

СОЗДАНИЕ РОССИЙСКИХ АДАПТИВНЫХ СОРТОВ ЯБЛОНИ
(*Malus × domestica* Borkh.) ВНИИСПК — СМЕНА ЗАДАЧ И РАЗВИТИЕ
МЕТОДОВ СЕЛЕКЦИИ
(обзор)

Е.Н. СЕДОВ[✉], Т.В. ЯНЧУК, С.А. КОРНЕЕВА, М.А. МАКАРКИНА

Яблоня (*Malus × domestica* Borkh.) относится к наиболее экономически значимым плодовым культурам с прогнозируемым ростом мирового объема продукции. Яблоки ценятся диетологами как важный источник сахаров, аскорбиновой кислоты, других витаминов, микроэлементов, пектинов и биологически активных веществ. Внешний вид (размер, цвет) и аромат — основные факторы привлекательности плодов яблони для потребителя. С экономической точки зрения основное внимание в последние десятилетия уделяется технологическим признакам, адаптивности, урожайности, лежкость плодов, устойчивость к болезням. Итогом 65-летних исследований (1956-2021 годы), которые проводились в старейшем в России помологическом учреждении — Всероссийском НИИ селекции плодовых культур (ВНИИСПК), отметившем в 2020 году 175-летие, стали 56 новых сортов яблони, которые включены в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию, в том числе 38 сортов на принципиально новой генетической основе. К началу этих исследований в садах средней полосы России основными были сорта яблони народной селекции (Антоновка обыкновенная, Коричное полосатое, Осеннее полосатое, Грушовка московская, Папировка) и сорта селекции И.В. Мичурина Пепин шафранный, Бельфлёр китайка, Бессемянка мичуринская, Дочь Коричного, Китайка золотая ранняя. На первом этапе селекции основными методами была повторная гибридизация, селекция на основе географически отдаленных скрещиваний и свободного опыления. Были созданы и районированы сорта яблони Ветеран, Орлик, Память воину, Орловское полосатое и ряд других сотов. Селекция яблони на полиплоидном уровне ведется в институте с 1970 года. Триплоидные сорта характеризуются более регулярным плодоношением по годам, высокой массой и товарностью плодов и повышенной самоплодностью. Нами разработана методика создания триплоидных сортов яблони и получена серия триплоидных сортов от интервалентных скрещиваний диплоидов ($2n = 2\times$) и тетраплоидов ($2n = 4\times$). К настоящему времени районированы 18 триплоидных сортов, из которых шесть дополнительно обладают иммунитетом к парше. К лучшим следует отнести триплоидные сорта Рождественское, обладающий иммунитетом к парше, и Синап орловский, полученный от двух диплоидных сортов благодаря отсутствию редукции хромосом у одного из родителей. Эти сорта получили широкое распространение, и каждый из них районирован в четырех регионах России. Селекция иммунных к парше сортов ведется во ВНИИСПК с 1977 года. Разработана методика отбора иммунных к парше сортов и сеянцев на искусственном инфекционном фоне. Создано и районировано 25 иммунных к парше сортов, в том числе шесть иммунных и триплоидных и четыре иммунных и колонновидных. Лучшие иммунные сорта — Болотовское, Веньяминовское, Имрус и Свежесть, иммунные и триплоидные — Александр Бойко, Вавиловское, Рождественское, Масловское и Яблочный Спас. Селекция колонновидных сортов яблони ведется с 1984 года. Создано пять колонновидных сортов — Восторг, Гирлянда, Приокское, Поэзия, Орловская Есения. Все они, кроме сорта Орловская Есения, обладают иммунитетом к парше. Селекция яблони на улучшение биохимического состава плодов ведется с 1970 года. Во ВНИИСПК созданы сорта с улучшенным биохимическим составом плодов. По многолетним данным, сорта с повышенным содержанием сахаров в плодах — Вавиловское (13,0 %) и Министр Киселев (13,1 %), с повышенным содержанием витамина С — Ивановское (19,5 мг/100 г), Ветеран (19,4 мг/100 г) и Пепин орловский (15,3 мг/100 г), с повышенным содержанием Р-активных веществ — Кандиль орловский (558 мг/100 г), Орловский пионер (514 мг/100 г), Памяти Хитрово (480 мг/100 г), Радость Надежды (474 мг/100 г). В перспективе планируется создание новых колонновидных триплоидных сортов яблони, а также триплоидных сортов, сочетающих колонновидность и иммунитет к парше (элитные сеянцы с такими качествами уже получены). Подобных гибридов яблони до настоящего времени не существовало ни среди сортов, ни среди дикорастущих форм.

Ключевые слова: *Malus × domestica* Borkh., яблоня, селекция, повторная гибридизация, полиплоидия, цитозембриология, иммунитет к парше, колонновидность, сахара, витамин С, Р-активные вещества.

Яблоня (*Malus × domestica* Borkh.) относится к наиболее экономически значимым плодовым культурам (1, 2) с прогнозируемым ростом миро-

вого объема продукции в 2021/2022 годах (за счет увеличения производства в Китае, Турции, Южной Африке, Мексике) (3). В 2000–2020 годах основное производство яблок было сосредоточено в Китае, США и Турции; Россия в этом списке занимала восьмое место (<https://www.atlasbig.com>).

Яблоки ценятся диетологами как важный источник сахаров, аскорбиновой кислоты, других витаминов, микроэлементов, пектинов и биологически активных веществ — каротиноидов, антоцианов и фенольных соединений (4–6). Такой состав нутриентов снижает риск хронических заболеваний, улучшает состояние здоровья и повышает адаптационные возможности организма (6, 7). Внешний вид (размер, цвет) и аромат — основные факторы привлекательности плодов яблони для потребителя; с экономической точки зрения основное внимание, особенно в последние десятилетия, уделяется технологическим признакам, определяющим, например, возможность применения современных приемов выращивания и уборки, пригодность для переработки, а также адаптивность, урожайность, сроки цветения и созревания, лежкость плодов, их однородность по размеру, устойчивость к болезням (8–12). Наиболее востребованными направлениями в мировой селекции яблони остаются устойчивость к болезням, вредителям, абиотическим факторам, компактный габитус растения, товарность плодов (13–17).

Селекционное развитие яблони как садовой культуры начиналось с использования и улучшения местных сортов народной селекции. Например, поволжский сорт Астраханское красное (впервые описан в 1780 году) под названием Roter Astrachan был самым распространенным сортом русского происхождения в Европе (в Англии — с 1816 года, в Германии — с 1840 года) и Северной Америке (<https://www.kob-bavendorf.de/sorten-detail/name/Roter%20Astrachan.html>). В Швеции программа селекции яблони продолжается с 1940-х годов, создано несколько адаптированных к скандинавскому климату сортов для коммерческого и для личного использования (18, 19). В Германии долгосрочная селекционная программа началась более 90 лет назад. Ее целями были определены качество плодов, высокая урожайность, устойчивость к парше, мучнистой росе, бактериальному ожогу, бактериальному раку, красному паутинному клещу, к заморозкам, новые сорта подходят в том числе для интегрированного и органического производства фруктов (20). В банке используемых генетических ресурсов Fruit Gene bank (Research Institute For Fruit Breeding At Dresden-Pillnitz, Германия) сохраняются и охарактеризованы как источники генов устойчивости к парше (*Rvi*) российские сорта Антоновка (сорт народной селекции русского происхождения, *Rvi14*, *Rvi17*), Антоновка-каменичка (*Rvi14*, *Rvi17*), Бессемянка мичуринская (*Rvi17*) (Antonovka, Antonovka Kamenička, Bessemânka Mičurinskaâ) (21). В Миннесотском университете (США) селекция яблони продолжается с 1908 года, первый сорт по этой программе — Minnehaha, выведенный в 1920 году, был получен из семян от свободного опыления, собранных из разных регионов (22). В Японии к 1900-м годам из США, Франции, Канады и других западных стран было завезено около 300 сортов, семь сортов — American Summer Pearmain, Ben Davis, Fameuse, Jonathan, Smith Cider, Ralls Janet и сорт русского происхождения Red Astrachan (Астраханское красное) стали преобладающими. Сорт Origin японской селекции с 1952 года остается среди доминирующих в Японии (10).

