₇ S ₉	20	Джулиред	S ₁₆ S ₂₄	8	Дискавери	S ₁ S ₂₄	8
Дурелло Ди Форле	S ₃ S ₅₀	19	Домо фаворит	S ₁ S ₅	5	Джозеф Эрзельс	S ₁ S ₂₂	11
Джестер	S ₇ S ₃	18	Де л'Эстр	S ₁ S ₇	19	Иваками	S ₁ S ₇	20
Ингрид Мари	S ₅ S ₄₃	11	Имбирь Голд	S ₃ S ₂₈	21	Индо	S ₇ S ₂₀	22
Июньское раннее	S ₃₉ S ₄₆	19	Йонадель	S ₉ S ₂₈	22	Кортессемс Грийское	S ₁₀ S ₂₄	11
Кабарет	S ₃ S ₂₄	19	Камея	S ₇ S ₂₈	21	Катарина	S ₁ S ₁₉	25
Катя	S ₅ S ₂₄	5	Кинсей	S ₇ S ₉	22	Кизаши	S ₇ S ₃	18
Кортланд	S ₅ S ₂₅	8	Криппс Пинк	S ₇ S ₂₃	23	Кронпринс	S ₁₁ S ₂₈	19
Корт-Пенду Генри	S ₃ S ₅	19	Кесвик Кодлин	S ₄ S ₂₀	19	Королева Луиза	S ₇ S ₉	8
Киу	S ₁ S ₇	20	Ким	S ₅ S ₂₅	5	Кент	S ₃ S ₉	21
Красное осеннее Йоханнес	S ₃ S ₂₄	8	Кальвиль белый	S ₁ S ₇	11	Леди Уильямс	S ₇ S ₂₃	18

дов яблони по аллелям S-локуса (гены самонесовместимости) начали проводить сравнительно недавно и только по отдельным аллелям, которые, по мнению российских ученых, наиболее представлены в генетической плазме (S₂, S₃, S₅, S₇, S₉, S₁₀, S₁₉). Полный аллельный состав S-локуса пока определен у отдельных сортов и гибридов яблони отечественной селекции (табл. 3). Са-

мым распространенным аллелем S-локуса среди 27 анализируемых сортов и гибридов яблони российской селекции (рис. 2) с полностью установленным аллельным составом является S₁₀ (26,8%), за ним следуют S₃ (23,2%), S₇ (16,1%), S₂ (14,3%), S₅ и S₉ (по 8,9%). Максимальную частоту встречаемости аллелей S-гена и перекрестную несовместимость (S₃S₁₀) имеют сорта «Золотое

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Корей	S ₃ S ₂₈	21	Клеменс	S ₃ S ₂₀	11	Ландскрона	S ₅ S ₇	5
Линда	S ₁ S ₇	8	Лобо	S ₁₀ S ₂₂	8	Лоди	S ₁ S ₂₈	18
Макинтош	S ₁₀ S ₂₅	24	Мантет	S ₇ S ₂₅	8	Мейпоул	S ₁₀ S ₁₆	8
Мио	S ₃ S ₇	5	Мела Роза	S ₃ S ₂₅	19	Мела Роцца	S ₃ S ₆	19
Мейголд	S ₃ S ₃	18	Мэлсокер	S ₃ S ₅	5	Мелроуз	S ₉ S ₂₈	22
Мальмбергс гил-линг	S ₁ S ₁₆	8	Молис Делишес	S ₃ S ₇	18	Малина Головоус	S ₃ S ₂₀	19
Макун	S ₃ S ₂₅	19	Майкки	S ₁₀ S ₁₇	19	Мурасаки	S ₉ S ₂₈	22
Мегуми	S ₂ S ₉	22	Нанна	S ₇ S ₂₄	8	Нацука	S ₃ S ₇	18
Небута	S ₃ S ₉	21	Озарк Голд	S ₃ S ₂₈	18	Орин	S ₂ S ₇	20
Онтарио	S ₁ S ₈	11	Орани	S ₃ S ₇	5	Окна Лёкэппле	S ₃ S ₁₆	5
Оранжевый Пиппин Кокса	S ₅ S ₉	22	Окна Вита Винтер-гиллинг	S ₂ S ₃	5	Помона Кокса	S ₁ S ₅	8
Прима	S ₂ S ₁₀	8	Папировка	S ₁ S ₅	19	Патте де Лу	S ₁ S ₂	19
Пепино Жауне	S ₁ S ₃	19	Президент Рулен	S ₅ S ₂₄	19	Принцесса	S ₃ S ₅	25
Присцилла	S ₇ S ₁₀	19	Ред Делишес	S ₉ S ₂₈	22	Рингстад	S ₁ S ₂₀	5
Ранний Макинтош	S ₁₀ S ₂₅	18	Ранний Кортленд	S ₅ S ₂₈	18	Раллы Джанет	S ₁ S ₂	20
Рубинола	S ₃ S ₃	8	Рубинстеп	S ₂ S ₄	8	Редголд	S ₂ S ₉	18
Ренет Дюбуа	S ₃ S ₁₁	19	Ренет Дюкен	S ₃ S ₄₃	11	Ренет Клошар	S ₃ S ₄	19
Ренет Вуурвельд	S ₁ S ₃	11	Рамбур д'Ивер	S ₅ S ₂₃	11	Ренет де турне	S ₂ S ₇	11
Райское	S ₁ S ₁₀	11	Раду	S ₁₉ S ₃₄	11	Раллс Джанет	S ₁ S ₂	24
Рёка Но Кисецу	S ₁ S ₉	20	Регент	S ₃ S ₁₀	18	Сансе	S ₅ S ₇	20
Синсейское	S ₃ S ₅	21	Сэншу	S ₁ S ₇	22	Сванеторп	S ₁₀ S ₂₈	8
Сильвия	S ₃ S ₂₄	5	Сондерсков	S ₁₀ S ₃₃	19	Спэссеруд	S ₁ S ₇	5
Стенбок	S ₃ S ₂₂	8	Суйслепское	S ₂ S ₂₄	8	Сэрсе	S ₁ S ₇	5
Секаи Ити	S ₃ S ₉	22	Спихон	S ₃ S ₇	21	Спенсер	S ₂ S ₁₀	24
Тоуо	S ₅ S ₂₈	21	Топаз	S ₂ S ₅	8	Трогста	S ₂₂ S ₂₈	8
Уорчестер Пирмейн	S ₂₄ S ₂₅	19	Уэлси	S ₃ S ₉	8	Умедзава	S ₁ S ₃	22
Фрисландский Ренет	S ₃ S ₄₆	11	Фихольмс Рибстон	S ₇ S ₁₀	8	Фукутами	S ₂ S ₉	22
Фудзи	S ₁ S ₉	18	Филиппа	S ₂ S ₂₄	8	Хани Крисп	S ₂ S ₂₄	21
Хацуаки	S ₃ S ₉	22	Ходске	S ₂ S ₁₀	19	Химэками	S ₇ S ₉	20
Хорей	S ₁ S ₃	22	Хондекоп	S ₁ S ₁₁	11	Цугару	S ₃ S ₇	24
Чарламовский	S ₃ S ₂₈	8	Челлини	S ₁₀ S ₂₂	8	Шинано Дольче	S ₇ S ₇	20
Шинано Свит	S ₁ S ₇	20	Штурмер Пиппин	S ₇ S ₂₄	18	Шервириц	S ₁ S ₃	11
Эйн Шемер	S ₄ S ₅	18	Элизе	S ₅ S ₇	8	Эльстар	S ₃ S ₅	8
Эльдретт Дуваппле	S ₇ S ₁₀	8	Яблоко Фихольма	S ₁ S ₇	8	Яблоко Жанна	S ₁ S ₈	11
Яблоко Эрика	S ₂ S ₇	8	Янтарное	S ₈ S ₂₆	19	Юбилейное	S ₃ S ₂₀	18

летнее», «Каскад», «Маяк станичный», «Родничок», «Фрегат», «Казачка кубанская», «Имрус», «Талисман».

У 31 сорта яблони российской селекции и стран СНГ, у которых идентифицирован один S-аллель из двух, на 17 хромосоме рассматриваемых генотипов преобладают гены S₂ (32,2%), S₁₀ (19,4%), S₃ и S₅ (по 16,1%).

Для выявления полного аллельного статуса S-локуса данных генотипов, установления

перекрестной совместимости и лучших опылителей дополнительно необходимо проведение ПЦР-анализа по другим S-аллелям, особенно по аллелям S₁, S₂₀, S₂₂, S₂₃, S₂₄, S₂₅ и S₂₈.

Заключение

При скрещивании генотипов яблони с полной совместимостью все пыльцевые зерна одного растения способны опылить другое растение. Информация о перекрестной совместимости сортов необходима при подборе роди-

Таблица 3

Аллельный статус S-локуса генотипов яблони российской селекции и стран СНГ

Сорт	S-ген	Источ-ник	Сорт	S-ген	Источ-ник	Сорт	S-ген	Источ-ник
Полный аллельный состав S-локуса								
Аленушкино	S ₅ S ₁₀	26	Болотовское	S ₂ S ₃	26	Валюта	S ₅ S ₉	30
Золотое летнее	S ₃ S ₁₀	27	Зефир	S ₅ S ₇	29	Имрус	S ₃ S ₁₀	26
Кубанское багряное	S ₃ S ₉	26	Казачка кубанская	S ₃ S ₁₀	27	Красный янтарь	S ₂ S ₇	27
Каскад	S ₃ S ₁₀	28	Красуля	S ₇ S ₉	28	Корей	S ₇ S ₁₀	27
Маяк станичный	S ₃ S ₁₀	27	Орловское Полесье	S ₇ S ₉	26	Рассвет	S ₂ S ₇	27
Родничок	S ₃ S ₁₀	29	Старт	S ₅ S ₇	26	Солнышко	S ₃ S ₇	27
Союз	S ₂ S ₇ S ₁₀	27	Строевское	S ₂ S ₃	26	Талисман	S ₃ S ₁₀	29
Талида	S ₇ S ₁₀	27	Успенское	S ₂ S ₃	30	Чародейка	S ₉ S ₁₀	28
Фрегат	S ₃ S ₁₀	30	Юбиляр	S ₅ S ₁₀ S ₁₉	26	Юбилей Москвы	S ₇ S ₁₀	29
Частичный аллельный состав S-локуса								
Антоновка обыкновенная	S ₂ S ₇	30	Афродита	S ₁₀ S ₇	27	Белорусское сладкое	S ₉ S ₇	30
Благовест	S ₁₀ S ₇	30	Былина	S ₃ S ₇	30	Василиса	S ₁₀ S ₇	27
Гейзер	S ₃ S ₇	30	Дин Арт	S ₇ S ₇	27	Екатеринодарское	S ₁₀ S ₇	27
Желтое румяное	S ₂ S ₇	31	Желтогибридное	S ₂ S ₇	31	Жигулёвское	S ₃ S ₇	30
Зимнее утро	S ₇ S ₇	27	Имант	S ₃ S ₇	30	Кармен	S ₂ S ₇	27
Кандиль орловский	S ₉ S ₇	30	Любава	S ₁₀ S ₇	27	Ноктюрн	S ₂ S ₇	27
Орфей	S ₅ S ₇	26	Осеннее утро	S ₇ S ₇	29	Персиковое	S ₂ S ₇	26
Памяти Нестерова	S ₅ S ₇	30	Память Москвы	S ₇ S ₇	29	Спартак	S ₂ S ₇	31
Стела	S ₅ S ₇	30	Стрела	S ₅ S ₇	30	Свежесть	S ₃ S ₇	26
Славянин	S ₁₀ S ₇	26	Темно-вишневое	S ₂ S ₇	31	Тайна	S ₂ S ₇	27
Фея	S ₅ S ₇	29						

