

## Перспективы маркер-ориентированной селекции томата *Solanum lycopersicum* L.

А.Б. Щербань

Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

✉ e-mail: atos@bionet.nsc.ru

В обзоре представлена краткая характеристика одного из основных для Сибири объектов овощеводства – томата. Обобщены данные об основных направлениях селекции этой культуры, таких как устойчивость к различным патогенам, сроки созревания и хранения плодов, а также содержание в них биологически активных веществ (БАВ). Отдельная глава обзора посвящена использованию различных типов маркеров ДНК для построения детальных генетических карт указанного объекта, которые наряду с данными полногеномного секвенирования могут быть использованы для скрининга различных генов, отвечающих за селективируемые признаки. Большинство таких признаков, особенно специфическая устойчивость к тем или иным патогенам, перенесено в культурный томат путем скрещивания его с дикорастущими видами, поэтому особое внимание в статье уделено выявлению и маркированию генов устойчивости к целому ряду вирусных, грибных и бактериальных патогенов, распространенных в Западной Сибири и на прилегающих территориях. Другой важный аспект для селекции – содержание БАВ в плодах томата, включая каротиноиды, витамины, сахара, органические кислоты и др. За последнее время благодаря современным технологиям секвенирования, SNP-генотипирования, разработке новых биоинформатических подходов удалось установить генетические каскады, определяющие биохимический состав плодов томата; выделить ключевые гены, которые в перспективе могут быть использованы в маркер-ориентированной селекции по признакам питательной ценности. И, наконец, обсуждаются генетические работы, посвященные весьма актуальной для селекции проблеме оптимального в тех или иных климатических условиях срока созревания плодов и их длительного хранения без потери качества.

Ключевые слова: томат; селекция; ДНК-маркер; патоген; устойчивость; срок созревания; лежкость.

**Для цитирования:** Щербань А.Б. Перспективы маркер-ориентированной селекции томата *Solanum lycopersicum* L. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;23(5):534-541. DOI 10.18699/VJ19.522

## Prospects for marker-associated selection in tomato *Solanum lycopersicum* L.

A.B. Shcherban

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia

✉ e-mail: atos@bionet.nsc.ru

The review gives a brief description of tomato, one of the main objects of olericulture for Siberia. The data on the main directions in the breeding of this culture, such as resistance to various pathogens, the nutritional properties of fruits, the timing of their maturation and storage are generalized. A separate chapter is devoted to the use of various types of DNA markers for constructing detailed genetic maps of the specified object, which, along with full-genome sequencing data, can be used to screen for genes responsible for breeding traits. Most of these traits, especially specific resistance to one or another pathogen, were transferred to the cultivated tomato by crossing with wild species, therefore, special attention was paid in the article to identifying and marking resistance genes to a variety of viral, fungal and bacterial pathogens occurring in Western Siberia and adjacent areas. Another important aspect for breeding is the nutrient content of tomato fruits, including carotenoids, vitamins, sugars, organic acids, etc. Recently, due to modern technologies of sequencing, SNP-genotyping, the development of new bioinformatic approaches, it has become possible to establish genetic cascades determining the biochemical composition of tomato fruits, to identify key genes that can be used in the future for marker-associated selection of nutritional value. And, finally, genetic works devoted to the problem of the optimal dates of fruit ripening in certain climatic conditions and their prolonged storage without loss of quality are discussed.

Key words: tomato; selection; DNA marker; pathogen; resistance; ripening time; shelf life.

**For citation:** Shcherban A.B. Prospects for marker-associated selection in tomato *Solanum lycopersicum* L. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2019;23(5):534-541. DOI 10.18699/VJ19.522 (in Russian)

### Введение

Томат, *Solanum lycopersicum* L., – вторая по важности овощная культура после капусты. Он принадлежит к семейству Solanaceae, состоящему из приблизительно 100 ро-

дов и 2500 видов, включая несколько растений агрономического значения (картофель, баклажан, перец, табак). В 2012 г. благодаря усилиям Международного консорциума по секвенированию генома томата, были полностью

секвенированы геномы культурного сорта Heinz 1706 и дикого предка томата *Solanum pimpinellifolium* L. (DOI 10.1038/nature11119). Томат ( $2n = 2x = 24$ ) имеет относительно компактный геном размером 950 млн п. н. Он содержит около 35 000 генов и в ходе эволюции подвергался двум раундам триплоидизации (120 и 70 млн лет назад), при этом второй раунд был до расхождения томата с картофелем. Предполагают, что процесс полиплоидизации способствовал неофункционализации генов, отвечающих за созревание и химический состав плодов, что привело к формированию у томата признака мякоплодности, имеющего огромное значение для распространения семян (Howe, Smallwood, 1982). Данные секвенирования доступны через веб-сайт SOLGenomics Network (SGN) (<http://solgenomics.net>). Плоды томата обогащены витаминами А и С, рядом минералов и других БАВ, в том числе ликопином, который относится к антиоксидантам (Rao A.V., Rao L.G., 2007).

Родина томата – Южная Америка, где до сих пор встречаются его дикие и полукультурные формы. В середине XVI в. томат попал через Испанию и Португалию в Европу в качестве декоративного растения, так как его плоды долгое время считались несъедобными. В конце XVIII в. томат появился в России, и вначале его также возделывали в декоративных целях. Овощной культурой томат стал благодаря ученому-агроному А.Т. Болотову, который разработал рассадный способ выращивания и метод дозаривания (дозревание зеленых плодов после их сбора).

### ДНК-маркеры

В настоящее время наличие полных геномных последовательностей (см. выше) дает возможность эффективно проводить поиск различных генов, отвечающих за ценные признаки, а также соответствующих ДНК-маркеров для маркер-ориентированной селекции (MAS) новых форм томата. Разработано большое количество этих маркеров, в том числе RFLP (полиморфизм длины рестриционных фрагментов) (Tanksley et al., 1992), а также ПЦР-маркеры, включающие RAPD (случайно амплифицированная полиморфная ДНК), AFLP (полиморфизм длины амплифицированных фрагментов), SSR (простые повторяющиеся последовательности) (Saliba-Colombani et al., 2000; Ohyama et al., 2009). На современном этапе наиболее эффективны SNP-маркеры (однонуклеотидный полиморфизм), и в рамках этой технологии на томате были успешно апробированы такие методологические подходы, как использование SNP-анализа EST для высокопроизводительного генотипирования (Shirasawa et al., 2010), широкомасштабное геномное секвенирование для выявления SNP, влияющих на функции белков (<http://plant1.kazusa.or.jp/tomato>). Разработаны полиморфные маркеры для геномной селекции томата на основе DArT (ДНК-чип технологии изучения разнообразия) (Van Schalkwyk et al., 2012).