Во Всероссийском НИИ селекции плодовых культур (ВНИИСПК) целенаправленные широкомасштабные исследования по селекции яблони

начались в 1956 году. К этому времени в садах средней полосы России основными были сорта яблони народной селекции (Антоновка обыкновенная, Коричное полосатое, Осеннее полосатое, Грушовка московская, Папировка) и сорта селекции И.В. Мичурина Пепин шафранный, Бельфлёр китайка, Бессемянка мичуринская, Дочь Коричного, Китайка золотая ранняя. Перечисленные сорта сыграли важную роль в садоводстве и до сих пор официально допущены к использованию, хотя утратили прежнюю популярность в связи с возросшими коммерческими требованиями. Итогом 65-летних исследований (1956-2021 годы) стали 56 новых сортов яблони, которые включены в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию, в том числе 38 сортов на принципиально новой генетической основе. По многим свойствам они подробно описаны (23). В представленном сообщении создание этих сортов рассмотрено с позиций смены селекционных задач и методических подходов, разработанных для их решения (24-28).

Повторные, географически отдаленные скрещивания и свободное опыление. Повторная гибридизация, свободное опыление и скрещивания географически отдаленных форм — это общепринятые методы традиционной селекции, с применением которых связан первый этап выполнения начатой в 1956 году программы по созданию конкурентоспособных отечественных сортов яблони (28). Первые выведенные сорта были включены в Государственный реестр в 1986 году. Эти методы мы успешно использовали при создании сортов Ветеран (Кинг — свободное опыление), Орлик (Мекинтош × Бессемянка мичуринская), Память воину (Уэлси × Антоновка обыкновенная), Орловское полосатое (Мекинтош × Бессемянка мичуринская) (табл. 1).

1. Сорта яблони, полученные от свободного опыления и повторных скрещиваний
(Всероссийский НИИ селекции плодовых культур, г. Орел, 1956-2021 годы)

А	Б	В	Г	Д	Е	Ж
Ветеран (Кинг — свободное опыление)	зи	До середины марта	130	4,4/4,4	1989	3, 4, 5, 7
Желанное (Мекинтош — свободное опыление)	пл	До середины сентября	140	4,3/4,3	2002	5
Зарянка (Антоновка краснобочка × SR0523)	ос	до декабря	130	4,3/4,3	1999	3
Куликовское (Кинг — свободное опыление)	зи	До конца марта	125	4,4/4,2	1997	3, 5, 7
Морозовское (Антоновка обыкновенная × Мекинтош)	зи	До конца января	160	4,7/4,3	2011	3, 5
Олимпийское (Мекинтош — свободное опыление)	зи	До февраля	130	4,3/4,2	1999	8
Орлик (Мекинтош × Бессемянка мичуринская)	зи	До февраля	120	4,4/4,5	1986	2, 3, 5
Орлинка (Старк Эрлиест × Первый салют)	ле	До II декады сентября	140	4,3/4,3	2001	5
Орловим (Антоновка обыкновенная × SR0523)	ле	До середины сентября	130	4,4/4,5	1999	3
Орловская заря (Мекинтош × Бессемянка мичуринская)	зи	До конца января	135	4,6/4,5	2002	3
Орловский пионер (Антоновка краснобочка × SR0523)	ос	До конца октября	140	4,3/4,3	1999	3
Орловское полосатое (Мекинтош × Бессемянка мичуринская)	по	До конца декабря	150	4,6/4,3	1986	3, 5, 7
Память воину (Уэлси × Антоновка обыкновенная)	зи	До конца января	140	4,4/4,5	1997	5
Память Исаева (Антоновка краснобочка × SR0523)	по	До середины декабря	150	4,5/4,3	2008	3
Пепин орловский (Пепин шафранный — свободное опыление)	зи	До середины января	140	4,5/4,3	2001	3
Радость Надежды (Уэлси — свободное опыление)	ле	До октября	150	4,4/4,3	2011	5
Раннее алое (Мелба × Папировка)	ле	До середины сентября	130	4,5/4,4	1998	5
Славянин (Антоновка краснобочка × SR0523)	зи	До конца декабря	150	4,5/4,3	2008	3
Хр. НСР05			138,3 12,5			

Примечание. А — сорт и его происхождение (сорт, скрещивание сортов), Б — срок созревания плодов, В — лежкость плодов, Г — масса плодов, г, Д — внешний вид/вкус плодов, балл (максимальный балл оценки 5,0), Е — год включения в Государственный реестр, Ж — регион допуска (2 — Северо-Западный, 3 — Центральный, 4 — Волго-Вятский, 5 — Центрально-Черноземный, 6 — Северо-Кавказский, 7 — Средневолжский, 8 — Нижневолжский); ле — летний, ос — осенний, зи — зимний, по — позднеспелый, пл — позднелетний.

Все сорта, полученные на основе этого методического подхода, характеризовались высокими показателями продуктивности, качества плодов

по биохимическому составу (содержание сахаров, сахарокислотный индекс, содержание аскорбиновой кислоты и Р-активных веществ) и разными сроками созревания, что позволяет формировать на их основе «конвейер» для обеспечения потребителя свежей продукцией максимально долго (23). Безусловно, из-за продолжительного жизненного цикла яблони традиционная селекция этой культуры — медленный процесс (9, 10), для ускорения которого разрабатываются приемы, основанные на геномных (8, 10, 29, 30) и трансгенных технологиях (9, 10). Однако они не исключают, а лишь дополняют традиционную селекцию и фенотипическую оценку образцов с учетом эффектов взаимодействия генотип—среда (5, 6), особенно в условиях происходящих климатических изменений (30).

Селекция на полиплоидном уровне. На следующем этапе программы успехи в создании сортов были связаны с разработкой и применением нами нового методического подхода на основе селекции на полиплоидном уровне с привлечением данных генетического, цитологического и эмбриологического анализа. В результате исследований, начатых в 1970 году, нам удалось впервые в России и мире создать серию триплоидных ($2n = 3\times$) сортов от интервалентных скрещиваний диплоидов ($2n = 2\times$) с тетраплоидами ($2n = 4\times$).

История селекции яблони на полиплоидном уровне связана с работой шведских ученых (31-33), которые показали преимущества триплоидных форм над диплоидными и тетраплоидными. На протяжении многих веков триплоидные сорта, спонтанно возникшие в природе, выделялись хорошим качеством плодов, повышенной жизнеспособностью и культивировались. Так, сорт Gravenstein, который был широко известен в Дании еще в XVII веке, — триплоид. Спонтанные триплоиды американского (сорта Tompkins County King и Rhode Island Greening) и британского (сорта Bramley и Ribston Pippin) происхождения, датируемые XVII-XVIII веками, выращивают и сегодня (<https://www.apfga.org/triploid-apples/>). Однако спонтанные мутации такого рода в природе возникают редко. Целенаправленное получение триплоидов селекционными методами является перспективным путем создания «идеального сорта». Было показано, что, скрещивая диплоидные сорта между собой, можно получить до 0,3 % триплоидных семян, тогда как выход триплоидов при скрещивании тетраплоидных и диплоидных форм гораздо выше (31-35). Однако работы по массовому получению триплоидных семян с целью выведения сортов не получили должного развития.

