


DOI 10.18699/vjgb-24-19

Изучение генетической коллекции земляники (*Fragaria L.*) по устойчивости к мучнистой росе

А.С. Лыжин  , И.В. Лукьянчук 

Федеральный научный центр им. И.В. Мичурина, Мичуринск, Россия
 Ranenburzhetc@yandex.ru

Аннотация. Мучнистая роса (*Sphaerotheca macularis* Mag. (син. *Podosphaera aphanis* Wallr.)) – опасное заболевание земляники (*Fragaria L.*). Устойчивость земляники к мучнистой росе контролируется полигенно. У различных сортов земляники садовой идентифицировано несколько генетических локусов (QTL) с большим вкладом в устойчивость к болезни. Для QTL 08 *To-f* разработаны диагностические ДНК-маркеры, показавшие высокий уровень надежности выявления гена в картирующих популяциях. Цель настоящего исследования – изучение генетической коллекции земляники по устойчивости к мучнистой росе и идентификация перспективных для селекции на устойчивость к *S. macularis* форм. Объектами исследования были дикорастущие виды рода *Fragaria L.*, сорта и отборные сеянцы земляники садовой (*F. × ananassa* Duch.) селекции Федерального научного центра им. И.В. Мичурина, а также формы, интродуцированные из различных эколого-географических регионов. Для идентификации QTL 08 *To-f* использовали маркеры IB535110 и IB533828. Локус 08 *To-f* обнаружен у 23.2 % генотипов земляники, в том числе у дикорастущих видов *F. moschata* и *F. orientalis*, сортов земляники садовой отечественной (Былинная, Сударушка) и зарубежной (Florence, Korona, Malwina, Ostara, Polka, Red Gauntlet) селекции. Степень корреляции между наличием маркеров IB535110 и IB533828 и фенотипической устойчивостью (признаки поражения мучнистой росой отсутствуют) составила 0.649. Коэффициент детерминации (R^2), показывающий вклад изучаемого локуса в формирование признака, равен 0.421, т.е. в 42.1 % случаев устойчивость определяется наличием QTL 08 *To-f*, тогда как в 57.9 % случаев влияние оказывают факторы внешней среды. Все генотипы земляники с локусом 08 *To-f* характеризуются высокой полевой устойчивостью к *S. macularis* в условиях г. Мичуринска Тамбовской области. Таким образом, локус 08 *To-f* является перспективным для придания устойчивости к местным расам мучнистой росы, а маркеры IB535110 и IB533828 могут быть использованы в программах маркер-опосредованной селекции по созданию устойчивых к мучнистой росе генотипов земляники.

Ключевые слова: земляника; мучнистая роса; устойчивость; молекулярные маркеры; QTL.

Для цитирования: Лыжин А.С., Лукьянчук И.В. Изучение генетической коллекции земляники (*Fragaria L.*) по устойчивости к мучнистой росе. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;28(2):166-174. DOI 10.18699/vjgb-24-19

Study of a genetic collection of strawberry (*Fragaria L.*) for resistance to powdery mildew

A.S. Lyzhin  , I.V. Luk'yanchuk 

I.V. Michurin Federal Scientific Center, Michurinsk, Russia
 Ranenburzhetc@yandex.ru

Abstract. Powdery mildew (*Sphaerotheca macularis* Mag. (syn. *Podosphaera aphanis* Wallr.)) is a dangerous disease of strawberry (*Fragaria L.*). The resistance of strawberry to powdery mildew is controlled polygenically. Several genetic loci with a large contribution to disease resistance have been identified in various strawberry varieties. Diagnostic DNA markers have been developed for QTL 08 *To-f*. They showed a high level of reliable gene detection in mapping populations. The purpose of this study was assessment of a strawberry genetic collection for resistance to powdery mildew and identification of promising strawberry forms for breeding for resistance to *S. macularis*. The objects of the study were wild species of the genus *Fragaria L.*, varieties and selected seedlings of strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) created in the I.V. Michurin Federal Scientific Center, and strawberry varieties introduced from various ecological and geographical regions. To identify QTL 08 *To-f*, DNA markers IB535110 and IB533828 were used. Locus 08 *To-f* was detected in 23.2 % of the analyzed strawberry genotypes, including wild species *F. moschata* and *F. orientalis*, strawberry varieties of Russian breeding (Bylinnaya and Sudarushka) and foreign breeding (Florence, Korona, Malwina, Ostara, Polka and Red Gauntlet). The correlation between the presence of markers IB535110 and IB533828 and phenotypic resistance (powdery mildew effect on strawberry plants is absent) was 0.649. The determination coefficient (R^2) showing the contribution of the studied locus to the manifestation of the trait was 0.421, that is, in 42.1 % of cases resistance was explained by the presence of QTL 08 *To-f*, and in 57.9 % of cases, by other genetic factors. All strawberry genotypes with locus 08 *To-f* were characterized by high field resistance to *S. macularis* in the conditions of

Michurinsk, Tambov region. Thus, locus *08 To-f* is promising for conferring resistance on local powdery mildew races, and markers IB535110 and IB533828 can be used in marker-assisted breeding programs to create powdery mildew-resistant strawberry genotypes.

Key words: strawberry; powdery mildew; resistance; molecular markers; QTL.

For citation: Lyzhin A.S., Luk'yanchuk I.V. Study of a genetic collection of strawberry (*Fragaria L.*) for resistance to powdery mildew. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;28(2):166-174. DOI 10.18699/vjgb-24-19

Введение

Мучнистая роса – опасное заболевание растений земляники. Возбудителем является облигатный биотрофный гриб *Sphaerotheca macularis* Mag. (син. *Podosphaera aphanis* Wallr.). Наибольший вред насаждениям наносит конидиальная стадия патогена – *Oidium fragariae* Harz. (Холод, Семенова, 2014; Taria et al., 2021). Мучнистая роса поражает все надземные органы растения и визуально проявляется в виде белого мучнистого налета мицелия и конидий гриба. Сильно пораженные листья закручиваются вверх в форме лодочки, зараженные цветоносы формируют деформированные плоды, усы и молодые розетки отстают в росте и впоследствии погибают (Kennedy et al., 2013; Стольникова, Колесникова, 2017). Потери урожая от поражения растений земляники мучнистой росой могут превышать 60 % (Nelson et al., 1995; Lifshitz et al., 2007).