Однако следует отметить, что, несмотря на множество разработанных ДНК-маркеров, в практической селекции томата используются в основном маркеры для качественных признаков, таких как специфическая устойчивость к патогенам. Что касается количественных признаков (QTL), то использованию соответствующих маркеров пока

препятствуют их слабая сцепленность с этими признаками, низкий полиморфизм, нежелательные плейотропные эффекты, а также отсутствие валидации на разнообразном материале линий и сортов (Foolad, Panthee, 2012). В связи с этим проблема поиска новых эффективных молекулярных маркеров, пригодных для использования на широком круге сортов и популяций, остается актуальной.

### Основные направления селекции томата в условиях Западной Сибири

Томат – теплолюбивая культура, и климат Западной Сибири не всегда благоприятствует его урожайности. К тому же томат подвержен многочисленным инфекционным заболеваниям. Отсюда вытекает необходимость создания новых сортов и гибридов, способных давать высокий урожай и обладать комплексом хозяйственно ценных признаков, таких как устойчивость к патогенам, срок созревания в связи с коротким вегетационным периодом, лежкость и др. Как известно, MAS дает возможность вести отбор по многим признакам одновременно и позволяет значительно (в 2–3 раза) сократить сроки получения новых сортов по сравнению с классической селекцией. Однако в Сибирском регионе до сих пор не получен ни один сорт или гибрид томата с использованием MAS. В связи с этим представляется актуальным обобщить основные результаты, полученные в мире на этой культуре с помощью MAS, с акцентом на тех направлениях, которые соответствуют условиям Западной Сибири и прилегающих территорий.

### Устойчивость томата к патогенам

Большинство генов устойчивости было идентифицировано в составе дикорастущих видов и затем путем скрещивания перенесено в культурный томат (Foolad, Panthee, 2012). В Сибири на первом месте по значимости находятся грибные заболевания томата, а именно: фитофтороз, кладоспориоз (защищенный грунт), септориоз (открытый грунт), фузариоз и вертициллез. Из бактериальных заболеваний наиболее распространены бактериальная пятнистость и бактериальный рак. Вирусные заболевания не столь актуальны для Сибири, хотя в отдельные годы случаются эпифитотии.

### Устойчивость к грибным заболеваниям

**Устойчивость к фитофторозу.** Фитофтороз (Late Blight; LB), вызываемый оомицетом *Phytophthora infestans*, – одно из самых разрушительных заболеваний томата в регионах с высокой влажностью и прохладным климатом, приводит к потере урожая до 100 %. Потери могут быть в форме падения урожайности, пониженного качества плодов, например низкого удельного веса, уменьшения лежкости и т. д. Из-за большого экономического эффекта патология и генетика этого заболевания интенсивно исследуются на протяжении многих лет. У дикорастущего томата *S. pimpinellifolium* идентифицированы три основных гена устойчивости, *Ph-1*, *Ph-2* и *Ph-3*, картированные на хромосомах 7, 10 и 9 соответственно (Black et al., 1996; Morgeau et al., 1998). Наиболее сильный ген устойчивости, *Ph-3*, обеспечивает неполную доминантную резистентность к широкому спектру изолятов *P. infestans* (Chunwongse et al., 2002). Анализ его первичной структуры показал, что

он кодирует CC-NBS-LRR (coiled-coil nucleotide-binding leucine-rich repeat) – белок, который относится к обширному классу NBS-LRR R-генов растений (Zhang et al., 2014). Тем не менее даже этот ген не обеспечивает резистентность к наиболее агрессивным изолятам фитотрофы. В этих случаях эффективной оказалась комбинация двух генов, *Ph-2* и *Ph-3*, которые были успешно перенесены в ряд коммерческих сортов с помощью разработанных кодоминантных CAPS-маркеров (Robbins et al., 2010; Zhang et al., 2014). Работа по выделению и анализу новых генов устойчивости к фитотрофу продолжается. В частности, выявлен целый ряд QTL, несущих гены устойчивости, которые пока точно не локализованы (Merk, Foolad, 2012; Panthee et al., 2017).

**Устойчивость к фузариозу.** *Fusarium oxysporum* – почвенный гриб, вызывающий у томата болезнь увядания. Поражает все ткани растения и может длительно сохраняться в виде хламидоспор в почве и на растительных остатках, не теряя вирулентности. В настоящее время идентифицированы три расы этого гриба; в России наибольший ущерб в защищенном грунте приносит раса 1, в отдельных хозяйствах встречается раса 2 (Игнатова, 2001). Ген *I*, обеспечивающий высокую устойчивость к расе 1, и ген *I-2*, дающий устойчивость к расам 1 и 2, были картированы на коротком и длинном плечах хромосомы 11 соответственно (Ori et al., 1997; Scott et al., 2004). Эти гены наиболее часто использовали в селекции на устойчивость к фузариозу, однако в последнее время большое распространение получает раса 3, соответствующий ген устойчивости был подробно картирован на хромосоме 7 (Lim et al., 2008). Существуют различные сцепленные ПЦР-маркеры к каждому из трех генов, наиболее эффективны маркеры устойчивости к расам 1 и 3 (Barillas et al., 2008; Arens et al., 2010).

Разновидность фузариоза – фузариозная корневая гниль, вызываемая другим штаммом *F. oxysporum*. Резистентность была установлена в индуцированном мутанте *S. peruvianum*, и единственный ген резистентности *Fr 1* был картирован на хромосоме 9 вблизи гена *Tm-2<sup>2</sup>* (Vakalounakis et al., 1997). Впоследствии были разработаны маркеры RAPD для *Fr 1* (Tanyolac, Akkale, 2010), однако к настоящему времени существует не много коммерческих сортов и линий, устойчивых к этой болезни.

**Устойчивость к кладоспориозу.** Кладоспориоз (бурая пятнистость) распространен почти во всем мире и особенно часто поражает растения в условиях теплицы. Пораженные листья, цветки и молодые плоды желтеют и позже засыхают. Возбудителем болезни является *Cladosporium fulvum*, – высококонтагиозный, факультативный сапрофит. Установлено и картировано на разных хромосомах свыше 20 основных генов устойчивости (Wang et al., 2007). В России самые эффективные гены устойчивости – *Cf-2*, *Cf-5*, *Cf-6*, *Cf-9*, дающие устойчивость к расам гриба 1, 3 и 4, однако в связи с появлением новых рас необходимо сочетать не менее двух генов (Игнатова, 2001). Хотя ряд ПЦР-маркеров был ассоциирован с *Cf*-генами (Grushetskaya et al., 2007; Wang et al., 2007; Truong et al., 2011), пока нет данных об использовании их в селекции.