По мнению А.А. Жученко, именно полиплоидия обеспечивает более высокую адаптивность многим видам растений (36). Полиплоидия — геномная мутация, проявляющаяся в спонтанном или индуцированном увеличении диплоидного числа хромосомных наборов. Полиплоидия оказывается особенно ценной в тех случаях, когда в качестве целевого продукта используют вегетативные органы (37). Использование полиплоидии не ускоряет селекционный процесс, но повышает возможности селекции за счет большого размаха наследственной изменчивости. Полиплоиды служат благоприятным материалом для естественного и искусственного отборов (37). Наши многолетние исследования показали, что выход плодов по отношению к опыленным цветкам и выходу семян был меньшим при гибридизации на полиплоидном уровне (4,7 против 3,6 %), чем на диплоидном (8,6 против 6,4 %). Однако селекционная ценность семян, полученных от гибридизации на полиплоидном уровне, значительно выше, чем от гибри-

дизации на диплоидном уровне. Как в дальнейшем оказалось, при гибридизации на диплоидном уровне в сравнении с полиплоидным для получения одного элитного сеянца необходимы 4121 сеянец против 778, для создания одного сорта — 86,6 тыс. опыленных цветков и 16,7 тыс. однолетних сеянцев против 46,2 тыс. цветков и 2,9 тыс. сеянцев. Иными словами, эффективность селекции повышалась, так как уменьшались сроки, объемы работы и, как следствие, затраты.

На основании цитологических и полевых исследований мы установили (34, 38), что в качестве доноров диплоидных гамет могут использоваться не все тетраплоидные сорта и формы, а лишь гомогенные тетраплоиды, у которых все слои соматических клеток тетраплоидны ($4n = 4\times$). Это сорта Мекинтош тетраплоидный, Мелба тетраплоидная, Альфа 68 и сеянцы ВНИИСПК 13-6-106 (сорт Суворовец — свободное опыление), 25-37-45 (Орловская гирлянда \times Уэлси тетраплоидный). В качестве доноров диплоидных гамет пригодны также диплоидно-тетраплоидные химеры 1-го типа, например Антоновка плоская 2-4-4-4 \times , Папировка тетраплоидная 2-4-4-4 \times , Уэлси тетраплоидный 2-4-4-4 \times . Ценность каждой конкретной формы в качестве донора диплоидных гамет неодинакова и зависит от развития эмбриональных структур в ее генеративной сфере. Результаты цитоэмбрионального анализа имеют решающее значение при подборе исходных форм для гибридизации с целью массового получения триплоидов.

Изучение генеративной сферы у сорта Мекинтош тетраплоидный показало, что семяпочки и зрелые дифференцированные зародышевые мешки, готовые к оплодотворению, у этой формы и у диплоидного аналога развиваются в одно и то же время. У обеих форм наблюдается формирование значительного числа аномальных семяпочек и завязи, для обеих форм характерно образование сложных семяпочек с двумя-тремя нуцеллусами, заключенными в общий интегумент. Различия между двумя формами сорта Мекинтош, связанные с уровнем пloidности, выражаются в том, что линейные размеры структур генеративной сферы полиплоидной формы традиционно несколько больше, чем у диплоидной. В результате образования сверхчисленных ядер в зародышевом мешке полиплоидной формы сорта Мекинтош вместо ожидаемых диплоидных гамет могут формироваться гаплоидные. Следовательно, часть гибридного потомства при использовании этой формы в интервалентных скрещиваниях типа ($2n = 4\times$) \times ($2n = 2\times$) не будет триплоидным (35) и сорт Мекинтош тетраплоидный подходит для скрещиваний (по итогам 12 скрещиваний с участием этого сорта нами был выделен один отборный сеянец — кандидат в сорта). В селекции также активно используется тетраплоидная форма 13-6-106 (сеянец сорта Суворовец). Для нее тоже характерно наличие ряда особенностей в развитии генеративной сферы, которые в большинстве случаев не служат существенным препятствием для использования в качестве родительской формы при гибридизации. Поскольку аномальные семяпочки составляют в среднем только около 25 %, в завязях всегда присутствует достаточное число нормальных семяпочек с нормально развитыми зародышевыми мешками, пригодными для двойного оплодотворения. С участием тетраплоидной формы 13-6-106 проведено 30 скрещиваний и получено 15 отборных и шесть элитных форм.

Установлено, что наиболее эффективны скрещивания типа диплоид \times тетраплоид, а не тетраплоид \times диплоид. Триплоидное потомство яблони получить значительно труднее уже потому, что в гибридном потомстве

от скрещивания диплоидных сортов с тетраплоидными сортами или формами доля триплоидных сеянцев составляет от 40 до 80 %. Разработанная нами методика получения триплоидных сеянцев и сортов учитывает все эти особенности. Скрещивания типа тетраплоид × диплоид возможны только при кастрации материнской тетраплоидной формы, потому что последняя, как правило, обладает высокой самоплодностью (35, 38).

Оценка физиолого-биохимических показателей и качества плодов показала, что полученные триплоидные сорта яблони (табл. 2) характеризуются меньшей периодичностью плодоношения по годам, улучшенной товарностью плодов, повышенной самоплодностью, высокой урожайностью и качеством плодов по биохимическому составу (23, 39).

2. Триплоидные сорта яблони, полученные селекцией на полиплоидном уровне (Всероссийский НИИ селекции плодовых культур, г. Орел, 1970–2021 годы)

А	Б	В	Г	Д	Е	Ж
Августа (Орлик × Папировка тетраплоидная)	пл До конца сентября		160	4,4/4,4	2008	5
Безин луг (Северный синап × Уэлси тетраплоидный)	зи До февраля		150	4,4/4,3	2010	5
Дарёна (Мелба × Папировка тетраплоидная)	ле До конца сентября		170	4,5/4,3	2011	5
День Победы (Ветеран × Хоркоут)	зи До середины марта		140	4,4/4,3	2020	5
Министр Киселев (Чистотел × Уэлси тетраплоидный)	зи До середины марта		170	4,4/4,4	2017	5
Низкорослое (Скрыжанель × Пелин шафранный)	зи До конца февраля		130	4,3/4,2	1997	5
Орловский партизан (Орлик × 13-6-106 (сеянец сорта Суворовец))	зи До середины февраля		190	4,4/4,4	2010	5
Осиповское (Мантет × Папировка тетраплоидная)	ле До середины сентября		130	4,4/4,4	2013	5
Память Семакину (Уэлси × 11-24-28 (сеянец сорта Голден Грейма))	рз До конца декабря		160	4,5/4,3	2001	5
Патриот [16-37-63 (Антоновка красная × SR0523) × 13-6-106 (сеянец сорта Суворовец)]	зи До начала февраля		240	4,5/4,3	2013	5
Синап орловский (Северный синап × Память Мичурина)	пз До конца апреля		150	4,3/4,4	1989	2, 3, 5, 7
Тургеневское (18-53-22 × Уэлси тетраплоидный)	зи До марта		180	4,4/4,3	2021	5
Хр. НСР05			164,1 29,6			

Примечание. А — сорт и его происхождение (сорт, линия), Б — срок созревания плодов, В — лежкость плодов, Г — масса плодов, г, Д — внешний вид/вкус плодов, балл, Е — год включения в Государственный реестр, Ж — регион допуска (2 — Северо-Западный, 3 — Центральный, 4 — Волго-Вятский, 5 — Центрально-Черноземный, 6 — Северо-Кавказский, 7 — Средневолжский, 8 — Нижневолжский); ле — летний, зи — зимний, пл — позднелетний, пз — поздnezимний, рз — раннезимний.

При оптимизации протоколов полиплоидных скрещиваний мы основывались на результатах цитоэмбриологического анализа. По нашему мнению, в селекции яблони на полиплоидном уровне нельзя обойтись без цитоэмбриологического контроля. Нам не удалось обнаружить примеров подобного подхода в специальной литературе. В период начала наших исследований обсуждалось применение цитологических методов для определения уровня пloidности и описания митотических и мейотических событий (40), в последние годы цитогенетические характеристики рассматриваются в связи с феноменом пloidности и размерами генома (41).

