

ЛОКАЛИЗАЦИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ, ОБУСЛОВЛИВАЮЩИХ ХОЗЯЙСТВЕННО ПОЛЕЗНЫЕ ПРИЗНАКИ ГРУШИ (*Pyrus*), И МЕТОДИКИ МАРКЕР-ВСПОМОГАТЕЛЬНОЙ СЕЛЕКЦИИ

© А. А. Павленко^{1, *}, А. В. Пикунова¹

¹Всероссийский научно-исследовательский институт селекции плодовых культур,
Орловская область, дер. Жулина, 302530 Россия

*e-mail: pavlenko@orel.vniispk.ru

Поступила в редакцию 25.09.2023 г.

После доработки 07.12.2023 г.

Принята к публикации 14.12.2023 г.

ДНК-маркеры являются альтернативным классическому отбору гибридов ускоренным методом выявления генов и локусов значимых для селекции признаков на ранних этапах онтогенеза, а следовательно, методом интенсификации селекционного процесса. В настоящей статье приведены исследования, посвященные локализации хозяйственно полезных признаков в геноме груши, разработке и использованию методик маркер-вспомогательной селекции (МВС). На данный момент в геноме груши локализован ряд генетических факторов: устойчивость к болезням и вредителям, а именно устойчивость к парше европейской (*V. pirina* Aderh) и азиатской (*V. nashicola*), к черной пятнистости (*Alternaria alternata* (Fr.) Keissler) и бурой пятнистости (*Stemphylium vesicarium*), бактериальному ожогу (*Erwinia amylovora*), грушевой медянице (*Cacopsylla pyri*), грушевому пилильщику (*Caliroa cerasi*), грушевому пузырчатому клещу (*Eriophyes pyri*), локус самонесовместимости, ген карликовости. Также определены основные (major) гены и локусы количественных признаков (QTLs) качественных характеристик плодов, а именно: цвет кожицы и оржавленность плода, размер и масса плодов, вкусовые качества, уровень производства этилена, сроки сбора плодов. Следует отметить, что отечественные работы ограничены валидацией и использованием разработанных за рубежом методик МВС. По опыту японских ученых, использование МВС на несколько ключевых признаков позволило значительно повысить эффективность селекционного процесса. Несмотря на ограниченный на данный момент перечень методик МВС для груши, высокий темп изучения геномов гарантирует достаточно быструю разработку новых методик в будущем. В сочетании с новыми технологиями селекции (New Breeding Technics) применение МВС для груши является перспективным направлением селекции.

Ключевые слова: методики МВС, QTL, болезни растений, самонесовместимость, карликовость, качество плодов.

DOI: 10.31857/S0016675824050014 **EDN:** CJSNUW

Груша (род *Pyrus*, семейство Rosaceae) является важной плодовой культурой. Плоды груши обладают высокими потребительскими качествами, имеют превосходный вкус и аромат, могут быть использованы для употребления в свежем виде и для переработки [1].

Груша имеет большой потенциал в промышленном производстве. На основании данных ФАО (Продовольственная и сельскохозяйственная Организация Объединенных Наций) можно проследить динамику роста производства груши в мире. За период с 1990 г. по 2021 г. (рис. 1) видны изменения в мировом производстве груши от 9.5 млн тонн (суммарное количество производства груши

в 1990 г.) до более чем 22 млн тонн в 2021 г. Также можно отметить, что страны Азии лидируют на протяжении рассматриваемого периода, начиная с производства 4 млн тонн груши (1990 г.) до более чем 20 млн тонн (2021 г.) в год.

За период с 1992 г. по 2021 г. производство груши в Российской Федерации не превышало 96 тыс. тонн (2004 и 2007 гг.). В 2021 г. произведено 79 тыс. тонн груши.

Восточная Азия, районы современного Китая и Японии считаются центром первоначального происхождения груши, как и многих других плодовых листопадных растений [2]. Род *Pyrus* включает по меньшей мере 26 видов, но в основном в

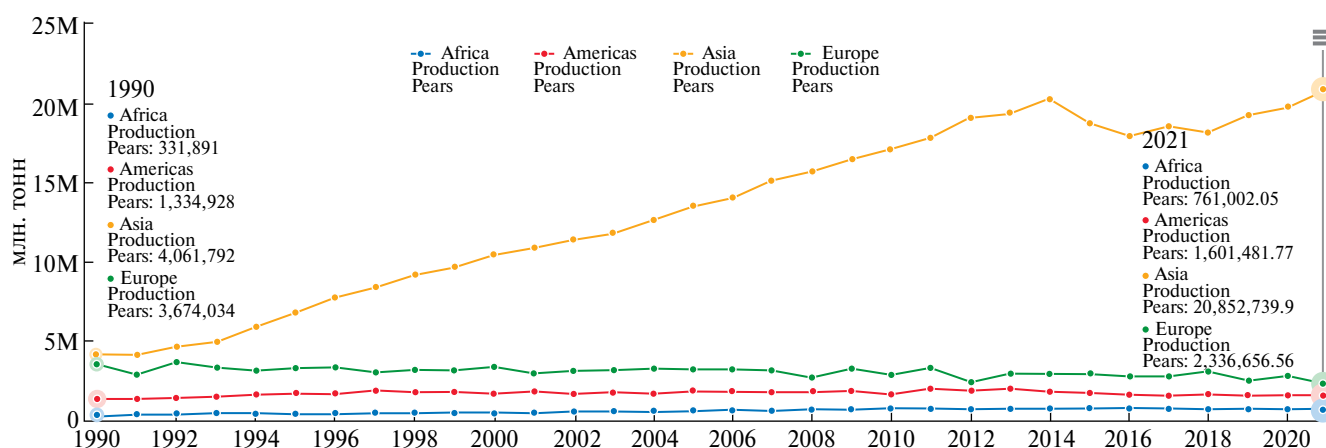


Рис. 1. Динамика увеличения мирового производства груши по отдельным континентам (по данным ФАО 2023 г.).

коммерческих целях выращивают четыре вида: груша обыкновенная (*P. communis* L.), груша грушелистная (*P. pyrifolia* Nakai), китайская груша (*P. bretschneideri* Rehd), груша уссурийская (*P. ussuriensis* Maxim.) [1].

В разных странах предпочитают выращивать различные виды груш. Например, груша обыкновенная (*P. communis* L.) является основным коммерческим видом в Европе, Северной и Южной Америке, Африке, Новой Зеландии и Австралии. Груша грушелистная (*P. pyrifolia* Nakai) считается основным видом в Японии, Южном и Центральном Китае, Тайване и Корее. Китайская груша (*P. bretschneideri* Rehd) – основной вид в Северном и Центральном Китае. Груша уссурийская (*P. ussuriensis* Maxim.) произрастает в диком виде в Северо-Восточном Китае и северной части провинций Хэйбэй и Шаньси. Она также произрастает в диком виде на Дальнем Востоке России и в Северной Корее [3]. В России особую роль играют сорта от скрещивания груши обыкновенной (*P. communis* L.) с грушей уссурийской (*P. ussuriensis*) [4]. Учитывая, что страны Азии лидируют в мировом производстве, можно заключить, что в мировом производстве лидируют сорта потомков груши китайской (*P. bretschneideri* Rehd) и груши грушеливой (*P. pyrifolia* Nakai).

Главная область возделывания груши в России – это Северо-Кавказский регион (Краснодарский и Ставропольский края, Ростовская область, республика Адыгея, Дагестан, Ингушетия, Кабардино-Балкария, Северная Осетия, Чечня) [5].

В Орловской области во Всероссийском НИИ селекции плодовых культур селекционная работа с грушей была начата в 1949 г. Паршиным А.В. С 1956 г. по 1990 г. работа проводилась под руководством Седова Е.Н., а с 1991 г. под руководством Долматова Е.А. В настоящее время работа продолжается под руководством Корнеевой С.А. В результате селекционной работы были созданы новые

сорта груши, которые в настоящее время внесены в Государственный реестр селекционных достижений (Памятная, Память Паршина, Муратовская, Орловская красавица, Орловская летняя, Тютчевская, Есенинская, Лири) [6]. Для груши в качестве подвоя широко используют айву обыкновенную, которая значительно сдерживает рост этой сильнорослой культуры [7].

В Государственном реестре селекционных достижений [8] наблюдается увеличение сортового разнообразия груши. Так, в 2022 г. было допущено к использованию 168 сортов груши обыкновенной (*P. communis* L.) и два сорта груши уссурийской (*P. ussuriensis* Maxim.). В 2023 г. (по состоянию на 23.05.2023 г.) количество груши обыкновенной увеличилось до 177 сортов, а груши уссурийской осталось так же два сорта.

Цель настоящей работы – рассмотреть современный этап исследований по локализации в геноме груши генов и локусов, контролирующих проявление хозяйственно полезных признаков, обобщить опубликованные методы маркер-вспомогательной селекции груши и опыт их применения учеными из разных стран.

МАРКЕР-ВСПОМОГАТЕЛЬНАЯ СЕЛЕКЦИЯ

Возрастающую потребность в производстве плодовых культур можно удовлетворить за счет повышения урожайности, интенсивности земледелия и применения новых технологий [9]. Внедрение в селекционные программы современных биотехнологических подходов, в том числе основанных на использовании молекулярных маркеров, может способствовать ускорению селекционного процесса и более эффективной адаптации сорта к требованиям, обусловленным климатическими изменениями и потребностями рынка.

Одним из таких биотехнологических подходов является маркер-вспомогательная селекция

(МВС), которая используется в селекционных программах в качестве методического приема для интенсификации селекционных процессов.

Основной принцип маркер-вспомогательной селекции заключается в использовании ассоциаций маркер—признак в практических целях для создания новых сортов и селекционных линий на этапе подбора родительских пар для скрещивания и отбора гибридов. Таким образом, МВС базируется на знаниях о генетике признаков, локализации в геноме генов и локусов, контролирующих проявление конкретных признаков, идентификации тесного сцепления между маркером (маркерами) и геном (генами), контролирующим(и) признак. После того как ассоциации маркер—признак установлены, создание новых генотипов может идти с привлечением традиционных методов селекции (скрещивание, самоопыление, отбор и др.) и использованием маркерного отбора начиная с ранних этапов онтогенеза растения [10, 11]. В настоящее время большое число генов и локусов, контролирующих устойчивость и восприимчивость различных культур к биотическим и абиотическим стрессам, признаки урожайности и их качества, были идентифицированы и картированы с помощью ДНК-маркеров [9]. Однако различные культуры изучены в разной степени и число методик маркер-вспомогательной селекции сильно варьирует.

В основном геном груши является диплоидным и насчитывает 17 пар хромосом, при этом известны триплоидные и тетраплоидные формы [12]. Геном

груши *P. communis* приблизительно насчитывает 577 млн пн (для гаплоидного генома), а для *P. × bretschneideri* — 527 млн пн (для гаплоидного генома). Информация о геномах груши собрана в базе данных геномов семейства Rosaceae [13].

Важно отметить, что между геномами яблони и груши присутствует достаточно большое сходство (синтения). Также интересным фактом является дубликация (наличие хромосом или частей хромосом значительно похожих друг на друга), обнаруженная в геноме груши, как и в геноме яблони [14]. На данный момент секвенированы несколько геномов груши различных видов, а именно *P. communis* d'Anjou draft Genome v1.0, *P. pyrifolia* Cuiguan Genome v1.0, *P. pyrifolia* Genome v1.0, *P. ussuriensis* × *communis* Genome v1.0, *P. betulifolia* Genome v1.0, *P. communis* Bartlett DH Genome v2.0, *P. bretschneideri* DangshanSuli Genome Assembly v1.1, *P. communis* Genome v1.0 [13]. Данные о геноме становятся основой для разработки методик МВС. Хочется отметить, что изучение молекулярно-биологических основ генетики груши в настоящее время активно продолжается за рубежом, и для ряда признаков работы по локализации в геноме и разработке методик МВС находятся в процессе. При этом ряд методик уже применяется, преимущественно в зарубежной селекции. Опубликованная информация о локализации генов и локусов, ассоциированных с хозяйственно полезными признаками груши, обобщена нами в табл. 1.