**Устойчивость к вертициллезу.** Вертициллез – широко распространенное заболевание, для которого характерны

симптомы: увядание, изменение окраски и опадение листьев, некроз сосудистых тканей и корневой системы. Вертициллез вызывается *Verticillium dahlia* и *V. albo-atrum*. У томата устойчивость к вертициллезу контролирует локус *Ve*, картированный на коротком плече хромосомы 9 и состоящий из двух сцепленных генов, *Ve-1* и *Ve-2*, каждый из которых обеспечивает устойчивость к определенным расам патогена (Kawchuk et al., 2001; Fradin et al., 2009). Были получены ПЦР-маркеры для дискриминации устойчивых и чувствительных к вертициллезу форм томата (Acciarri et al., 2007; Arens et al., 2010).

#### Устойчивость к бактериям-патогенам

**Бактериальный рак** (Bacterial cancer), вызываемый палочковидной бактерией *Clavibacter michiganensis*, – заболевание томата, распространенное по всему миру и одно из самых трудно контролируемых. Инфицирование происходит через механически поврежденные ткани. Наибольшему риску подвержены тепличные томаты. Работы по картированию с использованием скрещивания *S. lycopersicum* с резистентным образцом *S. habrochaites* LA 407 позволили идентифицировать и точно картировать два крупных QTL на хромосомах 2 (*Rcm2.0*) и 5 (*Rcm5.1*), которые отвечают за 68 % вариации экспрессивности (Kabelka et al., 2002; Coaker, Francis, 2004). Есть данные по маркерам (Coaker, Francis, 2004), однако нет информации по их использованию.

**Бактериальная пятнистость** томата вызывается четырьмя видами палочковидной бактерии *Xanthomonas* (расы T1–T5), особенно распространена в Западной Сибири и Казахстане. Характерна пятнистость листьев, стеблей и плодов, сопровождаемая опадением листьев, уменьшением размера плодов и их невызреванием, что приводит к потере урожая до 100 %. Химический контроль недостаточен эффективен из-за развития резистентности у патогена и множественных путей его инокуляции. Устойчивость к патогену обнаружена у ряда образцов *S. lycopersicum*, а также у диких видов, однако ее использование осложняется разнообразием рас патогена и сложной природой устойчивости. Во многих случаях для нее характерна расоспецифичность, но некоторые генотипы проявляют множественную количественную устойчивость в зависимости от внешних условий. Так, например, линия Hawaii 7998 *S. lycopersicum* проявляет устойчивость к расе T1, варьирующую от пониженных симптомов болезни в поле до реакции гиперчувствительности (HR) в теплице. Эта реакция обеспечивается тремя независимыми генами: *Rx-1*, *Rx-2* (хромосома 1) и *Rx-3* (хромосома 5) (Wang et al., 1994; Yu et al., 1995). Наиболее достоверно подтверждено участие *Rx-3* локуса, к которому разработаны маркеры, в том числе CAPS-маркер *Rx3-L1*, используемый в селекции (Yang, Francis, 2005). Эта же линия имеет сильную HR-резистентность к расе T3 как в полевых условиях, так и в теплице, которую контролирует ген *Rx-4*, картированный на хромосоме 11 (Wang et al., 2011).

#### Устойчивость к вирусам

**Устойчивость к вирусу томатной мозаики.** Вирус томатной мозаики (ToMV) – один из наиболее стабильных



вирусов; потери урожая при заражении ToMV достигают 50 % и более. Заболевание характеризуется появлением пестрой (мозаичной) окраски листьев, стеблей и плодов с последующей их деформацией и увяданием. ToMV высококонтагиозен и передается через механический контакт, а также насекомыми: трипсами, тлей и др. У томата выявлены три основных гена устойчивости: *Tm-1*, *Tm-2* и *Tm-2<sup>2</sup>* (Ohmori et al., 1996; Sobir et al., 2000; Scott, 2007). Первый ген, локализованный на хромосоме 5, ингибирует синтез вирусной РНК посредством супрессии вирусной РНК репликазы (Meshi et al., 1988). Гены *Tm-2* и *Tm-2<sup>2</sup>*, локализованные на хромосоме 9, блокируют передвижение вируса от клетки к клетке, а также вызывают реакцию гиперчувствительности (Meshi et al., 1989). Наибольшая эффективность наблюдается при сочетании всех трех доминантных генов в гомо- или гетерозиготном состоянии (Пухальский, 2007). Для каждого из них были разработаны ПЦР-маркеры (Dax et al., 1998; Sobir et al., 2000; Arens et al., 2010).

**Устойчивость к бронзовости.** Болезнь вызывается тосповирусом бронзовости томата (tomato spotted wilt virus, TSWV). Приводит к снижению урожайности растений (более 50 %) и ухудшению качества продукции. TSWV-вирус имеет чрезвычайно широкий круг растений-хозяев, что создает высокий риск заражения. Известно восемь основных генов устойчивости, в том числе доминантные гены *Sw-1a*, *Sw-1b*, *Sw-5*, *Sw-6* и *Sw-7* и рецессивные гены *sw-2*, *sw-3* и *sw-4* (Stevens et al., 1992). Самый эффективный ген устойчивости к TSWV – ген *Sw-5*, локализованный на длинном плече хромосомы 9, и поскольку он является раснеспецифическим, то часто используется в практической селекции. Тем не менее существует опасность преодоления *Sw-5* новыми штаммами TSWV; вирулентность к этому гену устойчивости была зарегистрирована в нескольких странах (Scott, 2007). Разработано большое количество ПЦР-маркеров для выявления *Sw-5* (Smiech et al., 2000; Langella et al., 2004; Garland et al., 2005).