Особенно большой ущерб мучнистая роса наносит насаждениям земляники защищенного грунта (теплицы, парники, тоннели) ввиду складывающихся благоприятных условий для развития патогена – повышенной температуры и влажности (Sylla et al., 2013; Taria et al., 2021). Развитию патогена способствуют теплая погода (температура 18–24 °C) и высокая влажность воздуха (около 100 %). Спад болезни наблюдается при чрезмерной сухости воздуха или обилии осадков (они смывают значительную часть спор и улучшают состояние растений), а также при температурах ниже 15 °C и выше 30 °C (Зубов, 1990, 2004). Отмечена тенденция более раннего проявления болезни весной после теплых и снежных зим. В более суровые бесснежные зимы основной запас инфекции погибает и наблюдается позднее и слабое развитие патогена (Горова, Горов, 2004).

Контроль распространения *S. macularis* в насаждениях земляники обеспечивается в первую очередь применением фунгицидов контактного (сера) и системного (каптан, беномил) действия (Vajrai et al., 2019; Palmer, Holmes, 2021). Однако активное применение химических средств защиты растений противоречит мировой тенденции развития сельскохозяйственного производства – его биологизации и экологизации (Жученко, 2009; Gorgitano, Pirilli, 2016). Кроме того, *S. macularis* характеризуется высокой способностью вырабатывать резистентность к фунгицидам (Cargisse, Bouchard, 2010; Sombardier et al., 2010). В связи с этим перспективное направление повышения резистентности – выявление из существующего сортимента и создание новых сортов с генетически детерминированной устойчивостью к патогенам.

Устойчивость сортов земляники садовой к мучнистой росе контролируется полигенно, на формирование признака в зависимости от генотипа оказывают влияние аддитивные и неаддитивные генные эффекты. Наследуемость

признака (H^2), по разным оценкам, колеблется от средней до высокой ($H^2 = 0.44–0.94$), что свидетельствует о перспективности селекционного повышения устойчивости (Kennedy et al., 2014). Анализ наследования устойчивости к *S. macularis* в гибридных комбинациях показывает непрерывную изменчивость гибридов от устойчивых до восприимчивых форм, в ряде комбинаций возможна трансгрессия (аддитивная компонента), приводящая к появлению сеянцев, превосходящих по устойчивости родительские формы. Аддитивные эффекты, по сообщениям ряда авторов (Зубов, 2004; Kennedy et al., 2014), играют основную роль в формировании устойчивости земляники к мучнистой росе.

Некоторые исходные формы земляники (дикорастущие виды *F. orientalis*, *F. moschata*, *F. ovalis*, межвидовые гибриды 298-22-19-21 (FB₂ *F. orientalis*, *F. moschata*, *F. × ananassa*), 778-7 (FB₂ *F. ovalis*, *F. × ananassa*), 297-22-124, 297-28-84 (FB₁ *F. orientalis*, *F. × ananassa*)) способны передавать высокий уровень устойчивости большому числу гибридных форм, независимо от комбинации скрещивания (неаддитивная компонента). Преобладание неаддитивных генных эффектов позволяет выделять доноры устойчивости земляники к мучнистой росе (Зубов, 2004; Davik, Honne, 2005).

В последние годы также обнаружено несколько главных локусов количественных признаков (QTL) устойчивости к мучнистой росе, которые, однако, были характерны только для конкретных комбинаций скрещивания. Так, в комбинации Emily × Fenella идентифицировано шесть QTL, в комбинации Red Gauntlet × Napil – пять. К числу наиболее стабильных относятся локусы *FaRPa1C* (Emily × Fenella) и *FaRPa6D2* (Red Gauntlet × Napil). При этом поиск этих локусов в генетически разнообразной выборке сортов и форм земляники показал полное их отсутствие у других генотипов, что ограничивает возможности их использования в селекции (Cockerton et al., 2018).

В комбинации скрещивания Sonata × Babett найдено три локуса устойчивости к мучнистой росе, *FxaPMR5b*, *FxaPMR7A*, *FxaPMR7X2*, причем один QTL (*FxaPMR7A*) был идентифицирован при проведении экспериментов в теплице, а два (*FxaPMR5b*, *FxaPMR7X2*) – в условиях открытого грунта (Sargent et al., 2019). Однако диагностические маркеры для данных локусов не разработаны, что не позволяет использовать их на практике для выявления устойчивых к *S. macularis* форм. В 2020 г. Н. Koishihara с коллегами на основе анализа гибридных комбинаций Miyazaki Natsu Haruka × 08 To-f, Miyazaki Natsu Haruka × Ohkimi, 09s E-b45e × Miyazaki Natsu Haruka обнаружили еще один QTL (вклад в дисперсию признака – 15.7 %). Для диагностики в геноплазме земляники локуса *08 To-f* были разработаны ДНК-маркеры IB535110 и IB533828,

позволяющие идентифицировать устойчивые к мучнистой росе генотипы в анализируемых комбинациях скрещивания с вероятностью 98.5 %. Указанные маркеры, согласно рекомендациям авторов, пригодны для маркер-опосредованного скрининга устойчивых к мучнистой росе по локусу *08 To-f* форм земляники (Koishihara et al., 2020).

Определенный вклад в формирование устойчивости земляники к *S. macularis* также может вносить локус *MLO* (Mildew Resistance Locus O), гены которого участвуют в формировании восприимчивости к патогену. Блокирование экспрессии активных аллелей этих генов или перевод их в рецессивное состояние способствует проявлению устойчивости к мучнистой росе. У октоплоидной земляники садовой найдено 68 *MLO* последовательностей, наиболее важные из них – *FaMLO10*, *FaMLO17* и *FaMLO20* (Taria et al., 2021). Кроме того, на устойчивость земляники к мучнистой росе оказывают влияние факторы транскрипции семейства *TGA* (участвуют в метаболизме салициловой кислоты). У *F. × ananassa* идентифицировано 11 *FaTGA* генов, наибольшей специфичностью к заражению *S. macularis* характеризуются гены *FaTGA1*, *FaTGA2*, *FaTGA5*, *FaTGA7*, *FaTGA8* и *FaTGA10* (Feng et al., 2020).

Проводятся прикладные исследования по разработке ДНК-маркеров для выявления устойчивых к мучнистой росе генотипов земляники. В частности, научная группа J.C. Liu на основе SSR-анализа гибридных семян от скрещивания сортов Darselect (восприимчивый к мучнистой росе) и Sweet Charlie (устойчивый к мучнистой росе) выделила SSR-маркеры FSS50 и FSS121, показавшие тесную связь с наличием фенотипической устойчивости (Liu et al., 2012). Н.-J. Je с коллегами на основании анализа гибридной комбинации Akihime (восприимчивый) × Seolhyang (устойчивый) разработали CAPS-маркер SP1-Eae I, позволяющий обнаружить устойчивые к мучнистой росе генотипы земляники (Je et al., 2015).

