

Людмила Александровна Марченко

Федеральный научный селекционно-технологический центр садоводства и питомниководства, ведущий научный сотрудник отдела генетики и селекции садовых культур, кандидат сельскохозяйственных наук, Москва, Россия
E-mail: lmarchenko1973@mail.ru

МЕТОДЫ И СПОСОБЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ДЛЯ РЕШЕНИЯ ЗАДАЧ СЕЛЕКЦИИ ЗЕМЛЯНИКИ САДОВОЙ (АНАЛИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР)

*Цель исследования – изучить современные методы и способы исследований, применяемые для решения задач селекции земляники садовой. Классические методы селекции, применяемые на современном этапе, дополняемые новыми способами изучения генетического материала, оценки генома и уровня проявления хозяйственно ценных признаков, позволяют повышать эффективность создания сортов земляники садовой для различных целей и способов производства. При разработке модели нового сорта, оценки степени генетического родства исходных родительских форм результативным способом обработки большого объема данных является кластерный анализ, а также многомерные математические модели с его применением. Для оценки генома применяются различные маркерные системы на морфологическом, физиологическом и ДНК-уровнях. *Fragaria × ananassa Duch.* является сложным объектом для генетических исследований из-за высокого уровня пloidности. Использование генетических маркеров у земляники садовой направлено на поиск генов, связанных с устойчивостью к неблагоприятным биотическим и абиотическим факторам, изучение механизма устойчивости. В связи с развитием направления нутрицевтического и функционального питания особое значение уделяется изучению содержания биологически-активных веществ в плодах земляники. Для расширения генетической базы вида *F. × ananassa Duch.* активно изучаются и вовлекаются в селекционный процесс и другие виды *Fragaria L.*, применяется межпloidная гибридизация и полипloidия. