


Достижения и перспективы молекулярно-генетического маркирования устойчивости к некоторым патогенам у видов рода *Brassica* L.

Ф.А. Беренсен , О.Ю. Антонова, А.М. Артемьева

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия

 e-mail: fberensen@gmail.com

Крестоцветные растения, относящиеся к роду *Brassica* семейства Капустные (Brassicaceae), возделываются как овощные, масличные и кормовые культуры. В Российской Федерации они занимают одно из первых мест по валовому сбору овощей. На урожайность капустных культур негативно влияют различные патогены, в том числе бактериальные, вирусные и грибные инфекции. Такие заболевания, как сосудистый бактериоз (возбудитель *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*), ложная мучнистая роса, или пероноспороз (*Hyaloperonospora parasitica*), вирус мозаики турнепса (Turnip Mosaic Virus – TuMV), хотя и не входят в список карантинных болезней на территории Российской Федерации и Евразийского экономического союза (ЕАЭС), но могут поражать часть посевных площадей и приводить к значительным (вплоть до 100 %) потерям товарной продукции. Создание устойчивых к этим патогенам сортов является важным направлением в селекции культур *Brassica*, дополняющим существующие методы агротехнической и химической защиты. Развитие методов молекулярного маркирования и маркер-вспомогательной селекции (MAS) позволяет намного повысить эффективность отбора устойчивых генотипов. В обзоре рассмотрены актуальные сведения об известных генах и локусах количественных признаков (QTL), ассоциированных с устойчивостью к сосудистому бактериозу, пероноспорозу капусты и вирусу TuMV. Приведены данные о локализации генов устойчивости на молекулярных картах геномов видов рода *Brassica* (*B. rapa*, *B. oleracea*, *B. napus*, *B. carinata*), разработанных с использованием разных типов молекулярных маркеров (RFLP, AFLP, SSR, EST, SNP, InDel, SLAF и др.). Систематизирована информация о молекулярных маркерах, тесно сцепленных с локусами устойчивости, часть из которых конвертирована в SCAR-, STS- и dCAPS-маркеры для молекулярного скрининга, пригодные для непосредственного применения в практической селекции. Использование приведенных данных для оценки образцов культур рода *Brassica* может помочь исследователям в поиске источников и доноров генетической устойчивости к рассматриваемым заболеваниям выращиваемых капустных культур.


Ключевые слова: *Brassica*; resistance; *Xanthomonas campestris*; *Hyaloperonospora parasitica*; TuMV; MAS; QTL.

Для цитирования: Беренсен Ф.А., Антонова О.Ю., Артемьева А.М. Достижения и перспективы молекулярно-генетического маркирования устойчивости к некоторым патогенам у видов рода *Brassica* L. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;23(6):656-666. DOI 10.18699/VJ19.538

Molecular-genetic marking of *Brassica* L. species for resistance against various pathogens: achievements and prospects

F.A. Berensen , O.Yu. Antonova, A.M. Artemyeva

Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia

 e-mail: fberensen@gmail.com

Cruciferous plants belonging to the genus *Brassica* of the Cabbage family (Brassicaceae) are cultivated as vegetables, oilseeds and forage crops, they occupy one of the first places in Russia in the gross yield of vegetables. The yield of cabbage cultures is adversely affected by various pathogens, including bacterial, viral and fungal infections. The diseases such as black rot of cabbage (caused by the bacterium *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*), downy mildew (caused by *Hyaloperonospora parasitica*), Turnip Mosaic Virus (TuMV) are not included in the list of quarantine diseases in the territory of the Russian Federation and Eurasian Economic Union (EAEU), but they can affect a part of the sown area and lead to significant (up to 100 %) crop losses. The creation of varieties resistant to these pathogens is an important direction in breeding Brassica crops in addition to existing methods of agrotechnical and chemical protection. The development of molecular marker techniques and marker-assisted selection (MAS) methods makes it possible to significantly increase the efficiency of breeding resistant cabbage varieties. The review contains information on the currently known genes and quantitative trait loci (QTLs) associated with

resistance to black rot, downy mildew, TuMV. Molecular mapping data for resistance genes of *Brassica* species are shown. The molecular markers (RFLP, AFLP, SSR, EST, SNP, InDel, SLAF and others) closely linked to the resistance loci and SCAR-, STS- and dCAPS-markers derived from them for molecular screening are listed. The use of the markers reviewed to assess the *Brassica* accessions and lines can help the researchers in finding sources and donors of pathogen resistance of cabbage crops.

Key words: *Brassica*; resistance; *Xanthomonas campestris*; *Hyaloperonospora parasitica*; TuMV; MAS; QTL.

For citation: Berensen F.A., Antonova O.Yu., Artemyeva A.M. Molecular-genetic marking of *Brassica* L. species for resistance against various pathogens: achievements and prospects. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(6):656-666. DOI 10.18699/VJ19.538 (in Russian)

Введение

Для удовлетворения постоянно растущей потребности человечества в производстве пищевой, кормовой и технической продукции растениеводства необходим значительный рост урожайности сельскохозяйственных культур и расширение посевных площадей. Одним из основных путей увеличения урожайности является поиск методов сведения к минимуму потерь от заболеваний, вызываемых различными патогенами. Биологические и химические (фунгицидные и бактерицидные) методы защиты растений требуют затрат для борьбы с заболеваниями, часто показывают нестабильные практические результаты и со временем вызывают толерантность у растений. Кроме того, химические средства борьбы наносят большой ущерб окружающей среде. Наиболее действенное и экономически оправданное средство борьбы с болезнетворными организмами – использование генетически устойчивых сортов, или же генотипов, обладающих морфологическими и физиологическими особенностями, препятствующими заражению.

Растения имеют эффективные механизмы, позволяющие избежать инфекций или создавать реакционные ответы, которые делают их устойчивыми при атаке патогеном. Препятствовать заражению могут анатомо-морфологические особенности (габитус, опушенность листьев, восковой налет, расположение и строение устьиц, строение внутренних тканей), биохимические факторы (например, фитонциды, фенольные соединения, глюкозинолаты), а также некоторые специфические белки (PR-белки, растительные дефензины, тионины и т. д.) (Дьякова, 2017). Однако наиболее эффективную защиту обеспечивает наличие генетической устойчивости к патогенам. Согласно распространенной гипотезе Флора «ген-на-ген» (Flog, 1971), устойчивость возникает, когда растения, несущие гены устойчивости (*R*-гены), распознают специфический патоген, несущий совпадающие гены авирулентности (*Avr*-гены) (McDowell, Simon, 2006).

К роду капуста (*Brassica* L.) относятся 37 видов, в том числе 6 культурных, экономически высокозначимых видов, образующих классический «треугольник U» (Nagaharu, 1935), включающий 3 диплоидных вида – репу *B. rapa* L. (AA, $n = 10$), горчицу черную *B. nigra* L. (BB, $n = 8$) и капусту огородную *B. oleracea* L. (CC, $n = 9$), а также 3 амфидиплоидных – горчицу сарептскую *B. juncea* Czern. (AABB, $n = 18$), абиссинскую капусту (горчицу) *B. carinata* A. Braun (BBCC, $n = 17$) и рапс (брюкву) *B. napus* L. (AACC, $n = 19$). Разнообразные формы этих видов возделывают как овощи, кормовые, масличные и декоративные культуры. Отмечается, что «в ходе

эволюции диплоидные виды *Brassica* развивались независимо, поэтому в их геномах происходили различные качественные и количественные изменения, приводящие к накоплению и сочетанию предпочтительных аллелей генов, обеспечивающих выживание в ходе естественного отбора и формирование хозяйственно ценных признаков в ходе искусственного отбора» (Фадина, 2014, с. 24). Широкое генетическое разнообразие внутри и между различными культурами видов рода *Brassica* и других родов в семействе Brassicaceae обеспечивает богатый ресурс генов устойчивости против основных патогенов (Walsh, Jenner, 2002; Neik et al., 2017).

К основным болезням, наносящим массовый ущерб посевам капустных культур в Российской Федерации, относятся: 1) бактериальные заболевания – сосудистый бактериоз (возбудители *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*, *X. campestris* pv. *raphani* и *X. arboricola*) и слизистый бактериоз (возбудитель *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* (Jones) Bergey); 2) грибные болезни – кила капустных (возбудитель *Plasmidiophora brassicae* Woron.), альтернариоз (возбудители *Alternaria brassicae*, *A. brassicicola* и другие виды *Alternaria*), пероноспороз или ложная мучнистая роса (возбудитель *Hyaloperonospora parasitica*), мучнистая роса (возбудитель *Erysiphe cruciferarum*), черная ножка (возбудители *Leptosphaeria maculans*, *L. biglobosa*); 3) вирусные заболевания – вирус мозаики турнепса (Turnip mosaic virus, TuMV), вирус мозаики цветной капусты (Cauliflower mosaic virus, CaMV), вирус желтой мозаики турнепса (Turnip yellows virus, TuYV). Отметим, что ни одно из перечисленных заболеваний не входит в «Единый перечень карантинных объектов Евразийского экономического союза» от февраля 2018 г., но поражения ими могут достигать 100 % посевных площадей.

В этом обзоре мы рассматриваем три важных патогена капустных, деструктивно влияющих на возделываемые культуры *Brassica* в России: сосудистый бактериоз, ложную мучнистую росу и вирус мозаики турнепса. Нами выбраны самые вредоносные заболевания из числа бактериальных, грибных и вирусных инфекций, для которых методы биохимической борьбы не дают стабильных положительных результатов, но при этом разработаны системы молекулярного маркирования генов устойчивости.

Сосудистый бактериоз (черная гниль, black rot)

Заболевание капустных культур, вызываемое чаще всего грамотрицательной бактерией *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (Pam). Dowson (далее в тексте *Xcc*). На капусте могут встречаться и другие виды и патогены

Xanthomonas (Игнатов, 2014), различаемые главным образом по симптомам поражения и набору поражаемых растений-хозяев. Сосудистый бактериоз – одно из самых вредоносных заболеваний для капустных культур в мире. В открытом и защищенном грунте поражаются все культурные разновидности капусты, репа, редис, рапс, брюква и многочисленные крестоцветные сорняки. У вида *B. rapa* болезнь наиболее опасна для корнеплодных реп и листовых форм, включая пекинскую капусту *B. rapa* ssp. *pekinensis* (Artemyeva et al., 2018).

Патоген распространяется семенами и в последние годы вызывает эпифитотии во всех основных зонах выращивания капустных культур, приводя к потере от 10 до 100 % товарной продукции (Игнатов, 2014). Для защиты против сосудистого бактериоза рекомендован ряд химических средств (Лазарев и др., 2017), которые, однако, не всегда дают ожидаемый результат.

Вначале было выделено пять рас патогена, в дальнейшем их число увеличилось до одиннадцати (Cruz et al., 2017). Наиболее вредоносными считаются расы *Xcc* 1 и 4. В РФ до 2012 г. были преимущественно распространены расы 1, 3 и 4, но позднее для белокачанной капусты и рапса возросло значение рас 5 и 6 (Лазарев и др., 2017). Предполагают, что резистентность к разным расам *Xcc* контролируется разными *R*-генами и QTL. Источники устойчивости к основным поражающим расам *Xcc* (1 и 4) связаны с геномами А и В (*B. rapa* и *B. nigra*) и редко встречаются в геноме С (*B. oleracea*) (Taylor et al., 2002; Vicente, Holub, 2013). В то же время формы устойчивые к менее патогенным расам 2, 3 и 6, встречаются достаточно часто (Soengas et al., 2007).

***B. oleracea* (геном С).** Источники генетической устойчивости к наиболее патогенным расам 1 и 4 *Xcc* у *B. oleracea* немногочисленны. Тем не менее исследования по идентификации и картированию *R*-генов и QTL для капусты огородной проводятся достаточно активно. Молекулярные карты генома этой культуры разработаны независимо несколькими группами исследователей (Kaur et al., 2009; Kifuji et al., 2013; Tonu et al., 2013; Lee et al., 2015; Saha et al., 2016; Iglesias-Bernabe et al., 2019) с использованием разных типов маркеров (RAPD, SSR, ISSR, dCAPS, SNP). Гены и QTL устойчивости к расам 1 и 4 были выявлены на разных хромосомах/группах сцепления (табл. 1). Например, в работе (Lee et al., 2015) на восьми хромосомах из девяти у *B. oleracea* картировано в общей сложности 14 QTL, ассоциированных с устойчивостью к *Xcc*, четыре из них относились к основным локусам, влияющим на устойчивость растений. Таким образом, контроль данного признака у *B. oleracea* носит полигенный характер. Для ряда генов и QTL устойчивости выявлены тесно сцепленные с ними и ассоциированные с резистентностью молекулярные маркеры (см. табл. 1). В работе (Afrin et al., 2018a) некоторые из этих маркеров (9 SSR и 1 InDel) были апробированы на 27 инбредных линиях капусты, устойчивых к разным расам патогена. По результатам сопоставления молекулярного скрининга и фитопатологических тестов отобраны пять маркеров, позволяющих отличать устойчивые формы от поражаемых. Характерно, что эти маркеры также были распределены по разным хромосомам: BnGMS301 и BoESSR726 локали-

зованы на C01, BoESSR291 – на C03, OI10G06 – на C06, VoGMS0971 – на C08 (Afrin et al., 2018a).

Для идентификации генов устойчивости к *Xcc* используют также поиск в геноме *B. oleracea* последовательностей, содержащих характерные домены (LRR, NBS, TIR и др.). Так, K.S. Afrin с коллегами (Afrin et al., 2018b) провели поиск NBS-содержащих последовательностей в базе данных Gene Expression Omnibus (GEO) и изучили их экспрессию у устойчивых к *Xcc* и у восприимчивых линий в разных тканях растений (листья, корни, ксилема, стебель). В результате были отобраны семь локусов, экспрессия которых была ассоциирована с устойчивостью, для линии SCNU-C-4118 и еще два локуса – для линии SCNU-C-3273. Сравнение последовательностей данных локусов у устойчивых и поражаемых форм выявило несколько инделов и SNP-вариантов, которые могут быть использованы при разработке маркеров для молекулярного скрининга (Afrin et al., 2018b).

***B. rapa* (геном А).** При исследовании устойчивости *B. rapa* к расе 4 у линии G011 методом RAPD-анализа был выделен маркер WE22₉₈₀, ассоциированный с устойчивостью к *Xcc*. Маркер присутствовал у 100 % устойчивых дигаплоидных линий и генотипов F₂, однако был выявлен также у 18 % восприимчивых дигаплоидов. Отмечается, что ген устойчивости к *Xcc* (раса 4) у *B. rapa* находится на расстоянии примерно 3 сМ от QTL устойчивости к киле (Ignatov et al., 2000).

В работе (Soengas et al., 2007) расщепляющаяся популяция гибридов F₂, полученных от скрещивания устойчивой к *Xcc* линии B162 и восприимчивой Ro-18, была изучена методами AFLP- и SSR-анализа. В результате разработана молекулярная карта генома *B. rapa*, включающая десять групп сцепления с общим покрытием 664 сМ. На хромосоме A06 идентифицирован кластер, содержащий два основных QTL, связанных с устойчивостью к расам 1 и 4, а в группах сцепления A02 и A09 обнаружены дополнительные QTL, контролирующие устойчивость к расе 4.

Микросателлитный анализ двух картирующих популяций линий удвоенных гаплоидов *B. rapa* (DH30 и DH38) позволил создать карту, насыщенную SSR-маркерами (Артемьева и др., 2016), и выделить несколько маркеров, ассоциированных с устойчивостью к *Xcc* (см. табл. 1). В дальнейшем у линии DH30 локусы, связанные с устойчивостью к различным расам, были картированы в группах сцепления A01, A03 и A07, а у линии DH38 – в группах A03, A06 и A08 (Artemyeva et al., 2018).

***B. carinata* (геном ВС).** С использованием картирующих популяций гибридов F₂, полученных от устойчивой линии NPC-9 и восприимчивой линии NPC-17, выполнен сегрегационный bulk-анализ с 41 полиморфным маркером (ILP и SSR) (Sharma et al., 2016). Только три из них (ILP-At1g70610, ILP-At1g71865, SSR-Na14-G02) были способны генерировать полиморфные фрагменты между устойчивыми и поражаемыми линиями. Лocus устойчивости *Xcalbc* картирован на расстоянии 30.1 сМ от микросателлитного маркера Na14-G02, который ранее был выявлен на хромосоме B07. На основании этого авторы сделали вывод, что locus *Xcalbc* также располагается на хромосоме B07.

Таблица 1. Характеристика молекулярных маркеров генов и QTL, ассоциированных с устойчивостью к сосудистому бактериозу у видов рода *Brassica*

QTL/ген устойчивости	Хромосома/группа сцепления	Маркер	Тип маркера	Лит. источник
<i>B. oleracea</i> L.				
<i>Xcc Resistant gene</i>	–	C-111000	RAPD	Kaur et al., 2009
QTL-1	C02	BoCL5989 s BoCL5545 s	dot-blot-SNP	Kifuji et al., 2013
<i>XccBo (Reiho)1</i>	C05	BoGMS1330	SSR	Tonu et al., 2013
	C02	BoCL6200s	SNP	
	C02	BoCL5584		
	C05	BoCL5860		
	C05	BoCL1135		
<i>XccBo (Reiho)2</i>	C08	BoGMS0971	SSR	
	C08	OL12D05		
<i>XccBo (GC)1</i>	C09	CB10459	SSR	
	C05	pW114	CAPS	
	C05	pW164		
	C09	pX117		
	C09	pW143		
<i>Xca1bo</i>	III	RAPD04	RAPD	Saha et al., 2016
		ISSR11	ISSR	
<i>BRQTL-C1_1</i>	C01	BnGMS301	dCAPS	Lee et al., 2015
<i>BRQTL-C1_2</i>	C01	BoESSR089	SSR	
<i>BRQTL-C3</i>	C03	B041F06-2	SSR	
<i>RQTL-C6</i>	C06	Ol10-G06	SSR	
–	C03	BoESSR291	SSR	Afrin et al., 2018a
–	C01	BoESSR726	SSR	
–	C01	BnGMS301	SSR	
–	C08	BoGMS0971	SSR	
–	C06	Ol10G06	SSR	
<i>B. rapa</i> L.				
<i>R4</i>	–	WE22 WE49	RAPD	Ignatov et al., 2000
<i>XccR1d-1, XccR1i-1</i>	A06	E11M50_280b E12M48_171r	AFLP	Soengas et al., 2007
<i>XccR4d-1, XccR4i-1</i>		E12M61_215b E12M61_215b		
<i>XccR4i-2</i>	A02	E11M59_178r	AFLP	
<i>XccR4i-3</i>	A09	E12M48_1330b	AFLP	
QTL	A03	BRMS-043	SSR	Артемьева и др., 2016; Artemyeva et al., 2018
	A03	BRMS-050		
	A09	BRMS-051		
	A06	SSR-089		
	A03	Na12E02		
<i>B. carinata</i> L.				
<i>Xca1bc</i>	B07	At1g70610 At1g71865 Na14-G02	ILP SSR	Sharma et al., 2016

Таким образом, на культуре *B. oleracea* разработано большое количество маркеров генов устойчивости к судистому бактериозу, что позволяет проводить скрининг коллекций для поиска новых доноров. Для видов *B. rapa* и *B. carinata* объем информации о картированных генах и QTL резистентности на данный момент ограничен. Необходимы дальнейшие исследования в этой области.

Ложная мучнистая роса (пероноспороз, downy mildew)

Деструктивное заболевание, вызываемое оомицетом *Peronospora brassicae* Gaum., относящимся к семейству Peronosporaceae. Первоначально на основании морфологического описания и перекрестных инокуляционных тестов у крестоцветных были дифференцированы 52 вида рода *Peronospora*, однако по результатам более поздних исследований все возбудители ложной мучнистой росы у культур *Brassica* были сгруппированы в единый агрегатный вид *Peronospora parasitica* (Pers. ex Fr.) Fr. Современная классификация подразумевает, что название *P. parasitica* в будущем должно быть расклассифицировано и введено в род *Hyaloperonospora*. Таксономически правильное название возбудителя заболевания у *Brassica* – *Hyaloperonospora brassicae* (Goker et al., 2009). При благоприятных условиях *H. brassicae* может заразить до 50–60 % семян капусты, снизив урожай на 16–20 % (Saharan et al., 2017).

В настоящее время в работах разных групп исследователей идентифицировано 5 генов и 4 QTL устойчивости капустных культур к *H. brassicae*, которые будут рассмотрены ниже.

***B. oleracea* (геном С).** Показано, что устойчивость к пероноспорозу у цветной капусты контролируется доминантным аллелем одного гена, названного *Ppa3* (Mahajan et al., 1995). Позднее было проведено картирование гена *Ppa3* с использованием расщепляющейся популяции беккроссов, полученных от устойчивой линии BR-2. Ген локализован между фланкирующими RAPD-маркерами OPC14₁₁₈₉ и OPE14₁₈₈₁, недалеко (26.4 сМ) от маркера ISSR-23₁₁₀₃ (Singh et al., 2012).

Другой группой исследователей при изучении расщепляющейся популяции удвоенных гаплоидов и гибридов F₂, полученных от линии USVL089 *B. oleracea* (Italica Group), выявлен еще один доминантный локус устойчивости к пероноспорозу (Farnham et al., 2002). На этой же популяции проведен RAPD-анализ и определены два маркера (UBC359₆₂₀ и OPM16₇₅₀), сцепленных с локусом устойчивости (Giovannelli et al., 2002). Для большей стабильности результатов последовательности RAPD были конвертированы в SCAR-маркеры (табл. 2).

Еще одна группа ученых идентифицировала в устойчивом образце брокколи OL87125 ген *Pp523* с доминантным характером наследования (Farinho et al., 2007). Ген был картирован у популяции гибридов F₂ с использованием AFLP-, RAPD-, ISSR- и SSR-маркеров в группе сцепления LG 3. Методом bulk-анализа (по 19 устойчивых и 17 восприимчивых генотипов в образце) были отобраны фланкирующие ген *Pp523* маркеры OPK17₉₈₀, OPJ19₅₅₀, OPR15₉₂₀ и AT.CTA_133/134. Маркеры OPJ.19₅₅₀ и

OPR.15₉₂₀ секвенированы и трансформированы в SCAR- и CAPS-маркеры (см. табл. 2).