Разработка диагностических ДНК-маркеров, пригодных для использования в программах маркер-опосредованной селекции, – важный этап повышения эффективности отбора устойчивых к патогенам генотипов и создания новых сортов (Whitaker et al., 2012). Однако данные о пригодности найденных молекулярных маркеров для анализа генетически разнообразных сортов земляники садовой или дикорастущих видов рода *Fragaria L.*, а также распространенности локусов резистентности в геноплазме земляники разработчиками маркеров не приводятся.

Целью настоящего исследования стали изучение генетической коллекции земляники по устойчивости к мучнистой росе и выявление перспективных для селекции на устойчивость к *S. macularis* форм.

Материалы и методы

Биологическими объектами исследования были 43 образца, состоящие из дикорастущих видов рода *Fragaria L.*, сортов и отборных семян земляники садовой (*F. × ananassa* Duch.) селекции Федерального научного центра им. И.В. Мичурина, а также форм, происходящих из различных эколого-географических регионов (табл. 1).

Фенотипическую оценку устойчивости генотипов земляники к мучнистой росе проводили в 2018–2022 гг. в полевых условиях на естественном инфекционном фоне.

Устойчивость оценивалась по шкале от 0 до 5 баллов, где 0 – признаки поражения отсутствуют, 5 – очень сильное поражение всех надземных органов растения (Зубов, 1990).

Геномную ДНК земляники выделяли из молодых листьев, экстракцию проводили методом СТАВ, модифицированным для культуры земляники (Лукьянчук и др., 2018).

Для идентификации локуса *08 To-f* использовали маркеры IB535110 и IB533828 (Koishihara et al., 2020). Маркер IB535110 представлен ампликоном 500 п. н., IB533828 – ампликоном около 120 п. н.

Реакционная смесь для ПЦР общим объемом 15 мкл содержала: 20 нг геномной ДНК, 1.5 mM Taq-буфера (+ $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, –KCl), 2.0 mM dNTPs, 2.5 mM MgCl₂, 0.2 мкМ каждого праймера, 0.2 U Taq-полимеразы. Все компоненты произведены фирмой Thermo Fisher Scientific (США).

Аmplification проводили в термоциклере T100 (Bio-Rad, США) по программе: начальная денатурация: 94 °C – 1 мин, 35 циклов: 94 °C – 30 с, Tm – 45 с, 72 °C – 1 мин; финальная элонгация: 72 °C – 5 мин. Tm – температура отжига праймеров: 35110_v1F/35110_v1R – 60 °C, 22828_v6F/22828_v6R – 58 °C.

Разделение продуктов амплификации осуществляли методом электрофореза в 2 % агарозном геле. Размер амплифицированных продуктов оценивали с использованием маркера молекулярного веса Gene Ruler 100 bp DNA Ladder (Thermo Fisher Scientific).

Полученные экспериментальные данные обрабатывали с применением методов математической статистики с помощью компьютерных программ Microsoft Excel 2016 и STATISTICA 6.0. Сопоставление частоты встречаемости признака «устойчивость к мучнистой росе» в выборках отечественных и зарубежных сортов выполняли с использованием критерия Стьюдента. Достоверность результатов фитопатологической оценки генотипов земляники оценивали методом двухфакторного дисперсионного анализа. Статистическую связь между наличием ДНК-маркеров для локуса *08 To-f* устойчивости к мучнистой росе и ее фенотипическим проявлением определяли методом регрессионного анализа с использованием *F*-критерия Фишера.

Результаты и обсуждение

За период проведения исследований (2018–2023 гг.) в условиях г. Мичуринска Тамбовской области отмечены как относительно благоприятные для развития *S. macularis* годы (2018, 2019, 2020), так и неблагоприятные для патогена (2021, 2022). В условиях, способствующих распространению болезни, степень поражения генотипов земляники мучнистой росой варьировала в диапазоне от 0 до 4 баллов, в неблагоприятных для патогена условиях поражение растений не превышало 1 балла (рис. 1, табл. 2).

Дисперсионный анализ полученных результатов показал статистически достоверное влияние на проявление признака «устойчивость к мучнистой росе» как генотипа, так и складывающихся погодных условий (табл. 3).

При этом отмечено преобладание влияния условий окружающей среды над генотипом при формировании признака. Коэффициент наследуемости (H^2), рассчиты-

Таблица 1. Список дикорастущих видов, сортов и отборных форм земляники

Генотип	Комбинация скрещивания	Оригинатор, страна происхождения
<i>F. orientalis</i> Los.	Дикорастущий вид	Приморский край, Россия
<i>F. moschata</i> Duch.		Европейская часть России
<i>F. ovalis</i> (Lehm.) Rydb.		Британская Колумбия, Канада
<i>F. virginiana</i> subsp. <i>platypetala</i> (Rydb.) Staudt		
Избранница	Фестивальная × Senga Sengana	Федеральный научный центр им. И.В. Мичурина, Россия
Ласточка	922-67 × Привлекательная	
Рубиновый каскад		
Привлекательная	Рубиновый кулон × Allbritton	
Урожайная ЦГЛ	Senga Sengana × Redcoat	
Фейерверк		
Флора		
298-19-9-43	FB ₂ <i>F. orientalis</i> Los., <i>F. moschata</i> Duch., <i>F.</i> × <i>ananassa</i> Duch.	
28-11	Лакомая × Maryshka	
922-67	FB ₃ <i>F. ovalis</i> (Lehm.) Rydb.	
Берегиня	Соловушка × Unduka	Федеральный научный селекционно-технологический центр садоводства и питомниководства, Россия
Боровицкая	Надежда × Red Gauntlet	
Витязь	Сюрприз олимпиаде × Фестивальная ромашка	
Кокинская заря	Славутич × 157-7	
Кубата	Кубенская × Holiday	
Сударушка	Фестивальная × Roxana	
Царица	Venta × Red Gauntlet	
Царскосельская	Павловчанка × Holiday	Институт агроинженерных и экологических проблем сельскохозяйственного производства, Россия
Фестивальная	Обильная × Premier	Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, Россия
Былинная	Персиковая × Сеянец ВИР-228613	Крымская опытно-селекционная станция Федерального исследовательского центра Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, Россия
Clery	Sweet Charlie × Onebor	Consorzio Italiano Vivaisti (CIV), Италия
Joly	T2-6 × A20-17	
Murano	R6R1-26 × A030-12	
Limalexia	E0011 × E0021	Limgroup, Нидерланды
Driscoll Jubilee	50C130 × 19A331	Driscoll's, Великобритания
Korona	Tamella × Unduka	Plant Research International – WUR, Нидерланды
Ostara	Red Gauntlet × Masherahs Daurenre	
Polka	Unduka × Sivetta	
Sonata	Elsanta × Polka	
Albion	Diamante × Cal 94.16-1	University of California Davis, США
Monterey	Cal. 27-85.06 × Albion	
Vima Tarda	Vima Zanta × Vicoda	Vissers International BV, Нидерланды
Malwina	Sophie × clone Schimmelpfeng, Weihenstefan	Peter Stoppel, Германия
Florence	[Tioga × (Red Gauntlet × (Wiltguard × Gorella))] × (Providence × self)	MEIOSIS Ltd, Великобритания
Symphony	Rhapsody × Holiday	Mylnefield Research Services Ltd, Великобритания
Kimberly	Gorella × Chandler	Gebr. Vissers, Нидерланды
Flamenco	Evita × EMR77	East Malling Research Station, Великобритания
Red Gauntlet	(New Jersey 1051 × Climax) × (Climax × New Jersey 1051)	Шотландия
Barlidaun	MDUS 2359 × MDUS 2713	США

