



УДК:631.527:633:574

ОБЕСПЕЧЕНИЕ СТАБИЛЬНОСТИ УСТОЙЧИВОСТИ ГЕНОТИПОВ ЯБЛОНИ К ГРИБУ *VENTURIA INAEQUALIS* (COOKE) WINT

Н.Н. Савельева*, А.Н. Юшков, А.С. Земисов, Н.В. Борзых, В.В. Чивилев, А.С. Лыжин
ФБГНУ «Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина», Тамбовская обл. Россия

*Эл. почта: saveleva_natalya_nic@mail.ru

Статья поступила в редакцию 24.0.2022; принята к печати 02.12.2022

Рассмотрены вопросы создания сортов яблони с устойчивостью к парше. Это наиболее распространенное заболевание в средней полосе России вызывается грибом *Venturia inaequalis* (Cooke) Wint. До настоящего времени моногенной устойчивостью обладали сорта с геном Rvi6. Наблюдения в вегетацию 2022 года подтверждают, что иммунитет к парше не является долговечным, так как было отмечено преодоление устойчивости в насаждениях яблони Федерального научного центра им. И.В. Мичурина. В сложившейся эколого-биологической обстановке селекционеры столкнулись с острой необходимостью обеспечить устойчивость генотипов яблони к парше. Перспективным направлением является создание в новых генотипах «пирамиды» генов, обеспечивающих такую устойчивость.

Ключевые слова: яблоня, сорт, иммунитет, парша, преодоление устойчивости.

ENSURING THE STABILITY OF THE RESISTANCE OF APPLE TREE GENOTYPES TO THE FUNGUS *VENTURIA INAEQUALIS* (COOKE) WINT

N.N. Saveleva*, A.N. Yushkov, A.S. Zemisov, N.V. Borzykh, V.V. Chivilev, A.S. Lyzhin
I.V. Michurin Federal Research Center, Tambov Region, Russia

*E-mail: saveleva_natalya_nic@mail.ru

Issues of creating apple varieties with scab resistance are addressed. Scabs, which is the most common apple disease in central Russia, is caused by the fungus *Venturia inaequalis* (Cooke) Wint. Until now, varieties with the Rvi6 gene featured monogenic resistance. Observations in in apple plantations of I.V. Michurin Federal Research Center during vegetation season in 2022 confirm that immunity to scab is not long-lasting. In the current ecological situation, breeders are faced with an urgent need to ensure the stability of the resistance of apple genotypes to scab. A promising approach is creating of a “pyramid” of genes in the new genotypes that can ensure the stability of resistance of apple trees to scab.

Keywords: apple tree, variety, immunity, scab, overcoming resistance.

Введение

В Государственном реестре селекционных достижений, допущенных к использованию в РФ, зарегистрировано к настоящему времени более 480 сортов яблони, в том числе более 60 за последние пять лет. Отечественными селекционерами создано более 100 сортов с моногенной устойчивостью к парше, что составляет более 20 % от общего количества. Примерно у 86% генотипов устойчивость контролируется геном Rvi6. Однако это направление не получило достаточного распространения в мире, где доля иммунных сортов составляет не более 3% от всего сортимента.

Создание устойчивых к парше генотипов является наиболее перспективным направлением. Их выращивание в средней полосе может резко сократить или полностью исключить применение фунгицидов. Это позволит получать плоды высокого товарного качества при общем оздоровлении экологической обстановки [1, 2, 3, 4].

Любая устойчивость растений к возбудителям болезней контролируется генами. Исследователи различают вертикальную и горизонтальную устойчивость. По определению Я. Ван дер Планка [5] вертикальной или перпендикулярной называется устойчивость генотипа к определенным расам патогена. Если она равномерно распространяется на все расы патогена, то относится к горизонтальной или латеральной. Углубленное изучение генома растений выявило отсутствие существенных различий между вертикальной и горизонтальной устойчивостью и показало, что это деление весьма условно [6].

Моногенную устойчивость яблони к парше впервые обнаружил L.F. Hough [7] в Университете штата Иллинойс при изучении гибридных сеянцев, которые получил C.S. Crandall [8] скрещиванием сорта Rome Buty (Римская красавица) с клоном *Malus loribunda* 821. Количество устойчивых и восприимчивых к парше сеянцев расщеплялось в пропорции 1:1. Из этой семьи были выделены крупноплодные отборы (F₂26829-2-2 и F₂26830-2). Изучение потомства методом искусственного заражения показало, что устойчивость у них контролируется моногенно и определяется доминантным геном Rvi6, который находится в гетерозиготном состоянии [9, 10].

