

УДК 634.54:575.224

**КОМПЛЕКСНЫЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ ГЕНОФОНДА ОРЕХА ГРЕЦКОГО
НА ЮГЕ РОССИИ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ SSR-МАРКЕРОВ**
Супрун И.И., Степанов И.В., Токмаков С.В., Аль-Накиб Е.А., Лободина Е.В.,¹
Мамаджанов Д.К.², Анатов Дж.М.³, Хохлов С.Ю.⁴

¹Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия.

²Жалал-Абадский научный центр Национальной академии наук Кыргызской Республики

³Дагестанский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Горный ботанический сад – обособленное подразделение ДФИЦ РАН

⁴Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН

**РОССИЯНЫН ТҮШТҮГҮНДӨГҮ ГРЕК ЖАҢГАГЫНЫН ГЕНОФОНДУН
SSR-МАРКЕРЛЕРИН КОЛДОНУУ МЕНЕН КОМПЛЕКСТҮҮ ИЗИЛДӨӨ**
Супрун И.И., Степанов И.В., Токмаков С.В., Аль-Накиб Е.А., Лободина Е.В.,¹
Мамаджанов Д.К.², Анатов Дж.М.³, Хохлов С.Ю.⁴

¹Бюджеттик негиздеги федералдык мамлекеттик илимий мекеме – Түндүк Кавказдын багбанчылык, жүзүмчүлүк жана шарап жасоо боюнча федералдык илимий борбору

²Кыргыз Республикасынын Улуттук илимдер академиясынын Жалал-Абад илимий борбору

³Россия Илимдер академиясынын Дагестан федералдык изилдөө борбору, Тоо ботаникалык багы – РИАнын ДФИЦинин өз алдынча бөлүмү

⁴Никит ботаникалык багы – РИАнын Улуттук илимий борбору

**AN INTEGRATED APPROACH TO STUDYING THE WALNUT GENE POOL IN SOUTHERN
RUSSIA USING SSR-MARKERS**
Suprun I.I., Stepanov I.V., Tokmakov S.V., Al-Nakib E.A., Lobodina E.V.¹
Mamadzhanov D.K.², Khokhlov S.Y.³

¹North Caucasus Federal Scientific Center for Horticulture, Viticulture, and Winemaking

²Jalal-Abad Scientific Center of the National Academy of Sciences of the Kyrgyz Republic

³Dagestan Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Mountain Botanical Garden – a separate division of the DFRC RAS

⁴Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center of the RAS

Аннотация. Орех грецкий на Юге России имеет большой потенциал для промышленного возделывания в качестве востребованной орехоплодной культуры. Однако, существует ряд проблем, требующих решения для развития данного направления садоводства. В частности, требуется комплексный подход в селекционной практике и оценке имеющихся в регионе ресурсов с целью создания новых перспективных сортов. Исследовательский коллектив ФГБ-ГУ СКФНЦСВВ при активном сотрудничестве с учеными из Никитского ботанического сада (г. Ялта), Горного ботанического сада ДФИЦ РАН (г. Махачкала) и Жалал-Абадского научного центра ЮО НАН КР (Кыргызстан) проводит работы по изучению генофонда ореха грецкого на Юге России и его взаимосвязей с генплазмой из различных регионов мира с комплексной фенотипической оценки и анализа полиморфизма микросателлитных локусов. В представленной работе приведены результаты использования ДНК-маркерного анализа при изучении генетического разнообразия и вероятных путей формирования генофонда ореха грецкого на Юге России, а также данные сопоставления фенотипической оценки (сроки распускания листьев и жирнокислотный состав плодов) с полиморфизмом SSR-локусов. Полученные в насто-

ящее время сведения позволяют утверждать о перспективности дальнейшего внедрения генетического анализа на основе ДНК-маркирования в селекционную практику культуры ореха грецкого в регионе.