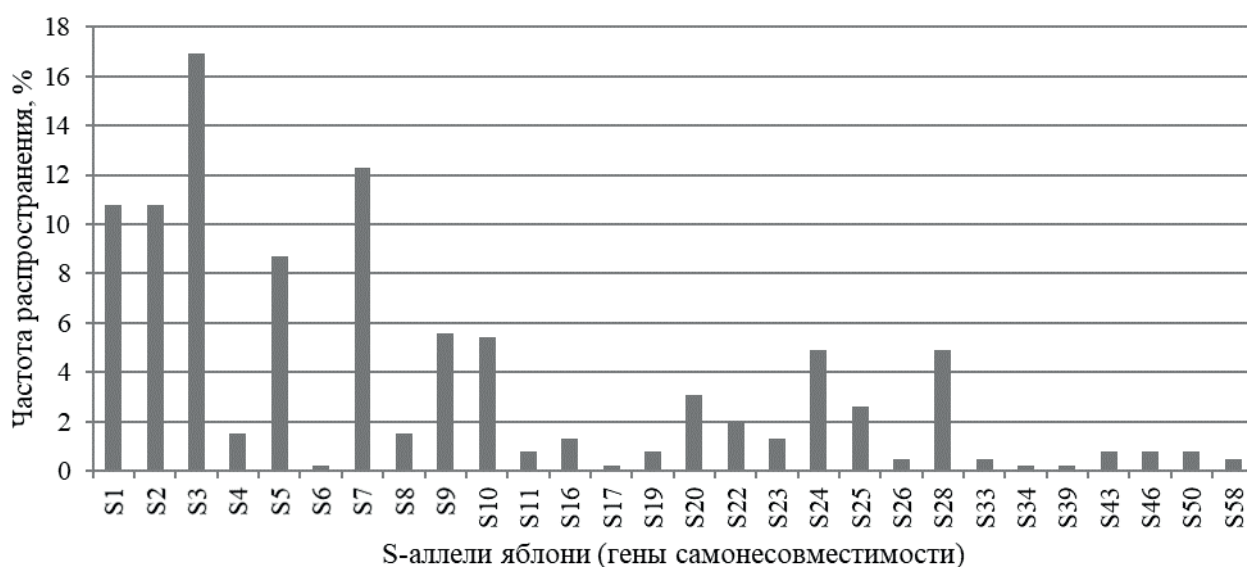


Рис. 1 - Частота встречаемости аллелей S-гена (гены самонесовместимости) в сортах яблони зарубежной селекции, %



Рис. 2 - Частота встречаемости аллелей S-гена (гены сомонесовместимости) в сортах и гибридах яблони российской селекции и стран СНГ, %

тельских форм в селекционных программах и для подбора опылителей в коммерческих садах. В сортах яблони зарубежной селекции из аллелей S-локуса, кодирующих другую S-RNКазу, наиболее распространенным аллелем является S_3 (16,9%), за ним следуют S_7 (12,3%), S_1 и S_2 (по 10,8%), S_5 (8,7%), S_9 (5,6%), S_{10} (5,4%), S_{24} и S_{28} (по 4,9%), S_{20} (3,1%), S_{25} (2,6%). В России генотипирование сортов яблони проводится по ограниченному количеству аллелей S-локуса. Самым распространенным аллелем S-локуса среди генотипов яблони российской селекции с полностью установленным аллельным составом является S_{10} (26,8%), за ним следуют S_3 (23,2%), S_7 (16,1%), S_2 (14,3%), S_5 и S_9 (по 8,9%). Для выявления полного аллельного статуса S-локуса сортов яблони отечественной селекции, установления перекрестной совместимости и лучших опылителей дополнительно необходимо проведение ПЦР-анализа по другим S-аллелям, особенно по аллелям S_1 , S_{20} , S_{22} , S_{23} , S_{24} , S_{25} и S_{28} .

Библиографический список

1. Дулов, М. И. Уборка урожая, хранение и переработка плодов яблони / М. И. Дулов // Традиции и инновации в современной науке и образовании: теория и передовая практика : монография. – Петрозаводск, 2021. – С. 235-252. – ISBN 978-5-00174-150-3.
2. Малецкий, С. И. Гены сомонесовместимости контролируют у цветковых растений перекрестное оплодотворение / С. И. Малецкий // Соросовский образовательный журнал. – 1996. – № 12. – С. 19-25.
3. Characterization of a novel S-RNase allele and genotyping of new apple cultivars / R. Sheick, S.

Serra, J. Tillman [et al.] // *Scientia Horticulturae*. – 2020. – Vol. 273. – URL: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109630>.

4. Schneider, D. A comparison between semi- and fully compatible apple pollinators grown under suboptimal pollination conditions / D. Schneider, R. A. Stern, M. Goldway // *HortScience*. – 2005. – Vol. 40. – P. 1280-1282.

5. Molecular characterisation of indigenous Swedish apple cultivars based on SSR and S-allele analysis / L. Garkava-Gustavsson, A. Kolodinska Brantestam, J. Sehic, H. Nybom // *Hereditas*. – 2008. – Vol. 145. – P. 99-112.

6. A high-throughput method for genotyping S-RNase alleles in apple / B. Larsen, M. Orgaard, T. B. Toldam-Andersen, C. A. Pedersen // *Molecular Breeding*. – 2016. – Vol. 36(3). – P. 1-10.