Эти устойчивые к парше отборы и полученные на их основе доноры стали базовым исходным материалом по созданию иммунных к парше сортов яблони: Prima, Priscilla, Sir Prize, Jonafree, Redfree, Williams' Pride, McShay, Pristine, Gold Rush, Enterprise, Scarlett O'Hara, Liberty, Freedom. Сорта Liberty, Prima, Redfree внесены в Госреестр селекционных достижений, допущенных к использованию по Северо-Кавказскому региону РФ.

К настоящему времени известно 17 генов, контролирующих устойчивость яблони к парше. Традиционные символы генов (V_j) заменены на новые R (resistance) с дополнением аббревиатуры названия патогена, вызывающего заболевание. При этом все идентифицированные главные гены устойчивости яблони к парше обозначаются символом Rvi [11...13] (Табл. 1).

Идентифицированные гены устойчивости яблони к парше располагаются в 8 из 17 хромосом, причем 6 генов картированы на хромосоме 2 [14]. Доминантный ген $Rvi6$, который наиболее распространен в иммунных к парше сортах, расположен на хромосоме 1, этот ген имеет сложную генетическую основу, причем в некоторых случаях ему присущи черты горизонтальной устойчивости, и не случайно доминантная гомозиготность по гену $Rvi6$ может усиливать устойчивость к парше [15, 16].

Материал и методы исследования.

Исследования проведены с 2019 по 2022 год на базе насаждений яблони ФНЦ им. И.В. Мичурина. При проведении работы было использовано методическое руководство [17]. Объектами наблюдения были сорта яблони с моногенной и полигенной устойчивостью к парше на площади 14 га. Схема посадки 5×3 м и 6×3 м, подвой 54-118. Все они включены в Госреестр селекционных достижений, допущенных к использованию в РФ.

Результаты и обсуждение

Сведения о преодолении гена устойчивости к парше $Rvi6$ стали появляться в научной литературе уже в конце XX века. Тогда была идентифицирована шестая раса парши, которая способна преодолеть устойчивость генотипов яблони с отмеченным геном. Предположительно существует седьмая раса парши, и у клона *M. floribunda* 821 независимо от гена $Rvi6$ существует второй доминантный ген $Rvi7$, который индуцирует гиперчувствительную реакцию [18,19].

Как уже было отмечено ранее [20], понятие о том, что устойчивость к парше на основе гена $Rvi6$ будет стабильной, нуждается в переоценке. Это подтвердили наши наблюдения в течение вегетационного периода текущего года (табл. 2). Нами была отмечена эпифитотия парши, которая привела к поражению листового аппарата и плодов сортов яблони, носителей гена устойчивости $Rvi6$. В исследованиях ученых Республики Беларусь уже в 2005 году отмечалось поражение в эпифитотийные годы сортов с геном $Rvi6$: Болотовское, Витос, Freedom, Юбиляр, Имрус, Vanda [21, 22].

Табл. 1.

Табл. 2.

Символы и источники генов устойчивости яблони к парше

Новый символ	Старый символ	Источник гена
$Rvi1$	Vg	Golden Delicious
$Rvi2$	$Vh2$	Russian apple R 12740-7A
$Rvi3$	$Vh3.1$	-
$Rvi4$	$Vh4$	Russian apple R 12740-7A
$Rvi5$	Vm	<i>M. micromalus</i> 245-38
$Rvi6$	Vf	<i>M. floribunda</i> 821
$Rvi7$	Vfh	<i>M. floribunda</i> 821
$Rvi8$	$Vh8$	<i>M. sieversii</i> W 193B
$Rvi9$	Vdg	-
$Rvi10$	Va	Antonovka P1172612
$Rvi11$	Vbj	<i>M. baccata</i> jackii
$Rvi12$	Vb	<i>Hansen'ss baccata</i> №2
$Rvi13$	Vd	<i>Durello di Forli</i>
$Rvi14$	-	<i>Dülmener Rosenapfel</i>
$Rvi15$	$Vr2$	GMAL 2473
$Rvi17$	Val	Antonovka APF22

Степень поражения паршой сортов яблони (балл).