На основании маркеров OPJ19₅₅₀ и OPR15₉₂₀, сцепленных с *Pp523*, были разработаны зонды (BoT01 и BoCig) для скрининга геномных библиотек *B. oleracea* и выделены участки, содержащие комплементарные зондам последовательности. Показано, что фрагменты ДНК в отобранных ВАС-клонах расположены в трех разных частях генома *B. oleracea*: 83 клон картированы на хромосоме C08 рядом с *Pp523*, 33 клон – также на хромосоме C08, на расстоянии 60 сМ от гена устойчивости, и еще 63 клон – на хромосоме C05 (Carlier et al., 2011). Наличие подобной трипликации поддерживает гипотезу о существовании гексаплоидного предка *Brassica* 14–24 млн лет назад, в период его отделения от *Arabidopsis*, и о формировании генома *B. oleracea* путем перестроек и транслокаций (Carlier et al., 2011).

Позднее авторы дополнили полученную карту, добавив 44 SSR-маркера с известной локализацией на хромосомах генома С капусты. Это позволило соотнести установленные ранее девять групп сцепления с девятью хромосомами генома *B. oleracea*. В результате ген *Pp523* был локализован на хромосоме C08 и соотнесен с двумя SSR-маркерами – CB10139 и CB10028 (Carlier et al., 2012).

***B. rapa* (геном А).** В работе (Yu et al., 2009) был выделен и картирован основной локус (QTL) устойчивости к пероноспорозу у пекинской капусты *B. rapa* ssp. *pekinensis* на стадии проростков, получивший название *BraDM*. С использованием молекулярной карты, разработанной F.L. Zhang с коллегами (Zhang et al., 2008) и дополненной в обсуждаемой работе новыми SSR-, SCAR-, STS-, SRAP- и изоферментными маркерами, авторы локализовали QTL *BraDM* на хромосоме A08 генома *B. rapa*. Показано, что *BraDM* расположен на участке размером 2.9 сМ, который фланкирован изоферментным и RAPD-маркерами, PGM (фосфоглюкомутаза) и K14-1030 соответственно. С *BraDM* был ассоциирован также SSR-маркер O112-G04, располагающийся на расстоянии 4.36 сМ (Yu et al., 2009).

Позднее K14-1030 секвенировали и преобразовали в SCAR-маркер – SCK14-825 (Yu et al., 2011). Помимо этого, используя K14-1030 в качестве зонда, из библиотеки был отобран ВАС-клон KBrB058M10 (Li et al., 2011), с которым ассоциирован QTL устойчивости. На основе полученной информации разработаны маркеры для MAS: Indel маркер Brb062-Indel₂₃₀, CAPS-маркеры Brb094-DraI₇₈₇, Brb094-AatII₆₆₆ и Brb043-BglII₇₁₅ и SNP-маркер Brh019-SNP₁₃₇. Все маркеры, за исключением Brh019-SNP₁₃₇, имели достаточно высокую корреляцию с устойчивостью (69.7–74.2 %) (Li et al., 2011).

Кроме того, были разработаны дополнительные SSR-маркеры kbrb058m10-1 и kbrb006c05-2, фланкирующие целевой ген устойчивости. Интервальное картирование показало, что SCK14-825, kbrb058m10-1 и kbrb006c05-2 имели высокие значения LOD: 23.2, 19.5 и 15.5 (Yu et al., 2011).

Далее на той же популяции, которая использовалась для картирования основного QTL *BraDM*, были выявлены шесть дополнительных QTL, влияющих на устойчивость к пероноспорозу: четыре мажорных (sBrDM8, uBrDM8,

Таблица 2. Характеристика молекулярных маркеров генов и QTL, ассоциированных с устойчивостью к ложной мучнистой росе у видов рода *Brassica*

QTL/ген устойчивости	Хромосома/группа сцепления	Маркер	Тип маркера	Лит. источник
<i>B. oleracea</i> L.				
QTL	–	UBC359620 OPM16750	SCAR	Giovannelli et al., 2002
<i>Pp523</i>	C08	OPK17980 OPR15920 OPJ19550 AT.CTA_133/134	RAPD	Farinhó et al., 2004
<i>Pp523</i>	C08	SCJ19443 SCR15920 SCAFB1216	SCAR	Farinhó et al., 2007
<i>Pp523</i>	C08	CB10139 CB10028	SSR	Carlier et al., 2012
<i>Ppa3</i>	–	OPC141189 OPE141881 ISSR-231103	RAPD ISSR	Singh et al., 2012
<i>B. rapa</i> L.				
<i>BraDM</i>	A08	K14-1030 O112-G04	RAPD SSR	Yu et al., 2009
<i>BraDM</i>	A08	SCK14-825 kbrb006c05-2 kbrb058m10-1	SCAR SSR	Yu et al., 2011
<i>BrDW</i>	A08	Brb062-Indel230 Brb094-Dral787 Brb094-Aatl1666 Brb043-Bg111715 Brh019-SNP137	Indel CAPS SNP	Li et al., 2011
<i>BrRHP1</i>	A01	OPA08650 BrPEK15B	RAPD SCAR	Kim et al., 2011
<i>sBrDM</i>	A08	A08-028 A08-018	SNP	Yu et al., 2016
QTL	A01	A0124655323	SLAF	Zhi et al., 2016

rBrDM8 и hBrDM8) и два минорных (rBrDM6 и hBrDM4) (Yu et al., 2016). Лocus sBrDM8 определял устойчивость у проростков, он был картирован на хромосоме A08 и идентичен *BraDM*. Лocusы uBrDM8, rBrDM8 и hBrDM8 определяли устойчивость на стадиях молодого растения, розетки и образования кочана и тоже были картированы на хромосоме A08 в районе *BraDM*. Авторы сделали вывод, что все эти лocusы в совокупности могут представлять собой новый доминантный ген *BraDM8*.

Доминантный ген устойчивости к пероноспорозу – *BrRHP1* был идентифицирован в работе (Kim et al., 2011) также у пекинской капусты (*B. rapa* ssp. *pekinensis*). При проведении bulk-анализа картирующих популяций ген был локализован в группе сцепления A01 поблизости от

RAPD-маркера OPA08₆₅₀. После секвенирования фрагмента ДНК 650 п. н., генерируемого праймером OPA08, были разработаны SCAR-маркеры BrPERK15A и BrPERK15B, последний из которых выявлял полиморфизм между устойчивой и восприимчивой родительскими линиями. Кроме того, для идентификации гена *BrRHP1* разработаны 6 SSR-маркеров (Kim et al., 2011).

Еще один лocus устойчивости к пероноспорозу обнаружен на хромосоме A01 методом GWAS-анализа. Были изучены 202 инбредные линии с использованием 960 полиморфных SLAF-маркеров. Новый лocus, получивший название SLAFMarker A0124655323, был достоверно связан с устойчивостью. При сравнении последовательностей лocusа SLAFMarker A0124655323 у устойчивых

и поражаемых линий были выявлены SNP-варианты, для идентификации которых разработаны KASP-маркеры. Их ассоциация с устойчивостью превышала 80 % (Zhi et al., 2016). Таким образом, основные гены, контролирующие устойчивость к пероноспорозу, сосредоточены у *B. rapa* и *B. oleracea* на 8-й группе сцепления, а у *B. rapa* – дополнительно на группе 1. Для всех выявленных генов разработаны эффективные молекулярные маркеры (SCAR и CAPS) для скрининга. Для *B. carinata*, насколько нам известно, картированные гены устойчивости к пероноспорозу на данный момент не найдены.