Ключевые слова: орех грецкий, генофонд, селекция, фенология, SSR-генотипирование генетическое разнообразие, позднее распускание почек, хозяйственно ценные признаки, жирнокислотный состав ядер.

Аннотация. Россиянын түштүгүндөгү жаңгак жаңгак өсүмдүктөрү катары коммерциялык өстүрүү үчүн чоң потенциалга ээ. Бирок, бул багбанчылык тармагын өнүктүрүү үчүн бир катар кыйынчылыктар бар. Тактап айтканда, жаңы келечектүү сортторду иштеп чыгуу үчүн селекциялык тажрыйбага комплекстүү мамиле кылуу жана колдо болгон аймактык ресурстарды баалоо талап кылынат. Вернадский атындагы Багбанчылык жана жашылча чарбасы боюнча Түндүк Кавказ федералдык илимий борборунун (СКФНЦСВВ) изилдөө тобу Никицкий ботаникалык багы (Ялта), Россия илимдер академиясынын Ыраакы Чыгыш федералдык изилдөө борборунун Тоо ботаникалык багы (Махачкала) жана КР УИАнын Түштүк филиалынын Жалал-Абад илимий борбору (Кыргызстан) изилдөөчүлөрүнүн активдүү катышуусу менен Россиянын түштүгүндөгү жаңгак генофондун классикалык фенотиптик баалоо методдорун да, ошондой эле микросателлите генотиптөө ыкмаларын да колдонуу менен изилдеп жатат. Бул макалада Россиянын түштүгүндөгү жаңгактардын генетикалык келип чыгышын жана ар түрдүүлүгүн изилдөө үчүн ДНК белгисин колдонуунун негизги натыйжалары, ошондой эле фенотиптик баалоолорду (жалбырактардын пайда болуу убактысы жана мөмө-жемиш май кислоталарынын курамы) SSR локалдык полиморфизми менен салыштырган маалыматтар берилген. Бүгүнкү күнгө чейин алынган маалыматтар аймактагы жаңгак өсүмдүктөрүнүн селекциялык практикасында ДНК маркалоонун негизинде генетикалык анализди андан ары ишке ашыруунун келечегин айтууга мүмкүндүк берет.

Негизги сөздөр: жаңгак, генофонд, селекция, фенология, генотиптөө, генетикалык ар түрдүүлүк, кеч бүчүрлөр, экономикалык баалуу белгилер, май кислотасынын курамы.

Abstract. Walnuts in southern Russia have great potential for commercial cultivation as a sought-after nut crop. However, a number of challenges remain for the development of this horticultural sector. Specifically, a comprehensive approach to breeding practices and the assessment of available regional resources is required to develop new promising varieties. The research team at the North Caucasus Federal Research Center of Horticulture, Viticulture and Wine-making (SKFNCSVV), with the active participation of researchers from Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center of the RAS, Mountain Botanical Garden DFRC RAS and Jalal-Abad Scientific Center, National Academy of Sciences of Kyrgyz Republic is studying the walnut gene pool in southern Russia using both classical phenotypic evaluation methods and SSR genotyping techniques. This paper presents the key results of using DNA marking to study the genetic origin and diversity of walnuts in southern Russia, as well as data comparing phenotypic assessments (leaf emergence timing and fruit fatty acid composition) with SSR loci polymorphism. The information obtained to date allows us to state the prospects for further implementation of genetic analysis based on DNA marking in the breeding practice of walnut crops in the region.

Key words: walnut, gene pool, selection, phenology, SSR genotyping, genetic diversity, late bud break, economically valuable traits, fatty acid composition.