Сорт	Степень поражения 2019-2021гг. (в среднем)		Степень поражения 2022 г	
	листовой аппарат	плоды	листовой аппарат	плоды
Сорта с устойчивостью к парше (ген $Rvi6$)				
Успенское	0	0	0	0
Вымпел	0	0	0	0
Фрегат	0	0	0	0
Флагман	0	0	0	0
Мунстер	0	0	0	0
Благовест	0	0	0,7	1,1
Былина	0	0	0,8	0,9
Рождественское	0	0	2,0	1,5
Болотовское	0	0	2,1	1,7
Академик Казаков	0	0	2,9	1,5
Сорта с полигенной устойчивостью к парше				
Памяти Нестерова	1,0	0,5	2,7	2,9
Богатырь	2,9	2,3	3,7	4,5
Мартовское	3,8	3,3	4,2	4,6
Лобо	4,3	4,5	4,5	4,6
Спартан	4,4	4,6	4,7	4,9
Жигулевское	4,4	4,8	5,0	5,0

Как видно из табл. 2 в поражении сортов яблони патогеном есть существенные различия. Сохранили свою устойчивость к парше сорта Успенское, Вымпел, Фрегат, Флагман, Мунстер. Обладают они высокой полигенной устойчивостью, или же в генотипе этих сортов присутствует ген, позволяющий удерживать стабильность устойчивости к шестой расе парши, помогут выяснить исследования ДНК. У сортов Благовест и Былина отмечено поражение листового аппарата на 0,7 и 0,8 балла, плодов на 1,1 и 0,9 балла соответственно. В большей степени пострадали генотипы Рождественское, Болотовское, Академик Казаков, у которых наблюдался наибольший балл поражения листьев и плодов (1,5-2,9 балла).

Из изученных сортов с полигенной устойчивостью к *V. inaequalis* высокой сопротивляемостью к патогену характеризуется сорт Памяти Нестерова. У сортов Богатырь, Мартовское, Лобо, Спартан и Жигулевское показатель поражения листьев и плодов составил от 3,7 до 5,0 балла.

Выводы

В мире селекционная работа по созданию иммунных к парше сортов яблони берет свое начало с середины 50-х, в России и странах СНГ с начала 70-х годов XX века. Таким образом, моногенная устойчивость к шестой расе парши сохраняла стабильность около 70 лет. Скорость преодоления устойчивости гена-хозяина патогеном в решающей степени определяется их распространением. Этому способствует бесконтрольный ввоз растительного материала. Широкое возделывание генетически однородных сортов, необдуманное применение пестицидов приводят к усилению темпов движущего отбора, появлению более вредоносных рас и биотипов, к увеличению шансов у вредных видов одержать победу в «эволюционном

танце» в системе «хозяин-паразит», так как их рекомбинационная и мутационная изменчивость в большей степени зависит от условий внешней среды [23, 24]. Поэтому важнейшей проблемой остается обеспечение долговременной стабильной устойчивости к патогенам.

В этой связи в современной эколого-биологической обстановке ослабления иммунитета к парше у яблони, необходимо сосредоточить усилия селекционеров на создании коммерческих сортов со стабильной долговременной устойчивостью к *V. inaequalis*, объединяющих в одном генотипе несколько олигогенов – «пирамиды генов», желательного в гомозиготном доминантном состоянии.