Вирус мозаики турнепса (Turnip mosaic virus, TuMV)

Впервые вирус мозаики турнепса (TuMV) был описан в 1921 г. в США на растениях *B. rapa* и в 1935 г. в Великобритании у *B. oleracea* (Walsh, Jenner, 2002). В настоящее время заражение TuMV регистрируется во всех регионах земного шара. Вирус способен поражать все крестоцветные, он распространяется полифаговой тлей, а также семенами и через зараженный растительный материал. В полевых условиях по частоте поражения овощных культур TuMV занимает второе место после вируса огуречной мозаики (Gibbs et al., 2015).

TuMV – представитель рода *Potyvirus*, в который входят более ста видов. Возник свыше 1000 лет назад из линии потивирусов, заражающих однодольные. Вирионы потивируса содержат единственную копию генома – одноцепочечную молекулу РНК размером около 10000 нуклеотидов (Gibbs et al., 2015). Выявлено значительное разнообразие патотипов вируса, из них наиболее распространены патотипы 1, 3 и 4 (Jenner et al., 2002).

Устойчивость к вирусам по типу сверхчувствительности у капустных культур в основном характеризуется моногенным доминантным наследованием (Fraser, 1992). Экстремальная и другие типы устойчивости контролируются как доминантными, так и рецессивными генами, причем доля последних необычайно велика (до 40 %) (Walsh, Jenner, 2002). У китайской капусты описана устойчивость, которая контролируется совместным действием рецессивного и доминантного гена (Rusholme et al., 2007). Ниже приводится информация об обнаруженных (описанных) локусах и генах устойчивости и связанных с ними маркерах для разных видов *Brassica*.

***B. oleracea* (геном С).** Скрининг культивируемых типов *B. oleracea* не смог выявить каких-либо источников резистентности (Walsh, Jenner, 2002).

***B. napus* (геном АС).** Первым у *Brassica* был картирован доминантный ген *TuRB01*, который придает экстремальную устойчивость к некоторым изолятам патотипа 1 TuMV (Walsh et al., 1999). Работа проводилась на картирующей популяции дигаплоидных линий ДН при помощи RFLP-маркеров, ген *TuRB01* был локализован на хромосоме N6 генома А вблизи кластера рО120b. Расположение *TuRB01* в группе сцепления 6 генома А *B. napus* указывает на то, что источником данного гена, вероятно, является *B. rapa*. Второй локус, *TuRB02*, который, по-видимому, количественно контролирует уровень восприимчивости к СНN1-изоляту, идентифицирован в группе сцепления N14 генома С (Walsh et al., 1999).

Позднее на той же хромосоме N6 генома А с использованием AFLP- и SSR-маркеров был картирован ген *TuRB03*, доминантный аллель которого обеспечивает устойчивость к изоляту CDN1 (патотип 4) и некоторым изолятам патотипа 3 (Hughes et al., 2003). В качестве маркеров *TuRB03* были предложены один AFLP- и два SSR-маркера, тесно сцепленных с данным геном (табл. 3).

Другие одиночные доминантные гены – *TuRB04* и *TuRB05* – были найдены у дифференцирующей линии рапса № 165 (Jenner et al., 2002). Ген *TuRB04* контролирует экстремальную устойчивость к некоторым изолятам TuMV, а *TuRB05* отвечает за некротическую гиперчувствительность (HR), что ограничивает системное распространение вируса. Взаимодействие генов *TuRB04* и *TuRB05* обеспечивает экстремальную устойчивость (возможно, иммунитет) растений *B. napus* к изолятам TuMV патотипов 1 и 3.

***B. rapa* (геном А).** При анализе расщепляющейся популяции беккроссов B1S1 – потомков устойчивой линии RLR22, с использованием RFLP- и SSR-маркеров идентифицированы и картированы два гена, которые совместно контролировали устойчивость к патотипам 4 (изолят CDN1) и 3 (изолят CZE1). Ген *retr01*, характеризующийся рецессивным проявлением, находится на хромосоме A04 и сцеплен с маркером рN202e1. Второй, доминантный, ген *ConTR01* был картирован на хромосоме A08 между маркерами рO85e1 и рO85e2. Ген *retr01* является первым зарегистрированным примером гена рецессивной устойчивости, картированного у *Brassica* (Rusholme et al., 2007).

В работе китайских исследователей (Zhang et al., 2008) выявлены еще два QTL – *Tu1* и *Tu2*, ассоциированных с устойчивостью к TuMV на стадии проростков. Локус *Tu1* картирован между RAPD-маркером A04-850 и AFLP-маркером CA_TG270 в группе сцепления LG5, а локус *Tu2* – в группе LG10. Два других QTL, связанных с устойчивостью к TuMV на взрослой стадии в полевых условиях, были локализованы в группах LG3 и LG4 соответственно. Фланкирующие маркеры для этих локусов приведены в табл. 3.

Для капусты пак-чой (*B. rapa* ssp. *chinensis*) картирование генов устойчивости к TuMV проведено в работах (Xinhua et al., 2009, 2011). На основе анализа 180 генотипов популяции F₂, полученной от устойчивой линии Q048, выполнен bulk-анализ устойчивых и поражаемых беккроссов (по 10 генотипов в каждой bulk-пробе) с использованием AFLP-маркеров (36 полиморфных пар праймеров, предварительно отобранных из 240). Показан моногенный контроль устойчивости, доминантный ген *TuRBCH01* картирован в группе сцепления R6 между маркерами EaccMett3 (7.8 сМ) и EatcMcac1 (20.3 сМ) (Xinhua et al., 2009). В дальнейшем карта была насыщена AFLP- и SSR-маркерами, общее покрытие составило 1123 сМ, средний интервал между маркерами – 5.43 сМ. Ген *TuRBCH01* был ассоциирован с группой сцепления R06 между AFLP-маркерами E36M62-3 и E44M48-1 (Xinhua et al., 2011).

Рецессивный ген устойчивости *retr02* выявлен в популяции F₂, полученной от устойчивой к TuMV (патотип С4) линии BP8407 (Qian et al., 2013). На первом этапе авторы провели сегрегационный bulk-анализ при

Таблица 3. Характеристика маркеров, ассоциированных с устойчивостью к вирусу мозаики турнепса у видов рода *Brassica*

QTL/ген устойчивости	Хромосома/группа сцепления	Маркер	Тип маркера	Лит. источник
<i>B. napus</i> L.				
<i>TuRB01</i>	N6	pO120b	RFLP	Walsh et al., 1999
<i>TuRB02</i>	N14	pW133a	RFLP	
	N14	pR113bNM		
<i>TuRB03</i>	N6	sNRB93	SSR	Hughes et al., 2003
	N6	sS1949		
	N6	EtcMcac1	AFLP	
<i>retr01</i>	R4	pN202e1	RFLP	Rusholme et al., 2007
<i>ConTR01</i>	R8	pO82e2	RFLP	Rusholme et al., 2007
		pO85e1		
<i>B. rapa</i> L.				
<i>Tu1</i>	LG5	A04-850	RAPD	Zhang et al., 2008
		CA_TG270	AFLP	
		E31M48470		
		STS3-e32m50-447-320	STS	
		STS1-e31m48-437		
<i>TuRBCH01</i>	R6	E36M62-3	AFLP	Xinxua et al., 2011
	R6	E44M48-1		
	R6	EatcMcac1		
	R6	EaccMctt3		
<i>retr02</i>	A04	BrID10694	InDel	Qian et al., 2013
		BrID101309		
		BC84	SSR	
<i>TuRB01b</i>	A06	pN101e1	RFLP	Lydiat et al., 2014
		pW137e1		
<i>TuRBCS01</i>	A04	BrID10723	InDel	Li et al., 2014
		SAAS_mBr4055_194	SSR	
<i>TuRB07</i>	A06	H132A24-s1	SSR	Jin et al., 2014
	A06	KS10960		
<i>retr02</i>	A04	CAPS-BsII	CAPS	Li et al., 2016
		KASP_retr02	KASP	
		CA_TG270	AFLP	
		E31M48470		
		STS3-e32m50-447-320	STS	
		STS1-e31m48-437		