Таблица 1. Локализация генов и локусов, ассоциированных с хозяйственно полезными признаками груши

Заболевание, вредитель, признак	Ген/локус, аллель	Молекулярный маркер, сцепленный с геном/локусом, аллелями	ГС* (% фенотипической вариации)	Растительный материал (вид)	Источник литературы
Парша (европейская (<i>V. pirina</i> Aderh), азиатская (<i>V. nashicola</i>))	<i>Rvp1</i>	CH02b10	2	Navara (<i>P. communis</i>)	Bouvier et al., 2012 [15]
	<i>Rvn2</i> (<i>Vn</i>), возможно тот же, что и <i>Rvp1</i>	PSC217-XhoI, PSC234-HaeIII	2	Bartlett (<i>Pyrus communis</i> L.)	Cho et al., 2009 [16]
	<i>Vnk</i> (<i>Rvn1</i>)	PS12A02, NH013a, CH-Vf2, AG04, Hi02c07	1	Kinchaku (<i>P. pyrifolia</i> Nakai)	Terakami et al., 2006 [17]

Таблица 1 (продолжение)

	<i>Rvn3</i>	HB09	6	Greensis (<i>P. pyrifolia</i> × <i>P. communis</i>) × <i>P. pyrifolia</i>)	Oh et al., 2021 [18]
	<i>Rvn4</i>	Pbr.chr07.20	7	Hong Li (<i>P. pyrifolia</i>)	Terakami et al. 2023 [19]
	QTLs	E32-M50-3, E34-M48-9, E39-M53-5	3 7	Abbé Fétel (<i>P. communis</i>)	Pierantoni et al., 2007 [20]
	QTLs	SNP: ss527787809	7	PEAR1	Won et al., 2014 [21]
		SNP: ss527789299	10	PEAR1	
		SNP: ss5277891	17	PEAR1	
		SNP: ss527789556	2	PEAR2	
		SNP: ss527788406	5	PEAR2	
		SNP: ss475875799	7	PEAR2	
Черная пятнистость (<i>Alternaria alternata</i>)	<i>A</i>	CMNB41	Неизвестно	Osa Nijisseiki × Oharabeni	Banno et al., 1999 [22]
	<i>Ani</i>	H04h02, CH03d02	11	Osa Nijisseiki (<i>P. pyrifolia</i> Nakai)	Terakami et al., 2007 [23]
	<i>Ana</i>	H04h02, CH03d02		Nansui (<i>P. pyrifolia</i> Nakai)	
	<i>Aki</i>	Mdo.chr11.28, Mdo.chr11.34		Kinchaku (<i>P. pyrifolia</i> Nakai)	Terakami et al., 2016 [24]
		Mdo.chr11.27, Mdo.chr11.34		(<i>P. pyrifolia</i> Nakai) (<i>P. bretschneideri</i> Rehd. и <i>P. ussuriensis</i> Maxim.)	Terakami et al., 2021 [25]
Буряя пятнистость	<i>Sv</i>	NZ02B0, AFLP E39M52-3	15	Abbé Fétel (<i>P. communis</i>)	Cappai et al., 2018 [26]
Бактериальный ожог	QTL	HS02	2 (28.1% до 32.3% фенотипиче- ской вариации)	Harrow Sweet' (<i>P. communis</i> L.)	Le Roux et al., 2012 [27]
	QTL	HS04	4	Harrow Sweet' (<i>P. communis</i> L.)	
	QTL	SSR: RLG1	11	<i>P. ussuriensis</i>	Bokszczanin et al., 2009 [28]
	QTL	CH02c02b	4	Doyenne du Comice (<i>P. communis</i>)	
		SNP:ss475876829	7	PEAR3 (PremP003, <i>P. bretschneideri</i> × <i>P. communis</i>) × Moonglow (<i>P. communis</i>))	Montanari et al., 2016 [29]
		SNP:ss475879846	9		
		SNP:ss475879592	10		
		SNP:ss475880537	12		
		SNP:ss475876971	15		
		SNP:ss527789563	2	Moonglow (<i>P. communis</i>)	
	7 QTL		2	El Dorado × Potomac, Old Home × Bartlett, NJA2R59T69 × Bartlett	Zurn et al., 2020 [30]

Таблица 1 (продолжение)

Грушевая медяница	QTLs		8 (17.2–39.1%)	PEAR3 (<i>P. bretschneideri</i>)	Montanari et al., 2015 [31]
			5 (10.8%)	PEAR3 (<i>P. bretschneideri</i>)	
			15 (13.7%).	Moonglow (<i>P. communis</i>)	
	QTLs	CH05G03, AJ001681SSR	17 (12.5–19.3%) 17 (от 10.3–20.1%)	NY10353	Dondini et al., 2015 [32]
Грушевый пилильщик	QTLs	SNP: ss475878791	7	Moonglow (<i>P. communis</i>) PremP003	Brewer et al., 2018 [33]
		SNP: ss475880949	9		
		SNP: ss475879807	10		
Грушевый пузырчатый клев	QTLs	SNP: ss475880469	13 (63.0%)	PremP003	Brewer et al., 2018 [33]
Самонесовме- стимость	<i>S</i>		17	(<i>P. pyrifolia</i> Nakai, <i>P. communis</i> L.)	Yamamoto et al., 2002 [34]
	<i>S1–S14</i>	PycomC1F PycomC5R		(<i>P. communis</i> L.)	Sanzol and Robbins, 2008 [35]
	<i>S5</i>	PycomS5R		(P. communis L., <i>P. pyrifolia</i> Nakai, <i>P. amygdaliformis</i> Vill.)	Bennici et al., 2020 [36]
	<i>S6</i>	PycomS6R			
	<i>S7</i>	PycomS7		(P. communis L.)	Sanzol and Robbins, 2008 [35]
	<i>S8</i>	PycomS8			
	<i>S9</i>	PycomS9R			
	<i>S11</i>	PycomS11R			
	<i>S12</i>	PycomS12R			
	<i>S14</i>	PycomS14R			
	<i>PcS103</i> (<i>S3</i>)**	B39S3F1 B40S3R1		(P. communis, <i>P. salicifolia</i> , <i>P. syriaca</i> , <i>P. ussuriensis</i>)	Nikzad et al., 2014 [37], 2015 [38]
	<i>PcS105</i> (<i>S5</i>)	A55S5F1 A57S5R2			
	<i>PcS106</i> (<i>S6</i>)	PycomC1F PycomS6R			
	<i>PcS107</i> (<i>S7</i>)	A60S7F1 A63S7R3			
	<i>PcS108</i> (<i>S8</i>)	PycomS8F PycomS8R		(P. communis)	Sanzol et al., 2009 [39]
	<i>PcS109</i> (<i>S9</i>)	B47S9F2 B48S9R3		(P. pyrifolia Nakai, <i>P. amygdaliformis</i> Vill.)	Bennici et al., 2020 [36]
	<i>PcS111</i> (<i>S11</i>)	A68S11F1 PycomS11R			
	(<i>S12</i>)	B41S12F1 B51S12R3			
	<i>PcS114</i>	B36S14F2 A71S14R4			
	<i>PcS115</i> (<i>Sm</i>)	A83SmF1 B37SmR2			

Таблица 1 (продолжение)

	<i>PcS121</i> (S21)	B52S21F2 B53S21R2			
	<i>PcS122</i> (S22)	A84S22F1 A89S22R1			
	<i>PcS123</i> (S23)	A88S23F1 B38S23R2			
	<i>PcS124</i> (S24)	A85S24F1 A86S24F2			
	<i>PcS127</i>	-			
	<i>PcS116</i>	PcS16 PcS16			
	<i>PcS125</i>	PycomC1F1 PcS25			
	<i>PpS2</i>	PpS2 PpS2			
	<i>PpS3</i>	PpS3 PpS3 5			
	<i>PpS4</i>	PycomC1F1 PpS4			
	<i>PpS8</i>	PpS8 PycomC5R1			
	<i>PpS9</i>	PpS9F PpS9R			
Карликовость	<i>PcDw</i>		16	Aihuali × Chili	Wang et al., 2016 [40]
Окраска плода		AFLP: E31M56-7, E33M48-5	4	Max Red Bartlett (<i>P. communis</i>)	Dondini et al., 2008 [41]
	<i>PyMYB1</i>		9	(<i>P. communis</i>)	Pierantoni et al., 2010 [42]
	R/G	ZFRI 130-16, In2130-12, In2130-16	5	(<i>P. pyrifolia</i>)	Xue et al., 2017[43]
	<i>Py- MYB114</i>	SNP: Pyb05_380, Pyb 389	5	(<i>P. bretschneideri</i>)	Yao et al., 2017 [44]
	QTL	Pyd16_028, Pyb16_055	16	Bayuehong (<i>P. communis</i> L.)	Wu et al., 2014 [45]
		Pyb04_016, Pyd13_006	4, 13 не стабильные по годам)		
Оржавленность	<i>R</i>		8	(<i>P. pyrifolia</i> Nakai)	Yamamoto et al., 2014 [46]
		Psc07		(P. ussuriensis, P. bretschneideri, P. pyrifolia Nakai)	Takeuchi et al., 2021 [47]
		Psc03			
Масса плода	QTL <i>Pfw-2-1</i>	NH8b	2 (16,1%)	Bayuehong (<i>P. communis</i> L. × P. bretschneideri Rehd.)	Zhang et al., 2013 [48]
	<i>Pfw-7-1</i>	EACAMCAC-2000	7 (17,2%)		
	<i>Pfw-8-1</i>	EAATMCAA-745	8 (19,3%)		
	<i>Pfw-10-1</i>	EAAAMCTA-398	10 (9,4%)	Dangshansuli (<i>P. bretschneideri</i> Rehd.)	
	<i>FruW- 2010-1</i>	CH04h02	11 (13,8%)	Akiakari (<i>P. pyrifolia</i> Nakai)	Yamamoto et al., 2014 [46]
	<i>FruW- 2011-1</i>	CH01b12-m2	3 (17,5%)	Taihaku (<i>P. pyrifolia</i> Nakai)	

Таблица 1 (окончание)

Длина плода	<i>Pfl-7-1</i>	2007г. EACAMCАС-2000, 2008 г. EACAMСТC-1200	7 (15.3%, 14.1 %)	Bayuehong (<i>P. communis</i> L. × <i>P. bretschneideri</i> Rehd.)	Zhang et al., 2013 [48]
	<i>Pfl-8-1</i>	2007г., EAATMCAA-745	8 (11. 7%)		
Диаметр плода	<i>Pfd-15-1</i>	EACAMСТT-3100	15 (9.0%)	Dangshansuli (<i>P. bretschneideri</i> Rehd.)	Zhang et al., 2013 [48]
	<i>Pfd-10-1</i>	EAAAMCTA-398	10 (8.8%)	Bayuehong (<i>P. communis</i> L.)	
		Pyd17_012	17 (18.5%)	Bayuehong (<i>P. communis</i> L.) и Dangshansuli (<i>P. bretschneideri</i> Rehd.)	Wu et al., 2014 [45]
		Pyb13_250	13 (14.6%)		
		Pyb17_086	3 (18.5%)		
Индекс формы плода	QTL <i>Pfi-1-1</i>	ga3sa17-330	1 (7.1%)	Bayuehong (<i>P. communis</i> L. × <i>P. bretschneideri</i> Rehd.)	Zhang et al., 2013 [48]
	<i>Pfi-2-1</i>	2007 г, ga41sa20-170, 2008 г., EAACMCTA-900	2 (9.3%, 9.5%)		
	<i>Pfi-2-2</i>				
	<i>Pfi-7-1</i>	me6em9-90	7 (14.3%)		
	<i>Pfi-8-1</i>	EAATMCAA-745	8 (18.7%)		
Содержание растворимых сухих веществ	<i>SugC-2010-1</i>	CH02h11a	4 (11.3%)	Akiakari × Taihaku	Yamamoto et al., 2014 [46]
	<i>SugC-2010-2</i>	Hi01c11-m1	8 (19.0%)		
		Pyd05_003	5 (14.2%)	Bayuehong (<i>P. communis</i> L.) × Dangshansuli (<i>P. bretschneideri</i> Rehd.)	Wu et al., 2014 [45]
		Pyb10_134	10 (30.0%)		
		Pyb14_176	14 (23.8%)		
	Pss-2-1	Pm36em5-330	2 (12.6%)	Dangshansuli (<i>P. bretschneideri</i> Rehd.) Bayuehong (<i>P. communis</i> L.)	Zhang et al., 2013 [48]
	Pss-6-1	EAAAMCAC-520	6 (18.9%)		
	Pss-5-1	me6pm19-1300	5 (15.5%)		
Содержание сахара	QTL	TsuGNH250	1 (7.7–26.6%)	Akizuki × 373-55	Nishio et al., 2018 [49]
	QTL	TsuGNH159	7 (1.9–22.2%)		
	QTL	sca114.0_432636	11 (1.7–21.4%)		
Содержание кислоты	QTL	NH041a	14	(<i>Pyrus pyrifolia</i> Nakai)	Yamamoto et al., 2014 [46]
Плотность		TsuENH121-m1	4 (16.0–16.9%)	(<i>Pyrus pyrifolia</i> Nakai)	Yamamoto et al., 2014 [46]
Уровень производства этилена в плодах	<i>PPACS1</i> , <i>PPACS2</i>		Не картирован	(<i>Pyrus pyrifolia</i> Nakai)	Itai et al., 2008 [50]
Время созревания	<i>HarT-2010-1</i> , <i>HarT-2011-1</i>	BGA35 BGA35	3 (22.0%)	(Pyrus pyrifolia Nakai)	Yamamoto et al., 2014 [46]
	<i>HarT-2010-2</i> , <i>HarT-2011-2</i>	PPACS2 PPACS2	15 (13–15%)		
	<i>Pfm-8-1</i> , <i>Pfm-8-2</i>	EAGGMCAG-410	8	Bayuehong (<i>P. communis</i> L.)	Zhang et al., 2013 [48]

* Маркеры используются одновременно.

** В скобках указаны названия S-аллелей по старой номенклатуре [76].

УСТОЙЧИВОСТЬ К БОЛЕЗНЯМ И ВРЕДИТЕЛЯМ

Изучение наследования устойчивости/восприимчивости к болезням и вредителям и создание новых сортов груши с комплексной устойчивостью к ним имеет первостепенное значение [51].

В селекции груши приоритетным является направление по созданию высокопродуктивных сортов, имеющих генетическую устойчивость к болезням и вредителям в сочетании с хорошим качеством плодов. С этой целью ведется направленный поиск аллельных форм генов в геномах невосприимчивых сортов, обеспечивающих такую устойчивость, для последующего использования их в селекционном процессе [51].

Груша подвержена различным типам заболеваний. Наиболее вредоносными считаются грибковые (парша, черная пятнистость, септориоз, ржавчина, монилиоз и др.), бактериальные (бактериальный ожог и др.) [51].

Отмечают, что различные виды *Pyrus* имеют свою реакцию на различные заболевания. В табл. 2 указана реакция видов на восприимчивость/устойчивость к грибковым и бактериальным болезням груши [27, 52–55].