Литература

1. Савельева НН. Биологические и генетические особенности яблони и селекция иммунных к парше и колонновидных сортов. Мичуринск; 2016.
2. Савельева НН, Лыжин АС. Маркер-контролируемый скрининг генотипов яблони с иммунитетом к парше. Аграрная наука. 2019;(3);135-7.
3. Savelyev NI, Lyzhin AS, Savelyeva NN. Genetic diversity of genus *Malus* Mill. for scab resistance genes. Russ Agric Sci.;42(5):310-3.
4. Савельева НН, Лыжин АС, Акимов МЮ, Юшков АН Наследование моногенной устойчивости к парше у яблони. URL: <https://events.spbu.ru/events/genetic-selection-2019>
5. Ван дер Планк ЯЕ. Генетические и молекулярные основы патогенеза у растений. М.: Мир; 1981.
6. Павлюшин ВА, Левитин ММ. Предисловие. В кн.: Типы устойчивости растений к болезням: материалы научного семинара. СПб.: ВНИИЗР; 2003. С. 3-4.
7. Hough LF. A survey of the scab resistance of the foliage on seedlings in selected apple progeny. Proc Amer Soc Hortic Sci. 1944; 44: 260-72.
8. Crandall CS. Apple breeding at the University of Illinois. Univ Ill Arg Exp Sta. 1926;(275):341-600.
9. Hough LF, Shay JR, Dayton DF. Apple scab resistance from *Malus floribunda* Sieb. Proc Amer Soc Hortic Sci. 1953;62:341-7.
10. Williams EB, Dayton DF, Shay JR. Allelic genes in *Malus* for resistance to *Venturia inaequalis*. Proc Amer Soc Hortic Sci. 1966;88(1):52-6.
11. Bus VGM, Rikkerink EHA, Aldwinckle HS, et al. A proposal for the nomenclature of *Venturia inaequalis* races. Acta Hort. 2009; 814:739-46.
12. Benaouf G, Parisi L. Genetics of host-pathogen relationships between *Venturia inaequalis* race 6 and 7 and *Malus* specie. Phytopathology. 2000;90:236-2.
13. Hough LF, Williams EB, Dayton DF. Progress and problems in breeding apples for scab resistance. In: Proc Angers Fruit Breed Symp. Versailles; 1970.
14. Bus VGM, Rikkerink EHA, Caffier V et al. Revision of the nomenclature of the differential host-pathogen interactions of *Venturia inaequalis* and *Malus*. Ann Rev Phytopathol. – 2011;49:191-93.
15. Maliepaard C, Alston FH, Van Arkel G et al. Aligning male and female linkage maps of apple (*Malus pumilla* Mill.) using multiallelic markers. Theor Appl Genet. 1998;97: 60-73.
16. Tartarini S, Sansavini S, Vinatzer B et al. Efficiency of marker assisted selection (MAS) for the Vf scab resistance gene. Acta Hort. 2000;538:549-52.
17. Седов ЕН, Огольцова ТП, ред. Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур. Орел: ВНИИСПК; 1999.
18. Parisi L, Lespinasse V, Guillaumes J, Kruger J. A new race of *Venturia inaequalis* virulent to apples with resistance due to the Vf gene. In: Progress in Temperate Fruit Breeding. Kluwer Acad Publ; 1994. P.79.
19. Lespinasse V. Apple scab, resistance and durability. New races and strategies for the future. In: Progress in Temperate Fruit Breeding. Kluwer Acad Publ; 1994. P.105-6.
20. Roberts AL, Crute IR, Alston FH. Apple scab resistance of *Malus floribunda* 821 (Vf) is rendered ineffective by isolates of *Venturia inaequalis* from *Malus floribunda*. Norm J Agr Sci. 1994;7:313-8.
21. Козловская ЗА, Ярмолич СА, Марудо ГМ. Сравнительная оценка потенциала устойчивости к парше сортов и гибридов яблони в эпифитотийный год. Плодоводство. 2005;17(1):30-5.
22. Козловская ЗА. Научные основы селекции яблони для интенсивных садов Беларуси. Дис...докт. с-х. наук: Самохваловичи; 2006.
23. Brown SK, Maloney KE Genetic improvement of apple: breeding, markers, mapping and biotechnology. In: Apples: Botany, Production and Uses. 2003. P. 31-59.
24. Савельева НН. Хозяйственно-биологическая и экономическая оценка иммунных к парше сортов яблони в условиях Центрально-Черноземного региона России. Дис... канд. с-х. наук. М.; 2008.