Очевидно, что получаемые полиплоиды могут приобретать новые признаки (11, 42, 43). При этом у тетра- и гексаплоидных форм многие физиологические и морфологические показатели ниже, чем у диплоидных (11, 42, 43). Предполагается, что виды растений обладают оптимальной пloidностью, и ее уменьшение или увеличение снижает их ростовой потенциал, но проявление ряда признаков, в том числе имеющих селекционную ценность, у тетраплоидов усиливаются (42), и их рассматривают как ценный селекционный материал для программ получения триплоидных растений (42). По некоторым хозяйственно значимым свойствам у яблони отмечают превосходство тетраплоидов над диплоидами, например по засухоустойчивости (42) и устойчивости к парше (11).

Создание иммунных к парше сортов яблони. Проблема

устойчивости яблони к болезням при сохранении высокого качества плодов не утрачивает актуальности (44). В особенности это касается поражения паршой (11, 21, 45). Парша (возбудитель *Venturia inaequalis* (Ске. Wint)) — одно из самых вредоносных заболеваний яблони, и селекция на устойчивость к ней относится к наиболее востребованным направлениям улучшения сортов (13-17). Мы проводим эти исследования с 1977 года. Большой вклад в теорию и практику отбора иммунных к парше сеянцев внес Владимир Васильевич Жданов — соавтор более 20 иммунных к парше сортов яблони, разработавший методику отбора устойчивых сортов и сеянцев на искусственном инфекционном фоне (46).

В разных странах на основе доноров с геном *Vf* (*Rvi6*) от вида *Malus floribunda* 821 с помощью беккросов создано более 200 иммунных к парше сортов (16, 47-50). В гибридизации широко использовались сорта Prima, Priscilla, Florina, Freedom, Redfree, Liberty, Gold Ruch (15-17, 51, 52). Нами на основе собственного гибридного фонда созданы и районированы иммунные к парше сорта с геном устойчивости *Vf* (*Rvi6*) (табл. 3). Кроме того, получены иммунные к парше триплоидные сорта (см. табл. 3) и четыре иммунных колонновидных сорта. На наш взгляд, лучшие иммунные сорта — Болотовское, Веняминовское, Имрус, Свежесть и Строевское, а иммунные и триплоидные — Александр Бойко, Вавиловское, Масловское, Рождественское, Юбиляр и Яблочный Спас, представляющие интерес для производства.

3. Иммунные к парше сорта яблони, полученные с использованием доноров гена *Vf* (*Rvi6*), в том числе на полиплоидном уровне (Всероссийский НИИ селекции плодовых культур, г. Орел, 1977-2021 годы)

А	Б	В	Г	Д	Е	Ж
Иммунные к парше сорта (с геном <i>Vf</i>)						
Афродита (814 — свободное опыление)	рз До конца декабря		130	4,4/4,4	2006	5, 6
Болотовское (Скрыжапель × 1924)	зи До февраля		155	4,3/4,3	2001	3, 5
Веняминовское (814 — свободное опыление)	зи До конца февраля		130	4,4/4,4	2008	2, 3, 5, 6
Здоровье (Антоновка обыкновенная × OR48T47)	зи До середины февраля		140	4,3/4,3	2001	5
Ивановское (Уэлси × Прима)	зи До середины февраля		150	4,4/4,4	2010	5
Имрус (Антоновка обыкновенная × OR18T13)	зи До середины февраля		140	4,3/4,4	1996	3, 5
Кандиль орловский (1924 — свободное опыление)	зи До февраля		120	4,4/4,3	2001	3, 5, 6
Курнаковское (814 × ПА-29-1-1-63)	зи До середины февраля		130	4,3/4,3	2002	3, 5
Орловское Полесье (814 — свободное опыление)	рз До середины января		140	4,4/4,3	2001	3, 5
Памяти Хитрово (OR18T13 — свободное опыление)	зи До конца февраля		170	4,3/4,3	2001	5
Свежесть (Антоновка краснобочка × PR2T67)	пз До мая		140	4,3/4,2	2001	3, 5
Солнышко (814 — свободное опыление)	по До декабря		140	4,4/4,3	2001	3, 5
Старт (814 × Мекинтош тетраплоидный)	зи До конца февраля		140	4,3/4,3	2002	5
Строевское (814 — свободное опыление)	зи До конца февраля		120	4,5/4,4	2001	3, 5
Юбилей Москвы (814 — свободное опыление)	зи До конца февраля		120	4,3/4,3	2002	5
Хр. НСР05			137,3 21,3			
Триплоидные сорта, иммунные к парше						
Александр Бойко (Прима × Уэлси тетраплоидный)	зи До II декады марта		200	4,4/4,3	2013	5
Вавиловское [18-53-22 (Скрыжапель × OR18T13) × Уэлси тетраплоидный]	зи До начала марта		170	4,6/4,3	2015	5
Масловское (Редфри × Папировка тетраплоидная)	ле До конца сентября		220	4,3/4,3	2010	5
Рождественское (Уэлси × ВМ 41497)	зи До конца января		140	4,4/4,3	2001	2, 3, 5, 6
Юбиляр (814 — свободное опыление)	ле До конца сентября		130	4,4/4,3	2009	5
Яблочный Спас (Редфри × Папировка тетраплоидная)	ле До конца сентября		200	4,4/4,3	2009	3, 5
Хр. НСР05			176,6 29,6			
Примечание. А — сорт и его происхождение (сорт, линия), Б — срок созревания плодов, В — лежкость плодов, Г — масса плодов, г, Д — внешний вид/вкус плодов, балл, Е — год включения в Государственный реестр, Ж — регион допуска (2 — Северо-Западный, 3 — Центральный, 4 — Волго-Вятский, 5 — Центрально-Черноземный, 6 — Северо-Кавказский, 7 — Средневолжский, 8 — Нижневолжский); ле — летний, зи — зимний, пл — позднелетний, пз — позднезимний, рз — раннезимний.						

Сорта Рождественское и Синап орловский уже занимают большие площади садов и районированы в четырех регионах России. Успешным

примером устойчивого садоводства стал опыт выращивания иммунных к парше сортов Свежесть, Афродита, Болотовское, Веняминовское, Имрус, Кандиль орловский, Рождественское, Строевское в Саратовской области (53). При изучении адаптивности полученных нами иммунных к парше сортов яблони в условиях Украины лучшими оказались Афродита, Веняминовское, Кандиль орловский, Орловское полесье, Рождественское (54). Поскольку *Venturia inaequalis* может быстро мутировать с появлением новых рас, с наибольшей вероятностью устойчивость к парше сохраняется при посадке иммунных сортов вместе с неиммунными и цикле минимальных обработок (55). Считается, что ген V_f (*Rvi6*) еще способен обеспечивать устойчивость против патогена (10, 45), но длительный защитный эффект надежнее обеспечивается множественной устойчивостью и пирамидированием нескольких генов (8, 21, 45, 56). В качестве перспективных рассматриваются гены *Rvi5*, *Rvi11*, *Rvi12*, *Rvi14* и *Rvi15* (10, 45), как источники одного из этих генов — *Rvi14* охарактеризованы народные сорта русского происхождения Антоновка обыкновенная и Антоновка-каменичка (21), ведется поиск новых источников генов устойчивости к болезням (21). Все это входит в круг задач упреждающей селекции на устойчивость яблони к парше (56).