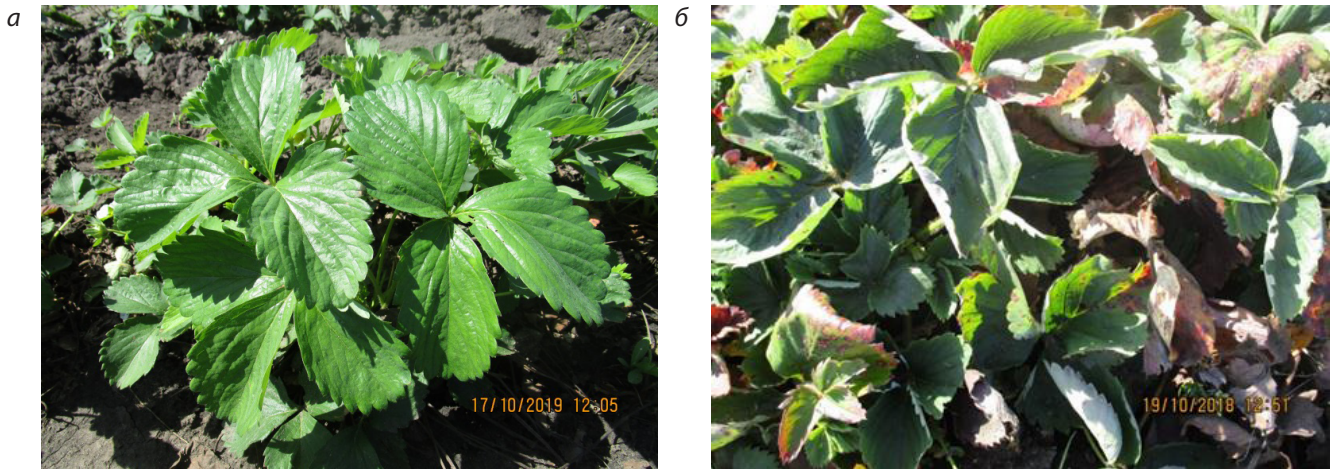


Рис. 1. Поражение растений земляники мучнистой росой: а – сорт Сударушка, без поражения; б – сорт Фестивальная, степень поражения 3.0 балла.

ваемый как отношение генотипической дисперсии к общей фенотипической дисперсии, составил 34.8%. Низкий вклад генетической дисперсии в фенотипическую вариацию признака объясняется погодно-климатическими условиями: из пяти лет исследований два года (2021 и 2022) были неблагоприятными для развития *S. macularis*, вследствие чего фенотипические различия между устойчивыми и восприимчивыми сортами не проявлялись. При учете только относительно благоприятных для развития патогена лет (2018, 2019, 2020), в которые различия между сортами были более контрастными, вклад генотипа в формирование признака составил 50.7%.

Варьирование коэффициента наследуемости устойчивости к мучнистой росе в зависимости от степени инфекционной нагрузки описывается также другими исследователями, в частности отмечается, что низкая фенотипическая изменчивость признака снижает рассчитываемый показатель наследуемости (Kennedy et al., 2014).

Большая часть изучаемой коллекции земляники (88.4% форм), в том числе и все анализируемые дикорастущие виды рода *Fragaria*, характеризовалась высоким уровнем устойчивости к *S. macularis* – степень поражения растений не превышала 1.0 балла. Необходимо отметить, что у сорта Sonata (в генотипе присутствуют QTL *FxaPMR5b*, *FxaPMR7A*, *FxaPMR7X2* устойчивости к мучнистой росе (Sargent et al., 2019)), степень поражения в среднем за годы исследований составила 0.2 балла, а в отдельные годы – 1.0 балла. Кроме того, сорт Cleru, полученный гибридизацией устойчивого к мучнистой росе сорта Sweet Charlie (Liu et al., 2012), в отдельные годы отмечался поражением листового аппарата на 1 балл (средний балл поражения за 2018–2022 гг. – 0.4).

Отсутствием за годы исследований признаков поражения мучнистой росой характеризовались 18 из 43 проанализированных генотипов земляники, что составляет 41.9% от общего количества форм. Среди сортов земляники садовой отсутствие признаков поражения *S. macularis* обнаружено у 35.9% генотипов; среди сортов российской селекции – у 29.4% форм, среди сортов зарубежной селекции – у 47.4% форм. При этом различия в распространении признака «устойчивость к мучнистой росе» в

выборках отечественных и зарубежных сортов являются статистически недостоверными (при уровне значимости $p \leq 0.05$ $t_{\text{факт}} = 0.4 \leq t_{\text{ст}} = 4.3$).

К числу устойчивых к *S. macularis* (признаки поражения за годы исследований отсутствуют) относятся дикорастущие виды *F. moschata*, *F. orientalis*, *F. ovalis*, *F. virginiana* subsp. *platypetala*, сорта земляники садовой Боровицкая, Былинная, Кубата, Сударушка, Флора (отечественной селекции), Florence, Korona, Limalexia, Malwina, Murano, Ostara, Polka, Red Gauntlet, Vima Tarda (зарубежной селекции). Наличие у многих дикорастущих видов земляники (*F. ovalis*, *F. virginiana*, *F. chiloensis* и др.) популяций с высоким уровнем устойчивости к мучнистой росе подтверждается литературными данными, причем эколого-географическая разобщенность мест произрастания данных видов предполагает наличие различных механизмов устойчивости растений к *S. macularis* (Kennedy et al., 2013).