7. Nybom, H. Self-incompatibility alleles of 104 apple cultivars grown in Northern Europe / H. Nybom, J. Sehic, L. Garkava-Gustavsson // *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. – 2008. – Vol. 83. – P. 339-344.

8. Problem med fruktsättningen på dina äppleträd? DNA-analyser visar vilka äpplesorter som kan pollinera varandra / H. Nybom, J. Sehic, A. Zborowska, L. Garkava-Gustavsson // *LITJ-fakultetens faktablad*. – 2012. – № 6. – URL: https://www.nordgen.org/ngdoc/plants/ppp_apples/apple_breeding/FaktaSelincompatibility.pdf.

9. S-genotyping of old apple cultivars from the Carpathian basin: methodological, breeding and evolutionary aspects / J. Halasz, A. Hegedus, Z. Gyorgy [et al.] // *Tree Genetics Genomes*. – 2011. – Vol. 7. – P. 1135-1145.

10. Broothaerts, W. Update on and review of the incompatibility (S-) genotypes of apple cultivars

/ W. Broothaerts, I. Van Nerum, J. Keulemans // HortScience. – 2004. – Vol. 39(5). – P. 943–947.

11. Dreesen, R. S. Analysis of Malus S-RNase gene diversity based on a comparative study of old and modern apple cultivars and European wild apple / R. S. Dreesen, B. T. Vanholme, K. Luyten // Molecular Breeding. - 2010. – Vol. 26. – P. 693-709.

12. Characterization of a new apple S-RNase allele and its linkage with the Rvi5 gene for scab resistance / P. De Franceschi, V. Cova, S. Tartarini, L. Dondini // Molecular Breeding. - 2016. – Vol. 36. – URL: <https://doi.org/10.1007/s11032-015-0427-x>.

13. Denardi, F. A brief history of the forty-five years of the Epagri apple breeding program in Brazil / F. Denardi, M. V. Kvitschal, M. C. Hawerth // Crop Breeding and Applied Biotechnology. – 2019. – Vol. 19(3). – P. 347-355.

14. Apple (Malus spp.) Breeding: Present and Future / S. Pereira-Lorenzo, M. Fischer, A. M. Ramos-Cabrera, I. Castro // Advances in Plant Breeding Strategies: Fruits. – 2018. – P. 3-29. – URL: https://doi.org/10.1007/978-3-319-91944-7_1.

15. Self-(In)compatibility Systems: Target Traits for Crop-Production, Plant Breeding, and Biotechnology / J. V. Muñoz-Sanz, E. Zuriaga, F. Cruz-García [et al.] // Frontiers in Plant Science. – 2020. – Vol. 11. - URL: <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00195>.

16. Effects of environment and floral intensity on fruit set behaviour and annual flowering in apple / K. C. Breen, D. S. Tustin, J. W. Palmer [et al.] // Scientia Horticulturae. – 2016. – Vol. 210. – P. 258-267.

17. Broothaerts, W. New findings in apple S-genotype analysis resolve previous confusion and request the re-numbering of some S-alleles / W. Broothaerts // Theoretical and Applied Genetics. - 2003. – Vol. 106(4). – P. 703-714.

18. S-RNase genotypes of apple (Malus × domestica Borkh.) including new cultivars, lineages, and triploid progenies / S. Matsumoto, K. Okada, A. Kojima [et al.] // The Journal of Horticultural Science and Biotechnology. – 2011. – Vol. 86. – P. 654-660.

19. Characterization of 25 full-length S-RNase alleles, including flanking regions, from a pool of resequenced apple cultivars / P. De Franceschi, L. Bianco, A. Cestaro [et al.] // Plant Molecular Biology. – 2018. – Vol. 97. – P. 279–296.

20. Matsumoto, S. Apple Pollination Biology for Stable and Novel Fruit Production: Search System for Apple Cultivar Combination Showing Incompatibility, Semicompatibility, and Full-Compatibility Based on the S-RNase Allele Database / S. Matsumoto // International Journal of Agronomy. – 2014. - URL: <https://doi.org/10.1155/2014/138271>.

21. Sakurai, K. Self-incompatibility Alleles of Apple Cultivars and Advanced Selections / K. Sakurai, S. K. Brown, N. Weeden // HortScience. – 2000. – Vol. 35 (1). – P. 116–119.

22. Analysis of S-allele genotypes and genetic diversity in the apple / S. Komori, J. Soejima, K. Abe [et al.] // Acta Horticulturae. – 2000. – Vol. 538. – P. 83-86.