В условиях Центрального и Центрально-Черноземного районов России наиболее вредоносными считаются грибковые болезни, такие как парша (*Venturia*), ржавчина (*Gymnosporangium sabinae* (Dicks.) [56, 57]. Ржавчина, заболевание, вызываемое грибом *Gymnosporangium sabinae* (Dicks.) Wint, в настоящее время является серьезной проблемой при выращивании груши в средней полосе России. Долгое время ареал распространения ржавчины был ограничен Европейской территорией, где находился промежуточный хозяин – можжевельник казацкий и некоторые другие виды можжевельников (древовидный, красный и другие различные виды рода *Juniperus* sect. *sabinae*). В последнее время ржавчина широко распространяется в Малой Азии, Северной Африке, Северной Америке, Австралии.

Также отмечается высокий уровень заражения ржавчиной груши в Республике Беларусь [58].

Многолетние исследования показывают, что сорта груши не обладают полной устойчивостью к ржавчине, но имеют разную реакцию на данное заболевание. В Европе сорт Conference (*P. communis*) является восприимчивым к ржавчине [59]. В Нидерландах сорт Erika (*P. communis*) был описан как частично устойчивый, имеющий лишь незначительные поражения ржавчиной [60]. По многолетним наблюдениям, в Беларуси отсутствовали иммунные к ржавчине генотипы, но были выявлены различия по степени поражения заболеванием. Незначительно поразились интродуцированные сорта груши Аллегро, Виктория, Мария, Особлива, Смеричка, Сувенир, Щедра, производные от *P. communis* L.; Августовская роса, Верная, Десертная россшанская, Краснобокая, Подгорянка, ДУ 20-3, Чуспан – от *P. ussuriensis* Maxim.; Чухуан – от *P. ussuriensis* × *P. ovoides*; Феерия – производный сорт от груши грушелистной (песчаной) *P. pyrifolia* (Burm.) Nakai [55].

Стоит отметить, что были обнаружены межродовые гибриды, обладающие устойчивостью к ржавчине, а именно: Сорбопирус Курьянова (груша обыкновенная × рябина обыкновенная), Сорбопирус золотистый (груша Полверия) (груша обыкновенная × рябина мучнистая), Малопирус № 1 (яблоня × груша), Пиромалюс № 818 (груша уссурийская × яблоня ягодная) [56]. Вопрос о возможности привлечения их в селекцию на устойчивость к ржавчине требует изучения.

На данный момент методики маркер-вспомогательной селекции груши на устойчивость к болезням и вредителям ограничены методиками селекции на некоторые гены устойчивости к парше (европейской и азиатской), черной пятнистости (*Alternaria alternata* (Fr.) Keissler) и бурой пятнистости (*Stemphylium vesicarium*), бактериальному ожогу (*Erwinia amylovora*), грушевой медянице (*Cacopsylla pyri*), грушевому пилильщику (*Caliroa cerasi*), грушевому пузырчатому клещу (*Eriophyes pyri*). К сожалению, на данный момент слабо изучены (не

Таблица 2. Восприимчивость/устойчивость видов *Pyrus* к болезням [53].

Виды	Грибковые				Бактериальные
	Парша европейской груши [16]	Парша азиатской груши [16]	Черная пятнистость [18]	Ржавчина [20]	Бактериальный ожог [19]
<i>P. communis</i>	В–У	У	—	В	ОВ–У
<i>P. bretschneideri</i>	—	В–УУ	—	В	В–УУ
<i>P. pyrifolia</i>	В–У	В	В	В	УВ–УУ
<i>P. ussuriensis</i>	В–У	В	—	В	У

Примечание. ОВ – очень восприимчивые, В – восприимчивые, УВ – умеренно восприимчивые, УУ – умеренно устойчивые, У – устойчивые.

локализованы в геноме) генетические факторы устойчивости к ржавчине, монилиозу, септориозу и др. Ниже подробнее остановимся на работах по локализации генов и локусов количественных признаков (QTL) устойчивости к болезням и вредителям в геноме груши и разработанных на их основе методах МВС.

УСТОЙЧИВОСТЬ К ПАРШЕ

Сорта груши могут поражаться двумя видами парши. Уссурийская груша (*P. ussuriensis* Maxim.), груша бретшнейдера (*P. bretschneideri* Rehd.) и груша грушелистная (японская) (*P. pyrifolia* Nakai) восприимчивы к *V. nashicola*, а европейская груша (*P. communis* L.) – к *V. pirina* Aderh. Интенсивному размножению патогена способствует высокая влажность воздуха, болезнь широко распространяется в дождливое лето. На пораженных паршой плодах и листьях возникают темные бархатистые пятна, при сильном поражении дерева его плоды трескаются, а листья осыпаются. Пораженные паршой деревья менее морозостойки [61].

В Европе селекция на устойчивость груши к парше стала приоритетной задачей. В результате реализации программы, направленной на обнаружение и картирование QTL и генов устойчивости груши к парше, Bouvier L. с соавторами выявили наличие гена устойчивости к *V. pirina* у европейского сорта груши Navara. Он был назван *Rvp1* и локализован в группе сцепления 2 рядом с микросателлитным маркером CN02b10 [15].

Изучая межвидовые гибриды груш, группа ученых [62] идентифицировала доминантный ген – *Vn*, который придает высокую устойчивость к *V. nashicola* и предположительно присутствует у европейских груш La France и Bartlett. Позднее на карту были нанесены два дополнительных гена устойчивости к *V. nashicola*, а именно *Vnk*, расположенный на группе сцепления 1 у сорта Kinchaku [17], и *Rvn2*, унаследованный от Bartlett [16], картированный на группе сцепления 2. Предполагается, что *Vn* и *Rvn2* могут быть одним и тем же геном [15]. Для выявления гена устойчивости к парше *Rvn2* были разработаны CAPS маркеры PSC217-XhoI и PSC234-HaeIII, которые, по мнению авторов, обладают потенциалом для повышения эффективности отбора на устойчивость к парше в программах селекции груши [16]. В работе Terakami S. с соавт. [17] ген устойчивости к парше *Vnk* у японской груши Kinchaku локализован в центре группы сцепления 1 рядом с SSR-маркерами (PS12A02, NH013a, CH-Vf2, AG04, Hi02c07).

У европейского сорта Abbé Fétel были идентифицированы несколько QTL устойчивости к *V. pirina*, расположенных на 3-й (маркер E32-M50-3) и

7-й (маркеры E34-M48-9, E39-M53-5) группах сцепления [20].

По результатам изучения потомства родителей PEAR1 × PEAR2 (гибриды от межвидового скрещивания европейских (*P. communis*) и азиатских (*P. pyrifolia* и *P. ussuriensis*) груш) были выявлены QTLs устойчивости к *V. pirina* на группах сцепления 7, 10 и 17 у PEAR1 и на группах сцепления 2, 5 и 7 у PEAR2. При этом QTL на группе сцепления 17 обеспечивал устойчивость к трем разным изолятам, в то время как QTL на группе сцепления 7 был эффективен против двух изолятов [21]. Кроме того, QTL на группе сцепления 7 у PEAR1 и у сорта Abbé Fétel предположительно располагаются в одном локусе, в то время как QTL у PEAR2 на группе сцепления 2 вероятно локализуется вместе с генами *Rvp1* (ранее идентифицирован у сорта Navara) и *Rvn2* (ранее выявлен у сорта Bartlett) [15, 16].

В работе Oh S. (2021) с использованием межвидового гибрида Greensis (*P. pyrifolia* × *P. communis*) × *P. pyrifolia*) был выявлен новый ген *Rvn3* (на группе сцепления 6) устойчивости к парше (*V. nashicola*). Был найден SSR-маркер HB09, тесно сцепленный с *Rvn3* [18].

Недавно установили, что устойчивость к парше (*V. nashicola*) в китайском сорте груши Hong Li контролирует единственный доминантный ген *Rvn4*, его локализовали в верхней части группы сцепления 7. Разработанный авторами SSR-маркер Pbr.chr07.20 сцеплен с *Rvn4* на генетическом расстоянии 1.3 см [19].

Таким образом, выявлено несколько генов устойчивости к *V. nashicola* (*Vnk*(*Rvn1*), *Rvn2*(*Vn*), *Rvn3*, *Rvn4*), и ген устойчивости к *V. pirina* (*Rvp1*), а также ряд QTLs. При этом *Rvp1* возможно тот же ген, что и *Rvn2*.

УСТОЙЧИВОСТЬ/ВОСПРИИМЧИВОСТЬ К ЧЕРНОЙ И БУРОЙ ПЯТНИСТОСТЯМ

Болезнь черной пятнистости, которая вызывается грибом *Alternaria alternata* (Fr.) Keissler, является одним из самых вредных заболеваний при выращивании японской груши. Восприимчивость к болезни черной пятнистости контролируется доминантным геном, обозначенным как *A*.

Banno K. с соавт. [22] тестировали RAPD-праймеры на потомках японской груши Osa Nijisseiki для выявления маркеров, связанных с геном восприимчивости к заболеванию черной пятнистости. Был выявлен маркер CMNB41, который присутствовал у восприимчивых потомков и находился на расстоянии около 3.1 см от восприимчивого гена *A*, частота встречаемости этого маркера составила 96% у восприимчивых сортов и потомков семьи Osa Nijisseiki × Oharabeni.

Впоследствии было определено точное расположение генов восприимчивости к черной пятнистости у японской груши (*P. pyrifolia* Nakai) на группе сцепления 11. Так, гены восприимчивости обнаружены у сорта Osa Nijisseiki — ген *Ani*; у сорта Nansui — ген *Ana*; у сорта Kinchaku — ген *Aki* [23, 24]. Гены восприимчивости *Ani* и *Ana* тесно сцеплены с микросателлитными маркерами H04h02 и CH03d02 [23], а локус *Aki* локализовали между маркерами Mdo.chr11.28 и Mdo.chr11.34 [24]. В 2021 г. Terakami S. с соавт. [25] провели исследование по изучению восприимчивости к черной пятнистости у сортов японской (*P. pyrifolia* Nakai) и китайской груши (*P. bretschneideri* Rehd. и *P. ussuriensis* Maxim.). В результате для локуса восприимчивости на 11-й группе сцепления были выявлены новые микросателлитные маркеры Mdo.chr11.27 и Mdo.chr11.34, сцепленные с восприимчивостью японских сортов к черной пятнистости. У наиболее восприимчивых сортов маркер Mdo.chr11.27 амплифицировал фрагмент 220 пн, а Mdo.chr11.34 — фрагмент 259 пн. У китайских груш не было обнаружено специфических полос у восприимчивых сортов.

Бурая пятнистость — одно из самых серьезных грибковых заболеваний, которое может поражать плоды и листья груши, его возбудителем является *Stemphylium vesicarium*. Коммерчески важные сорта, например Abbé Fétel, являются очень восприимчивыми к этому патогену, в то время как другие (такие как Bartlett и его мутанты), устойчивы [63].

Обнаружен локус восприимчивости к бурой пятнистости, который назван *Sy* и локализован между SSR-маркером NZ02B0 и AFLP E39M52-3 в нижней части 15-й группы сцепления у сорта Abbé Fétel. Однако маркер AFLP не удалось локализовать на физической карте [26].

Таким образом, выявлены гены восприимчивости к черной и бурой пятнистостям.

УСТОЙЧИВОСТЬ К БАКТЕРИАЛЬНОМУ ОЖОГУ ГРУШИ

Бактериальный ожог, вызываемый бактерией *Erwinia amylovora*, поражает многих представителей семейства Rosaceae [64]. В частности, это заболевание представляет серьезную угрозу для отдельных коммерческих сортов груши, у которых, по мнению ряда исследователей, не существует полного иммунитета к бактериальному ожогу [3]. Однако есть сведения о том, что высокий уровень устойчивости к бактериальному ожогу встречается у диких видов *P. calleryana*, *P. betulaefolia*, *P. fauriei* и др. [65].

Dondini L. с соавт. [66] провели идентификацию локусов количественных признаков (QTL), связанных с устойчивостью к бактериальному ожогу у сортов европейской груши (*P. communis* L.). Авторами были разработаны генетические карты сортов Passe

Crassane (восприимчивый) и Harrow Sweet (устойчивый) с использованием ДНК-маркеров SSRs, MFLPs, AFLPs, RGAs и AFLP-RGAs. На карте были идентифицированы четыре предполагаемых QTL, связанных с устойчивостью к бактериальному ожогу. У устойчивого сорта Harrow Sweet QTL были расположены в группах сцепления 2A, 2B (группа сцепления 2 разделена на две части A и B), 4 и 9.

В 2012 г. было уточнено положение QTL устойчивости на группе сцепления 2 сорта Harrow Sweet путем включения новых SSR-маркеров в ранее существовавшую карту. Выявлены маркеры, окружающие QTL Harrow Sweet на группе сцепления 2 (TsuENH017 и NH033b) [27].

В работе Montanari S. с соавт. [29] один QTL у сорта Moonglow, также на группе сцепления 2 и с ним ассоциирован маркер TsuENH017, унаследованный от Roi Charles de Wurtemberg. При этом обнаружено несколько минорных QTLs у восприимчивого родителя PEAR3 (на группах сцепления 7, 9, 10, 12 и 15).

В Польше провели межвидовое скрещивание восприимчивого сорта Douenne du Comice (*P. communis*) с устойчивым видом *P. ussuriensis*. Генетическая карта обоих родителей была составлена на основе 48 маркеров AFLP и 32 SSR. В результате этого был идентифицирован предполагаемый QTL для устойчивости к бактериальному ожогу у *P. ussuriensis* на группе сцепления 11 [28].