помощи SSR-маркеров. Были изучены родительские формы, гибриды F₁ и две bulk-пробы, по 10 устойчивых и 10 поражаемых генотипов F₂. С устойчивостью к TuMV-C4 был ассоциирован SSR-маркер BC84, локализованный в scaffold000048. Для точной локализации гена разработаны и апробированы 145 InDel-маркеров, в результате чего отобраны 4 полиморфных маркера и с их помощью проведен индивидуальный скрининг 239 F₂ потомков. Ген *retr02* был картирован между маркерами BrID10694 (scaffold000060) и BrID101309 (scaffold000104)

на хромосоме A04. В scaffold000104 авторы методом BLAST-анализа идентифицировали последовательность *Bra035393*, гомологичную последовательности арабидопсиса AT5G35620 (рецессивный ген устойчивости *lsp*). По результатам секвенирования локуса *Bra035393* у 52 устойчивых и 13 восприимчивых генотипов авторы установили SNP-варианты, ассоциированные с устойчивостью: в экзоне 3 в положении 455 п. н. у гомозиготных устойчивых форм выявлен А, у поражаемых гомозигот – G, гетерозиготы имели А и G (Qian et al., 2013).

Позднее у устойчивых форм на экзона/интронной границе была выявлена однонуклеотидная инсерция (G), которая приводит к неправильному сплайсингу и образованию неактивного белка (Li et al., 2016). Для идентификации этой инсерции были разработаны маркеры dCAPS и KASP, что делает возможным использование методов MAS при отборе устойчивых форм, гомозиготных по рецессивному аллелю гена *retr02*.

Доминантный ген устойчивости *TuRB01b*, придающий иммунитет к изоляту вируса UK 1 (патотип 1 TuMV), был обнаружен у сорта пекинской капусты Tropical Delight. Локус *TuRB01b* картирован методом RFLP-анализа на хромосоме A06, между RFLP-маркерами pN101e1 и pW137e1 (Lydiat et al., 2014). Сравнительное картирование подтвердило, что хромосома A06 *B. rapa* эквивалентна хромосоме 6 генома *B. napus* и что локализация *TuRB01b* одинакова с локализацией генов *B. napus TuRB01* и *TuRB03* (Walsh et al., 1999; Lydiat et al., 2014). Поэтому высказано предположение, что *TuRB01*, *TuRB01b* и *TuRB03* относятся к одному кластеру генов устойчивости или даже аллельны (Lydiat et al., 2014).

На коротком плече этой же хромосомы (A06) в области, фланкированной SSR-маркерами H132A24-s1 и KS10960, был локализован еще один ген устойчивости к вирусу TuMV (изолят C4) – *TuRB07*, выявленный у устойчивой линии *B. rapa* VC1 (Jin et al., 2014). При сопоставлении с референсным геномом сорта Chiifu ген *TuRB07* был ассоциирован с геном *Bra018863*, относящимся к классу CC-NBS-LRR.

Таким образом, у *B. napus* устойчивость к TuMV контролировалась моногенно, в основном доминантными, специфичными для изолятов или патотипов генами (Walsh et al., 1999; Jenner et al., 2002; Hughes et al., 2003). В противоположность этому, у *B. rapa* был выявлен мультигенный контроль устойчивости (в дополнение к моногенной) широкого спектра действия, причем гены часто имели рецессивное наследование (Rusholme et al., 2007; Qian et al., 2013). Преобладание моногенной резистентности у *B. napus* может быть связано с формированием этого вида в результате немногочисленных случаев межвидовой гибридизации между *B. rapa* и *B. oleracea*. Поскольку у *B. oleracea* не обнаружено экстремальных форм устойчивости, вид *B. napus* мог унаследовать от *B. rapa* только единичные гены устойчивости (Walsh, Jenner, 2002).

Заключение

Рассматриваемые в данном обзоре патогены оказывают серьезное влияние на урожайность культур рода *Brassica*. Возделывание устойчивых сортов является эффективным средством борьбы с инфекциями. На протяжении двух последних десятилетий применение методов молекулярной генетики позволило исследователям идентифицировать и картировать гены устойчивости у капустных культур, понять принципы их функционирования и разработать молекулярные маркеры для их идентификации.

Объем доступной информации по маркированию генов устойчивости к патогенам для разных видов *Brassica* неодинаков. У видов *B. napus* и *B. carinata* картированы гены устойчивости только для отдельных патогенов (к TuMV и к сосудистому бактериозу соответственно).

Для *B. oleracea* хорошо изучены гены устойчивости к сосудистому бактериозу и пероноспорозу, а для *B. rapa* – ко всем трем патогенам. В связи с этим необходимо продолжить исследования по выявлению новых генов и QTL, контролирующих устойчивость к патогенам, по разработке новых маркеров для расширения области применения методов MAS и внедрения их в практическую селекцию капустных культур.

В целом для рассмотренных в обзоре видов *Brassica* разработано значительное количество маркеров к генам устойчивости различных типов, позволяющих эффективно проводить молекулярный скрининг. Их привлечение в практическую селекцию способно во много раз ускорить процесс отбора устойчивых генотипов и обеспечить пирамидирование генов устойчивости.

Список литературы / References

- Артемьева А.М., Соловьева А.Е., Кочерина Н.В., Беренсен Ф.А., Руднева Е.Н., Чесноков Ю.В. Картирование хромосомных локусов, определяющих проявление морфологических и биохимических признаков качества у культур вида *Brassica rapa* L. Физиология растений. 2016;63(2):275-289. DOI 10.7868/S0015330316020044.
- [Artemyeva A.M., Solovjova A.E., Kocherina N.V., Berensen F.A., Rudneva E.N., Chesnokov Yu.V. Mapping of chromosome loci determined manifestation of morphological and biochemical traits of quality in *Brassica rapa* L. crops. Russ. J. Plant Physiol. 2016; 63(2):259-272. DOI 10.1134/S1021443716020047.]
- Дьякова Ю.Т. Фундаментальная фитопатология. М., 2017.
- [D'yakova Yu.T. Basics of Plant Pathology. Moscow, 2017. (in Russian)]
- Игнатов А.Н. Распространение возбудителей опасных бактериозов растений в Российской Федерации. Защита картофеля. 2014;2: 53-57.
- [Ignatov A.N. Occurrence of bacterial agents of dangerous plant diseases in Russia. Zashchita Kartofelya = Potato Protection. 2014;2: 53-57. (in Russian)]
- Лазарев А.М., Мыслик Е.Н., Игнатов А.Н. Ареал и зона вредоносности сосудистого бактериоза капусты. Вестн. защиты растений. 2017;1(91):52-55.
- [Lazarev A.M., Mysnik E.N., Ignatov A.N. Area and harmfulness zones of Black Rot of cabbage. Vestnik Zashchity Rasteniy = Plant Protection Bulletin. 2017;1(91):52-55. (in Russian)]
- Фадина О.А. Структурные особенности гена *FRIGIDA* у видов *Brassica*: Дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИИСБ, 2014. Режим доступа: <http://vniisb.metacontent.ru/documents/2014/fadina.pdf>
- [Fadina O.A., Structural features of the *FRIGIDA* gene in *Brassica* species: PhD thesis. Moscow: All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology Publ., 2014. <http://vniisb.metacontent.ru/documents/2014/fadina.pdf> (in Russian)]
- Afrin K.S., Rahim M.A., Park J., Natarajan S., Rubel M.H., Kim H., Nou I. Screening of cabbage (*Brassica oleracea* L.) germplasm for resistance to black rot. Plant Breed. Biotechnol. 2018a;6(1):30-43. DOI 10.9787/PBB.2018.6.1.30.
- Afrin K.S., Rahim M.A., Park J., Natarajan S., Kim H., Nou I. Identification of NBS-encoding genes linked to black rot resistance in cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata*). Mol. Biol. Rep. 2018b;45(5): 773-785. DOI 10.1007/s11033-018-4217-5.
- Artemyeva A.M., Ignatov A.N., Volkova A.I., Kocherina N.V., Konopleva M.N., Chesnokov Yu.V. Physiological and genetic components of black rot resistance in double haploid lines of *B. rapa* L. Agricultural Biology (Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya). 2018;53(1): 157-169. DOI 10.15389/agrobiology.2018.1.157eng.
- Carlier J.D., Alabaça C.A., Coelho P.S., Monteiro A.A., Leitão J.M. The downy mildew resistance locus *Pp523* is located on chro-