Создание устойчивых к парше сортов яблони с приемлемыми потребительскими и коммерческими характеристиками оказалось трудной задачей. На получение первого коммерческого сорта Prima с геном V_f в США (выпущен в 1970 году) ушло почти 60 лет (программа началась в 1914 году) (10, 57). В последние десятилетия для решения этих задач используют трансгенные технологии, но практическое применение сортов на такой основе может ограничиваться местным законодательством (10). Сведения о создании триплоидных и в особенности триплоидных устойчивых к парше сортов яблони не носят массового характера. Один такой сорт Sirius (UEB 3264/2) с геном V_f получен от скрещивания Golden Delicious × Topaz, деревья среднерослые, хорошо разветвленные, плоды крупные, сочные, с хорошо сбалансированным вкусом (<https://extension.psu.edu/apple-cultivars-newer-scab-resistant-selections>, дата обращения 29.09.2022), у триплоида Initial (X 6163) плоды конической формы, размером от средних до крупных, склонны к осыпанию, они используются для приготовления сидра и кормления оленей (<https://extension.msu.edu>, дата обращения 29.09.2022).

Селекция колонновидных сортов яблони. Компактность дерева — одно из требований современного интенсивного плодоводства (10, 58–61). Этим свойством обладают колонновидные сорта яблони. Их создание рассматривается как одно из ведущих направлений в селекции яблони, которое мы развиваем с 1984 года. Колонновидные сорта позволяют сократить предплодоносящий период на 2–3 года, дают возможность значительно увеличить валовый выход продукции с гектара, а также до минимума сократить ручной труд при уходе за садом. Поэтому такая биологическая форма перспективна для садов интенсивного и суперинтенсивного типа (27, 62, 63). Пионеры создания колонновидных сортов в России — В.В. Кичина (64) и М.В. Качалкин (65).

К настоящему времени получены и районированы пять колонновидных сортов — Восторг, Поэзия, Приокское, Орловская Есения, Гирлянда (табл. 4). Все они, кроме сорта Орловская Есения, обладают иммунитетом к парше. В последние годы колонновидные сорта довольно широко выращивают не только на приусадебных и дачных участках, но и в крупных промышленных садах. Культивирование колонновидных сортов яблони с устойчивостью к парше не требует традиционной формировки и обрезки деревьев и 6–8-кратных опрыскиваний фунгицидами, что не только в 1,5–

2 раза сокращает материальные затраты, но и снижает нагрузку на окружающую среду (66).

4. Колонновидные сорта яблони, полученные по программе селекционных исследований (Всероссийский НИИ селекции плодовых культур, г. Орел, 1984-2021 годы)

А	Б	В	Г	Д	Е	Ж
Восторг [270-124 (Маяк × KB103) × 23-17-62 (814 — свободное опыление)]	зи	До февраля	170	4,3/4,3	2016	5
Гирлянда [224-18 (SR0523 × Важак) × 22-34-95 (814 × ПА-29-1-1-63)]	зи	До конца февраля	120	4,3/4,3	2018	5
Орловская Есения [224-18 (SR0523 × Важак) × 22-34-95 (814 × ПА-29-1-1-63)]	зи	До февраля	170	4,3/4,5	2019	5
Поэзия [224-18 (SR0523 × Важак) — свободное опыление]	зи	До февраля	140	4,4/4,3	2015	5
Приокское [224-18 (SR0523 × Важак) — свободное опыление]	зи	До февраля	150	4,5/4,4	2014	5
Хр.			150			
НСР05			26,7			

Примечание. А — сорт и его происхождение (сорт, линия), Б — срок созревания плодов, В — лежкость плодов, Г — масса плодов, г, Д — внешний вид/вкус плодов, балл, Е — год включения в Государственный реестр, Ж — регион допуска (2 — Северо-Западный, 3 — Центральный, 4 — Волго-Вятский, 5 — Центрально-Черноземный, 6 — Северо-Кавказский, 7 — Средневолжский, 8 — Нижневолжский); зи — зимний.

Селекция яблони на улучшение биохимического состава плодов. Направление активно развивается с 1970 года. Многие из созданных нами сортов яблони выделяются качеством плодов (23). Так, по многолетним данным высоким содержанием сахаров характеризуются сорта Вавиловское ($2n = 3 \times$, *Rvi6*) и Министр Киселев ($2n = 3 \times$) — соответственно 13,0 и 13,1 %, тогда как широко известные сорта народной селекции им значительно уступают (Антоновка обыкновенная — 9,1 %, Осеннее полосатое — 9,2 %, Грушовка московская — 9,3 %). Повышенным содержанием в плодах аскорбиновой кислоты характеризуются сорта Ивановское (*Rvi6*), Ветеран, Низкорослое и Пепин орловский (соответственно 19,5; 19,4; 18,0 и 15,3 мг/100 г против 11,8 мг/100 г у сорта Антоновка обыкновенная и 6,0 мг/100 г у сортов Осеннее полосатое и Грушовка московская). Повышено содержание Р-активных веществ у сортов Кандиль орловский (*Rvi6*) (558 мг/100 г), Орловский пионер (*Rvi5*) (514 мг/100 г), Памяти Хитрово (*Rvi6*) (480 мг/100 г) и Радость Надежды (474 мг/100 г) относительно показателя у таких широко распространенных ранее сортов, как Антоновка обыкновенная (263 мг/100 г), Осеннее полосатое (415 мг/100 г), Коричное полосатое (129 мг/100 г) (67). Селекция яблони на повышенное содержание аскорбиновой кислоты и Р-активных веществ в плодах имеет большие перспективы, так как внедрение в производство витаминных сортов позволит увеличить пищевую и лечебно-профилактическую ценность плодов.

Представленные данные свидетельствуют, что особенностью нашей селекционной программы с ее начала в 1965 году остается приоритетность высокой биохимической ценности, качества и урожайности плодов в сочетании с устойчивостью и другими экономически и технологически значимыми признаками. В продолжение этих исследований мы уже получили элитные триплоидные сеянцы яблони, сочетающие показатели качества и урожайности с иммунитетом к парше и колонновидностью. Таких гибридных форм яблони до настоящего времени не существовало среди сортов и не выявлено среди дикорастущих форм.

Важно отметить, что в условиях климатических изменений совершенствование сортов по величине и качеству урожая, стабильности и адаптивности, устойчивости к абиотическим и биотическим стрессам стано-

вится еще более актуальным и требует углубленного и комплексного изучения физиологических, генетических, цитозбриологических особенностей культур (6, 12, 60, 68). Селекционеры во всем мире продолжают разрабатывать новые сорта с улучшенными характеристиками. Их арсенал пополнился современными методами — полногеномным секвенированием (whole genome sequencing) (8, 29), молекулярным маркированием (10, 21, 29), QTL картированием (10), маркер-опосредованной (marker-assisted selection, MAS) и геномной (GS) селекцией (10, 30), технологиями геномного редактирования (10). Однако между геномикой и селекцией все еще существует значительный разрыв (29). Облегчая и в ряде случаев ускоряя процесс, современные методы не снижают значения классической селекции.

Таким образом, итогом 65-летней селекционной программы стали 56 прошедших государственную регистрацию сортов яблони, в том числе 38 сортов на принципиально новой генетической основе. Впервые в России и в мире получены 12 триплоидных сортов от интервалентных скрещиваний диплоидов и тетраплоидов, впервые в России созданы 15 иммунных к парше сортов, а также шесть триплоидных сортов, обладающих иммунитетом к парше, и пять колонновидных сортов, из которых четыре обладают иммунитетом к парше. Создана серия сортов с улучшенным биохимическим составом плодов. Для решения селекционных задач была разработана методика интервалентных скрещиваний диплоидов и тетраплоидов с использованием цитозбриологического анализа. Актуальными остаются вопросы выявления спонтанных и создания (с помощью гибридизации) новых тетраплоидных исходных форм — доноров диплоидных гамет, а также получение нередуцированной пыльцы при воздействии на мейоз физическими и химическими агентами. Очередная задача — создание новых колонновидных триплоидных сортов яблони, а также триплоидных сортов, сочетающих колонновидность и иммунитет к парше (элитные сеянцы с такими качествами уже получены). Подобных гибридных форм яблони до настоящего времени не существовало ни среди сортов, ни среди дикорастущих форм.