23. Broothaerts, W. Self-fertile apple resulting from S-RNase gene silencing / W. Broothaerts, J. Keulemans, I. Van Nerum // Plant Cell Reports. – 2004. – Vol. 22. – P. 497-501.

24. Kitahara, K. Sequence of the S10 cDNA from «McIntosh» apple and a PCR-digestion identification method / K. Kitahara, S. Matsu // HortScience. – 2002. – Vol. 37. – P. 187-190.

25. The self-incompatible RNase S-alleles of Brazilian apple cultivars / C. L. Albuquerque-Junior, F. Denardi, A. C. M. Dantas, R. O. Nodari // Euphytica. – 2011. – Vol. 181. – P. 277–284.

26. Супрун, И. И. Молекулярно-генетические аспекты самонесовместимости яблони / И. И. Супрун, И. В. Степанов, С. В. Токмаков // Научный журнал КубГАУ. – 2012. - № 80(06). – С. 80-89.

27. Ушакова, Я. В. Использование технологий ДНК-маркирования в селекционно-генетических исследованиях яблони : спец. 06.01.05. : диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Ушакова Яна Владимировна ; Кубанский государственный аграрный университет. – Краснодар, 2015. – 136 с.

28. Лыжин, А. С. Анализ генетической коллекции яблони по аллелям самонесовместимости (S-локус) / А. С. Лыжин, Н. Н. Савельева // Плодоводство и виноградарство Юга России. – 2018. - № 52(04). – С. 1-10.

29. Молекулярно-генетическая идентификация аллелей гена самонесовместимости у сортов яблони отечественной селекции / И. И. Супрун, Е. В. Ульяновская, Я. В. Ушакова, Е. Т. Ильницкая // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. – 2011. - № 5. – С. 15-17.

30. Лыжин, А. С. Генотипирование сортов яблони по аллелям S-локуса (самонесовместимость) / А. С. Лыжин, Н. Н. Савельева // Международный научный журнал Инновационная наука. – 2016. - № 7-8. – С. 38-40.

31. Молекулярно-генетическая идентификация аллелей S2 и S10 гена самонесовместимости у кротов и элитных селекционных форм яблони / И. И. Супрун, С. В. Токмаков, Е. В. Ульяновская, И. В. Степанов // Научный журнал КубГАУ. – 2017. - № 132(08). – С. 1076-1085.

GENOTYPING OF RUSSIAN AND FOREIGN APPLE VARIETIES BY ALLELS OF S-LOCUS (GENES OF SELF-INCOMPATIBILITY)

Dulov M.I.

State Budgetary Institution of Samara Region "Research Institute of Horticulture and Medicinal Plants" Zhigulevskiy Sady " 443072, Samara region, Samara, settlement of the experimental gardening station, 18 km; Tel. 89179549450, e-mail: dulov-tehfak@mail.ru

Key words: apple tree, cultivars, genotyping, self-incompatibility, S-locus, S-RNase, molecular markers.

Most apple varieties have gametophytic self-incompatibility and are not capable of self-fertilization. Cultivars with one common S allele have reduced compatibility and do not reach their yield potential when planted nearby. Full variety compatibility occurs when both S alleles are different in parents. When crossing apple genotypes with full compatibility, all pollen grains of one plant are able to pollinate another plant. Information on the cross-compatibility of varieties is essential when selecting parental forms in selection programs and for matching pollinators in commercial gardens. As for apple varieties of foreign selection from S-locus alleles encoding another S-RNase, the most common allele is S3 (16.9%), followed by S7 (12.3%), S1 and S2 (10.8% each), S5 (8.7%), S9 (5.6%), S10 (5.4%), S24 and S28 (4.9% each), S20 (3.1%), S25 (2.6%). In Russia, genotyping of apple varieties is carried out for a limited number of S-locus alleles. The most widespread allele of S locus among the genotypes of apple trees of the Russian selection with a fully established allelic composition is S10 (26.8%), followed by S3 (23.2%), S7 (16.1%), S2 (14.3%), S5 and S9 (8.9% each). To identify full allelic S-locus status of apple varieties of domestic selection, to establish cross-compatibility and the best pollinators, it is necessary to carry out additional PCR analysis for other S-alleles, especially for the following alleles S1, S20, S22, S23, S24, S25 and S28. The article assesses 195 foreign apple genotypes and 58 Russian genotypes according to their S-allelic composition in order to provide selectors and apple producers with information on incompatibility among varieties. Characteristics of DNA markers, the nucleotide sequence of the primers, the sizes of the target fragments of the PCR product for detection of the most common S-gene alleles in the apple tree, the development of hybridization programs and efficiency improvement of cross-pollination are presented.