Следует отметить, что генотипы земляники, устойчивые к мучнистой росе в условиях Тамбовской области, могут поражаться патогеном в других регионах. Например, в условиях Алтайского края (Западная Сибирь) сорта Корона, Polka поражаются на 1.0–1.5 балла, а сорт Былинная – до 2.5 балла (Стольникова, Колесникова, 2017). Полученные результаты объясняются наличием у *S. macularis* физиологических рас, специфичных для различных регионов.

Для выявления генетических факторов устойчивости был проведен молекулярно-генетический скрининг анализируемой коллекции генотипов земляники по ДНК-маркерам IB535110 и IB533828, сцепленным с QTL *08 To-f* устойчивости к мучнистой росе. Маркеры IB535110 и IB533828 идентифицированы у 10 из 43 форм, что составляет 23.2%. Данные, полученные для этих маркеров, характеризуются 100% совпадением. Пример идентификации приведен на рис. 2, результаты – в табл. 2.

Среди проанализированных дикорастущих видов рода *Fragaria* QTL *08 To-f* выявлен у земляники восточной (*F. orientalis*). При этом отборная форма 298-19-9-43 (трехвидовой гибрид, второе беккроссное поколение от *F. moschata* и *F. orien-*

Таблица 2. Поражение мучнистой росой изучаемых генотипов земляники в условиях г. Мичуринска Тамбовской области (2018–2022 гг.) и наличие у них ДНК-маркеров локуса устойчивости *08 To-f*

Генотип	Степень поражения, балл						Фенотипическое проявление устойчивости*	Локус <i>08 To-f</i>	
	2018 г.	2019 г.	2020 г.	2021 г.	2022 г.	Среднее		IB535110	IB533828
<i>F. moschata</i> Duch.	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	R	1	1
<i>F. orientalis</i> Los.	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	R	1	1
<i>F. ovalis</i> (Lehm.) Rydb.	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	R	0	0
<i>F. virginiana</i> subsp. <i>platypetala</i> (Rydb.) Staudt	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	R	0	0
Берегиня	0.0	1.0	0.0	0.0	1.0	0.4	S	0	0
Боровицкая	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	R	0	0
Былинная	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	R	1	1
Витязь	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.4	S	0	0
Избранница	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	S	0	0
Кокинская заря	1.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.4	S	0	0
Кубата	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	R	0	0
Ласточка	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	S	0	0
Привлекательная	2.0	2.0	1.0	0.0	1.0	1.2	S	0	0
Рубиновый каскад	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.2	S	0	0
Сударушка	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	R	1	1
Урожайная ЦГЛ	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.4	S	0	0
Фейерверк	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	S	0	0
Фестивальная	3.0	2.0	2.0	1.0	1.0	1.8	S	0	0
Флора	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	R	0	0
Царскосельская	1.0	1.0	1.0	0.0	0.0	0.6	S	0	0
Царица	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	S	0	0
Albion	1.0	1.0	1.0	0.0	0.0	0.6	S	0	0
Barlidaun	3.0	2.0	2.0	1.0	1.0	1.8	S	0	0
Cley	1.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.4	S	0	0
Driscoll Jubilee	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	S	0	0
Flamenco	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.2	S	0	0
Florence	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	R	1	1
Joly	1.0	0.0	1.0	0.0	0.0	0.4	S	0	0
Kimberly	1.0	1.0	1.0	0.0	1.0	0.8	S	0	0
Korona	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	R	1	1
Limalexia	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	R	0	0
Malwina	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	R	1	1
Monterey	1.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.4	S	0	0
Murano	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	R	0	0
Ostara	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	R	1	1
Polka	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	R	1	1
Red Gauntlet	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	R	1	1
Sonata	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	S	0	0
Symphony	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	S	0	0
Vima Tarda	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	R	0	0
298-19-9-43	2.0	2.0	2.0	1.0	1.0	1.6	S	0	0
922-67	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	S	0	0
28-11	4.0	3.0	2.0	1.0	1.0	2.2	S	0	0
HCP _{0.5}						0.1			

* R – устойчивость (признаки поражения за годы исследований отсутствуют); S – восприимчивость (за годы исследований отмечены признаки поражения).

Таблица 3. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа поражения генотипов земляники мучнистой росой за годы исследований

Источник вариации	SS	df	MS	F	p-значение	F критическое
Генотип	63.42326	42	1.510078	10.07462	2.23E-28	1.457365
Погодные условия	10.8186	4	2.704651	18.04433	2.4E-12	2.425453
Погрешность	25.1814	168	0.149889			
Итого	99.42326	214				

Примечание. SS – сумма квадратов отклонений; df – число степеней свободы; MS – средняя сумма квадратов отклонений, приходящаяся на одну степень свободы; F – F-критерий Фишера (фактическое значение); p-значение – значимость результатов; F критическое – критическое значение F-критерия.

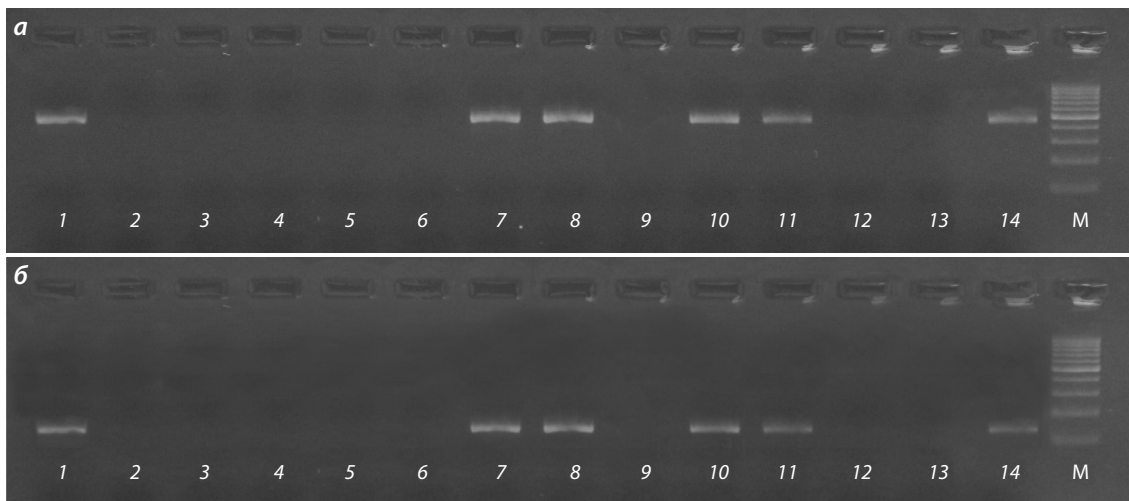


Рис. 2. Электрофоретический профиль маркеров IB535110 (а) и IB533828 (б) 14 из 43 проанализированных генотипов земляники.