### Размер и окраска плодов, содержание в них биологически активных веществ

Признак «равномерное созревание» определяется генетическим локусом *uniform ripening (u)*, от которого зависят количество и распределение хлорофилла в незрелых плодах (Bohn, Scott, 1945). Доминантный аллель *U* определяет обычное, неравномерное созревание, при котором верхняя часть незрелого плода имеет темно-зеленую, а нижняя – светло-зеленую окраску. Растения, гомозиготные по рецессивному аллелю *u (u/u)*, дают равномерно созревающие плоды, которые в незрелом состоянии имеют одинаково бледно-зеленую окраску со всех сторон. Первоначальная селекция привела к отбору таких форм томата, поскольку для них характерна равномерная красная окраска зрелых плодов. В 2012 г. с использованием генетического картирования была установлена локализация локуса *U* на коротком плече 10-й хромосомы и идентифицирован ген-кандидат *GLK2*, кодирующий транскрипционный фактор Golden 2-like-регулятор развития хлоропластов (Powell et al., 2012). Авторы отсекали этот ген у сортов с генотипами *U/U* и *u/u* и обнаружили, что в первом случае ген *GLK2*

кодирует полноценный регуляторный белок длиной в 310 а. о., тогда как в случае рецессивного аллеля *u* из-за вставки одного нуклеотида образовался преждевременный стоп-кодон, что приводит к синтезу нефункционального белка. С помощью генетической трансформации показано, что именно эта мутация, блокирующая ген *GLK2*, отвечает за фенотип равномерной окраски и связанное с этим уменьшение количества хлоропластов в плодах. Последнее, в свою очередь, вызывает уменьшение уровня фотосинтеза и достоверному снижению содержания растворимых сухих веществ в соке плодов. В результате культурные формы томата с генотипом *u/u* имеют более низкие вкусовые и питательные качества по сравнению с предковыми формами.

В 2017 г. в журнале Science была опубликована статья D. Tieman с коллегами (2017), в которой исследовано более 300 современных и традиционных сортов томата с использованием геномного секвенирования и биохимического анализа. В этой работе установлено 28 соединений, отвечающих за органолептические качества томата, и на основе полногеномного поиска ассоциаций (GWAS) идентифицированы SNP, связанные с концентрацией этих химических соединений. В результате было идентифицировано несколько основных генов, отвечающих за насыщенность вкуса помидоров. Так, ген *Lin5* кодирует экстраклеточную инвертазу, которая катализирует гидролиз сахарозы до низкомолекулярных глюкозы и фруктозы. Современные и дикорастущие сорта отличаются всего одной SNP в составе данного гена, приводящей к замене Asn → Asp. Эта замена в структуре фермента, по-видимому, отвечает за низкое содержание сахара и увеличение размера плодов у современных сортов томата относительно его дикорастущих форм или стародавних сортов. Другой пример: ген *E8*, регулирующий синтез этилена – гормона созревания. У большинства современных сортов этот гормон имеет повышенную активность, что приводит к более высокой, по сравнению со стародавними сортами, концентрации метилсалицилата и гваякола – веществ с неприятным запахом, тогда как «полезные» ароматические вещества содержатся в меньшей концентрации. Выявлены три SNP в регуляторных районах гена *E8*, которые, по-видимому, отвечают за указанные различия (Tieman et al., 2017).

К важнейшим БАВ плодов томата относятся каротиноиды, класс 40-углеродных углеводов, которые представлены оранжевыми, красными и желтыми пигментами, синтезируемыми в различных органах растений. Эти вещества участвуют в разнообразных физиологических процессах роста, развития растений, реакции на внешние стимулы. К настоящему времени установлены гены биосинтеза, а также транскрипционные факторы и гормоны, регулирующие метаболизм каротиноидов под действием внешних факторов (Liu et al., 2015). В частности, выявлены ключевые гены-регуляторы, определяющие концентрацию ликопина – самого распространенного каротиноида, антиоксиданта спелых помидоров. Это вещество рассматривается как важный биологически активный компонент рациона человека, снижающий риск рака и сердечно-сосудистых заболеваний (Ford, Erdman, 2012). Недавно с помощью геномного редактирования был увеличен в пять раз синтез ликопина в плодах томата за

счет нокаута генов, контролирующих конверсию ликопина в  $\beta$ - и  $\alpha$ -каротин (Li et al., 2018).

Выявлены специфические полиморфизмы, отвечающие за конкретные сортовые признаки окраски плодов томата. Формирование темно-красной окраски у сорта Black Cherry обусловлено потерей функции белка ликопин- $\beta$ -циклазы в результате мутации сдвига рамки считывания в кодирующей части соответствующего гена. Аналогичная мутация, приводящая к стоп-кодону и укороченному белку Psy 1 фитоен-синтетазы, лежит в основе желтой окраски плодов (Aflitos et al., 2014).

Форма и размер плодов томата коррелируют с числом семенных камер-локул (locule). Два QTL, *lc* и *fas*, оказывают максимальный эффект на эти признаки и могут действовать синергически, обуславливая экстремально высокое количество локул (Cong et al., 2008; Munos et al., 2011). *Fas* является самым сильным геном (вариация числа локул 2 более 6), тогда как *lc* действует слабее (3–4 локулы). Две SNP, T  $\rightarrow$  C и A  $\rightarrow$  G, связаны с аллелем высокого числа локул *lc<sup>h</sup>*. Анализ первичной структуры гена *lc* обнаружил, что все 2-гнездовые образцы томата имеют *lc<sup>l</sup>* аллель, а 3-, 4-гнездовые – аллель *lc<sup>h</sup>*. Ген *Fas* кодирует YABBY-подобный транскрипционный фактор (Cong et al., 2008). Аллель *fas<sup>h</sup>* возник в результате инверсии участка 294 т. п. н. на хромосоме 11, что привело к выключению гена *Fas* из-за пространственного разобщения экзонов 1 и 2 (Huang, van der Knaap, 2011).

### Особенности формирования растений и созревания плодов

**Детерминантность.** Для защищенного грунта в условиях Сибири наиболее подходящими являются растения томата индетерминантного типа. Для них характерны непрерывный рост и равномерное в течение нескольких месяцев созревание плодов. Для открытого грунта более приемлемы детерминантные генотипы, основной отличительный признак которых – прекращение роста побегов после формирования 2–6 соцветий. Такие генотипы, как правило, раннеспелые, что предотвращает потерю урожая из-за короткого вегетационного периода.

Детерминантность контролируется регуляторным геном *SP (SELF PRUNING)*, который обеспечивает переход от вегетативной к генеративной стадии развития и гомологичен *FT (FLOWERING LOCUS T)* – гену арабидопсиса (Pnueli et al., 1998). Детерминантные растения имеют генотип *sp/sp*, индетерминантные – (*SP*–). В геноме томата имеется по крайней мере шесть *SP*-генов. Для одного из них, *SP5G*, был установлен механизм действия, зависящий от фотопериода (Soyk et al., 2017). Как и *FT* ген арабидопсиса, *SP5G* относится к репрессорам цветения. Под влиянием длинного дня его экспрессия индуцируется до высокого уровня, что приводит к подавлению цветения вплоть до наступления короткого дня (индетерминантный, дикий фенотип). У культурного томата детерминантного типа из-за мутаций в гене влияние длинного дня на экспрессию снижается. С помощью системы CRISPR/Cas9 удалось получить нуль-аллель *SP5G* и тем самым воссоздать детерминантный фенотип, характеризующийся ранним цветением и повышенной продуктивностью (Soyk et al., 2017).