References

1. Savelyeva NN. Biologicheskiye i Geneticheskiye Osobennosti Yablони i Seleksiya Immunnykh k Parshe i Kolonnovidnykh Sortov. Michurinsk; 2016.
2. Savelyeva NN, Lyzhin AS. [Marker-controlled screening of apple genotypes affording immunity to scab]. Agrarnaya Nauka. 2019;(3);135-7.
3. Savelyev NI, Lyzhin AS, Savelyeva NN. Genetic diversity of genus *Malus* Mill. for scab resistance genes. Russ Agric Sci.;42(5):310-3.
4. Savelyeva NN, Lyzhin AS, Akimov MYu, Yushko AN. [Hereditability of monogenic scab resistance in apples.] URL: <https://events.spbu.ru/events/genetic-selection-2019>
5. Van der Plank YaYe. Geneticheskiye i Molekuljarnye Osnovy Patogeneza u Rasteniy. Moscow: Mir; 1981.
6. Pavlyushin VA, Levitin MM. [Foreword]. In: Tipy Ustoychivosti Rasteniy k Bolezniam: Materialy Nauchnogo Seminara. St Petersburg: VNIIZR; 2003. P. 3-4.
7. Hough LF. A survey of the scab resistance of the foliage on seedlings in selected apple progeny. Proc Amer Soc Hortic Sci. 1944; 44: 260-72.
8. Crandall CS. Apple breeding at the University of Illinois. Univ Ill Arg Exp Sta. 1926;(275):341-600.
9. Hough LF, Shay JR, Dayton DF. Apple scab resistance from *Malus floribunda* Sieb. Proc Amer Soc Hortic Sci. 1953;62:341-7.
10. Williams EB, Dayton DF, Shay JR. Allelic genes in *Malus* for resistance to *Venturia inaequalis*. Proc Amer Soc Hortic Sci. 1966;88(1):52-6.
11. Bus VGM, Rikkerink EHA, Aldwinckle HS, et al. A proposal for the nomenclature of *Venturia inaequalis* races. Acta Hort. 2009; 814:739-46.
12. Benaouf G, Parisi L. Genetics of host-pathogen relationships between *Venturia inaequalis* race 6 and 7 and *Malus* specie. Phytopathology. 2000;90:236-2.
13. Hough LF, Williams EB, Dayton DF. Progress and problems in breeding apples for scab resistance. In: Proc Angers Fruit Breed Symp. Versailles; 1970.
14. Bus VGM, Rikkerink EHA, Caffier V et al. Revision of the nomenclature of the differential host-pathogen interactions of *Venturia inaequalis* and *Malus*. Ann Rev Phytopathol. – 2011;49:191-93.
15. Maliepaard C. Aligning male and female linkage maps of apple (*Malus pumilla* Mill.) using multiallelic markers / Maliepaard C, Alston FH, Van Arkel G et al. // Theor Appl Genet. – 1998. – V. 97. – P. 60-73.
16. Tartarini S, Sansavini S, Vinatzer B et al. Efficiency of marker assisted selection (MAS) for the Vf scab resistance gene. Acta Hort. 2000;538:549-52.
17. Sedova YeN, Ogoltsova TP, eds. Programma i Metodika Sortoizucheniya Plodovykh, Yagodnykh i Orekhoplodnykh Kultur. Orel: VNIISPК; 1999. – 608 s.
18. Parisi L, Lespinasse V, Guillaumes J, Kruger J. A new race of *Venturia inaequalis* virulent to apples with resistance due to the Vf gene. In: Progress in Temperate Fruit Breeding. Kluwer Acad Publ; 1994. P.79.
19. Lespinasse V. Apple scab, resistance and durability. New races and strategies for the future. In: Progress in Temperate Fruit Breeding. Kluwer Acad Publ; 1994. P.105-6.
20. Roberts AL, Crute IR, Alston FH. Apple scab resistance of *Malus floribunda* 821 (Vf) is rendered ineffective by isolates of *Venturia inaequalis* from *Malus floribunda*. Norm J Agr Sci. 1994;7:313-8.
21. Kozlovskaya ZA, Yarmolich SA, Marudo GM. [Comparative estimate of the potential of scab resistance in apple varieties and hybrids in an epiphytotic year]. Plodovodstvo. 2005;17(1):30-5.
22. Kozlovskaya ZA. Nauchnye Osnovy Seleksi Yablони Dlia Intensivnykh Sadov Belarusi. PhD Dissertation. Samohvalovichi; 2006..
23. Brown SK, Maloney KE Genetic improvement of apple: breeding, markers, mapping and biotechnology. In: Apples: Botany, Production and Uses. 2003. P. 31-59.
24. Savelyeva NN. Hoziaystvenno-Biologicheskaya i Tkonomicheskaya Otsenka Immunnykh k Parshe Sortov Yablони v Usloviyakh Tsentralno-Chernozemnogo Regiona Rossi. PhD Dissertation. Moscow; 2008.