ФГБНУ Всероссийский НИИ селекции плодовых культур,
302530 Россия, Орловская обл., Орловский р-н, п/о Жилина,
e-mail: sedov@vniispk.ru ✉, yanchuk@vniispk.ru, korneeva@vniispk.ru,
makarkina@vniispk.ru

Поступила в редакцию
24 марта 2022 года

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2022, V. 57, № 5, pp. 897-910

RUSSIAN ADAPTIVE APPLE (*Malus × domestica* Borkh.) VARIETIES OF VNIISPK — CONTINUITY OF GOALS AND DEVELOPED TECHNOLOGIES (review)

E.N. Sedov[✉], *T.V. Yanchuk*, *S.A. Korneeva*, *M.A. Makarkina*

All-Russian Research Institute of Fruit Crop Breeding, p/o Zhilina, Orel District, Orel Province, 302530 Russia, e-mail sedov@vniispk.ru (✉ corresponding author), yanchuk@vniispk.ru, korneeva@vniispk.ru, makarkina@vniispk.ru

ORCID:

Sedov E.N. orcid.org/0000-0002-2067-1894

Korneeva S.A., orcid.org/0000-0003-2772-5311

Yanchuk T.V. orcid.org/0000-0003-4077-7095

Makarkina M.A. orcid.org/0000-0002-2813-3839

The authors declare no conflict of interests

Received March 24, 2022

doi: 10.15389/agrobiol.2022.5.897eng

Abstract

Apple (*Malus × domestica* Borkh.) is one of the most economically important fruit crops with a predicted increase in global production. Apples are valued by nutritionists as an important source of sugars, ascorbic acid, other vitamins, trace elements, pectins and biologically active substances. Appearance (size, color) and aroma are the main factors of apple fruit attractiveness for the consumer.

From an economic point of view, the main attention in recent decades has been paid to technological features, adaptability, productivity, keeping quality of fruits and resistance to diseases. Breeding research carried out in 1956–2021 at the oldest pomological All-Russian Research Institute of Fruit Crop Breeding (VNIISPK) which celebrated its 175th anniversary in 2020, resulted in 56 new apple cultivars, including 38 cultivars on a fundamentally new genetic basis. By the beginning of these studies in the orchards of central Russia, the main apple cultivars were landraces (Antonovka, Korichnoye Polosatoye, Osennye Polosatoye, Grushovka Moskovskaya and Papirovka) and the Michurin's cultivars Pepin Shafranny, Bellefleur Kitayka, Bessemyanka Michurinskaya, Doch Korichnogo and Kitayka Zolotaya Rannya. At the first stage of our breeding program, the main methods were re-hybridization and breeding based on geographically remote crosses and open pollination. Veteran, Orlik, Pamyat Voinu, Orlovskoye Polosatoye and a number of other cultivars were created and released. Apple breeding at the polyploid level has been carried out since 1970. Triploid cultivars are characterized by more regular fruiting over the years, large fruit size and high marketability of fruits, and increased self-fertility. We have developed a technique for creating triploid apple cultivars and obtained a series of triploid cultivars from intervalent crosses ($2n = 2\times$) \times ($2n = 4\times$). To date, 18 triploid cultivars have been released of which six are immune to scab. The best are the triploid cultivars Rozhdestvenskoye (immune to scab) and Sinap Orlovsky, derived from two diploid cultivars due to the absence of chromosome reduction in one of the parents. These cultivars have become widespread, and each of them is zoned in four regions of Russia. Breeding of cultivars immune to scab has been carried out since 1977. A technique for selecting scab-immune cultivars and seedlings under artificial infection background has been developed. Twenty-four scab-immune cultivars were created and released, including six immune and triploid cultivars and four scab immune and columnar cultivars. The best immune cultivars are Bolotovskoe, Venyaminovskoe, Imrus, and Svezhest; Alexander Boyko, Vavilovskoe, Rozhdestvenskoe, Maslovskoe and Yablochny Spas are scab immune and triploid cultivars. Breeding of columnar apple cultivars has been carried out since 1984 resulting in five columnar cultivars Vostorg, Girlanda, Priokskoye, Poeziya, and Orlovskaya Yesenia. All of them, except for Orlovskaya Yesenia, are immune to scab. Apple breeding to improve the biochemical composition of fruits has been carried out since 1970. According to long-term data, Vavilovskoye (13.0 %) and Ministr Kiselev (13.1 %) are the cultivars with a high content of sugars, Ivanovskoye (19.5 mg/100 g), Veteran (19.4 mg/100 g) and Pepin Orlovsky (15.3 mg/100 g) are enriched with vitamin C, and Kandil Orlovsky (558 mg/100 g), Orlovsky Pioner (514 mg/100 g), Pamyati Khitrovo (480 mg/100 g) and Radost' Nadezhdy (474 mg/100 g) have high content of P-active substances. In the future, we are planning to release new columnar triploid cultivars and triploid cultivars combining columnar habit and scab immunity (elite seedlings with such qualities have already been produced). Such apple hybrids have not yet existed either among cultivars or among wild forms.

Keywords: *Malus* \times *domestica* Borkh., apple, breeding, repeated hybridization, polyploidy, cytoembryology, scab immunity, columnar habit, sugars, ascorbate, P-active substances.

REFERENCES

1. Food and Agriculture Organization of the United Nations. *FAOSTAT*, 2016. Available: http://faostat3.fao.org/browse/rankings/commodities_by_regions/E. No date.
2. Migicovsky Z., Gardner K.M., Richards C., Thomas Chao C., Schwaninger H.R., Fazio G., Zhong G.Y., Myles S. Genomic consequences of apple improvement. *Hortic Res.*, 2021, 8(1): 9 (doi: 10.1038/s41438-020-00441-7).
3. Foreign Agricultural Service/USDA Global Market Analysis. *Fresh Apples, Grapes, and Pears: World Markets and Trade. June 2022*. Available: <https://apps.fas.usda.gov/psdonline/circulars/fruit.pdf>. No date.
4. Vasile M., Bunea A., Ioan C.R., Ioan B.C., Socaci S., Viorel M. Phytochemical content and antioxidant activity of *Malus domestica* Borkh peel extracts. *Molecules*, 2021, 26(24): 7636 (doi: 10.3390/molecules26247636).
5. Liu H., Liu Z., Wu Y., Zheng L., Zhang G. Regulatory mechanisms of anthocyanin biosynthesis in apple and pear. *Int. J. Mol. Sci.*, 2021, 22(16): 8441 (doi: 10.3390/ijms22168441).
6. Li Y., Sun H., Li J., Qin S., Yang W., Ma X., Qiao X., Yang B. Effects of genetic background and altitude on sugars, malic acid and ascorbic acid in fruits of wild and cultivated apples (*Malus* sp.). *Foods*, 2021, 10(12): 2950 (doi: 10.3390/foods10122950).
7. Tu S.-H., Chen L.-C., Ho Y.-S. An apple a day to prevent cancer formation: reducing cancer risk with flavonoids. *J. Food Drug Anal.*, 2017, 25: 119–124 (doi: 10.1016/j.jfda.2016.10.016).
8. Peace C.P., Bianco L., Troggio M., van de Weg E., Howard N.P., Cornille A., Durel C.E., Myles S., Migicovsky Z., Schaffer R.J., Costes E., Fazio G., Yamane H., van Nocker S., Gottschalk C., Costa F., Chagné D., Zhang X., Patocchi A., Gardiner S.E., Hardner C., Kumar S., Laurens F., Bucher E., Main D., Jung S., Vanderzande S. Apple whole genome sequences: recent advances and new prospects. *Hortic Res.*, 2019, 6: 59 (doi: 10.1038/s41438-019-0141-7).