Введение. Важнейшей орехоплодной культурой наряду с миндалем, фундуком, кешью и фисташками выступает орех грецкий. К основным странам, возделывающим орех грецкий, можно отнести Китай, Иран, США и Турцию [1]. В России, несмотря на увеличивающиеся масштабы производства

грецкого ореха и тенденции к расширению садовых насаждений данной культуры, объемы орехоплодной продукции незначительны в сравнении с общемировыми. Однако, учитывая возрастающий спрос на орех грецкий на российском внутреннем рынке пищевых продуктов, существует запрос на развитие

данного направления садоводства. В свою очередь, это требует решения ряда задач, таких как смена имеющегося сортимента новыми улучшенными сортами, оптимизация агротехнических подходов, адаптированных под обновленный сортимент, налаживание производства посадочного материала, сформированного из новых рекомендуемых к возделыванию сортов. При этом, в процессе создания новых высокопродуктивных сортов следует учитывать их адаптированность к региональным условиям произрастания, высокую стабильную урожайность и конкурентоспособное качество плодов. Основополагающее значение при разработке селекционной стратегии по созданию новых сортов имеет оценка генетических ресурсов, представленных в регионе. В связи с чем, очевидно, что необходим комплексный подход в исследовании локального генофонда, включающий современные методы генетического анализа. Использование микросателлитных ДНК-маркеров при изучении генетической структуры генплазмы ореха грецкого в настоящее время имеет высокий уровень актуальности и востребованности [1]. Наряду с анализом генетической гетерогенности и определения степени генетического родства эти методы позволяют также выполнить ДНК-паспортизацию сортов и форм в коллекции, что облегчает контроль сортовой чистоты в садовых насаждениях. На данный момент разработано и апробировано значительное количество микросателлитных маркеров, нашедших свое применение в исследованиях грецкого ореха. Наряду с маркерами, разработанными на орехе грецком [2-4], свою эффективность в генетическом анализе данного вида продемонстрировали маркеры, изначально созданные на *Juglans nigra* L [5]. При этом, к наиболее востребованным микросателлитным маркерам, задействованным в исследованиях ореха грецкого, стоит отнести маркеры серии «WGA», которые, показали свою надёжность при работе с различными генофондами в рамках данной культуры [6].

Эффективность применения микросателлитных маркеров была подтверждена множеством исследовательских работ по изучению генетических структур коллекций ореха грецкого и анализу диких популяций

вида, произрастающих в природе. Выше приведенные факты обосновывают использование микросателлитных маркеров в качестве надежных инструментов генетического анализа при изучении коллекций ореха грецкого на Юге России.

В настоящее время на Юге России ведется селекционная работа по грецкому ореху, результаты которой отражены в ряде публикаций [7-10]. Относительно недавно помимо классических методов селекционной оценки коллекционного материала для анализа местного генофонда стали применяться молекулярно-генетические методы на основе ДНК-генотипирования с использованием SSR-маркеров [11]. Основная часть работ по исследованию ореха грецкого в регионе проводится на базе двух крупных генетических коллекций, принадлежащих Никитскому ботаническому саду (НБС-НИЦ РАН) и Северо-Кавказскому федеральному центру садоводства, виноградарства, виноделия (ФГБНУ СКФНЦСВВ) и, соответственно, локализованных в Республике Крым (город Ялта) и Краснодарском крае (город Краснодар). Так, Никитский ботанический сад является одной из ведущих научных организаций в Российской Федерации, выполняющей селекционные работы по этой ценной орехоплодной культуре. Коллекция ореха грецкого НБС насчитывает 76 сортов и отобранных форм. При этом большая часть сортов в коллекции имеет местное происхождение. Также в коллекции присутствуют формы и сорта, интродуцированные из различных регионов мира, таких как Восточная и Западная Европа, Северная Америка (США) и Средняя Азия (Таджикистан) [8]. В свою очередь, в селекционном саду ОПХ «Центральное» на базе научного учреждения СКФНЦСВВ произрастает коллекция из более 300 образцов ореха грецкого, большинство из которых отобрано из местных форм в ходе экспедиций по региону. Часть образцов являются ссеянцами от свободного опыления среднеазиатских (Кыргызстан) орехов, интродуцированных на Кубань (Краснодарский край) [12].