В исследованиях Zurn J. с соавт. [30] были выявлены QTL в трех регионах, аналогично предыдущим исследованиям [29, 32].

В работе Карытина А. с соавт. [67] протестировано три микросателлитных маркера TsuENH017 и CH02F06 (2-я группа сцепления), CH05c07 (9-я группа сцепления), ранее обнаруженных рядом с локусами устойчивости груши к бактериальному ожогу [29, 32]. При этом ожидаемые аллели не всегда амплифицировали на устойчивых сортах, а в локусе CH02f06 было выявлено, что некоторые восприимчивые сорта амплифицировали “устойчивые аллели”.

Таким образом, локусы устойчивости к бактериальному ожогу были идентифицированы в восьми различных группах сцепления (табл. 1). Выявлены ДНК-маркеры, ассоциированные с устойчивостью. Однако проверка некоторых молекулярных маркеров показала, что они не всегда диагностируют устойчивость или восприимчивость генотипа груши к бактериальному ожогу.

УСТОЙЧИВОСТЬ К ВРЕДИТЕЛЯМ

Одним из серьезных вредителей груши является грушевая медяница (*Cacopsylla pyri*). Виды груши *P. ussuriensis*, *P. bretschneideri*, *P. fauriei*, *P. calleryana*

выделяют как источники устойчивости к данному вредителю [31, 68]. В работе Bellini E. и Nin S. [69] сообщается, что генетический контроль устойчивости к *Cacopsylla pyri*, по-видимому является полигенным признаком.

Тем не менее устойчивость к грушевой медянице была обнаружена у *P. ussuriensis* под названием Illinois 65. В результате скрещиваний был получен ряд образцов груши, включая NY10352, NY10353 и NY10355, имеющих устойчивость к данному вредителю [70].

Молекулярные механизмы, которые регулируют устойчивость груши к медянице, слабо изучены с точки зрения физиологии и генетики. Тем не менее Pasqualini E. с соавт. [71] описали поведение насекомых на потомках NY10353, в то время как Salvianti F. с соавт. [72] проанализировали дифференциальную экспрессию генов после заражения грушевой медяницей у NY10355 и William's. Исследовано пищевое поведение у взрослых особей и нимф *Cacopsylla pyri* на устойчивом к грушевой медянице генотипе NY10353, на основании чего сделан вывод, что факторы устойчивости локализованы в соке флоэмы этой формы [73].

Основной QTL устойчивости к грушевой медянице был идентифицирован на группе сцепления 17 устойчивого родителя NY10353, между маркерами CN05G03 (процент объясненной фенотипической вариации 12.5–19.3% в разные годы) и AJ001681SSR (процент фенотипической вариации 10.3–20.1% в разные годы) [32]. Также было подтверждено, что данный QTL присутствует у NY10355 [74].

Perchev L. с соавт. [74] идентифицировали два новых локуса устойчивости к грушевой медянице на группах сцепления 1 и 4 у NY10355 и подтвердили QTL, ранее обнаруженный на 17-й группе сцепления.

В работе Montanari S. и соавт. [31] устойчивый к грушевой медянице межвидовой гибрид PEAR3 (*P. bretschneideri* × *P. communis*) скрестили с восприимчивым европейским сортом груши Moonglow (*P. communis*), чтобы получить популяцию F1 для генетического картирования устойчивости. Стабильный QTL был локализован на группе сцепления 8 у PEAR3 (процент фенотипической вариации изменился по годам, в зависимости от метода статистического анализа и учетных фаз развития вредителя от 17.2 до 39.1%). Дополнительные локусы количественных признаков были обнаружены на группе сцепления 5 (процент фенотипической вариации 10.8%) у PEAR3 и на группе сцепления 15 у Moonglow (процент фенотипической вариации 13.7%).

Грушевый пилильщик (*Caliroa cerasi*) и грушевый пузырчатый клещ (*Eriophyes pyri*) считают

незначительными насекомыми-вредителями груши, поскольку с ними легко бороться с помощью стандартной программы применения инсектицидов при обычном выращивании груш. Однако с целью сокращения использования инсектицидов при производстве груш актуальной задачей является создание новых устойчивых сортов к данным вредителям [33].

В работе Brewer L. с соавт. в 2018 г. [33] идентифицированы QTL устойчивости к грушевому пилильщику и грушевому пузырчатому клещу с использованием потомства PremP003 × Moonglow. В частности, основной QTL устойчивости к грушевому пузырчатому клещу был обнаружен на группе сцепления 13 PremP003 с помощью маркера ss475880469, с процентом вариации, объясняемой QTL, 63.0%. Для грушевого пилильщика было обнаружено 3 QTL для яйцекладки: на 7 (маркер ss475878791) и 9 (маркер ss475880949) группах сцепления у сорта Moonglow и на группе сцепления 10 у PremP003 (маркер ss475879807). Лocus восприимчивости был обнаружен на группе сцепления 9 Moonglow (объясняет 15.6% фенотипической вариации) рядом с маркером ss475882938.

Таким образом, выявленные ДНК-маркеры, сцепленные с QTL устойчивости к грушевому пилильщику и грушевому пузырчатому клещу и грушевой медянице могут быть использованы для пирамидирования (совмещения в одном генотипе) нескольких генов устойчивости [75], что поможет в выведении экологически чистых сортов, производство которых требует сниженных доз инсектицидов, а также послужит основой для совершенствования методов геномной селекции груши.

САМОНЕСОВМЕСТИМОСТЬ ГРУШИ

Большинство сортов груши являются самобесплодными, и лишь немногие сорта способны формировать урожай при самоопылении [76]. Способность сорта завязывать плоды при опылении собственной пылью определяется как условиями среды, так и наследственностью, что создает предпосылки для контролируемого создания самоплодных сортов [77]. Не менее актуальным, чем создание самоплодных сортов, является выявление лучших опылителей для современного сортимента груши [78].

Затрагивая вопрос самоплодности, нельзя не упомянуть о таком механизме как партенокарпия. Партенокарпия — образование плодов растений, чаще бессемянных, без оплодотворения. У ряда сортов груши имеется ценный признак — способность завязывать партенокарпические (бессемянные) плоды. Обладая этим признаком, сорта груши могут устойчивее переносить неблагоприятные погодные условия во время цветения, положительно

реагируют на обработку цветков физиологически активными веществами при самоопылении или в отсутствие опылителей [79]. Однако гены, вовлеченные в механизм партенокарпии у груши, изучены слабо. Далее мы подробно остановимся на механизме самонесовместимости при опылении пыльцой.

Все семейство Rosaceae, в том числе и груша, принадлежит к растениям с моногенным гамето-фитным (вещества самонесовместимости продуцируются протопластом самой микроспоры) контролем реакции самонесовместимости. Эта система генетически контролируется одним локусом, названным *S*-локусом, который включает по меньшей мере два тесно связанных полиморфных гена: ген, экспрессирующийся в пестике, и один или несколько генов, экспрессирующихся в пыльце [80]. Предполагается, что у видов *Pyrus* *S*-детерминанта пыльцы состоит из множества генов *F-box*, называемых *SFBs* (*S*-locus F-Box Brothers). Для всех генотипов *P. communis* существует большая вариабельность гаплотипа *S*-локуса, экспрессируемого как в пыльце, так и в пестике [81].

Механизм самонесовместимости заключается в росте пыльцевой трубки и формировании завязи, только если аллель гена *S* в пыльцевой трубке отличается от аллельного набора гена *S* тканей пестика, в противном случае рост пыльцевой трубки блокируется [82].

Однако существуют механизмы, влияющие на прерывание роста пыльцевых трубок собственной *S*-РНКазой. В исследовании Wu L. с соавт. (2023) были идентифицированы два богатых лейцином гена экстенсина: *PbLRXA2.1* и *PbLRXA2.2*. Сорт Jinzhui — спонтанный почковый мутант самонесовместимого сорта Yali, который отличается от него самосовместимостью. Уровни экспрессии генов *PbLRXA2.1* и *PbLRXA2.2* были значительно выше в пыльцевых зернах и пыльцевых трубках самосовместимого сорта Jinzhui, чем у самонесовместимого сорта Yali. Как *PbLRXA2.1*, так и *PbLRXA2.2* стимулировали рост пыльцевых трубок и ослабляли ингибирующее действие *S*-РНКазы на рост пыльцевых трубок путем стабилизации актинового цитоскелета и улучшения целостности клеточной стенки. Установлено, что именно аномальная экспрессия *PbLRXA2.1* и *PbLRXA2.2* привела к потере самонесовместимости у сорта Jinzhui. Эти результаты дают новое представление о механизмах прекращения роста пыльцевых трубок с помощью *S*-РНКазы [83].

В работе Claessen H. с соавт. (2019) приведены результаты изучения механизма генетической детерминации и молекулярного контроля самонесовместимости груши. Молекулярный анализ *S*-генов у нескольких самосовместимых сортов

Pyrus выявил мутации в обеих частях, специфичных для пестика или пыльцы, которые вызывают нарушение самосовместимости [84].

Изучение гена самонесовместимости (*S*) является одним из важных направлений в генетике растений, имеющих перекрестный тип опыления.

Ген *S*-РНКазы был нанесен на карту в нижней части группы сцепления 17 как у японской, так и у европейской груши [34].

Известно более 100 генов *S*-РНКаза у груши, которые внесены в базу данных NCBI (Национальный центр биотехнологической информации) [85]. Основные *S*-аллели представлены в табл. 1.

Были разработаны молекулярные методы для идентификации *S*-генотипов у европейской груши. Mota M. с соавт. в 2007 г. [86] выполнили идентификацию аллельных комбинаций *S*-гена для 14 европейских сортов груши. Sanzol J. и Robbins T. [35] разработали аллель-специфические праймеры для РНКаза *S5*, *S6*, *S7*, *S8*, *S9*, *S11*, *S12* и *S14* на 33 сортах. Takasaki T. с соавт. [87] выделили полноразмерные кДНК девяти *S*-РНКаза (*Sa*-, *Sb*-, *Sd*-, *Se*-, *Sh*-, *Sk*-, *Sl*-, *Sq*- и *Sr*-) и создали систему маркеров CAPS для генотипирования европейских сортов груши, содержащих эти девять аллелей. В Иране было выполнено генотипирование 57 иранских сортов груши и диких генотипов, а также 21 сорта европейской груши с использованием консенсусных и аллель-специфичных праймеров. Результаты показали наличие трех аллелей *S*-РНКазы, которые ранее не были идентифицированы у *P. communis* [37].

Nashima K. с соавт. разработали метод, позволяющий идентифицировать 11 *S*-аллелей, включая *S4sm* у японской груши, на основе наличия или отсутствия специфического продукта. Разработанные пары праймеров были протестированы на 14 сортах японской груши. В результате чего было установлено, что *S*-аллель-специфичные пары праймеров могут эффективно идентифицировать *S*-генотипы [88].

В исследовании He M. с соавт. [89] идентифицированы *S*-генотипы 84 образцов китайской груши на основе методов ПЦР. В общей сложности было обнаружено 34 аллеля *S*-РНКазы и одна новая *S*-РНКаза (*S67*), и каждый образец имел по меньшей мере два разных аллеля *S*-РНКазы. Анализ последовательностей выявил, что шесть сортов груши, выведенных в Китае, имеют одни и те же *S*-РНКазы с *P. communis*. Эти результаты подтвердили гипотезу о том, что восточный и западный виды *Pyrus* могут иметь один и тот же набор аллелей в *S*-локусе.

В табл. 1 обобщены работы нескольких ученых, которые использовали в своих исследованиях схожие консенсусные [35, 36] и аллель-специфичные [36, 38, 39] праймеры, но на разных популяциях.

Использование таких праймеров показало, что это очень эффективный метод определения комбинаций *S*-аллелей современных и старых сортов груши. Так, в работе Bennici S. с соавт. (2020) [36] проводилось исследование на 86 образцах, состоящих из 43 местных итальянских сортов, 16 сортов, принадлежащих к дикорастущим видам (девять *P. pyraeaster* и семь *P. amygdaliformis*), 18 сортов, культивируемых на национальном уровне (NCV), и девяти сортов, культивируемых на международном уровне. Nikzad Gharehaghaji A. с соавт. [38] изучали 64 сорта и дикие генотипы груши из Ирана и Европы, включая *P. communis*, *P. salicifolia*, *P. syriaca*, *P. ussuriensis*. Были идентифицированы 23 *S*-РНКаза (S101–S125) и выявлен новый *S*-аллель – *PcS127*, который чаще встречается у диких генотипов. Стоит заметить, что в шести образцах аллель *PcS127* сочетается с *PpS8*, что позволяет предположить, что эти сорта могут происходить из подгрупп или популяций, где прослеживается вклад японской груши в иранские генотипы. Набор *S*-РНКаз, обнаруженный в иранском генофонде, отличался по составу от европейских сортов и демонстрировал генетический вклад других видов. В работе Sanzol J. с соавт. [39] были проанализированы 74 европейских сорта (*P. communis*) и были охарактеризованы последовательности геномной ДНК, соответствующие пяти новым аллелям *S*-РНКаза (S2, S21, S22, S23 и S24) и *Sm*. Также в данной работе был разработан метод на основе ПЦР, способный различить 20 аллелей (*S1*–*S14*, *Sm* и *S20*–*S24*).

Группа отечественных ученых провела молекулярно-генетический анализ самонесовместимости груши с применением ранее опубликованных консенсусных и аллель-специфичных ДНК-маркеров. На основе полученных данных был полностью идентифицирован аллельный набор у сортов Славянка и Скрамница – *S1S8*. Для ряда сортов был идентифицирован только один из аллелей: Большая летняя (*S8*), Скрамница (*S5*), Сочинская крупноплодная (*S1*), Вильямс ставропольский (*S1*), Запорожская (*S1*), Краснодарская зимняя (*S1*), Перлына (*S1*), Самородок (*S1*), Шихан (*S1*), Вера (*S5*) [90].