1 – Red Gauntlet; 2 – Symphony; 3 – Берегиня; 4 – Избранница; 5 – Limalexia; 6 – Monterey; 7 – Былинная; 8 – Korona; 9 – Barlidaun; 10 – Сударушка; 11 – Polka; 12 – *F. ovalis*; 13 – *F. virginiana* subsp. *Platypetala*; 14 – *F. moschata*. М – маркер молекулярного веса.

talis) QTL *08 To-f* от исходных видов не унаследовала (средняя степень поражения мучнистой росой за годы исследования составила 1.6 балла, максимальная – 2.0 балла). Из числа сортов земляники садовой доля генотипов с идентифицированным QTL устойчивости к мучнистой росе составила 22.2 % (8 из 36 сортов). Среди сортов отечественной селекции QTL *08 To-f* присутствует у двух форм (сорта Былинная и Сударушка) из 17 (11.7 %), а из зарубежных сортов – у шести генотипов (Florence, Korona, Malwina, Ostara, Polka, Red Gauntlet) из 19 (31.6 %). Нужно отметить, что у сорта Sonata, для которого, согласно литературным данным (Sargent et al., 2019), идентифицированы QTL устойчивости к мучнистой росе (*FxaPMR5b*, *FxaPMR7A*, *FxaPMR7X2*), QTL *08 To-f* не обнаружен (маркеры IB535110 и IB533828 отсутствуют). Полученные результаты подтверждают, что устойчивость сорта Sonata детерминирована QTL, выявленными ранее.

На основании проведенного BLAST-анализа последовательностей используемых маркеров было выдвинуто предположение об ортологичности QTL *FxaPMR7A* и *08 To-f* (Sargent et al., 2019). Для сорта Red Gauntlet также были найдены другие QTL (на хромосомах 2A, 4B, 6D, 7C и 7D) (Cockerton et al., 2018). Поэтому у данного сорта фенотипическая устойчивость может быть детерминирована кумулятивным действием нескольких QTL

и необходимо проведение дополнительных исследований для сопоставления полученных результатов и уточнения количества выявленных QTL и их локализации.

Анализ родословных сортов с маркерами IB535110 и IB533828 показал, что сорта Florence и Ostara созданы с использованием сорта Red Gauntlet, который, согласно полученным данным, служит источником QTL *08 To-f*. Сорт Korona выделен в комбинации скрещивания Tamella × Unduka, сорт Polka – в гибридной комбинации Unduka × Sivetta, поэтому источником QTL *08 To-f* для данных форм предположительно является сорт Unduka. Для уточнения необходимо проведение анализа исходных родительских форм на наличие диагностических маркеров IB535110 и IB533828.

Необходимо отметить, что с использованием сортов Red Gauntlet и Unduka получены сорта Боровицкая (Надежда × Red Gauntlet), Царица (Venta × Red Gauntlet) и Берегиня (Соловушка × Unduka), не имеющие, согласно результатам молекулярно-генетического анализа, QTL *08 To-f* устойчивости к мучнистой росе. Сорт Былинная выделен в комбинации Персиковая × Сеянец ВИР-228613, для исходных форм данные о наличии QTL *08 To-f* отсутствуют. Для сорта Сударушка исходными формами являются Фестивальная и Roxana. Сорт Фестивальная поражался мучнистой росой за годы исследований в среднем

на 1.8 балла с варьированием поражения по годам от 1.0 до 3.0 балла, а маркеры IB535110 и IB533828 у него отсутствуют. Поэтому источником QTL *08 To-f* для сорта Сударушка служит предположительно сорт Roxana.

Сопоставление результатов молекулярно-генетического анализа и фенотипической оценки устойчивости к мучнистой росе показало, что все генотипы земляники с идентифицированными маркерами IB535110 и IB533828 в условиях г. Мичуринска Тамбовской области характеризуются полевой устойчивостью к *S. macularis* (признаки поражения патогеном за годы исследования отсутствуют). Таким образом, QTL *08 To-f* является перспективной компонентой генетической детерминанты устойчивости к местным расам мучнистой росы, а сорта Былинная, Сударушка, Florence, Korona, Malwina, Ostara, Polka, Red Gauntlet и дикорастущие виды *F. moschata* и *F. orientalis* – ценные исходные формы, которые могут быть использованы в селекционных программах по созданию устойчивых к патогенам генотипов земляники. При этом для сокращения времени проведения исследований, финансовых и трудовых ресурсов допустимо использование одного из двух маркеров. Недостатком этих маркеров является наличие только одного ампликона, в связи с чем возможно получение ложноотрицательных результатов, обусловленных ингибированием ПЦР. Для исключения ложноотрицательных результатов необходимо проведение предварительной оценки качества экстрагированной ДНК.

Кроме того, согласно проведенным ранее исследованиям, сорт Былинная характеризуется наличием гена *Rpfl* устойчивости к фитотрофной корневой гнили (возбудитель – *Phytophthora fragariae* var. *fragariae* Hickman) (Лыжин, Лукьянчук, 2020), а сорт Сударушка – наличием гена *Rca2* устойчивости к антракнозной черной гнили (возбудитель – *Colletotrichum acutatum* J.H. Simmonds) (Лыжин и др., 2019). Поэтому данные сорта представляют собой комплексные источники аллелей резистентности к грибным патогенам.

Следует также отметить, что ряд изучаемых генотипов земляники (*F. ovalis*, *F. virginiana* subsp. *platypetala*, сорта земляники садовой Боровицкая, Кубата, Флора, Limalexia, Murano, Vima Tarda), у которых QTL *08 To-f* отсутствует, не поражен за годы исследований мучнистой росой.

Зависимость фенотипического проявления устойчивости к *S. macularis* от присутствия в генотипе QTL *08 To-f* описывается уравнением регрессии $y = 0.758x + 0.242$. Проверка значимости модели регрессии с использованием *F*-критерия Фишера показала, что при уровне значимости 0.05 нулевая гипотеза об отсутствии зависимости между переменными опровергается (табл. 4).