Bibliography:

1. Dulov, M.I. Harvesting, storage and processing of apple fruits / M.I. Dulov // Traditions and innovations in modern science and education: theory and advanced practice: monograph. - Petrozavodsk, 2021. - P. 235-252. - ISBN 978-5-00174-150-3.
2. Maletskiy, S.I. Self-incompatibility genes control cross fertilization of flowering plants / S.I. Maletskiy // Soros educational journal. - 1996. - No 12. - P. 19-25.
3. Characterization of a novel S-RNase allele and genotyping of new apple cultivars / R. Sheik, S. Serra, J. Tillman [et al.] // Scientia Horticulturae. - 2020. - Vol. 273. - URL: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109630>.
4. Schneider, D. A comparison between semi- and fully compatible apple pollinators grown under suboptimal pollination conditions / D. Schneider, R. A. Stern, M. Goldway // HortScience. - 2005. - Vol. 40. - P. 1280-1282.
5. Molecular characterization of indigenous Swedish apple cultivars based on SSR and S-allele analysis / L. Garkava-Gustavsson, A. Kolodinska Brantestam, J. Sehic, H. Nybom // Hereditas. - 2008. - Vol. 145. - P. 99-112.
6. A high-throughput method for genotyping S-RNase alleles in apple / B. Larsen, M. Orgaard, T. B. Toldam-Andersen, C. A. Pedersen // Molecular Breeding. - 2016. - Vol. 36 (3). - P. 1-10.
7. Nybom, H. Self-incompatibility alleles of 104 apple cultivars grown in Northern Europe / H. Nybom, J. Sehic, L. Garkava-Gustavsson // The Journal of Horticultural Science and Biotechnology. - 2008. - Vol. 83. - P. 339-344.
8. Problem med fruktsättningen på dina äppleträd? DNA-analyser visar vilka äpplesorter som kan pollinera varandra / H. Nybom, J. Sehic, A. Zborowska, L. Garkava-Gustavsson // LTJ-fakultetens faktablad. - 2012. - No 6. - URL: https://www.nordgen.org/ngdoc/plants/ppp_apples/apple_breeding/FaktaSelincompatibility.pdf.
9. S-genotyping of old apple cultivars from the Carpathian basin: methodological, breeding and evolutionary aspects / J. Halasz, A. Hegedus, Z. Gyorgy [et al.] // Tree Genetics Genomes. - 2011. - Vol. 7. - P. 1135-1145.
10. Broothaerts, W. Update on and review of the incompatibility (S-) genotypes of apple cultivars / W. Broothaerts, I. Van Nerum, J. Keulemans // HortScience. - 2004. - Vol. 39 (5). - P. 943-947.
11. Dreesen, R. S. Analysis of Malus S-RNase gene diversity based on a comparative study of old and modern apple cultivars and European wild apple / R. S. Dreesen, B. T. Vanholme, K. Luyten // Molecular Breeding. - 2010. - Vol. 26. - P. 693-709.
12. Characterization of a new apple S-RNase allele and its linkage with the Rvi5 gene for scab resistance / P. De Franceschi, V. Cova, S. Tartarini, L. Dondini // Molecular Breeding. - 2016. - Vol. 36. - URL: <https://doi.org/10.1007/s11032-015-0427-x>.
13. Denardi, F. A brief history of the forty-five years of the Epagri apple breeding program in Brazil / F. Denardi, M. V. Kvitschal, M. C. Hawerth // Crop Breeding and Applied Biotechnology. - 2019. - Vol. 19 (3). - P. 347-355.
14. Apple (Malus spp.) Breeding: Present and Future / S. Pereira-Lorenzo, M. Fischer, A. M. Ramos-Cabrer, I. Castro // Advances in Plant Breeding Strategies: Fruits. - 2018. - P. 3-29. - URL: https://doi.org/10.1007/978-3-319-91944-7_1.
15. Self- (In) compatibility Systems: Target Traits for Crop-Production, Plant Breeding, and Biotechnology / J. V. Muñoz-Sanz, E. Zuriaga, F. Cruz-García [et al.] // Frontiers in Plant Science. - 2020. - Vol. 11. - URL: <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00195>.