Генетическая структура коллекций ореха грецкого на Юге России. Основу коллекций генетических ресурсов вида *J. regia* L. в Крыму и на Кубани составляют образцы, отобранные из местных ссеменных популя-

ций на основе оценки по селекционно-ценным признакам. Таким образом, генетическое разнообразие и родство коллекций во многом связано с локальными генофондами, произрастающими на территориях Крыма и Кубани. А знание о положении местных популяций в мировом генофонде позволяет увеличить эффективность селекционных программ и подбор форм из других регионов для отдаленного скрещивания. В настоящее время благодаря ряду исследований, проведенных с применением SSR-маркеров, сформированы общие представления о структуре мирового генофонда ореха грецкого. Так, полномасштабные исследования ореха грецкого, произрастающего на территории Евразии, опубликованные в 2017 году, установили наличие 4 основных групп популяций [13]. Первая группа произрастает на обширных пространствах от современной Турции до гор Тибета, вторая группа популяций выявлена в Китае и частично Средней Азии (Узбекистан), третья группа была обнаружена лишь в предгорьях Кыргызстана, к четвертой группе отнесены европейские популяции вида. Территориально кубанский и крымский генофонды ореха грецкого близки первой (переднеазиатской) и четвертой (европейской) группам. Это соответствует расположению двух регионов Юга России, Крыма и Кубани, на стыке Европы и Передней Азии.

Для подтверждения предположений о происхождении генетических коллекций ореха грецкого НБС ННЦ и СКФНЦСВВ и определения их родства с сортами из других регионов, нами было выполнено исследование с использованием SSR-маркеров [14]. Помимо крымских и кубанских сортов и форм в работе были задействованы сорта из США и Франции, имеющие западноевропейское происхождение, сорта молдавской селекции и формы из коллекции Главного Ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (ГБС РАН), предположительно отобранные с территории Восточной Европы. При общем анализе указанных изучаемой выборки образцов установили достоверное наличие семи групп. Три группы соответствовали сортам западноевропейского происхождения, молдавским сортам и формам из коллекции ГБС РАН. Одна группа была специфична для со-

ртов из Крыма и три группы характерны для форм и сортов из коллекции СКФНЦСВВ. В обеих коллекциях встречались образцы, отнесенные к группам иного происхождения, что свидетельствует о влиянии интродукции на формирование коллекций. У большинства образцов из двух исследованных коллекций отсутствуют сведения о их родительских формах, в связи с чем вклад интродукции в их происхождение был определен лишь с использованием молекулярно-генетических данных. Достоверно известно наличие в коллекции СКФНЦСВВ сортов, имеющих в своем происхождении среднеазиатские формы, отобранные в Кыргызстане. Метод генетического анализа подтвердил специфическое азиатское происхождение данных сортов, объединив их в общую группу. Две остальные группы были характерны для кубанских сортов из местных отборов, что служит доказательством их происхождения из локальной популяции. При оценке генетических дистанций между выявленными автохтонными образцами из коллекций Крыма и Кубани было установлено, что крымские сорта генетически близки европейскому генофонду, представленному в работе сортами из Франции, Молдовы, США и формами из коллекции ГБС РАН, а сорта из коллекции СКФНЦСВВ, наоборот, в генетически дистанцированы от сортов, представляющих европейскую группу. В связи с этим возникло предположение об азиатском или кавказском происхождении кубанского генофонда ореха грецкого. В подтверждение этому предположению имеются доказательства существования благоприятных для произрастания ореха грецкого условий в максимум последнего оледенения на территории восточной Анатолии и Закавказья [15], откуда вид мог проникнуть на Юг России. А граница пересечения европейского и азиатского генофондов находится на территории Крымского полуострова, о чем свидетельствуют результаты кластеризации групп местных сортов.