**Гены медленного созревания плодов.** Ранее у томата обнаружены плейотропные гены, обуславливающие замедленный срок созревания плодов: *alcbaca (alc)*, ингибитор созревания (*ripening inhibitor; rin*) и несозревающий (*non-ripening; nor*) (Garg et al., 2008). У растений, несущих эти гены, в гомозиготном состоянии лежкость плодов увеличивалась на 250–500 %, при этом они были меньше подвержены процессу гниения. Однако такие генотипы не получили распространения в коммерции из-за сопутствующих признаков: бледного окрашивания и плохих вкусовых качеств. Плоды гетерозиготных растений также имели повышенную лежкость (среднее значение между родительскими формами), устойчивость к гниению, но при этом обладали приемлемыми для потребителя цветом и вкусом. К тому же растения имели повышенную урожайность, а такие показатели, как содержание ликопина, сухого вещества, консистенция плодов, содержание аскорбиновой кислоты, были промежуточными по сравнению с их родителями. Вследствие этого формы, несущие гены *alc*, *nor* и *rin*, получили широкое распространение в коммерческих сортах томата во многих странах (Garg et al., 2008).

В 2002 г. в Science вышла статья, посвященная гену *rin* (Vrebalov et al., 2002). Этот ген находится на коротком плече хромосомы 5 и кодирует MADS-бок-транскрипционный фактор, который регулирует множество различных генов развития, в том числе связанных с биосинтезом этилена. Были также клонированы и проанализированы гены *alc* и *nor* (Mooge et al., 2002). Ген *alc* (синоним *DFD; delayed fruit deterioration*) имеет некоторые преимущества для селекции, поскольку для него характерен меньший негативный эффект на качество плодов, окраску, ароматические свойства и устойчивость к бактериальным заболеваниям (Garg et al., 2008). Рецессивная мутация *alc* вызвана несинонимичной заменой T  $\rightarrow$  A в позиции 317 кодирующей последовательности, приводящей к замещению Val  $\rightarrow$  Asp (Casals et al., 2012). С использованием CRISPR/Cas9 в одном из сортов аллель *ALC* был замещен аллелем *alc* посредством гомологичной рекомбинации (Yu et al., 2017).

### Функциональная мужская стерильность

Успешную селекцию томата весьма затрудняет низкое генетическое разнообразие, обусловленное способом его размножения (самоопыление) и эффектом «бутылочного горлышка» в процессе интродукции. Английский ученый Ч. Рик впервые стал использовать методы интрогрессии генетического материала из дикорастущего томата в культурный (Rick, 1960). Большая часть сортов томата была получена с помощью гибридизации.

У томата производство гибридных семян имеет большую трудоемкость в связи с необходимостью изоляции и кастрации цветков, поэтому использование линий с признаком функциональной мужской стерильности (ФМС) – самый эффективный способ получения гибридных семян. У томата этот признак обусловлен отклонениями в развитии цветка и включает следующие типы ФМС: лонгостилия (*ex*, *ex-2*), *ps*, *ps-2* (Куземенский, 2004). Последний тип наиболее широко используется в селекции томата. Тычинки у растений типа *ps-2* имеют обычную структуру, фертильные пыльцевые зерна, но пыльники не вскрыва-

ются. Ген *Ps-2*, контролирующей этот тип стерильности, был идентифицирован в составе хромосомы 4, изолирован, и его первичная структура была изучена (Gorguet et al., 2009). Он кодирует фермент полигалактуроназу, который влияет на жесткость клеточной стенки путем расщепления пектинов. За фенотип *ps-2* отвечает единственная мутация, нарушающая сплайсинг мРНК, в результате чего образуются ее aberrантные формы. К этому гену был разработан целый ряд маркеров: SNP (Gorguet et al., 2009), CAPS (Staniaszek et al., 2012) и др.

### Заключение

Работы по полному секвенированию генома томата и построению генетических карт высокого разрешения заложили фундамент для быстрого и эффективного поиска генов, отвечающих за важные селекционные признаки, а также создания соответствующих этим генам ДНК-маркеров, которые могут быть использованы в маркер-опосредованной селекции новых форм томата. Особенно актуальны для умеренного климата маркеры таких признаков, как устойчивость к ряду распространенных патогенов различной природы, ценных БАВ, например каротиноидов, ликопина, сахаров и т. д., а также маркеры генов, определяющих оптимальный ранний срок созревания плодов в условиях короткого лета и высокого риска осенних заморозков. К настоящему времени выявлены и охарактеризованы ключевые гены, отвечающие за эти признаки, что позволяет на основе молекулярных маркеров разрабатывать стратегии скрещивания и отбора по этим генам, осуществлять их пирамидирование, а также направленную модификацию с помощью современных методов геномного редактирования.