16. Effects of environment and floral intensity on fruit set behavior and annual flowering in apple / K. C. Breen, D. S. Tustin, J. W. Palmer [et al.] // Scientia Horticulturae. - 2016. - Vol. 210. - P. 258-267.
17. Broothaerts, W. New findings in apple S-genotype analysis resolve previous confusion and request the re-numbering of some S-alleles / W. Broothaerts // Theoretical and Applied Genetics. - 2003. - Vol. 106 (4). - P. 703-714.
18. S-RNase genotypes of apple (Malus × domestica Borkh.) Including new cultivars, lineages, and triploid progenies / S. Matsumoto, K. Okada, A. Kojima [et al.] // The Journal of Horticultural Science and Biotechnology... - 2011. - Vol. 86. - P. 654-660.
19. Characterization of 25 full-length S-RNase alleles, including flanking regions, from a pool of resequenced apple cultivars / P. De Franceschi, L. Bianco, A. Cestaro [et al.] // Plant Molecular Biology. - 2018. - Vol. 97. - P. 279-296.
20. Matsumoto, S. Apple Pollination Biology for Stable and Novel Fruit Production: Search System for Apple Cultivar Combination Showing Incompatibility, Semicompatibility, and Full-Compatiblity Based on the S-RNase Allele Database / S. Matsumoto // International Journal of Agronomy. - 2014. - URL: <https://doi.org/10.1155/2014/138271>.
21. Sakurai, K. Self-incompatibility Alleles of Apple Cultivars and Advanced Selections / K. Sakurai, S. K. Brown, N. Weeden // HortScience. - 2000. - Vol. 35 (1). - P. 116-119.
22. Analysis of S-allele genotypes and genetic diversity in the apple / S. Komori, J. Soejima, K. Abe [et al.] // Acta Horticulturae. - 2000. - Vol. 538. - P. 83-86.
23. Broothaerts, W. Self-fertile apple resulting from S-RNase gene silencing / W. Broothaerts, J. Keulemans, I. Van Nerum // Plant Cell Reports. - 2004. - Vol. 22. - P. 497-501.
24. Kitahara, K. Sequence of the S10 cDNA from "McIntosh" apple and a PCR-digestion identification method / K. Kitahara, S. Matsu // HortScience. - 2002. - Vol. 37. - P. 187-190.
25. The self-incompatible RNase S-alleles of Brazilian apple cultivars / C. L. Albuquerque-Junior, F. Denardi, A. C. M. Dantas, R. O. Nodari // Euphytica. - 2011. - Vol. 181. - P. 277-284.
26. Suprun, I.I. Molecular genetic aspects of apple self-incompatibility / I.I. Suprun, I.V. Stepanov, S.V. Tokmakov // Scientific journal of KubSAU. - 2012. - No 80 (06). - P. 80-89.
27. Ushakova, Ya. V. Usage of DNA-marking technologies in selection and genetic research of apple trees: spec. 06.01.05. : dissertation for the degree of candidate of biological sciences / Ushakova Yana Vladimirovna; Kuban State Agrarian University. - Krasnodar, 2015. - 136 p.
28. Lyzhin, A. S. Analysis of genetic collection of apple trees by the alleles of self-incompatibility (S-locus) / A. S. Lyzhin, N. N. Savelieva // Fruit growing and viticulture of the South of Russia. - 2018. - No 52 (04). - P. 1-10.
29. Molecular genetic identification of alleles of the self-incompatibility gene in apple varieties of domestic selection / I.I. Suprun, E.V. Ulyanovskaya, Ya. V. Ushakova, E.T. Ilitskaya // Reports of the Russian Academy of Agricultural Sciences. - 2011. - No 5. - P. 15-17.
30. Lyzhin, A. S. Genotyping of apple varieties by S-locus alleles (self-incompatibility) / A. S. Lyzhin, N. N. Savelieva // International scientific journal Innovative Science. - 2016. - No 7-8. - P. 38-40.
31. Molecular genetic identification of S2 and S10 alleles of the self-incompatibility gene in Crab apples and elite selection forms of apple / I.I. Suprun, S.V. Tokmakov, E.V. Ulyanovskaya, I.V. Stepanov // Scientific journal of KubSAU. - 2017. - No 132 (08). - P. 1076-1085.