Таким образом, генофонд ореха грецкого, представленный на Юге России двумя крупными коллекциями образцов, имеет сложную генетическую структуру. Он включает образцы разного эколого-географического происхождения и представляющих как азиатскую, так и европейскую генплазмы вида

J. regia. Такая гетерогенность генофонда обуславливает высокий уровень полиморфизма локальных форм и актуализирует их использование в селекционных программах. Для части образцов ореха грецкого из этих коллекций, изначально отобранных в местных популяциях на территории Крыма и Кубани, характерно влияние интродукции из других регионов. Данный факт может быть связан с активным возделыванием культуры грецкого ореха на приусадебных участках и имеющим место использованием при разведении ореха семенного материала из различных регионов.

Изучение реликтовых форм ореха грецкого на территории горного Дагестана. Научный интерес представляет поиск и изучение автохтонного генофонда ореха грецкого на Северном Кавказе, на который не оказало значительное влияние интродукция. Для горной части Дагестана характерно наличие изолированных друг от друга горными массивами поселений и отсутствие развитой культуры возделывания ореха грецкого. Указанные особенности данного региона гипотетически могли способствовать сохранению реликтовых автохтонных форм ореха грецкого. Нами был выполнен отбор образцов ореха грецкого из различных локаций Горного Дагестана для последующего их генетического анализа с использованием SSR-маркеров [16]. Всего в работу было включено три локации на севере горного Дагестана и девять локаций, расположенных на юге горного Дагестана. Дополнительно для выявления генетических взаимосвязей образцов ореха из горного Дагестана с генотипами ореха различного происхождения были отобраны образцы из равнинного Дагестана и 42 сорта из Республики Крым, Краснодарского Края, Республики Молдавия, Кыргызской Республики, Франции и США. Анализ генетической структуры дагестанского генофонда ореха грецкого позволил выявить значительные генетические различия между субпопуляциями горной и равнинной части Дагестана. Это подтверждает влияние не только фактора рельефа местности, но и этнокультурных особенностей на структуру генофонда. Субпопуляции равнинных районов Дагестана имеют промежуточное положение между генофондом горного Дагестана и

культурными сортами более западных относительно Дагестана регионов (Кубань, Крым, Молдова, Франция и США). В свою очередь, установленные факты интродукции среди образцов из горного Дагестана, носили единственный характер. Нами было сделано предположение, что значительная часть генофонда ореха грецкого из горного Дагестана имеет автохтонное происхождение от растений, переживших максимум последнего оледенения в кавказском рефугиуме. Однако, по ряду ценных характеристик качества семян генотипы ореха грецкого из горного Дагестана уступают формам, возделываемым в садовых и приусадебных насаждениях на Юге России, в связи с чем их использование в селекционной практике не представляется актуальным.

Генетическая взаимосвязь между аллельным составом локусов CUJRB012, JRHR209732 и сроков распускания листьев у образцов ореха грецкого. В коллекции ореха грецкого, представленной в научном учреждении СКФНЦСБВ, проводятся работы, направленные на поиск генетических взаимосвязей между полиморфизмом SSR-локусов и признаком сроков распускания листьев [17]. На сортах и формах кубанского происхождения была установлена достоверная взаимосвязь между аллелями 105 п.н. и 90 п.н. (микросателлитный локус CUJRB012), 272 п.н. – по локусу JRHR209732 с реализацией фенотипического признака «срок распускание почек». Так, для образцов с аллельным вариантом 105 п.н. в локусе CUJRB012, чаще были характерны более поздние сроки начала распускания почек. В то же время для гибридных форм, имеющих аллель 90 п.н. по этому маркеру, в среднем наблюдались более ранние сроки начала распускания почек. При анализе взаимосвязи сроков распускания почек у образцов с аллельными вариантами по локусу JRHR209732, выявили, что все выявленных гетерозиготные образцы с аллелем 272 п.н. характеризуются ранними сроками распускания почек. Это дополнительно подтверждает имеющиеся научные данные о сцепленности указанных микросателлитных локусов с QTL, контролирующим этот признак, который был впервые выявлен Kefayati S. et al. (2019) [18]. Полученные в ходе наших исследований данные дают основание сде-

лать вывод о перспективности использования маркеров CUJRBO12 и JRHR209732 для проведения скрининга генофонда при идентификации образцов с более поздними сроками начала вегетации, что имеет ценность при решении селекционных задач.