### Список литературы / References

- Игнатова С.И. Роль наследственного потенциала по устойчивости у томата в системе комплексной защиты в закрытом грунте. Гавриш. 2001;6:18-20.  
[Ignatova S.I. The role of tomato hereditary potential for resistance in the system of integrated protection in protected ground. Gavriush. 2001;6:18-20. (in Russian)]
- Кузёмский А.В. Селекционно-генетические исследования мутантных форм томата. Харьков, 2004.  
[Kuzemsky A.V. Studies of Mutant Forms of Tomato with Regard to Breeding. Kharkov, 2004. (in Russian)]
- Пухальский В.А., Одинцова Т.И., Извекова Л.И., Андреева Э.Н., Коростылева Т.В., Истомина Е.А., Славохотова А.А., Шиян А.Н., Козловская Г.В., Оболенкова Л.А., Бадаева Е.Д., Билинская Е.Н. Проблемы естественного и приобретенного иммунитета растений. К развитию идей Н.И. Вавилова. Информационный вестник ВОГиС. 2007;11(3/4):631-649.  
[Pukhalskij V.A., Odintsova T.I., Izvekova L.I., Andreeva E.N., Korostyleva T.I., Istomina E.A., Slavokhotova A.A., Shiyana A.N., Kozlovskaya G.V., Obolenkova L.A., Badaeva E.D., Bilinskaya E.N. The problems of natural and induced immunity in plants. To the development of ideas N.I. Vavilova. Informatsionny Vestnik VOGiS = The Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeders. 2007;11(3/4):631-649. (in Russian)]
- Acciarri N., Rotino G.L., Tamietti G., Valentino D., Voltattorni S., Sabatini E. Molecular markers for *Ve1* and *Ve2* *Verticillium* resistance genes from Italian tomato germplasm. Plant Breed. 2007;126:617-621. DOI 10.1111/j.1439-0523.2007.01398.x.
- Aflitos S., Schijlen E., de Jong H., de Ridder D., Smit S., Finkers R., Wang J., Zhang G., Li N., Mao L., Bakker F., Dirks R., Breit T., Gravendeel B., Huits H., Struss D., Swanson-Wagner R., van Leeuwen H., van Ham R.C., Fito L., Guignier L., Sevilla M., Ellul P., Ganko E., Kapur A., Reclus E., de Geus B., van de Geest H., Te Lintel Hekkert B., van Haarst J., Smits L., Koops A., Sanchez-Perez G., van Heusden A.W., Visser R., Quan Z., Min J., Liao L., Wang X., Wang G., Yue Z., Yang X., Xu N., Schranz E., Smets E., Vos R., Rauwerda J., Ursem R., Schuit C., Kerns M., van den Berg J., Vriezen W., Janssen A., Datema E., Jahrman T., Moquet F., Bonnet J., Peters S. Exploring genetic variation in the tomato (*Solanum section Lycopersicon*) clade by whole-genome sequencing. Plant J. 2014;80:136-148. DOI 10.1111/tpj.12616.
- Arens P., Mansilla C., Deinum D., Cavellini L., Moretti A., Rolland S., van der Schoot H., Calvache D., Ponz F., Collonnier C., Mathis R., Smilde D., Caranta C., Vosman B. Development and evaluation of robust molecular markers linked to disease resistance in tomato for distinctness, uniformity and stability testing. Theor. Appl. Genet. 2010;120:655-664. DOI 10.1007/s00122-009-1183-2.
- Barillas A.C., Mejia L., Sanchez-Perez A., Maxwell D.P. CAPS and SCAR markers for detection of *I-3* gene introgression for resistance to *Fusarium oxysporium* f. sp. lycopersici race 3. Rpt. Tomato Genet. Coop. 2008;58:11-17.
- Black L.L., Wang T.C., Hanson P.M., Chen J.T. Late blight resistance in four wild tomato accessions: effectiveness in diverse locations and inheritance of resistance. Phytopathology. 1996;86:S24.
- Bohn G.W., Scott D.H. A second gene for uniform unripe fruit color in the tomato. J. Hered. 1945;36(6):169-172.
- Casals J., Pascual L., Cañizares J., Cebolla-Cornejo J., Casañas F., Nuez F. Genetic basis of long shelf life and variability into Penjar tomato. Genet. Resour. Crop Evol. 2012;59:219-229. DOI 10.1007/s10722-011-9677-6.
- Chunwongse J., Chunwongse C., Black L., Hanson P. Molecular mapping of the *Ph-3* gene for late blight resistance in tomato. J. Horticult. Sci. Biotechnol. 2002;77:281-286. DOI 10.1080/14620316.2002.11511493.
- Coaker G.L., Francis D.M. Mapping, genetic effects, and epistatic interaction of two bacterial canker resistance QTLs from *Lycopersicon hirsutum*. Theor. Appl. Genet. 2004;108:1047-1055. DOI 10.1007/s00122-003-1531-6.
- Cong B., Barrero L.S., Tanksley S.D. Regulatory change in YABBY-like transcription factor led to evolution of extreme fruit size during tomato domestication. Nat. Genet. 2008;40:800-804. DOI 10.1038/ng.144.
- Dax E., Livneh O., Aliskevicius E., Edelbaum O., Kedar N., Gavish N., Milo J., Geffen F., Blumenthal A., Rabinowich H.D., Sela I. A SCAR marker linked to the ToMV resistance gene, *Tm2(2)*, in tomato. Euphytica. 1998;101:73-77.
- Foolad M.R., Panthee D.R. Marker-assisted selection in tomato breeding. Crit. Rev. Plant Sci. 2012;31(2):93-123. DOI 10.1080/07352689.2011.616057.
- Ford N.A., Erdman J.W. Are lycopene metabolites metabolically active? Acta Biochim. Pol. 2012;59:1-4.
- Fradin E.F., Zhang Z., Juarez Ayala J.C., Castroverde C.D., Nazar R.N., Robb J., Liu C.M., Thomma B.P. Genetic dissection of *verticillium* wilt resistance mediated by tomato *Ve1*. Plant Physiol. 2009;150:320-332. DOI 10.1104/pp.109.136762.
- Garg N., Cheema D.S., Pathak D. Heterosis breeding in tomato involving *rin*, *nor* and *alc* alleles: A review of literature. Adv. Hort. Sci. 2008;22(1):54-62.
- Garland S., Sharman M., Persley D., McGrath D. The development of an improved PCR-based marker system for *Sw-5*, an important TSWV resistance gene of tomato. Aust. J. Agric. Res. 2005;56:285-289.
- Gorguet B., Schipper D., van Lammeren A., Visser R.G.F., van Heusden A.W. *ps-2*, the gene responsible for functional sterility in tomato, due to non-dehiscent anthers, is the result of a mutation in a novel polygalacturonase gene. Theor. Appl. Genet. 2009;118:1199-1209. DOI 10.1007/s00122-009-0974-9.