- mosome C8 of *Brassica oleracea* L. *Plant Breed.* 2012;2131(1): 170-175. DOI 10.1111/j.1439-0523.2011.01904.x.
- Carlier J.D., Alabaça C.A., Sousa N.H., Coelho P.S., Monteiro A.A., Paterson A.H., Leitão J.M. Physical mapping in a triplicated genome: mapping the downy mildew resistance locus Pp523 in *Brassica oleracea* L. G3: Genes Genomes Genetics. 2011;1(7):593-601. DOI 10.1534/g3.111.001099.
- Cruz J., Tenreiro R., Cruz L. Assessment of diversity of *Xanthomonas campestris* pathovars affecting cruciferous plants in Portugal and disclosure of two novel *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* races. *J. Plant Pathol.* 2017;99:403-414. DOI 10.4454/jpp.v99i2.3890.
- Farinhó M., Coelho P., Carlier J., Svetleva D., Monteiro A., Leitao J. Mapping of a locus for adult plant resistance to downy mildew in broccoli (*Brassica oleracea* convar. *italica*). *Theor. Appl. Genet.* 2004;109:1392-1398. DOI 10.1007/s00122-004-1747-0.
- Farinhó M., Coelho P., Monteiro A., Leitão J. SCAR and CAPS markers flanking the *Brassica oleracea* L. Pp523 downy mildew resistance locus demarcate a genomic region syntenic to the top-arm end of *Arabidopsis thaliana* L. chromosome 1. *Euphytica.* 2007;157:211-215. DOI 10.1007/s10681-007-9414-6.
- Farnham M.W., Wang M., Thomas C.E. A single dominant gene for downy mildew resistance in broccoli. *Euphytica.* 2002;128:405-407.
- Flor H.H. Current status of the gene-for-gene concept. *Annu. Rev. Phytopathol.* 1971;9:275-296.
- Fraser R.S.S. The genetics of plant-virus interactions: implications for plant breeding. *Euphytica.* 1992;63:175. DOI 10.1007/BF00023922.
- Gibbs A.J., Nguyen H.D., Ohshima K. The 'emergence' of turnip mosaic virus was probably a 'gene-for-quasi-gene' event. *Curr. Opin. Virol.* 2015;10:20-26. DOI 10.1016/j.coviro.2014.12.004.
- Giovannelli J.L., Farnham M.W., Wang M. Development of sequence characterized amplified region markers linked to downy mildew resistance in broccoli. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 2002;127(4):597-601.
- Goker M., Garcia-Blazquez G., Voglmayr H., Telleria M.T., Martin M.P. Molecular taxonomy of phytopathogenic fungi: a case study in *Peronospora*. *PLoS One.* 2009;4(7):e6319. DOI 10.1371/journal.pone.0006319.
- Hughes S.L., Hunter P.J., Sharpe A.G., Kearsey M.J., Lydiate D.J., Walsh J.A. Genetic mapping of the novel *Turnip mosaic virus* resistance gene *TuRB03* in *Brassica napus*. *Theor. Appl. Genet.* 2003; 99:1149-1154. DOI 10.1007/s00122-003-1363-4.
- Iglesias-Bernabé L., Madloo P., Rodríguez V.M., Francisco M., Soengas P. Dissecting quantitative resistance to *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* in leaves of *Brassica oleracea* by QTL analysis. *Sci. Rep.* 2019;9:2015. DOI 10.1038/s41598-019-38527-5.
- Ignatov A.N., Kuginuki Y., Suprunova T.P., Pozmogova G.E., Seitova A.M., Dorokhov D.B., Hirai M. RAPD markers linked to locus controlling resistance for race 4 of the black rot causative agent, *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (Pamm.) Dow. in *Brassica rapa* L. *Russ. J. Genet.* 2000;36:281-283.
- Jenner C.E., Tomimura K., Ohshima K., Hughes S.L., Walsh J.A. Mutations in *Turnip mosaic virus* P3 and cylindrical inclusion proteins are separately required to overcome two *B. napus* resistance genes. *Virology.* 2002;300:50-59. DOI 10.1006/viro.2002.1519.
- Jin M., Lee S., Ke L., Kim J.S., Seo M., Sohn S., Park B., Bonema G. Identification and mapping of a novel dominant resistance gene, *TuRB07* to Turnip mosaic virus in *Brassica rapa*. *Theor. Appl. Genet.* 2014;127:509-519. DOI 10.1007/s00122-013-2237-z.
- Kaur R., Shivani S.B., Kanwar H.S., Dohroo N.P., Majeed S., Sharma D.R. Detecting RAPD markers associated with black rot resistance in cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata*). *Fruit Veget. Cereal Sci. Biotechnol.* 2009;3:12-15.
- Kifuji Y., Hanzaea H., Terasawa Y., Nishio T. QTL analysis of black rot resistance in cabbage using newly developed EST-SNP markers. *Euphytica.* 2013;190:289-295. DOI 10.1007/s10681-012-0847-1.
- Kim S., Song Y.H., Lee J.Y., Choi S.R., Dhandapani V., Jang C.S., Lim Y.P., Han T. Identification of the *BrRHPI* locus that confers resistance to downy mildew in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*) and development of linked molecular markers. *Theor. Appl. Genet.* 2011;123:1183. DOI 10.1007/s00122-011-1658-9.
- Lee J., Izzah N.K., Jayakodi V., Perumal S., Joh H.J., Lee H.J., Lee S., Park J.Y., Yang K., Nou I., Seo J., Yoo J., Suh Y., Ahn K., Lee J.H., Choi G.J., Yu Y., Kim H., Yang T. Genome-wide SNP identification and QTL mapping for black rot resistance in cabbage. *BMC Plant Biol.* 2015;15:32. DOI 10.1186/s12870-015-0424-6.
- Li G., Qian W., Zhang S., Zhang S., Li F., Zhang H., Wu J., Wang X., Sun R. Development of gene-based markers for the *Turnip mosaic virus* resistance gene *retr02* in *Brassica rapa*. *Plant Breed.* 2016; 135:466-470. DOI 10.1111/pbr.12372.
- Li H., Yu S., Zhang F., Yu Y., Zhao X., Zhang D., Zhao X. Development of molecular markers linked to the resistant QTL for downy mildew in *Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*. *Hereditas* (Beijing). 2011;33(11):1271-1278. DOI 10.3724/SP.J.1005.2011.01271. (in Chinese)
- Li Q., Zhang X., Zeng Q., Zhang Z., Liu S., Pei Y., Wang S., Liu X., Xu W., Fu W., Zhao Z., Song X. Identification and mapping of a novel Turnip mosaic virus resistance gene *TuRBCS01* in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L.). *Plant Breed.* 2014;134(2):221-225. DOI 10.1111/pbr.12239.
- Lydiate D.J., Rusholme R.L., Higgins E.E., Walsh J.A. Genetic control of immunity to *Turnip mosaic virus* (TuMV) pathotype 1 in *Brassica rapa* (Chinese cabbage). *Genome.* 2014;57:419-425. DOI 10.1139/gen-2014-0070.
- Mahajan V., Gill H.S., More T.A. Inheritance of downy mildew resistance in Indian cauliflower (group III). *Euphytica.* 1995;86:1-3. DOI 10.1007/BF00035932.
- McDowell J.M., Simon S.A. Recent insights into *R* gene evolution. *Mol. Plant Pathol.* 2006;7(5):437-448. DOI 10.1111/J.1364-3703.2006.00342.x.
- Nagaharu U. Genome analysis in *Brassica* with special reference to the experimental formation of *B. napus* and peculiar mode of fertilization. *Jap. J. Bot.* 1935;7:389-452.
- Neik T.X., Barbeti M.J., Batley J. Current status and challenges in identifying disease resistance genes in *Brassica napus*. *Front. Plant Sci.* 2017;8:1788. DOI 10.3389/fpls.2017.01788.
- Qian W., Zhang S.J., Zhang S.F., Li F., Zhang H., Wu J., Wang X.W., Walsh J.A., Sun R.F. Mapping and candidate-gene screening of the novel *Turnip mosaic virus* resistance gene *retr02* in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2013;126:179-188. DOI 10.1007/s00122-012-1972-x.
- Rusholme R.L., Higgins E.E., Walsh J.A., Lydiate D.J. Genetic control of broad-spectrum resistance to *Turnip mosaic virus* in *Brassica rapa* (Chinese cabbage). *Theor. Appl. Genet.* 2007;107:1169-1173. DOI 10.1007/s00122-003-1363-4.
- Saha P., Kalia P., Sharma M., Singh D. New source of black rot disease resistance in *Brassica oleracea* and genetic analysis of resistance. *Euphytica.* 2016;207:35-48. DOI 10.1007/s10681-015-1524-y.
- Saharan G.S., Mehta N., Meena P.D. Downy Mildew Disease of Crucifers: Biology, Ecology and Disease Management. Springer Nature Singapore Pte Ltd., 2017. DOI 10.1007/978-981-10-7500-1.
- Sharma B.B., Kalia P., Yadava D.K., Singh D., Sharma T.R. Genetics and molecular mapping of black rot resistance locus *Xcalbc* on chromosome B-7 in Ethiopian mustard. *PLoS One.* 2016;11(3):e0152290. DOI 10.1371/journal.pone.0152290.
- Singh S., Sharma S.R., Kalia P., Deshmukh R., Kumar V., Sharma P., Sharma T.R. Molecular mapping of the downy mildew resistance gene *Ppa3* in cauliflower (*Brassica oleracea* var. *botrytis* L.). *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 2012;87(2):137-143. DOI 10.1080/14620316.2012.11512844.
- Soengas P., Hand P., Vicente J.G., Pole J.M., Pink D.A.C. Identification of quantitative trait loci for resistance to *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* in *Brassica rapa*. *Theor. Appl. Genet.* 2007;114:637-645. DOI 10.1007/s00122-006-0464-2.
- Taylor J.D., Conway J., Roberts S.J., Astley D., Vicente J.G. Sources and origin of resistance to *Xanthomonas campestris* pv. *campe-*