Оценка жирнокислотного состава плодов образцов ореха грецкого из коллекции СКФНЦСВВ. Важнейшим фактором, определяющим потребительскую ценность сортов ореха грецкого, является жирнокислотный состав ядер. Нами был выполнен анализ жирнокислотного состава ядер наиболее ценных для селекции ортов и форм из коллекции СКФНЦСВВ [19]. Среди жирных кислот в составе семян ореха особое значение имеют полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК), являющиеся незаменимым компонентом рациона человека. В связи с чем актуальным для селекции ореха грецкого является выделение сортов с наибольшим процентным вкладом ПНЖК в общий жирнокислотный состав. Исходя из значений данного признака можно выделить, пять сортов (Дачный, Славянин, Сатурн, Топаз, Пелан), обладающих наибольшей процентной долей полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК).

Немаловажным является показатель содержанием ПНЖК относительно общей массы плода. К сортам с наибольшим содержанием ПНЖК относительно общей массы плода, варьировавшим от 55,14% до 58,85%, можно отнести Сатурн, Пелан, Дачный и Славянин. Выявленные сорта с селекционно-ценными характеристиками распределены между различными генетическими группами в коллекции определенными с использованием SSR-маркеров. В связи с чем, скрещивание сортов ореха из коллекции СКФНЦСВВ с высоким содержанием ПНЖК не будет способствовать генетическому обеднению селекционного материала.

Заключение. Представленные в данной работе результаты исследований служат доказательством перспективности внедрения методов ДНК-генотипирования в селекционную практику. Полученные с помощью применения микросателлитных маркеров сведения о структуре и происхождении локального генофонда культуры позволяют повысить эффективность использования имеющегося в коллекциях генетического материала, способствуя сохранению его разнообразия и более рациональному использованию селекционных ресурсов.

Литература

- 1 Vahdati K., Arab M.M., Sarikhani S., Sadat-Hosseini M., Leslie C.A., Brown P.J., In *Advances in Plant Breeding Strategies: Nut Beverage Crops*, 2019,4, 401–472. https://doi.org/10.1007/978-3-030-23112-5_11
- 2 Dangi G. S., K.Woeste, Aradhya M. K., Koehmstedt A., Simon C., Potter D., Leslie C.A., McGranahan G., *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2005, 130(3), 348–354. <https://doi.org/10.21273/JASHS.130.3.348>
- 3 Topcu H., Ikhsana A.S., Sütyemez M., Güneya N.M., Kafkas S., *Scientia Horticulturae*, 2015, 194, 160–167. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.08.014>
- 4 Ikhsana A. S., Topcu H., Sütyemez M., Kafkas S., *Scientia Horticulturae*, 2016, 213, 1–4. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.10.006>
- 5 Woeste K., Burns R., Rhodes O., Michler C., *J. Hered*, 2002, 93, 58–60. <https://doi.org/10.1093/jhered/93.1.58>
- 6 Bernard A., Barreneche T. Lheureux F., Dirlwanger E., *PLoS ONE*, 2018, 13(11), 0208021. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208021>
- 7 Луговской А. П., Мурзинова Д. Г., *Плодоводство и виноградарство Юга России*, 2010, 6(5), 15–23. [Lugovskoy A.P., Murzinova D.G., *Fruit growing and viticulture of the South of Russia*, 2010, 6(5), 15–23. (in Russian)].
- 8 Хохлов С.Ю., Баскакова В.Л., *Научные записки природного заповедника «Мыс Мартыан»*, 2015, 6, 235–238. [Hohlov S.YU., Baskakova V.L., *Scientific notes of the nature reserve “Cape Martyan”*, 2015, 6, 235–238. (in Russian)].