- Grushetskaya Z.E., Lemesh V.A., Poliksenova V.D., Khotyleva L.V. Mapping of the *Cf-6* tomato leaf mould resistance locus using SSR markers. *Russ. J. Genet.* 2007;43:1266-1270. DOI 10.1134/S1022795407110099.
- Howe H.F., Smallwood J. Ecology of seed dispersal. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1982;13:201-228.
- Huang Z., van der Knaap E. Tomato fruit weight 11.3 maps close to fasciated on the bottom of chromosome 11. *Theor. Appl. Genet.* 2011; 123(3):465-474. DOI 10.1007/s00122-011-1599-3.
- Kabelka E., Franchino B., Francis D.M. Two loci from *Lycopersicon hirsutum* LA407 confer resistance to strains of *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis*. *Phytopathology.* 2002;92:504-510. DOI 10.1094/PHTO.2002.92.5.504.
- Kawchuk L.M., Lynch D.R., Hachey J., Bains P.S., Kulcsar F. Identification of a codominant amplified polymorphic DNA marker linked to the verticillium wilt resistance gene in tomato. *Theor. Appl. Genet.* 1994;89:661-664.
- Langella R., Ercolano M.R., Monti L.M., Frusciantè L., Barone A. Molecular marker assisted transfer of resistance to TSWV in tomato elite lines. *J. Horticult. Sci. Biotechnol.* 2004;79:806-810. DOI 10.1080/14620316.2004.11511846.
- Li X., Wang Y., Chen S., Tian H., Fu D., Zhu B., Luo Y., Zhu H. Lycopen is enriched in tomato fruit by CRISPR/Cas9-mediated multiplex genome editing. *Front. Plant Sci.* 2018;9:1-12. DOI 10.3389/fpls.2018.00559.
- Lim G., Wang G.P., Hemming M., McGrath D.J., Jones D.A. High resolution genetic and physical mapping of the I-3 region of tomato chromosome 7 reveals almost continuous microsynteny with grape chromosome 12 but interspersed microsynteny with duplications on *Arabidopsis* chromosomes 1, 2 and 3. *Theor. Appl. Genet.* 2008; 118:57-75. DOI 10.1007/s00122-008-0876-2.
- Liu L., Shao S.Z., Zhang Z.M. Regulation of carotenoid metabolism in tomato. *Mol. Plant.* 2015;8:28-39. DOI 10.1016/j.molp.2014.11.006.
- Merk H.L., Foolad M.R. Parent-offspring correlation estimate of heritability for late blight resistance conferred by an accession of the tomato wild species *Solanum pimpinellifolium*. *Plant Breed.* 2012; 131:203-210.
- Meshi T., Motoyoshi F., Adachi A., Watanabe Y., Takamatsu N., Okada Y. Two concomitant base substitutions in the putative replicase genes of tobacco mosaic virus confer the ability to overcome the effects of a tomato resistance gene, *Tin-1*. *EMBO J.* 1988;7:1575-1581.
- Meshi T., Motoyoshi F., Maeda T., Yoshiwaka S., Watanabe H., Okada Y. Mutations in the tobacco mosaic virus 30-kDa protein gene overcome *Tm-2* resistance in tomato. *Plant Cell.* 1989;1:515-522.
- Moore S., Vrebalov J., Payton P., Giovannoni J. Use of genomics tools to isolate key ripening genes and analyse fruit maturation in tomato. *J. Exp. Bot.* 2002;53:2023-2030. DOI 10.1093/jxb/erf057.
- Moreau P., Thoquet P., Olivier J., Laterrot H., Grimsley N. Genetic mapping of *Ph-2*, a single locus controlling partial resistance to *Phytophthora infestans* in tomato. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 1998; 11:259-269. DOI 10.1094/MPMI.1998.11.4.259.
- Muñoz S., Ranc N., Botton E., Bérard A., Rolland S., Duffé P., Carretero Y., Le Paslier M.-C., Delalande C., Bouzayen M., Brunel D., Causse M. Increase in tomato locule number is controlled by two single nucleotide polymorphisms located near *WUSCHEL*. *Plant Physiol.* 2011;156:2244-2254. DOI 10.1104/pp.111.173997.
- Ohmori T., Murata M., Motoyoshi F. Molecular characterization of RAPD and SCAR markers linked to the *Tm-1* locus in tomato. *Theor. Appl. Genet.* 1996;92:151-156. DOI 10.1007/BF00223369.
- Ohyama A., Asamizu E., Negoro S., Miyatake K., Yamaguchi H., Tabata S., Fukuoka H. Characterization of tomato SSR markers developed using BAC-end and cDNA sequences from genome databases. *Mol. Breed.* 2009;23(4):685-691. DOI 10.1007/s11032-009-9265-z.
- Ori N., Eshed Y., Paran I., Presting G., Aviv D., Tanksley S., Zamir D., Fluhr R. The *I2C* family from the wilt disease resistance locus *I2* belongs to the nucleotide binding, leucine-rich repeat superfamily of plant resistance genes. *Plant Cell.* 1997;9:521-532. DOI 10.1105/tpc.9.4.521.
- Panthee D.R., Piotrowski A., Ibrahim R. Mapping quantitative trait loci (QTL) for resistance to late blight in tomato. *Int. J. Mol. Sci.* 2017;18:1589. DOI 10.3390/ijms18071589.
- Pnueli L., Carmel-Goren L., Hareven D., Gutfinger T., Alvarez J., Ganal M., Zamir D., Lifschitz E. The *SELF-PRUNING* gene of tomato regulates vegetative to reproductive switching of sympodial meristems and is the ortholog of *CEN* and *TFL1*. *Development.* 1998; 125:1979-1989.
- Powell A.L.T., Nguyen C.V., Hill T., Cheng K.L., Figueroa-Balderas R., Aktas H., Ashrafi H., Pons C., Fernández-Muñoz R., Vicente A., Lopez-Baltazar J., Barry C.S., Liu Y., Chetelat R., Granell A., Van Deynze A., Giovannoni J., Bennett A.B. Uniform ripening encodes a Golden 2-like transcription factor regulating tomato fruit chloroplast development. *Science.* 2012;336:1711-1715. DOI 10.1126/science.1222218.
- Rao A.V., Rao L.G. Carotenoids and human health. *Pharmacol. Res.* 2007;55:207-216. DOI 10.1016/j.phrs.2007.01.012.
- Rick C.M. Hybridization between *Lycopersicon esculentum* and *Solanum pennellii*: phylogenetic and cytogenetic significance. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1960;46:78-82.
- Robbins M.D., Masud M.A.T., Panthee D.R., Gardner R.G., Francis D., Stevens M.R. Marker-assisted selection for coupling phase resistance to tomato spotted wilt virus and *Phytophthora infestans* (late blight) in tomato. *HortScience.* 2010;45:1424-1428.
- Saliba-Colombani V., Causse M., Gervais L., Philouze J. Efficiency of RFLP, RAPD, and AFLP markers for the construction of an intra-specific map of the tomato genome. *Genome.* 2000;43:29-40. DOI 10.1139/g99-096.
- Scott J.W. Breeding for resistance to viral pathogens. Eds. M.K. Razdan, A.K. Mattoo. *Genetic Improvement of Solanaceous Crops. Vol. 2. Tomato.* Enfield: Science Publishers, 2007;457-485.
- Scott J.W., Agrama H.A., Jones J.P. RFLP-based analysis of recombination among resistance genes to *Fusarium* wilt races 1, 2, and 3 in tomato. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 2004;129:394-400.
- Shirasawa K., Isobe S., Hirakawa H., Nakamura Y., Sato S., Tabata S. SNP discovery and linkage map construction in cultivated tomato. *DNA Res.* 2010;17(6):381-391. DOI 10.1093/dnares/dsq024.
- Smiech M., Rusinowski Z., Malepszy S., Niemirowicz-Szczytt K. New RAPD markers of tomato spotted wilt virus (TSWV) resistance in *Lycopersicon esculentum* Mill. *Acta Physiol. Plantarum.* 2000;22: 299-303.
- Sobir O.T., Murata M., Motoyoshi F. Molecular characterization of the SCAR markers tightly linked to the *Tm-2* locus of the genus *Lycopersicon*. *Theor. Appl. Genet.* 2000;101:64-69.
- Soyk S., Müller N.A., Park S.J., Schmalenbach I., Jiang K., Hayama R., Zhang L., Van Eck J., Jiménez-Gómez J.M., Lippman Z.B. Variation in the flowering gene *SELF PRUNING 5G* promotes day-neutrality and early yield in tomato. *Nat. Genet.* 2017;49:162-168. DOI 10.1038/ng.3733.
- Staniaszek M., Szajko K., Kozik E.U., Nowakowska M., Marczewski W. The novel *ps* and *ps-2* specific markers for selection of functional male sterile tomato lines in breeding programs and hybrids seed production. *J. Agr. Sci.* 2012;4(10):61-67. DOI 10.5539/jas.v4n10p61.
- Stevens M.R., Scott S.J., Gergerich R.C. Inheritance of gene for resistance to tomato spotted wilt virus (TSWV) from *Lycopersicon peruvianum* Mill. *Euphytica.* 1992;59:9-17. DOI 10.1007/BF000 25356.
- Tanksley S.D., Ganal M.W., Prince J.P., de Vicente M.C., Bonierbale M.W., Broun P., Fulton T.M., Giovannoni J.J., Grandillo S., Martin G.B., Messeguer R., Miller J.C., Miller L., Paterson A.H., Pineda O., Riider M.S., Wing R.A., Wu W., Young N.D. High-density molecular linkage maps of the tomato and potato genomes. *Genetics.* 1992;132:1141-1160.