9. Flachowsky H., Le Roux P.M., Peil A., Patocchi A., Richter K., Hanke M.V. Application of a high-speed breeding technology to apple (*Malus × domestica*) based on transgenic early flowering plants and marker-assisted selection. *New Phytol.*, 2011, 192(2): 364-377 (doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03813.x).
10. Igarashi M., Hatsuyama Y., Harada T., Fukasawa-Akada T. Biotechnology and apple breeding in Japan. *Breed Sci.*, 2016, 66(1): 18-33 (doi: 10.1270/jsbbs.66.18).
11. Podwyszyńska M., Markiewicz M., Broniarek-Niemiec A., Matysiak B., Marasek-Ciolakowska A. Apple autotetraploids with enhanced resistance to apple scab (*Venturia inaequalis*) due to genome duplication-phenotypic and genetic evaluation. *Int. J. Mol. Sci.*, 2021, 22(2): 527 (doi: 10.3390/ijms22020527).
12. Chen Z., Yu L., Liu W., Zhang J., Wang N., Chen X. Research progress of fruit color development in apple (*Malus domestica* Borkh.). *Plant Physiol Biochem.*, 2021, 162: 267-279 (doi: 10.1016/j.plaphy.2021.02.033).
13. Univer T., Ikase L. Breeding apple scab resistant cultivars in Estonia. *Acta Hort.*, 2021, 1307: 7-12 (doi: 10.17660/ActaHortic.2021.1307.2).
14. Blažek J., Zelený L., Danková V. Tree and fruit characteristics of four apple novelties in the Czech Republic. *Acta Hort.*, 2021, 1307: 43-48 (doi: 10.17660/ActaHortic.2021.1307.7).
15. Kon T., Sato S., Kudo T., Fujita K., Fukasawa-Akawa T. Apple breeding at Aomori apple experiment station, Japan. *Acta Hort.*, 2000, 538: 215-218 (doi: 10.17660/ActaHortic.2000.538.36).
16. Fischer C. Apple breeding in the Federal Centre for Plant Breeding Research, Institute for Fruit Breeding at Dresden-Pillnitz, Germany. *Acta Hort.*, 2000, 538: 225-227 (doi: 10.17660/ActaHortic.2000.538.38).
17. Brown S.K., Maloney K.E., Hemmat M., Aldwinckle H.S. Apple breeding at Cornell: genetic studies of fruit quality, scab resistance and plant architecture. *Acta Hort.*, 2004, 663: 693-698 (doi: 10.17660/ActaHortic.2004.663.124).
18. Nybom H. Apple production and breeding in Sweden. *Chronica Horticulturae*, 2019, 59(2): 21-25.
19. Skytte af Sättra J., Troggio M., Odilbekov F., Sehic J., Mattisson H., Hjalmarsson I., Ingvarsson P.K., Garkava-Gustavsson L. Genetic status of the Swedish Central collection of heirloom apple cultivars. *Scientia Horticulturae*, 2020, 272: 109599 (doi: 10.1016/j.scienta.2020.109599).
20. Fischer C. Apple breeding in the Federal Centre For Plant Breeding, Research Institute For Fruit Breeding at Dresden-Pillnitz, Germany. *Acta Horticulturae*, 2000, 538: 225-227 (doi: 10.17660/ActaHortic.2000.538.38).
21. Höfer M., Flachowsky H., Schröpfer S., Peil A. Evaluation of scab and mildew resistance in the Gene Bank Collection of apples in Dresden-Pillnitz. *Plants (Basel)*, 2021, 10(6): 1227 (doi: 10.3390/plants10061227).
22. Luby J.J., Howard N.P., Tillman J.R., Bedford D.S. Extended pedigrees of apple cultivars from the University of Minnesota Breeding Program elucidated using SNP array markers. *HortScience*, 2022, 57(3): 472-477 (doi: 10.21273/HORTSCI16354-21).
23. Sedov E.N., Makarkina M.A., Sedysheva G.A., Serova Z.M. 60 year bred conveyor of apple varieties, their resistance to scab and biochemical characteristics of fruits. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2015, 50(5): 637-640 (doi: 10.15389/agrobiology.2015.5.637eng).
24. *Programma i metodika seleksii plodovykh, yagodnykh i orekhoplodnykh kul'tur /Pod redaktsiyey E.N. Sedova [Program and methodology for breeding fruit, berry and nut crops. E.N. Sedov (ed.)]. Orel, 1995 (in Russ.)*.
25. *Programma i metodika sortoizucheniya plodovykh, yagodnykh i orekhoplodnykh kul'tur /Pod redaktsiyey E.N. Sedova, T.P. Ogol'tsovoy [Program and methodology for the study of variety of fruit, berry and nut crops. E.N. Sedov, Ogol'tsova T.P. (eds.)]. Orel, 1999 (in Russ.)*.
26. *Kompleksnaya programma po seleksii semechkovykh kul'tur na 2001-2020 gg. (Postanovlenie mezhdunarodnoy nauchno-metodicheskoy konferentsii «Osnovnye napravleniya i metody seleksii semechkovykh kul'tur») [Comprehensive program for the selection of pome crops for 2001-2020. (Resolution of the international scientific and methodological conference «Main directions and methods of selection of pome crops»)]. Orel, 2001 (in Russ.)*.
27. Kichina V.V. *Printsipy uluchsheniya sadovykh rasteniy [Principles for improving garden plants]. Moscow, 2011 (in Russ.)*.
28. *Sovershenstvovanie tekhnologii vyvedeniya novykh sortov plodovykh kul'tur, ikh ispytaniya i vnedreniya v proizvodstvo. Rekomendatsii [Improving the technology of breeding new varieties of fruit crops, their testing and introduction into production. Recommendations]. Moscow, 1989 (in Russ.)*.
29. Laurens F., Aranzana M.J., Arus P., Bassi D., Bink M., Bonany J., Caprera A., Corelli-Grappadelli L., Costes E., Durel C.E., Mauroux J.B., Muranty H., Nazzicari N., Pascal T., Patocchi A., Peil A., Quilot-Turion B., Rossini L., Stella A., Troggio M., Velasco R., van de Weg E. An integrated approach for increasing breeding efficiency in apple and peach in Europe. *Hortic Res.*, 2018, 5: 11 (doi: 10.1038/s41438-018-0016-3).