Степень корреляции между наличием маркеров IB535110 и IB533828 и фенотипической устойчивостью (признаки поражения мучнистой росой отсутствуют) составила 0.649, что по шкале Чеддока соответствует заметной связи между признаками ($0.5 < r_{xy} < 0.7$). Коэффициент детерминации (R^2), показывающий вклад изучаемого локуса в проявление признака, равен 0.4209, т. е. в 42.09 % случаев фенотипическая устойчивость определяется наличием QTL *08 To-f*, тогда как в 57.91 % случаев влияние оказывают другие факторы. По литературным данным, коэффициент детерминации для некоторых идентифици-

Таблица 4. Результаты регрессионного анализа зависимости фенотипической устойчивости земляники к мучнистой росе от наличия локуса *08 To-f*

Показатель	df	SS	MS	F	Значимость F
Регрессия	1	4.40451	4.40451	29.79651	2.54E-06
Остаток	41	6.060606	0.14782		
Итого	42	10.46512			

Примечание. df – число степеней свободы; SS – сумма квадратов отклонений; MS – средняя сумма квадратов отклонений, приходящаяся на одну степень свободы; F – F-критерий Фишера (фактическое значение); Значимость F – значимость результатов.

рованных QTL устойчивости к мучнистой росе варьировал от 0.16 до 0.57 (Cockerton et al., 2018).

Полученные результаты свидетельствуют о наличии у этих форм дополнительных генетических детерминант устойчивости к *S. macularis*. В связи с этим идентификация в гибридном потомстве земляники устойчивых к мучнистой росе генотипов с использованием диагностических маркеров IB535110 и IB533828 возможна при наличии у родительских форм QTL *08 To-f*. В других случаях устойчивость к *S. macularis* может контролироваться иными генетическими факторами и, следовательно, использование маркеров IB535110 и IB533828 недопустимо.

Заключение

Таким образом, маркеры IB535110 и IB533828 позволяют достоверно идентифицировать в геноплазме земляники QTL *08 To-f* устойчивости к мучнистой росе и могут быть использованы в программах маркер-опосредованного совершенствования сортимента. Перспективными источниками устойчивости к *S. macularis* по результатам молекулярно-генетического анализа являются дикорастущие виды *F. moschata* и *F. orientalis*, а также сорта земляники садовой Былинная, Сударушка, Florence, Korona, Malwina, Ostara, Polka и Red Gauntlet.

Список литературы / References

- Говорова Г.Ф., Говоров Д.Н. Земляника: прошлое, настоящее, будущее. М.: ФГНУ «Росинформагротех», 2004
[Govorova G.F., Govorov D.N. Strawberry: Past, Present, Future. Moscow: Rosinformagrotekh Publ., 2004 (in Russian)]
- Жученко А.А. Биологизация и экологизация интенсификационных процессов в сельском хозяйстве. *Вестн. ОрелГАУ*. 2009;3:8-12
[Zhuchenko A.A. Biologization and ecologization of intensification processes in agriculture. *Vestnik OrelGAU = Bulletin of Orel State Agrarian University*. 2009;3:8-12 (in Russian)]
- Зубов А.А. Генетические особенности и селекция земляники. Мичуринск, 1990
[Zubov A.A. Genetic Features and Breeding of Strawberry. Michurinsk, 1990 (in Russian)]
- Зубов А.А. Теоретические основы селекции земляники. Мичуринск: ВНИИГиСПР, 2004
[Zubov A.A. Theoretical Foundations of Strawberry Breeding. Michurinsk: Michurin All-Russia Institute for the Genetics and Breeding of Fruit Plants, 2004 (in Russian)]
- Лукьянчук И.В., Лыжин А.С., Козлова И.И. Анализ генетической коллекции земляники (*Fragaria L.*) по генам *Rca2* и *Rpfl* с использованием молекулярных маркеров. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(7):795-799. DOI 10.18699/VJ18.423