- Tanyolac B., Akkale C. Screening of resistance genes to fusarium root rot and fusarium wilt diseases in F3 family lines of tomato (*Lycopersicon esculentum*) using RAPD and CAPS markers. *Afr. J. Biotech.* 2010;9:2727-2730.
- Tieman D., Zhu G., Resende M.F.R., Lin T., Nguyen C., Bies D., Rambla J.L., Beltran K.S.O., Taylor M., Zhang B., Ikeda H., Liu Z., Fisher J., Zemach I., Monforte A., Zamir D., Granell A., Kirst M., Huang S., Klee H. A chemical genetic roadmap to improved tomato flavor. *Science.* 2017;355(6323):391-394. DOI 10.1126/science.aal1556.
- Truong H.T.H., Choi H.-S., Cho M.C., Lee H.E., Kim J.H. Use of *Cf-9* gene-based markers in marker-assisted selection to screen tomato cultivars with resistance to *Cladosporium fulvum*. *Hort. Environ. Biotechnol.* 2011;52:204-210. DOI 10.1007/s13580-011-0164-y.
- Vakalounakis D.J., Laterrot H., Moretti A., Ligoxigakis E.K., Smardas K. Linkage between *Frl* (*Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* resistance) and *Tm-2* (tobacco mosaic virus resistance-2) loci in tomato (*Lycopersicon esculentum*). *Ann. Appl. Biol.* 1997; 130:319-323. DOI 10.1111/j.1744-7348.1997.tb06835.x.
- Van Schalkwyk A., Wenzl P., Smit S., Lopez-Cobollo R., Kilian A., Bishop G., Hefer C., Berger D.K. Bin mapping of tomato diversity array (DArT) markers to genomic regions of *Solanum lycopersicum* × *Solanum pennellii* introgression lines. *Theor. Appl. Genet.* 2012;124:947-956. DOI 10.1007/s00122-011-1759-5.
- Vrebalov J., Ruezinsky D., Padmanabhan V., White R., Medrano D., Drake R., Schuch W., Giovannoni J. MADS-box gene necessary for fruit ripening at the tomato ripening-inhibitor (*Rin*) locus. *Science.* 2002;296:343-346. DOI 10.1126/science.1068181.
- Wang A.X., Meng F.J., Xu X.Y. Development of molecular markers linked to *Cladosporium fulvum* resistant gene *Cf-6* in tomato by RAPD and SSR methods. *HortScience.* 2007;42:11-15.
- Wang H., Hutton S.F., Robbins M.D., Sim S.-C., Scott J.W., Yang W., Jones J.B., Francis D.M. Molecular mapping of hypersensitive resistance to race T3 of tomato bacterial spot from Hawaii 7981 maps to chromosome 11. *Phytopathology.* 2011;101:1217-1223. DOI 10.1094/PHYTO-12-10-0345.
- Wang J.F., Jones J.B., Scott J.W., Stall R.E. Several genes in *Lycopersicon esculentum* control hypersensitivity to *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria*. *Phytopathology.* 1994;84:702-706. DOI 10.1094/Phyto-84-702.
- Yang W., Francis D.M. Marker-assisted selection for combining resistance to bacterial spot and bacterial speck in tomato. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 2005;130:716-721. DOI 10.21273/JASHS.130.5.716.
- Yu Q.-H., Wang B., Li N., Tang Y., Yang S., Yang T., Xu J., Guo C., Yan P., Wang Q., Asmutola P. CRISPR/Cas9-induced targeted mutagenesis and gene replacement to generate long shelf life tomato lines. *Sci. Rep.* 2017;7:11874. DOI 10.1038/s41598-017-12262-1.
- Yu Z.H., Wang J.F., Stall R.E., Vallejos C.E. Genomic localization of tomato genes that control a hypersensitive reaction to *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* (Doidge) Dye. *Genetics.* 1995;141: 675-682.
- Zhang C., Liu L., Wang X., Vossen J., Li G., Li T., Zheng Z., Gao J., Guo Y., Visser R.G.F., Li J., Bai Y., Du Y. The *Ph-3* gene from *Solanum pimpinellifolium* encodes CC-NBS-LRR protein conferring resistance to *Phytophthora infestans*. *Theor. Appl. Genet.* 2014;127: 1353-1364. DOI 10.1007/s00122-014-2303-1.

**ORCID ID**

A.B. Shcherban orcid.org/0000-0003-1000-8228

**Благодарности.** Работа выполнена при финансовой поддержке проекта Минобрнауки РФ № 0324-2019-0039.**Конфликт интересов.** Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 25.03.2019. После доработки 17.05.2019. Принята к публикации 20.05.2019.