На данный момент весьма распространена гипотеза, что, зная аллельный состав *S*-гена, можно спрогнозировать эффективность перекрестного опыления сортов и форм, что важно при составлении схем посадки сада плодовых культур [90]. Тем не менее следует помнить, что на механизм прекращения роста пыльцевых трубок с помощью *S*-РНКаза влияют и иные гены.

КАРЛИКОВСТЬ ГРУШИ

Карликовость и высокая плотность посадки – важные факторы интенсификации производства груши. Благодаря этим факторам у интенсивных

садов появляются преимущества в более раннем плодоношении, высокой урожайности, в быстром обновлении сортов и простоте ухода. Серьезная проблема для производства груши в нехватке карликовых подвоев и карликовых сортов. Поэтому изучение и использование генетических ресурсов карликовой груши имеет огромное значение. Карликовость груши сорта Nain Vert, случайного сеянца *P. communis*, определяется доминантным геном *PcDw* [40].

В 1991 г. в Великобритании от семян сорта Nain Vert был получен и выращен сеянец с чертами карликового дерева и похожий на мать – сорт Aihuali. Было подтверждено, что карликовый рост определяется одним доминантным геном – *PcDw*. Потомки сорта Nain Vert служат важным генетическим ресурсом для выведения сортов груши с карликовой формой дерева [91].

Wang C. с соавт. [91] провели крупное исследование генетики, лежащей в основе признака карликовости и подбора молекулярных маркеров, связанных с этим признаком. Использовались маркеры SSR, разработанные как для груши, так и для яблони, а также маркеры RAPD. Для этого исследования использовался карликовый сорт Aihuali, скрещенный с сортом обычного габитуса Chili. Среди потомства были обнаружены как карликовые, так и стандартные фенотипы. Ряд RAPD-маркеров (в том числе два маркера, полученные от амплификации праймеров S1172 и S1212) показали значительную связь с геном *PcDw*. Анализ 28 пар SSR-праймеров выявил праймер KA14, который связан с *PcDw*. Ранее KA14 располагался на группе сцепления 10, теперь считается, что он локализован на 16-й группе сцепления, что свидетельствует о расположении *PcDw* в той же группе сцепления. Другой SSR-маркер, TsuENH022, также имеет тесную связь с *PcDw*. А в 2016 году Wang C.H. с соавт. [40] разработали молекулярные маркеры для генетического и физического картирования локуса *PcDw* у груши (*P. communis* L.) с помощью SSR- и SNP-маркеров.

В исследовании Zheng X. с соавт. [92] был клонирован ген *PcPIN-Like* (*PcPIN-L*) (регистрационный номер PCP021016) в качестве одного из кандидатов на роль *PcDw*. В работе сравнили CDS (кодирующую область) и промоторную последовательность генов-кандидатов у груш карликового и стандартного типов и обнаружили, что делеция СТ-повтора в промоторе PCP021016 соответствовала фенотипу карлика.

В России работы по привлечению гена карликовости груши в селекцию были начаты в начале 90-х годов прошлого века во ВСТИСП, а затем продолжены в ООО “Опытно-селекционный питомник” М.В. Качалкиным. Исходным материалом

послужили семена от свободного опыления гибрида третьего поколения от сорта Nain Vert, которые были предоставлены Ф.Х. Олстоном. К сожалению, все сеянцы в этой семье оказались незимостойкими и к настоящему времени сохранились только в частном питомнике под Крымском, попытки разместить их в Москве, Орле и даже Ростове-на-Дону не увенчались успехом. С 2000 г. ведется работа по созданию слаборослых сортов груши с моногенной детерминированной карликовостью во Всероссийском НИИ селекции плодовых культур [93]. В настоящее время в биоресурсной коллекции ВНИИСПК имеется карликовое потомство от сорта Nain Vert.

Таким образом, детекция локуса карликовости *PcDw* с применением маркер-вспомогательной селекции может служить эффективным методом для отбора и подтверждения наличия гена *PcDw*.

ОСНОВНЫЕ ГЕНЫ И ЛОКУСЫ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ(QTLs) КАЧЕСТВЕННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ПЛОДОВ

Признаки качества плода — обширная группа характеристик, сюда относятся и вкус, обусловленный биохимическим составом, и запах, окраска плодов, плотность мякоти, способность к длительному хранению и т.д. Большинство из перечисленных признаков, за редкими исключениями, являются полигенными, что затрудняет идентификацию контролирующих их генов и разработку методик МВС [94].

Целый ряд характеристик качества плода (время сбора урожая, цвет кожицы плода, плотность мякоти, вес плода, кислотность, общее содержание растворимых веществ, сброс плодов до урожая (табл. 1)) был локализован в геноме груши грушелистной (*P. pyrifolia* Nakai) [46] путем картирования гибридной семьи Akiakari × Taihaku. Были выявлены ближайшие маркеры, однако QTLs объясняли от 11.3 до 36.9% фенотипической вариации, и не все локусы стабильно проявлялись в разные года. Тем не менее авторы заключили, что QTLs, выявленные в данной работе, могут быть использованы для МВС в японских селекционных программах.

В работе Wu J. ссоавт. [45] путем картирования гибридной семьи Bayuehong (потомок европейской *P. communis* L. и китайской груши *P. bretschneideri* Rehd.) и Dangshansuli (сорт китайской груши) выявлен целый ряд QTL, связанных с качеством плода, а именно: с длиной плодоножки, массой одного плода, содержанием растворимых сухих веществ, поперечным диаметром, вертикальным диаметром, строением чашечки, цветом мякоти, содержанием сока, количеством семян, цветом кожицы и ее гладкостью. При этом большинство QTL нестабильно

проявляются по годам (мы не приводим их в табл. 1.) Стабильные QTL выявлены для вертикального диаметра плода (расположен на группе сцепления 17), строения чашечки (Calyx status, на группе сцепления 6), цвета мякоти (на группе сцепления 9), числа семян (группы сцепления 5, 17), цвета кожицы (группа сцепления 16).

На данный момент из признаков, связанных с качеством плодов, наиболее изучены с молекулярно-генетической точки зрения цвет кожицы груши, оржавленность и сроки созревания.

ЦВЕТ ПЛОДОВ, ОРЖАВЛЕННОСТЬ

Цвет кожицы груши определяет зрелость и качество плодов, также характеризует их внешний вид, что влияет на привлекательность для потенциальных покупателей. Считается, что красный цвет увеличивает ценность урожая. Однако в настоящее время большинство основных коммерческих европейских и азиатских сортов груш зеленого, желтого или коричневого (красновато-коричневого) цвета с очень небольшим количеством сортов красного цвета [95].

Как упоминалось выше, груши делятся на две основные группы: азиатские и европейские. Обычно азиатские груши с красной кожицей окрашиваются на стадии почти созревания [96], в то время как европейские груши окрашиваются в начале развития, а затем теряют цвет и восстанавливают его по мере приближения к зрелости. Это позволило предположить, что генетическая основа и механизм образования красного цвета кожицы плода могут отличаться у азиатских и европейских сортов груш.

Источниками красного цвета кожицы считаются европейский сорт груши Max Red Bartlett (MRB) (имеет красные листья, плод на 90% покрыт темно-красным цветом) и сорт китайской груши Huobali, который имеет бронзово-зеленый цвет листы с ярко-красным румянцем на 40% поверхности плода. Исследования показывают, что наличие красного цвета листы у потомства, полученного от MRB, контролируется одним доминантным геном [97, 98].

Красная окраска плодов европейских груш считается моногенным доминантным признаком, что подтверждается анализом семи отдельных гибридных семей, родителями которых является один из следующих сортов: Max Red Bartlett, Cascade или California с красной кожурой плодов. Более того, Dondini с соавт. [41] выявили локус красного цвета на группе сцепления 4 у гибридной семьи Abbé Fétel × Max Red Bartlett. Данный локус окружали два AFLP-маркера: E31M56-7 и E33M48-5.

Интересно отметить, что у яблони генетические факторы, контролирующие красный окрас плода,

локализованы на хромосоме 9. Pierantoni L. с соавт. [42] определили уровень экспрессии генов, связанных с антоцианами, во время развития плодов европейской груши Williams и Max Red Bartlett. Авторы сообщили, что *PuMYB10*, расположенный на группе сцепления 9, не несет прямой ответственности за окраску сортов груш красного и желтого цвета. Wang с соавт. в 2013 г. [99] предположили, что уровень метилирования *PcMYB10* может быть связан с образованием красной кожуры у груши MRB.

В исследовании Wu J. с соавт. [45], проведенном на Bayuehong (сорт унаследовал красный румянец от матери — Clapp's Favorite (*P. communis* L.), отцовская форма — китайская груша Zaosuli (*P. bretschneideri* Rehd.)) и Dangshansuli (зелено-желтый сорт китайской груши), приведены данные о том, что в 2008 г. был выявлен QTL красного цвета на группе сцепления 16 (маркер Pyd16_028), а в 2009 г. выявлено три QTL на группах сцепления 4 (маркер Pyb04_016), 13 (маркер Pyd13_006) и 16 (маркер Pyb16_055). Исходя из результатов двухлетнего анализа, группа сцепления 16 показала более стабильные результаты.

В исследовании, проводимом Хуе Н. в 2017 г. [43], использовался модифицированный метод QTL-seq для изучения признака окраски плода у груши грушелистной (*P. pyrifolia*). В анализе использовали гибриды, полученные от скрещивания сортов Mantianhong (красный цвет кожицы) и Hongxiangsu (зеленый). Геном сорта Dangshansuli использовался в качестве эталона. Результатом этого исследования являются найденные SNP-маркеры ZFRI 130-16, In2130-12 и In2130-16, расположенные вблизи локуса R/G (красный/зеленый) на группе сцепления 5, которые потенциально могут быть использованы для идентификации признака красной кожицы плода в селекции груши грушелистной. А в 2018 г. Хуе Н. с соавт. [100] выявили, что у краснокожего мутанта груши грушелистной Zaosu Red (*P. pyrifolia*) генетический локус, определяющий красные листья и кожицу плода, картирован в той же позиции, на группе сцепления 4, что и у краснокожего мутанта груши европейской Max Red Bartlett. Суть мутации у Zaosu Red состоит в отсутствии 14 нуклеотидов в кодирующем регионе гена *PpBBX24* [101].

Таким образом, на данный момент генетическая основа красной окраски плода груши лучше изучена для азиатских груш, для них также обнаружены маркеры, рекомендованные для маркер-вспомогательной селекции. Мутация сорта Max Red Bartlett локализована на группе сцепления 4, однако публикаций об использовании МВС на этот признак, насколько нам известно, нет.

Еще один важный компонент внешнего вида груши — оржавленность кожицы. Условно груши имеют три типа кожицы — оржавленную,

промежуточную (частично оржавленную) и гладкую. Интересно, что в Японии оптимальный тип кожуры, как правило, оржавленный, при котором пробковый слой покрывает всю поверхность. С другой стороны, европейские производители и потребители предпочитают гладкий тип кожуры, у которой нет пробкового слоя. Основными компонентами пробкового слоя являются суберин, лигнин, дубильные вещества и другие фенольные соединения [47].

Wang Y. Z. с соавт. в 2014 г. [102] показали, что оржавленная кожица содержит больше целлюлозы, гемицеллюлозы и лигнина, чем гладкая. Гены, участвующие в оржавлении кожицы, сгруппированы в две группы: биосинтетические гены и реагирующие на стресс гены [103]. Согласно Wang Y. Z. с соавт. [104], у груши оржавленного типа экспрессия генов биосинтеза кутикулы подавляется во время стресса и экспрессируются гены отложения суберина, тогда как у груши гладкого типа стресс не изменяет экспрессию генов эпикарпия.

Оржавленный тип контролируется доминантным генетическим фактором, *R*. Локус количественного признака, связанный с типом кожицы плода, был идентифицирован на хромосоме 8. Были разработаны маркеры, однако они не показали тесной корреляции между их аллелями и типом кожицы плодов на всех сортах, следовательно эффективность этих маркеров не была подтверждена [46].

В исследовании Takeuchi Y. с соавт. [47] генотипировали 93 сортообразца груши по 13 маркерам SSR и STS. Сорта были классифицированы по основным гаплотипам HAP1–HAP8. Из восьми гаплотипов семь (HAP1–HAP7) были обнаружены у японской груши, а HAP8 был специфичен для китайской груши. Сравнивая гаплотипы и фенотипы сортообразцов и популяции F1, было обнаружено, что HAP1–HAP3 и HAP7 имели доминантный эффект и были связаны с образованием оржавленности, тогда как HAP4–HAP6 и HAP8 были рецессивными и не способствовали оржавлению. Восемь гаплотипов можно полностью отличить по двум SSR-маркерам (Psc07 и Psc03).

Таким образом, идентификация генов, ответственных за окраску и тип кожицы, может быть полезна для селекции сортов с красной кожицей плода, а также для проведения отбраковки по оржавленности кожицы плодов на ранних этапах онтогенеза.

РАЗМЕР, ФОРМА И МАССА ПЛОДА

У груш, как и у большинства культурных видов плодовых, размер плода, вероятно, является одним из признаков, которые наиболее резко изменились в процессе одомашнивания. Хотя фактический

размер плода всегда зависит от взаимодействия между экологическими и генетическими факторами, потенциальный размер плода определяется генетически и значительно варьируется у разных сортов [105].