- tris* in *Brassica* genomes. *Phytopathology*. 2002;92:105-111. DOI 10.1094/PHYTO.2002.92.1.105.
- Tonu N., Doullah M., Shimizu M., Karim M., Kawanabe T., Fujimoto R., Okazaki K. Comparison of positions of QTLs conferring resistance to *X. campestris* pv. *campestris* in *B. oleracea*. *Am. J. Plant Sci.* 2013;4(8):11-20. DOI 10.4236/ajps.2013.48A002.
- Vicente J.G., Holub E.B. Pathogen profile: *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (cause of black rot of crucifers) in the genomic era is still a worldwide threat to brassica crops. *Mol. Plant Pathol.* 2013;14(1):2-18. DOI 10.1111/j.1364-3703.2012.00833.x.
- Walsh J.A., Jenner C.E. Turnip mosaic virus and the quest for durable resistance. *Mol. Plant Pathol.* 2002;3(5):289-300. DOI 10.1046/j.1364-3703.2002.00132.x.
- Walsh J.A., Sharpe A.G., Jenner C.E., Lydiate D.J. Characterisation of resistance to turnip mosaic virus in oilseed rape (*Brassica napus*) and genetic mapping of *TuRB01*. *Theor. Appl. Genet.* 1999;99:1149-1154.
- Xinhua W., Huoying C., Yuying Z., Ruixian H. An AFLP marker linked to turnip mosaic virus resistance gene in pak-choi. *Afr. J. Biotechnol.* 2009;8(11):2508-2512.
- Xinhua W., Yang L., Huoying C.A. Linkage map of pak-choi (*B. rapa* ssp. *chinensis*) based on AFLP and SSR markers and identification of AFLP markers for resistance to TuMV. *Plant Breed.* 2011;130:275-277. DOI 10.1111/j.1439-0523.2010.01811.x.
- Yu S., Su T., Zhi S., Zhang F., Wang W., Zhang D., Zhao X., Yu Y. Construction of a sequence-based bin map and mapping of QTLs for downy mildew resistance at four developmental stages in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*). *Mol. Breed.* 2016;36:44. DOI 10.1007/s11032-016-0467-x.
- Yu S., Zhang F., Yu R., Zou Y., Qi J., Zhao X., Yu Y., Zhang D., Li L. Genetic mapping and localization of a major QTL for seedling resistance to downy mildew in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*). *Mol. Breed.* 2009;23:573-590. DOI 10.1007/s11032-009-9257-z.
- Yu S., Zhang F., Zhao X., Yu Y., Zhang D. Sequence-characterized amplified region and simple sequence repeat markers for identifying the major trait locus responsible for seedling resistance to downy mildew in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*). *Plant Breed.* 2011;130:580-583. DOI 10.1111/j.1439-0523.2011.01874.x.
- Zhang F.L., Wang M., Liu X.C., Zhao X.Y., Yang J.P. Quantitative trait loci analysis for resistance against Turnip mosaic virus based on a double-haploid population in Chinese cabbage. *Plant Breed.* 2008;127(1):82-86. DOI 10.1111/j.1439-0523.2007.01431.x.
- Zhi S., Su T., Yu S., Zhang F., Yu Y., Zhang D., Zhao X., Wang W., Lu G., Zhu Y. Genetic characteristics of A01-located resistant loci to downy mildew in Chinese cabbage by genome-wide association studies. *Plant Ph. J.* 2016;52:693-702. DOI 10.13592/j.cnki.ppj.2016.0026. (in Chinese)

ORCID ID

F.A. Berensen orcid.org/0000-0002-0492-2024
O.Yu. Antonova orcid.org/0000-0001-8334-8069
A.M. Artemyeva orcid.org/0000-0002-6551-5203

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания № 0481-2019-0002 «Изучение генетических ресурсов культурных растений, их диких сородичей и форм собственной селекции при помощи комплекса современных методов ДНК-диагностики».

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 01.05.2019. После доработки 18.08.2019. Принята к публикации 22.08.2019.