30. Kumar S., Hilario E., Deng C.H., Molloy C. Turbocharging introgression breeding of perennial fruit crops: a case study on apple. *Hortic Res.*, 2020, 7: 47 (doi: 10.1038/s41438-020-0270-z).
31. Nilsson-Ehle H. Some new information about tetraploid apple varieties and their use and role in breeding of fruit trees. *Sverig. Pomol. Foren Arsskr.*, 1944, 45: 229-237.
32. Einset J. Apple breeding enters a new era. *Fm. Res., NY*, 1947, 13(2): 5.
33. Dermen H. Tetraploid and diploid adventitious shoots from a giant sport of McIntosh apple. *J. Hered.*, 1951, 42: 144-149.
34. Sedysheva G.A., Sedov E.N. *Poliploidiya i selektsiya yabloni* [Polyploidy and apple tree breeding]. Orel, 1994 (in Russ.).
35. Sedov E.N., Sedysheva G.A., Serova Z.M. *Selektsiya yabloni na poliploidnom urovne* [Apple breeding at the polyploid level]. Orel, 2008 (in Russ.).
36. Zhuchenko A.A. *Ekologicheskaya genetika kul'turnykh rasteniy (adaptivnyy rekombinogenez)* [Ecological genetics of cultivated plants (adaptive recombination)]. Kishinev, 1980 (in Russ.).
37. Zhuchenko A.A. *Ekologicheskaya genetika kul'turnykh rasteniy i problemy agrosfery (teoriya i praktika). Tom 1* [Ecological genetics of cultivated plants and problems of the agrosphere (theory and practice). Volume 1]. Moscow, 2004 (in Russ.).
38. Sedysheva G.A., Gorbacheva N.G. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*, 2010, 4: 30-32 (in Russ.).
39. Prudnikov P.S., Sedov E.N., Prudnikova E.G. *Vestnik Orlovskogo GAU*, 2017, 3(66): 10-15 (in Russ.).
40. Lespinasse Y., Alston F.H., Watkins R. Cytological techniques for use in apple breeding. *Annals of Applied Biology*, 1976, 82(2): 349-353 (doi: 10.1111/j.1744-7348.1976.tb00570.x).
41. Podwyszyńska M., Marasek-Ciołakowska A. Ploidy, genome size, and cytogenetics of apple. In: *The apple genome. Compendium of Plant Genomes*. S.S. Korban (ed.). Springer, Cham, 2021: 47-71 (doi: 10.1007/978-3-030-74682-7_4).
42. Wójcik D., Marat M., Marasek-Ciołakowska A., Klamkowski K., Buler Z., Podwyszyńska M., Tomczyk P.P., Wójcik K., Treder W., Filipczak J. Apple autotetraploids — phenotypic characterisation and response to drought stress. *Agronomy*, 2022, 12(1): 161 (doi: 10.3390/agronomy12010161).
43. Hias N., Leus L., Davey M.W., Vanderzande S., Van Huylenbroeck J., Keulemans J. Effect of polyploidization on morphology in two apple (*Malus × domestica*) genotypes. *Hort. Sci. (Prague)*, 2017, 44(2): 55-63 (doi: 10.17221/7/2016-HORTSCI).
44. Luo F., Evans K., Norelli J.L., Zhang Z., Peace S. Prospects for achieving durable disease resistance with elite fruit quality in apple breeding. *Tree Genetics & Genomes*, 2020, 16: 21 (doi: 10.1007/s11295-020-1414-x).
45. Patocchi A., Wehrli A., Dubuis P.H., Auwerkerken A., Leida C., Cipriani G., Passey T., Staples M., Didelot F., Phillion V., Peil A., Laszakovits H., Rühmer T., Boeck K., Baniulis D., Strasser K., Vávra R., Guerra W., Masny S., Ruess F., Le Berre F., Nybom H., Tartarini S., Spornberger A., Pikunova A., Bus V.G.M. Ten years of VINQUEST: first insight for breeding new apple cultivars with durable apple scab resistance. *Plant Dis.*, 2020, 104(8): 2074-2081 (doi: 10.1094/PDIS-11-19-2473-SR).
46. Zhdanov V.V. *Metodika otbora ustoychivyykh k parshe sortov i seyantsev yabloni na iskusstvennykh infektsionnykh fonakh* [Methodology for the selection of scab-resistant varieties and seedlings of apple trees on artificial infectious backgrounds]. Moscow, 1985 (in Russ.).
47. Kichina V.V. *Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii*, 2005, XII: 65-81 (in Russ.).
48. Sedov E.N. Ispol'zovanie genofonda yabloni: istochniki i donory khozyaystvenno-poleznykh priznakov. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii*, 2015, 19(1): 104-110 (in Russ.).
49. Evans K. Apple breeding in the Pacific Northwest. *Acta Horticulturae*, 2013, 976: 75-78 (doi: 10.17660/ActaHortic.2013.976.6).
50. Shan F. The apple breeding program at the Department of Agriculture and Food Western Australia. *Acta Horticulturae*, 2013, 976: 57-61 (doi: 10.17660/ActaHortic.2013.976.3).
51. Fischer M., Fischer C. 75 years of tradition in classical Pillnitz fruit breeding — aims, results. *Acta Horticulturae*, 2004, 663: 699-706 (doi: 10.17660/ActaHortic.2004.663.125).
52. Savel'eva N.N. Breeding of scab immune apple cultivars, a problem of durable resistance and the possible ways of its solution (review). *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2010, 1: 13-21 (in Russ.).
53. Sushkov A.M., Sushkov A.A. *Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii*, 2012, XXXII(2): 234-239 (in Russ.).
54. Kondratenko T.E., Goneruk Yu.D. *Materialy Mezhdunarodnoy konferentsii «Adaptivnyy potentsial i kachestvo produktsii sortov i sorto-podvoynnykh kombinatsiy plodovykh kul'tur»* [Proc. Int. Conf. «Adaptive potential and product quality of varieties and variety-rootstock combinations of fruit crops»]. Orel, 2012: 127-133 (in Russ.).
55. Sukhotskiy M.I. *Pitomnik i chastnyy sad*, 2013, 3(21): 8 (in Russ.).
56. Sedov E.N., Zhdanov V.V., Serova Z.M., Makarkina M.A. Apple breeding for scab resistance as a development of N.I. Vavilov's and I.V. Michurin's ideas. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2013, 1: 42-52 (doi: 10.15389/agrobiol.2013.1.42rus) (in Russ.).

57. Patrascu B.-I., Pamfil D., Sestras R., Gaboreanu I., Kovács K., Anda-Raluca R., Bondrea I. Molecular analysis of scab resistance in apple cultivars and hybrids from Transylvania. *Bulletin UASVM Animal Science and Biotechnologies*, 2006, 62: 248–251.
58. Sedov E.N., Korneeva S.A., Serova Z.M. *Kolonnovidnaya yablonya v intensivnom sadu* [Columnar apple tree in intensive garden]. Orel, 2013 (in Russ.).
59. Vávra R., Vejl P., Blažek, J. Growth characteristics of columnar apple tree genotypes. *Acta Hort.*, 2021, 1307: 83–90 (doi: 10.17660/ActaHortic.2021.1307.13).
60. Zhou Z., Zhang L., Shu J., Wang M., Li H, Shu H, Wang X, Sun Q, Zhang S. Root breeding in the post-genomics era: from concept to practice in apple. *Plants (Basel)*, 2022, 11(11): 1408 (doi: 10.3390/plants11111408).
61. Roberto S.R., Novello V., Fazio G. Editorial: new rootstocks for fruit crops: breeding programs, current use, future potential, challenges and alternative strategies. *Front Plant Sci.*, 2022, 13: 878863 (doi: 10.3389/fpls.2022.878863).
62. Grusheva T.P., Samus' V.A. V sbornike: *Plodovodstvo* [In: Fruit plants growing]. Minsk, 2014: 35–47 (in Russ.).
63. Baldi P., Wolters P.J., Komjanc M., Viola R., Velasco R., Salvi S. Genetic and physical characterisation of the locus controlling columnar habit in apple (*Malus × domestica* Borkh.). *Mol. Breeding*, 2013, 31: 429–440 (doi: 10.1007/s11032-012-9800-1).
64. Kichina V.V. *Kolonnovidnye yabloni: vse o yablonyakh kolonnovidnogo tipa* [Columnar apple trees: all about columnar apple trees]. Moscow, 2002 (in Russ.).
65. Kachalkin M.V. *Yablonya 21 veka. Kolonny, kotorye plodonosyat* [Apple tree of the 21st century. Columns that bear fruit]. Moscow, 2013 (in Russ.).
66. Shidakova A.S., Pshenokov A.Kh. *Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii*, 2017, KhLIKh: 371–374 (in Russ.).
67. Sedov E.N., Makarkina M.A., Serova Z.M., Yanchuk T.V. *Vestnik rossiyskoy sel'skokhozyaystvennoy nauki*, 2019, 3: 42–47 (doi: 10.30850/vrsn/2019/3/42–47) (in Russ.).
68. Zaremuk R.Sh., Dolya Yu.A., Kopnina T.A. Productivity potential of drup fruit varieties — biomorphological features of formation and realization under the climatic conditions of south Russia. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2020, 55(3): 573–587 (doi: 10.15389/agrobiology.2020.3.573eng).