Zhang R. с соавт. [48] в 2007 и 2008 гг. провели генетическое картирование гибридной популяции от скрещивания Bayuehong (*P. communis* L. × *P. bretschneideri* Rehd.) и Dangshansuli (*P. bretschneideri* Rehd.) и идентифицировали QTL для шести различных признаков плодов. Для массы плодов были обнаружены QTL *Pfw-2-1*, *Pfw-7-1*, *Pfw-8-1* и *Pfw-10-1*, из которых *Pfw-7-1* и *Pfw-8-1* считались основными. QTL были расположены на 2-й группе сцепления сорта Dangshansuli (объясняет 16.1% фенотипической вариации признака) и на группах сцепления 7 (17.2% фенотипической вариации признака), 8 (19.3% фенотипической вариации признака) и 10 (9.4% фенотипической вариации признака) карты Bayuehong. Наиболее близкими маркерами к каждому из этих QTLs были NH8b, EACAMCASC-2000, EAATMCAA-745. Интересно отметить, что в исследовании Wu J. с соавт. [45] на той же гибридной семье, но в другие годы (2008г., 2009 г.) были идентифицированы два QTL для массы плода на 13-й (маркер Pyd17_012) и 17-й (маркер Pyb13_250) группах сцепления. Дополнительно, Zhang R. с соавт. [48] обнаружили 10 QTL для трех признаков плода, а именно: длина плода (на группах сцепления 7 и 8), индекс формы плода (на группах сцепления 1, 2 и 8), диаметр плодов (на группах сцепления 10 и 15). Кроме того, три QTL (*Pfi-8-1*, *Pfw-7-1* и *Pfw-8-1*) считались основными. Обнаруженные QTL, их фенотипическая вариация и ближайшие маркеры указаны в табл. 1. Также картированы два признака поперечного диаметра плода (группы сцепления 3 (Pyb17_086, 18.5%), 11 (Pyd11_052, 16.3%), 17 (Pyb17_086, 18.5%) и вертикального диаметра на группах сцепления 11 (Pybd11_013, 17.8%) и 17 (Pyb17_049, 27.7%; Pyb17_292, 19.4%). При этом QTL на группе сцепления 17 влиял как на поперечный и вертикальный диаметр, так и на массу плода.

Еще в одном исследовании QTLs для массы плода у японских груш были обнаружены на группе сцепления 11 (рядом с маркером CH04h02) у сорта Akiakari (*P. pyrifolia* Nakai) и на группе сцепления 3 у сорта Taihaku (*P. pyrifolia* Nakai) (рядом с маркером CH01b12-m2) [46].

Таким образом, анализ QTL, направленный на выявление геномных областей, контролирующих размер, массу, диаметр плода, выявил целый ряд локусов на различных группах сцепления, однако, как правило, эти локусы нестабильны по годам и объясняют небольшой процент вариации фенотипического признака. Вероятно, в связи с этим

внедрение методик МВС на эти признаки на данный момент затруднительно.

ВКУСОВЫЕ КАЧЕСТВА

Вкус плодов определяется множеством различных биохимических факторов, таких как накопление сахаров и кислот, твердость и текстура мякоти, а также наличие ароматических веществ. Содержание твердых растворимых веществ в плодах груши в основном определяется сахарами и органическими кислотами. Количества и соотношения между этими различными соединениями являются критическими факторами в определении вкуса фруктов и, следовательно, считаются ключевыми компонентами качества фруктов. Поскольку сахара и органические кислоты являются первичными метаболитами, многие факторы могут влиять на их синтез и накопление в плодах [94].

На данный момент выявлены QTL для следующих признаков, связанных со вкусом плода: содержание растворимых сухих веществ, содержание кислот, плотность, преобразование сахарозы (sucrose conversion).

Для содержания растворимых сухих веществ были обнаружены QTL в различных областях генома. Так, Zhang R. с соавт. [48] идентифицировали несколько QTL: *Pss-2-1* на группе сцепления 2 (маркер Pm36em5-330, 12.6%) и *Pss-6-1* на группе сцепления 6 (EAAAMCASC-520, 18.9%) у сорта Dangshansuli, *Pss-5-1* на группе сцепления 5 (me6pm19-1300, 15.5%) у сорта Bayuehong. Yamamoto T. с соавт. [46] картировали два QTL, *SugC-2010-1* (CH02h11a) и *SugC-2010-2* (Hi01c11-m1) на группах сцепления 4 (11.3%) и 8 (19.0%) у японской груши *P. pyrifolia*. Wu J. с соавт. [45], используя Bayuehong и Dangshansuli, картировали три QTL на группах сцепления 5 (маркер Pyd05_003, фенотипическая вариация 14.2%), 10 (Pyb10_134, фенотипическая вариация 30.0%), 14 (Pyb14_176, фенотипическая вариация 23.8%).

Анализ гибридной семьи от скрещивания японской груши Akizuki и селекционной линии 373-55 идентифицировал две области QTL, связанные с индивидуальным содержанием сахара в группах сцепления 1 (ближайший маркер TsuGNH250, фенотипическая вариация 7.7–26.6%) и 7 (ближайший маркер TsuGNH159, фенотипическая вариация 1.9–22.2%), и QTL общего содержания сахара на группе сцепления 11 (ближайший маркер sca114.0_432636, фенотипическая вариация 1.7–21.4%) [49]. Также сообщается о QTL содержания кислот в плоде, расположенном на группе сцепления 14. Данный QTL расположился поблизости с маркером NH041a, а фенотипическая вариация, объясняемая аллельным полиморфизмом этого локуса, составила 19.3% [46].

Вместе с тем, был картирован признак плотности плода, который определяется компонентами клеточной стенки, размягчение которых происходит несколькими гидролазами во время созревания. QTL для этого признака был идентифицирован на группе сцепления 4 вблизи маркера TsuENH121-m1 и был стабилен на протяжении нескольких лет с фенотипической вариацией в 2010 г. 16.9%, а в 2011 г. 16.0% [46]. Еще один QTL был идентифицирован на группе сцепления 3 у родителей POP369 и POP356, полученных в результате межвидового скрещивания азиатских (*P. pyrifolia* Nakai и *P. bretschneideri* Rehd.) и европейских (*P. communis*) груш [106].

СРОК ХРАНЕНИЯ

Одним из ключевых качеств плодовых культур является срок хранения плодов. Способность продолжительное время сохранять свой внешний вид и структуру является важным товарно-потребительским качеством. Сложная генетическая основа данного признака затрудняет процесс создания новых генотипов с высокими показателями лежкости.

Itai A. с соавт. в 2008 г. [50] использовали метод анализа генов, участвующих в производстве этилена во время созревания плодов японской груши. Были идентифицированы два CAPS-маркера (маркер А для гена *PPACS1* и маркер В для гена *PPACS2*), связанных с количеством продуцируемого этилена. Маркер А ассоциировался с высоким уровнем производства этилена, а маркер В — со средним уровнем производства этилена. Отсутствие этих двух маркеров позволило идентифицировать генотипы с низким содержанием этилена.

Yamamoto T. с соавт. [46] картировали QTL для времени сбора урожая, которые были расположены в нижней части группы сцепления 3 (ближайший маркер: *BGA35*) и в верхней части данной группы сцепления (ближайшие маркеры: *PPACS2* и *MEST050*). Ген *PPACS2*, принадлежащий к семейству генов АСС-синтазы, может в определенной мере влиять на время сбора урожая, предуборочное опадание плодов и потенциал хранения плодов.

Для даты созревания также были идентифицированы QTLs *Pfm-8-1* и *Pfm-8-2*, которые были расположены на группе сцепления 8 у сорта Bauehong, на их долю приходилось 22.0 и 13.0% наблюдаемой фенотипической вариации соответственно. *Pfm-8-1* определили как основной QTL, поскольку он имел оценку LOD 7.21 [48].

Таким образом, в результате изучения молекулярно-генетических основ сроков хранения и даты созревания плодов груши получены определенные данные, однако исследований их использования

для МВС, насколько нам известно, на данный момент не опубликовано.

Использование МВС груши, по опыту японских ученых из National Agriculture and Food Research Organization (NARO) [107], в 3 раза повысило эффективность селекционного процесса. При этом одновременно использовали несколько МВС-методик, а именно: на устойчивость к черной пятнистости и парше, окраску плодов, самонесовместимость и время сбора урожая (как потенциал сохранности плодов).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время активно изучается геном груши (*Pyrus*) и внедряются в селекционную практику молекулярно-генетические методы, которые позволят на начальном этапе селекции определять хозяйственно полезные признаки. Также использование ДНК-маркеров может помочь отобрать и сохранить важные генетические ресурсы, а при подборе родительских пар для гибридизации позволит выявить формы с необходимым набором генов для повышения эффективности селекции.

В модель “идеального” сорта груши входит целый перечень характеристик: помимо вкусовых качеств, внешнего вида плода, требований к срокам созревания (важны как ранние, так и поздние, лежкие сорта), это и требования к адаптивности растения (устойчивость к биотическим, болезням и вредителям и абиотическим стрессам, пониженным и повышенным температурам, условиям влажности), габитусу, ускоренному вступлению в плодоношение (что особенно актуально для груши, но может решаться частично за счёт специально подобранных подвоев айвы), самоплодности и/или партенокарпии. Многие из этих признаков локализованы в геноме, и обнаружены близкорасположенные ДНК-маркеры, однако большинство из них нуждаются в валидации, проверке. Валидация необходима также в силу того, что исследования, в результате которых обнаружили ДНК-маркеры, проводились на зарубежном генофонде. Отечественный генофонд имеет связь с европейским генофондом, однако имеет и свои особенности. Очевидно, что в настоящее время методики МВС для груши ограничены. Однако по опыту японских ученых, даже использование МВС на нескольких ключевых признаках (устойчивость к парше и черной пятнистости, самонесовместимость, цвет плода, срок сбора урожая) позволило в три раза повысить эффективность селекционного процесса [107]. Важно отметить также высокий темп развития технологий секвенирования генома и соответственно перспективу скорой разработки новых методик МВС.

Следует отметить, что отечественные работы ограничены валидацией и использованием разработанных за рубежом методик МВС.

Методики МВС наиболее эффективны при их использовании вместе с новыми технологиями селекции, ускоряющими цветение и сокращающими, таким образом, селекционный цикл. Они основаны на применении специальных трансформированных линий типа T1190 у яблони [108], EF-Spa у груши [109] или индуцировании цветения с помощью вирусов [110].

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Fernández-Fernández F., Harvey N.G., James C.M. Isolation and characterization of polymorphic microsatellite markers from European pear (*Pyrus communis* L.) // Mol. Ecol. Notes. 2006. V. 6. № 4. P. 1039–1041. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01422.x>
2. Гончаров Н.П. Центры происхождения культурных растений // Вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 3/4. С. 561–574.
3. Bell R.L., Itai A. *Pyrus* // Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources: Temperate Fruits. Berlin; Heidelberg: Springer, 2011. P. 147–177. https://doi.org/10.1007/978-3-642-16057-8_8
4. Седов Е.Н., Красова Н.Г., Долматов Е.А., Сидоров А.В. Использование генофонда груши для создания новых сортов // АгроXXI. 2008. № 4–6. С. 21–24.
5. Ермоленко В.Г., Анолохов Ф.Ф., Можар Н.В. Перспективы выращивания груши в центральном Предкавказье // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2020. № 66. С. 284–294. <https://doi.org/10.30679/2219-5335-2020-6-66-284-294>
6. Долматов Е.А., Седов Е.Н. Итоги селекции груши во ВНИИСПК // Селекция и сорторазведение садовых культур. 2019. Т. 6. № 2. С. 11–16.
7. Долматов Е. А., Борисова О. Н. Хозяйственно-биологические особенности форм айвы обыкновенной селекции ВНИИСПК в качестве подвоев для груши // Селекция и сорторазведение садовых культур. 2018. Т. 5. № 1. С. 20–25.
8. Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию (по состоянию на 23.05.2023 г.). М.: ФГБНУ “Росинформагротех”, 2022. Т. 1. С. 379–381.
9. Леонова И.Н. Молекулярные маркеры: использование в селекции зерновых культур для идентификации, интрогрессии и пирамидирования генов // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013. Т. 17. № 2. С. 314–325.
10. Varshney R.K., Graner A., Sorrells M.E. Genomics-assisted breeding for crop improvement // Trends in Plant Sci. 2005. V. 10. № 12. P. 621–630. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.10.004>
11. Collard B.C.Y., Mackill D.J. Marker-assisted selection: An approach for precision plant breeding in the twenty-first century // Philosoph. Transactions Royal Society B: Biol. Sci. 2008. V. 363. № 1491. P. 557–572. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2170>
12. Свистунова Н.Ю., Бурменко Ю.В. Современные достижения и направления селекции груши (*Pyrus* L.) в России (обзор) // Вестник Красноярского гос. аграрного ун-та. 2022. № 2 (179). С. 85–92.
13. Jung S., Lee T., Cheng C.H. 15 years of GDR: New data and functionality in the Genome Database for Rosaceae // Nucl. Acids Res. 2019. V. 47. № D1. D1137–D1145 <https://doi.org/10.1093/nar/gky1000>
14. Li H., Huang C.H., Ma H. Whole-genome duplications in pear and apple // The Pear Genome. 2019. P. 279–299. https://doi.org/10.1007/978-3-030-11048-2_15
15. Bouvier L., Bourcy M., Boulay M. et al. A new pear scab resistance gene *Rvp1* from the European pear cultivar “Navara” maps in a genomic region syntenic to an apple scab resistance gene cluster on linkage group 2 // Tree Genetics & Genomes. 2012. V. 8. № 1. P. 53–60. <https://doi.org/10.1007/s11295-011-0419-x>
16. Cho K.H., Shin I.S., Kim K.T. et al. Development of AFLP and CAPS markers linked to the scab resistance gene, *Rvn2*, in an inter-specific hybrid pear (*Pyrus* spp.) // The J. of Horticultural Sc. Biotechnol. 2009. V. 84. № 6. P. 619–624. <https://doi.org/10.1080/14620316.2009.11512576>
17. Terakami S., Shoda M., Adachi Y. et al. Genetic mapping of the pear scab resistance gene *Vnk* of Japanese pear cultivar Kinchaku // Theor. Appl. Genet. 2006. V. 113. № 4. P. 743–752. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0344-9>
18. Oh S., Han H., Kim D.A. A novel pear scab (*Venturia nashicola*) resistance gene, *Rvn3*, from interspecific hybrid pear (*Pyrus pyrifolia* × *P. communis*) // Plants. 2021. V. 10. № 12. <https://doi.org/10.3390/plants10122632>
19. Terakami S., Ogata N., Kita K. et al. Identification and genetic mapping of novel resistance gene, *Rvn4*, for pear scab in Chinese pear // Scientia Horticulturae. 2023. V. 317. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112032>
20. Pierantoni L., Dondini L., Cho K.H. et al. Pear scab resistance QTLs via a European pear (*Pyrus communis*) linkage map // Tree Genetics & Genomes. 2007. V. 3. P.