9 Супрун И.И., Луговский А.П., Балапанов И.М., Плодоводство и виноградарство Юга России, 2016,39 (03), 16. [Suprun I. Lugovskoy A., Balapanov I., Fruit growing and viticulture of the South of Russia, 2016,39 (03),16. (in Russian)].

10 Луговской А. П., Балапанов И.М., Плодоводство и виноградарство Юга России, 2018,51(03),98-110. DOI 10.30679/2219-5335-2018-3-51-98-110. [Lugovskoy A.P., Balapanov I.M., Fruit growing and viticulture of the South of Russia,2018,51(03),98-110. DOI 10.30679/2219-5335-2018-3-51-98-110. (in Russian)].

11 Balapanov I., Suprun I., Stepanov I., Tokmakov S., Lugovskoy A., *Scientia Horticulturae*, 2019, 253, 322-326. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.04.014>.

12. Луговской А. П., Супрун И. И., Балапанов И. М., Подгорная М. Е. Современные сорта и технологии возделывания Грецкого ореха в условиях юга России: методические рекомендации. Краснодар: ФГБНУ СКФНЦСБВ, 2018, 69 с. [Lugovskoy A.P., Suprun I.I., Balapanov I.M., Podgornaya M.E. Modern varieties and technologies of walnut cultivation in the conditions of the south of Russia: guidelines. Krasnodar: FSBSI NCFSCHVV, 2018, 69 p.]

13. Pollegioni P, Woeste K, Chiocchini F, Del Lungo S, Ciolfi M, Olimpieri I, Tortolano V, Clark J., Hemery G.E., Mapelli S., Malvolti M., *PLoS ONE*, 2017, 12(3), e0172541. doi:10.1371/journal.pone.0172541.

14 Suprun, I.I.; Stepanov, I.V.; Vahdati, K.; Tokmakov, S.V.; Balapanov, I.M.; Al-Nakib, E.A.; Khokhlov, S.Y.; Sokolova, V.V., *Sci. Hortic*, 2024, 334, 113275.

15. Aradhya, M.; Velasco, D.; Ibrahimov, Z.; Toktoraliev, B.; Maghradze, D.; Musayev, M.; Bobokashvili, Z.; Preece, J.E., *PLoS ONE*, 2017, 12, e0185974.

16. Suprun, I.; Stepanov, I.; Anatov, D., *Horticulturae*, 2025, 11, 65. <https://doi.org/10.3390/horticulturae11010065>

17. Супрун И.И., Аль-Накиб Е.А., Степанов И.В., Лободина Е.В., Щеглов С.Н., Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 2025;186(1),158-169. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-1-158-169> [Suprun I.I., Al-Nakib E.A., Stepanov I.V., Lobodina E.V., Shcheglov S.N. Proceedings on applied botany, genetics and breeding, 2025, 186(1), 158-169. (In Russ.) <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-1-158-169>].

18. Kefayati S., Ikhsan A.S., Sutyemez M., Paizila A., Topçu H., Bükücü Ş.B. et al., *Tree Genetics and Genomes*, 2019,15(1),13. DOI: 10.1007/s11295-019-1318-9.

19. Супрун И.И., Аль-Накиб Е.А., Степанов И.В., Лободина Е.В., Кожевников Е.А., Садоводство и виноградарство, 2025,(4),5-14. <https://doi.org/10.31676/0235-2591-2025-4-5-14> [Suprun I.I., Al-Nakib E.A., Stepanov I.V., Lobodina E.V., Kozhevnikov E.A., *Horticulture and viticulture*, 2025,(4),5-14. (In Russ.) <https://doi.org/10.31676/0235-2591-2025-4-5-14>].