- [Luk'yanchuk I.V., Lyzhin A.S., Kozlova I.I. Analysis of strawberry genetic collection (*Fragaria L.*) for *Rca2* and *Rpf1* genes with molecular markers. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(7):795-799. DOI 10.18699/VJ18.423 (in Russian)]
- Лыжин А.С., Лукьянчук И.В. Анализ полиморфизма генотипов земляники (*Fragaria L.*) по гену устойчивости к фитофторозной корневой гнили *Rpf1* для идентификации перспективных для селекции и садоводства форм. *Весті Національної академії наук України. Серія аграрних наук*. 2020;58(3):311-320. DOI 10.29235/1817-7204-2020-58-3-311-320
- [Lyzhin A.S., Luk'yanchuk I.V. Analysis of polymorphism of strawberry genotypes (*Fragaria L.*) according to the strawberry red root spot resistance gene *Rpf1* for identification of strawberry forms promising for breeding and horticulture. *Vesti Natsyonal'nyy Akademii Navuk Belarusi. Seryya Agrarnykh Navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Agrarian Series*. 2020;58(3):311-320. DOI 10.29235/1817-7204-2020-58-3-311-320 (in Russian)]
- Лыжин А.С., Лукьянчук И.В., Жбанова Е.В. Полиморфизм сортов земляники (*Fragaria × ananassa*) по гену устойчивости к антракнозу *Rca2*. *Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(1):73-77. DOI 10.30901/2227-8834-2019-1-73-77
- [Lyzhin A.S., Lukyanchuk I.V., Zhanova E.V. Polymorphism of the *Rca2* anthracnose resistance gene in strawberry cultivars (*Fragaria × ananassa*). *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii = Proceedings on Applied Botany, Genetics, and Breeding*. 2019; 180(1):73-77. DOI 10.30901/2227-8834-2019-1-73-77 (in Russian)]
- Стольников Н.П., Колесникова А.В. Сортосвая устойчивость земляники к мучнистой росе в условиях юга Западной Сибири. *Садоводство и виноградарство*. 2017;5:49-51. DOI 10.18454/VSTISP.2017.5.7593
- [Stolnikova N.P., Kolesnikova A.V. Variety resistance of strawberry to powdery mildew in conditions of the south of Western Siberia. *Sadovodstvo i Vinogradarstvo = Horticulture and Viticulture*. 2017; 5:49-51. DOI 10.18454/VSTISP.2017.5.7593 (in Russian)]
- Холод Н.А., Семенова Л.Г. Восприимчивость сортов земляники садовой к мучнистой росе. *Плодоводство и виноградарство Юга России*. 2014;25(01):111-115
- [Holod N., Semenova L. Susceptibility of strawberry varieties to powdery mildew. *Plodovodstvo i Vinogradarstvo Yuga Rossii = Fruit Growing and Viticulture of South Russia*. 2014;25(01):111-115 (in Russian)]
- Bajpai S., Shukla P.S., Asiedu S., Pruski K., Prithiviraj B. A biostimulant preparation of brown seaweed *Ascophyllum nodosum* suppresses powdery mildew of strawberry. *Plant Pathol. J.* 2019;35(5):406-416. DOI 10.5423/PPJ.OA.03.2019.0066
- Carisse O., Bouchard J. Age-related susceptibility of strawberry leaves and berries to infection by *Podosphaera aphanis*. *Crop Prot.* 2010;29(9):969-978. DOI 10.1016/j.cropro.2010.03.008
- Cockerton H.M., Vickerstaff R.J., Karlström A., Wilson F., Sobczyk M., He J.Q., Sargent D.J., Passey A.J., McLeary K.J., Pakozdi K., Harrison N., Lumbreras-Martinez M., Antanaviciute L., Simpson D.W., Harrison R.J. Identification of powdery mildew resistance QTL in strawberry (*Fragaria × ananassa*). *Theor. Appl. Genet.* 2018;131(9):1995-2007. DOI 10.1007/s00122-018-3128-0
- Davik J., Honne B.I. Genetic variance and breeding values for resistance to a wind-borne disease [*Sphaerotheca macularis* (Wall. ex Fr.)] in strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) estimated by exploring mixed and spatial models and pedigree information. *Theor. Appl. Genet.* 2005;111(2):256-264. DOI 10.1007/s00122-005-2019-3
- Feng J., Cheng Y., Zheng C. Expression patterns of octoploid strawberry *TGA* genes reveal a potential role in response to *Podosphaera aphanis* infection. *Plant Biotechnol. Rep.* 2020;14:55-67. DOI 10.1007/s11816-019-00582-9
- Gorgitano M.T., Pirilli M. Life cycle economic and environmental assessment for a greening agriculture. *Qual. – Access Success*. 2016; 17(S1):181-185
- Je H.J., Ahn J.W., Yoon H.S., Kim M.K., Ryu J.S., Hong K.P., Lee S.D., Park Y.H. Development of cleaved amplified polymorphic sequence (CAPS) marker for selecting powdery mildew-resistance line in strawberry (*Fragaria × ananassa* Duchesne). *Korean J. Hort. Sci. Technol.* 2015;33(5):722-729. DOI 10.7235/hort.2015.14133
- Kennedy C., Hasing T.N., Peres N.A., Whitaker V.M. Evaluation of strawberry species and cultivars for powdery mildew resistance in open-field and high tunnel production systems. *HortScience*. 2013; 48(9):1125-1129. DOI 10.21273/HORTSCI.48.9.1125
- Kennedy C., Osorio L.F., Peres N.A., Whitaker V.M. Additive genetic effects for resistance to foliar powdery mildew in strawberry revealed through divergent selection. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 2014; 139(3):310-316. DOI 10.21273/JASHS.139.3.310
- Koishihara H., Enoki H., Muramatsu M., Nishimura S., Susumu Y.U.I., Honjo M. Marker associated with powdery mildew resistance in plant of genus *Fragaria* and use thereof. U.S. Patent No. 10,724,093. Washington, DC: U.S. Patent and Trademark Office. 2020
- Lifshitz C., David N., Shalit N., Slotzky S., Tanami Z., Elad Y., Dai N. Inheritance of powdery mildew resistance in strawberry lines from the Israeli germplasm collection. In: *Proceedings of the NASS/NASGA conference* (February 9-12, 2007, Ventura, California). Los Angeles, 2007;74-76
- Liu J., Duan K., Zhang Q., Ye Z., Gao Q. Genetic mapping and preliminary analysis of SSR marker for powdery mildew resistance in strawberry. *Acta Agriculturae Jiangxi*. 2012;24(11):49-52
- Nelson M.D., Gubler W.D., Shaw D.V. Inheritance of powdery mildew resistance in greenhouse-grown versus field-grown California strawberry progenies. *Phytopathology*. 1995;85(4):421-424
- Palmer M.G., Holmes G.J. Fungicide sensitivity in strawberry powdery mildew caused by *Podosphaera aphanis* in California. *Plant Dis.* 2021;105(9):2601-2605. DOI 10.1094/PDIS-12-20-2604-RE
- Sargent D.J., Buti M., Šurbanovski N., Brurberg M.B., Alsheikh M., Kent M.P., Davik J. Identification of QTLs for powdery mildew (*Podosphaera aphanis*; syn. *Sphaerotheca macularis* f. sp. *fragariae*) susceptibility in cultivated strawberry (*Fragaria × ananassa*). *PLoS One*. 2019;14(9):e0222829. DOI 10.1371/journal.pone.0222829
- Sombardier A., Dufour M.-C., Blancard D., Corio-Costet M.-F. Sensitivity of *Podosphaera aphanis* isolates to DMI fungicides: distribution and reduced cross-sensitivity. *Pest Manag. Sci.* 2010;66:35-43. DOI 10.1002/ps.1827
- Sylla J., Alsanian B.W., Krüger E., Becker D., Wohanka W. *In vitro* compatibility of microbial agents for simultaneous application to control strawberry powdery mildew (*Podosphaera aphanis*). *Crop Prot.* 2013;51:40-47. DOI 10.1016/j.cropro.2013.04.011
- Tapia R.R., Barbey C.R., Chandra S., Folta K.M., Whitaker V.M., Lee S. Evolution of the MLO gene families in octoploid strawberry (*Fragaria × ananassa*) and progenitor diploid species identified potential genes for strawberry powdery mildew resistance. *Hortic. Res.* 2021;8(1):153. DOI 10.1038/s41438-021-00587-y
- Whitaker V.M., Osorio L.F., Hasing T., Gezan S. Estimation of genetic parameters for 12 fruit and vegetative traits in the University of Florida strawberry breeding population. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 2012;137(5):316-324. DOI 10.21273/JASHS.137.5.316

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке проекта Минобрнауки России «Национальная сетевая коллекция генетических ресурсов растений для эффективного научно-технологического развития РФ в сфере генетических технологий» по соглашению № 075-15-2021-1050 от 28.09.2021.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 06.03.2023. После доработки 12.10.2023. Принята к публикации 12.10.2023.