- 311–317.
<https://doi.org/10.1007/s11295-006-0070-0>
21. Won K., Bastiaanse H., Kim Y.K. et al. Genetic mapping of polygenic scab (*Venturia pirina*) resistance in an interspecific pear family // Mol. Breeding. 2014. V. 34. P. 2179–2189.
<https://doi.org/10.1007/s11032-014-0172-6>
 22. Banno K., Ishikawa H., Hamaizu Y., Tabira H. Identification of a RAPD marker linked to the susceptible gene of black spot disease in Japanese pear // J. Japanese Society for Horticultural Sci. 1999. V. 68. № 3. P. 476–481.
<https://doi.org/10.2503/jjshs.68.476>
 23. Terakami S., Adachi Y., Iketani H. et al. Genetic mapping of genes for susceptibility to black spot disease in Japanese pears // Genome. 2007. V. 50. № 8. P. 735–741.
<https://doi.org/10.1139/G07-053>
 24. Terakami S., Moriya S., Adachi Y. Fine mapping of the gene for susceptibility to black spot disease in Japanese pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai) // Breeding Sci. 2016. V. 66. № 2. P. 271–280.
<https://doi.org/10.1270/jsbbs.66.271>
 25. Terakami S., Adachi Y., Takeuchi Y. et al. Development of an SSR marker set for efficient selection for resistance to black spot disease in pear breeding // Breeding Sci. 2021. V. 71. № 2. P. 240–252.
<https://doi.org/10.1270/jsbbs.20136>
 26. Cappai F., De Franceschi P., Ciriani A. et al. QTLs for susceptibility to *Stemphylium vesicarium* in pear // Mol. Breeding. 2018. V. 38. № 24.
<https://doi.org/10.1007/s11032-018-0785-2>
 27. Le Roux P. M. F., Christen D., Duffy B. et al. Redefinition of the map position and validation of a major quantitative trait locus for fire blight resistance of the pear cultivar “Harrow Sweet” (*Pyrus communis* L.) // Plant Breeding. 2012. V. 131. № 5. P. 656–664.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2012.02000.x>
 28. Bokszezanin K., Dondini L., Przybyla A.A. First report on the presence of fire blight resistance in linkage group 11 of *Pyrus ussuriensis* Maxim. // J. of Applied Genet. 2009. V. 50. P. 99–104.
<https://doi.org/10.1007/BF03195660>
 29. Montanari S., Perchevied L., Renault D. et al. A QTL detected in an interspecific pear population confers stable fire blight resistance across different environments and genetic backgrounds // Mol. Breeding. 2016. V. 36. № 47.
<https://doi.org/10.1007/s11032-016-0473-z>
 30. Zurn J.D., Norelli J.L., Montanari S. et al. Dissecting genetic resistance to fire blight in three pear populations // Phytopathology. 2020. V. 110. № 7. P. 1305–1311.
<https://doi.org/10.1094/PHYTO-02-20-0051-R>
 31. Montanari S., Guérif P., Ravon E. et al. Genetic mapping of *Cacopsylla pyri* resistance in an interspecific pear (*Pyrus* spp.) population // Tree Genetics & Genomes. 2015. V. 11. № 74.
<https://doi.org/10.1007/s11295-015-0901-y>
 32. Dondini L., De Franceschi P., Ancarani V. et al. Identification of a QTL for psylla resistance in pear via genome scanning approach // Scientia Horticulturae. 2015. V. 197. P. 568–572.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.10.018>
 33. Brewer L., Shaw P., Wallis R. et al. Genetic mapping of pear sawfly (*Caliroa cerasi*) and pear blister mite (*Eriophyes pyri*) resistance in an interspecific pear family // Tree Genetics & Genomes. 2018. V. 14. № 38.
<https://doi.org/10.1007/s11295-018-1254-0>
 34. Yamamoto T., Kimura T., Shoda M. et al. Genetic linkage maps constructed by using an interspecific cross between Japanese and European pears // Theor. Appl. Genet. 2002. V. 106. P. 9–18.
<https://doi.org/10.1007/s00122-002-0966-5>
 35. Sanzol J., Robbins T.P. Combined analysis of S-alleles in European pear by pollinations and PCR-based S-genotyping; correlation between S-phenotypes and S-RNase genotypes // J. Am. Society for Horticultural Sci. 2008. V. 133. № 2. P. 213–224.
<https://doi.org/10.21273/JASHS.133.2.213>
 36. Bennici S., Di Guardo M., Distefano G. et al. Deciphering S-RNase allele patterns in cultivated and wild accessions of Italian pear germplasm // Forests. 2020. V. 11. № 11.
<https://doi.org/10.3390/f11111228>
 37. Nikzad Gharehaghaji A., Arzani K., Abdollahi H. et al. Genomic characterization of self-incompatibility ribonucleases in the Central Asian pear germplasm and introgression of new alleles from other species of the genus *Pyrus* // Tree Genetics & Genomes. 2014. V. 10. P. 411–428.
<https://doi.org/10.1007/s11295-013-0696-7>
 38. Nikzad Gharehaghaji A., Arzani K., Abdollahi H. et al. Identification and S-genotyping of novel S-alleles in wild species of *Pyrus* genus // J. Crop Production and Processing. 2015. V. 5. № 17. P. 239–252.
<https://doi.org/10.18869/acadpub.jcpp.5.17.239>
 39. Sanzol J. Genomic characterization of self-incompatibility ribonucleases (S-RNases) in European pear cultivars and development of PCR detection for 20 alleles // Tree Genetics & Genomes. 2009. V. 5. P. 393–405.
<https://doi.org/10.1007/s11295-008-0194-5>
 40. Wang C.H., Li W., Tian Y.K. et al. Development of molecular markers for genetic and physical mapping of the PcDw locus in pear (*Pyrus communis* L.) // The Journal of Horticultural Sci. and Biotechnol. 2016. V. 91. № 3. P. 299–307.
<https://doi.org/10.1080/14620316.2016.1155319>
 41. Dondini L., Pierantoni L., Ancarani V. et al. The inheritance of the red colour character in European pear (*Pyrus communis*) and its map position in the mutated cultivar “Max Red Bartlett” // Plant Breeding. 2008. V. 127. № 5. P. 524–526.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2008.01500.x>
 42. Pierantoni L., Dondini L., De Franceschi P. et al. Mapping of an anthocyanin-regulating MYB

- transcription factor and its expression in red and green pear, *Pyrus communis* // Plant Physiol. Biochem. 2010. V. 48. № 12. P. 1020–1026.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.09.002>
43. Xue H., Shi T., Wang F. et al. Interval mapping for red/green skin color in Asian pears using a modified QTL-seq method // Horticulture Res. 2017. V. 4. № 17053.
<https://doi.org/10.1038/hortres.2017.53>
 44. Yao G., Ming M., Allan A.C. et al. Map-based cloning of the pear gene *MYB114* identifies an interaction with other transcription factors to coordinately regulate fruit anthocyanin biosynthesis // The Plant J. 2017. V. 92. № 3. P. 437–451.
<https://doi.org/10.1111/tpj.13666>
 45. Wu J., Li L.T., Li M. et al. High-density genetic linkage map construction and identification of fruit-related QTLs in pear using SNP and SSR markers // J. Experimental Bot. 2014. V. 65. № 20. P. 5771–5781.
<https://doi.org/10.1093/jxb/eru311>
 46. Yamamoto T., Terakami S., Takada N. et al. Identification of QTLs controlling harvest time and fruit skin color in Japanese pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai) // Breeding Sci. 2014. V. 64. № 4. P. 351–361.
<https://doi.org/10.1270/jsbbs.64.351>
 47. Takeuchi Y., Nishio S., Terakami S. et al. Haplotype structure analysis of a locus associated with fruit skin type on chromosome 8 in Japanese pear // Tree Genetics & Genomes. 2021. V. 17. № 3.
<https://doi.org/10.1007/s11295-020-01483-7>
 48. Zhang R.P., Wu J., Li X.G. et al. An AFLP, SRAP, and SSR genetic linkage map and identification of QTLs for fruit traits in pear (*Pyrus* L.) // Plant Mol. Biol. Reporter. 2013. V. 31. P. 678–687.
<https://doi.org/10.1007/s11105-012-0544-1>
 49. Nishio S., Saito T., Terakami S. et al. Identification of QTLs associated with conversion of sucrose to hexose in mature fruit of Japanese pear // Plant Mol. Biol. Reporter. 2018. V. 36. P. 643–652.
<https://doi.org/10.1007/s11105-018-1106-y>
 50. Itai A., Fujita N. Identification of climacteric and non-climacteric phenotypes of Asian pear cultivars by CAPS analysis of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase genes // HortScience. 2008. V. 43. № 1. P. 119–121.
<https://doi.org/10.21273/HORTSCI.43.1.119>
 51. Баскакова В. Л. Изучение сортового разнообразия груши (*Pyrus communis* L.) для формирования признаковой коллекции // Бюлл. Гос. Никитского бот. сада. 2019. № 131. С. 79–85.
 52. Hancock J. F., Lobos G. A. Pears // Temperate Fruit Crop Breeding: Germplasm to Genomics. Dordrecht: Springer, 2008. P. 299–336.
https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6907-9_10
 53. Bell R. L., Zwet T. Host resistance in *Pyrus* to *Fabraea* leaf spot // Hortscience. 2005. V. 40. № 1. P. 21–23.
<https://doi.org/10.21273/HORTSCI.40.1.21>
 54. Насонов А. И., Супрун И. И. Парша яблони: особенности возбудителя и патогенеза // Микология и фитопатология. 2015. Т. 49. № 5. С. 275–285.
 55. Кондратёнок Ю. Г., Якимович О. А., Марцинкевич Т. Н. Ржавчина груши (*Gymnosporangium sabinae* (Dicks.) G. Winter) – опасная грибная болезнь // Плодоводство. 2022. Т. 33. С. 205–210.
 56. Долматов Е. А., Хрыкина Т. А. Источники устойчивости к ржавчине груши // Вестник рос. сельскохозяй. науки. 2021. № 1. С. 42–45.
 57. Simionca Mărcășan L. I., Oltean I., Popa S. et al. Comparative analysis of phenotypic and molecular data on response to main pear diseases and pest attack in a germplasm collection // Intern. J. Mol. Sciences. 2023. V. 24. № 7.
<https://doi.org/10.3390/ijms24076239>
 58. Комардина В. С., Колтун Н. Е., Ярчаковская С. И. Фитосанитарное состояние интенсивных насаждений груши в Беларуси // Земледелие и растениеводство. 2020. № 1. С. 27–32.
 59. Lăce B., Bankina B. Evaluation of European pear rust severity depending on agro-ecological factors // Res. Rural Development. 2013. V. 1. P. 6–12.
 60. Kemp H., van Dieren M. C. A. Screening of pear cultivars for resistance to fungal diseases (*Venturia pirina*, *Nectria galligena*) // Acta Horticulturae. 2000. № 538. P. 95–101.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2000.538.12>
 61. Урбанович О. Ю., Кузмицкая П. В. ПЦР-основанное клонирование гомолога генов *HcrVf* из генома сорта груши Память Яковлева // Мол. и прикл. генетика. 2013. Т. 16. С. 55–60.
 62. Abe K., Kotobuki K., Saito T., Terai O. Inheritance of resistance to pear scab from European pears to Asian pears // J. Japanese Soc. Horticultural Sci. 2000. V. 69. № 1. P. 1–8.
<https://doi.org/10.2503/jjshs.69.1>
 63. Llorente I., Montesinos E. Brown spot of pear: an emerging disease of economic importance in Europe // Plant Disease. 2006. V. 90. № 11. P. 1368–1375.
<https://doi.org/10.1094/PD-90-1368>
 64. Vanneste J. L. What is fire blight? Who is *Erwinia amylovora*? How to control it? // Fire blight: the disease and its causative agent, *Erwinia amylovora* // Wallingford UK: CABI. 2000. P. 1–6.
<https://doi.org/10.1079/9780851992945.0001>
 65. Bell A. C., Ranney T. G., Eaker T. A., Sutton T. B. Resistance to fire blight among flowering pears and quince // HortScience. 2005. V. 40. № 2. P. 413–415.
<https://doi.org/10.21273/HORTSCI.40.2.413>
 66. Dondini L., Pierantoni L., Gaiotti F. et al. Identifying QTLs for fire-blight resistance via a European pear (*Pyrus communis* L.) genetic linkage map // Mol. Breeding. 2005. V. 14. P. 407–418.
<https://doi.org/10.1007/s11032-005-0505-6>

67. Kapytina A., Turuspekova S., Kerimbek N. et al. Genetic resistance of pear cultivars to fire blight // Intern. J. Biology and Chemistry. 2023. V. 16. № 1. P. 44–48. <https://doi.org/10.26577/ijbch.2023.v16.i1.04>
68. Dondini L., Sansavini S. European pear // Fruit Breeding. New York, NY: Springer, 2012. P. 369–413. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-0763-9_11
69. Bellini E., Nin S. Breeding for new traits in pear // Acta Horticulturae. 2002. V. 1. № 596. P. 217–224. <https://doi.org/10.17660/actahortic.2002.596.31>
70. Harris M.K. Host resistance to the pear psylla in a *Pyrus communis* × *P. ussuriensis* hybrid // Environmental Entomology. 1973. V. 2. № 5. P. 883–888. <https://doi.org/10.1093/ee/2.5.883>
71. Pasqualini E., Civolani S., Musacchi S. et al. *Cacopsylla pyri* behaviour on new pear selections for host resistance programs // Bull. Insectology. 2006. V. 59. № 1. P. 27–37.
72. Salvianti F., Bettini P. P., Giordani E. et al. Identification by suppression subtractive hybridization of genes expressed in pear (*Pyrus* spp.) upon infestation with *Cacopsylla pyri* (Homoptera: Psyllidae) // J. Plant Physiol. 2008. V. 165. № 17. P. 1808–1816. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2007.12.010>
73. Civolani S., Grandi G., Chicca M. et al. Probing behaviour of *Cacopsylla pyri* on a resistant pear selection // J. Appl. Entomology. 2013. V. 137. № 5. P. 365–375. <https://doi.org/10.1111/jen.12003>
74. Perchepped L., Guérif P., Ravon E. et al. Polygenic inheritance of resistance to *Cacopsylla pyri* in a *Pyrus communis* × *P. ussuriensis* progeny is explained by three QTLs involving an epistatic interaction // Tree Genetics & Genomes. 2016. V. 12. № 108. <https://doi.org/10.1007/s11295-016-1072-1>
75. Bonasera J.M., Kim J.F., Beer S.V. PR genes of apple: Identification and expression in response to elicitors and inoculation with *Erwinia amylovora* // BMC Plant Biol. 2006. V. 6. № 23. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-6-23>
76. Седов Е.Н., Долматов Е.А., Красова Н.Г. Оценка исходных форм и результаты селекции груши во ВНИ-ИСПК // Аграрный науч. журн. 2017. № 8. С. 29–32.
77. Солонкин А.В., Никольская О.А., Киктева Е.Н. Выделение исходных форм при изучении самоплодности Нижневолжских сортов груши // Изв. Нижневолжского агроуниверс. комплекса: Наука и высшее проф. образование. 2021. Т. 61. № 1. С. 103–112.
78. Васеха В.В., Таранов А.А. Современное состояние плодового хозяйства в Республике Беларусь // Плодоводство. 2019. Т. 31. № 1. С. 7–12.
79. Samorodov V.N., Pospelov S.V., Potomogaibo V.M. A path analysis of traits determining setting of parthenocarpic fruits in pear-trees in natural cross-pollination // Tsitologiya i Genetika. 1989. V. 23. № 4. P. 55–58.
80. Kao T. H., Tsukamoto T. The molecular and genetic bases of S-RNase-based self-incompatibility // The Plant Cell. 2004. V. 16. № 1. P. S72–S83. <https://doi.org/10.1105/tpc.016154>
81. Sassa H., Kakui H., Miyamoto M. et al. *S* locus *F*-box brothers: Multiple and pollen-specific *F*-box genes with *S* haplotype-specific polymorphisms in apple and Japanese pear // Genetics. 2007. V. 175. № 4. P. 1869–1881. <https://doi.org/10.1534/genetics.106.068858>
82. Супрун И.И., Степанов И.В., Токмаков С.В. Молекулярно-генетические аспекты самонесовместимости яблони // Политематический сетевой электронный науч. журн. Кубанского гос. аграрного ун-та. 2012. № 80. С. 80–89.
83. Wu L., Liu X., Zhang M.Y. et al. Self S-RNase inhibits ABF-LRX signaling to arrest pollen tube growth to achieve self-incompatibility in pear // Plant J. 2023. V. 113. № 3. P. 595–609. <https://doi.org/10.1111/tpj.16072>
84. Claessen H., Keulemans W., Van de Poel B., De Storme N. Finding a compatible partner: Self-incompatibility in European pear (*Pyrus communis*); molecular control, genetic determination, and impact on fertilization and fruit set // Frontiers Plant Science. 2019. V. 10. № 407. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00407>
85. Shi S.L., Cheng H.Y., Wu L. et al. Identification of S-genotypes in 18 pear accessions and exploration of the breakdown of self-incompatibility in the pear cultivar Xinxue // Sci. Horticulturae. 2018. V. 238. P. 350–355. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.05.003>
86. Mota M., Tavares L., Oliveira C.M. Identification of S-alleles in pear (*Pyrus communis* L.) cv. “Rocha” and other European cultivars // Sci. Horticulturae. 2007. V. 113. № 1. P. 13–19. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2007.01.022>
87. Takasaki T., Moriya Y., Okada K. et al. cDNA cloning of nine *S* alleles and establishment of a PCR-RFLP system for genotyping European pear cultivars // Theor. Appl. Genet. 2006. V. 112. P. 1543–1552. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0257-7>
88. Nashima K., Terakami S., Nishio S. et al. S-genotype identification based on allele-specific PCR in Japanese pear // Breeding Sci. 2015. V. 65. № 3. P. 208–215. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.65.208>
89. He M., Li L., Xu Y. et al. Identification of S-genotypes and a novel S-RNase in 84 native Chinese pear accessions // Horticultural Plant J. 2022. V. 8. № 6. P. 713–726. <https://doi.org/10.1016/j.hpj.2022.02.002>
90. Супрун И.И., Токмаков С.В., Макаркина М.В. Анализ аллельного полиморфизма гена самонесовместимости у некоторых отечественных сортов груши (*Pyrus communis* L.) с использованием консенсусных и S5, S8, аллель специфических ДНК-маркеров // Политематический сетевой электронный науч. журн.

- Кубанского гос. аграрного ун-та. 2014. № 103. С. 607–618.
91. Wang C., Tian Y., Buck E. J. et al. Genetic mapping of *PcDw* determining pear dwarf trait // J. Am. Soc. Horticultural Sci. 2011. V. 136. № 1. P. 48–53.
<https://doi.org/10.21273/JASHS.136.1.48>
 92. Zheng X., Zhang H., Xiao Y. et al. Deletion in the promoter of *PcPIN-L* affects the polar auxin transport in dwarf pear (*Pyrus communis* L.) // Sci. Reports. 2019. V. 9. № 25954.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-55195-7>
 93. Долматов Е.А., Качалкин М.В., Сидоров А.В., Хрыкина Т.А. Перспективы селекции груши с моногенно-детерминированной карликовостью // Селекция, генетика и сортовая агротехника плодовых культур: Сб. научных статей. Орел: ВНИИСПК, 2013. С. 44–53.
 94. De Franceschi P., Dondini L. Molecular mapping of major genes and QTLs in pear // The Pear Genome. Cham: Springer, 2019. P. 113–131.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-11048-2_6
 95. Volz R.K., White A.G., Brewer L.R. Breeding for red skin colour in interspecific pears // Acta Horticulturae. 2008. V. 1. № 800. P. 469–474.
 96. Yang Y.N., Yao G.F., Zheng D. et al. Expression differences of anthocyanin biosynthesis genes reveal regulation patterns for red pear coloration // Plant Cell Reports. 2015. V. 34. P. 189–198.
<https://doi.org/10.1007/s00299-014-1698-0>
 97. Reimer F. C. A genetic bud mutation in the pear // J. Heredity. 1951. V. 42. № 2. P. 93–94.
 98. Brown A. G. Genetical studies in pears V. Red mutants // Euphytica. 1966. V. 15. № 3. P. 425–429.
 99. Wang Z., Meng D., Wang A. et al. The methylation of the *PcMYB10* promoter is associated with green-skinned sport in Max Red Bartlett pear // Plant Physiology. 2013. V. 162. № 2. P. 885–896.
<https://doi.org/10.1104/pp.113.214700>
 100. Xue H., Wang S., Yao J. L. et al. The genetic locus underlying red foliage and fruit skin traits is mapped to the same location in the two pear bud mutants “Red Zaosu” and “Max Red Bartlett” // Hereditas. 2018. V. 155. № 25.
<https://doi.org/10.1186/s41065-018-0063-7>
 101. Ou C., Zhang X., Wang F. et al. A 14 nucleotide deletion mutation in the coding region of the *PpBBX24* gene is associated with the red skin of “Zaosu Red” pear (*Pyrus pyrifolia* White Pear Group): A deletion in the *PpBBX24* gene is associated with the red skin of pear // Horticulture Research. 2020. V. 7. № 39.
<https://doi.org/10.1038/s41438-020-0259-7>
 102. Wang Y.Z., Zhang S., Dai M.S. et al. Pigmentation in sand pear (*Pyrus pyrifolia*) fruit: biochemical characterization, gene discovery and expression analysis with exocarp pigmentation mutant // Plant Molecular Biology. 2014. V. 85. P. 123–134.
<https://doi.org/10.1007/s11103-014-0173-1>
 103. Legay S., Guerriero G., Deleruelle A. et al. Apple russetting as seen through the RNA-seq lens: strong alterations in the exocarp cell wall // Plant Molecular Biology. 2015. V. 88. P. 21–40.
<https://doi.org/10.1007/s11103-015-0303-4>
 104. Wang Y.Z., Dai M.S., Cai D.Y. et al. A review for the molecular research of russet/semi-russet of sand pear exocarp and their genetic characters // Sci. Horticulturae. 2016. V. 210. P. 138–142.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.07.019>
 105. Zhang C., Tanabe K., Wang S. et al. The impact of cell division and cell enlargement on the evolution of fruit size in *Pyrus pyrifolia* // Ann. Botany. 2006. V. 98. № 3. P. 537–543.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcl144>
 106. Saeed M., Brewer L., Johnston J. et al. Genetic, metabolite and developmental determinism of fruit friction discolouration in pear // BMC Plant Biology. 2014. V. 14. № 241. P. 1–18.
<https://doi.org/10.1186/s12870-014-0241-3>
 107. Saito T. Advances in Japanese pear breeding in Japan // Breeding Science. 2016. V. 66. № 1. P. 46–59.
<https://doi.org/10.1270/jsbbs.66.46>
 108. Flachowsky H., Hanke M.V., Peil A. et al. A review on transgenic approaches to accelerate breeding of woody plants // Plant Breeding. 2009. V. 128. № 3. P. 217–226.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2008.01591.x>
 109. Freiman A., Shlizerman L., Golobovitch S. et al. Development of a transgenic early flowering pear (*Pyrus communis* L.) genotype by RNAi silencing of *PcTFL1-1* and *PcTFL1-2* // Planta. 2012. V. 235. P. 1239–1251.
<https://doi.org/10.1007/s00425-011-1571-0>
 110. McGarry R.C., Klocko A.L., Pang M. et al. Virus-induced flowering: an application of reproductive biology to benefit plant research and breeding // Plant Physiology. 2017. V. 173. № 1. P. 47–55.
<https://doi.org/10.1104/pp.16.01336>

Localization of Genetic Factors that Determine the Economically-Useful Traits of the PEAR (*Pyrus*) and Methods of Marker-Assisted Selection

A. A. Pavlenko^{1, *}, A. V. Pikunova¹

¹Russian Research Institute of Fruit Crop Breeding, Orel district, Zhilina, 302530 Russia

*e-mail: pavlenko@orel.vniispk.ru

DNA markers are an alternative method for accelerated identification of interested genes and loci at the early stages of ontogenesis, and, consequently, DNA markers are able to intensify the breeding process. This article represents overview of research on the localization of economically useful traits in the pear genome and the development and use of marker-assisted selection (MAS) techniques. At the moment, several traits have been localized in the pear genome, i.e.: resistance to scab European (*V. pirina* Aderh) and Asian (*V. nashicola*), black spot (*Alternaria alternata* (Fr.) Keissler), brown spot (*Stemphylium vesicarium*), fire blight (*Erwinia amylovora*), pear psylla (*Cacopsylla pyri*), pear sawfly (*Caliroa cerasi*), pear blister mite (*Eriophyes pyri*), self-incompatibility, dwarf trait. Major genes and loci of quantitative traits (QTLs) of fruits characteristics have also been identified, namely: skin color and rustiness of the fruit, size and weight of the fruit, taste, level of ethylene production, harvest time etc. It should be noted that currently Russian research is limited to the validation and use of MAS methods developed abroad. According to the experience of Japanese scientists, the use of MAS for several key traits has made it possible to triple the efficiency of the breeding process. Despite the currently limited list of MAS methods for pears, the high speed of genomic technologies development promises rapid development of new MAS methods in the future. In combination with new breeding technologies (New Breeding Techniques) based on accelerated flowering, the use of MAS for pears is a promising direction of breeding.

Keywords: marker-assisted selection methods, quantitative trait loci, disease resistance, self-incompatibility, dwarf trait, fruit quality.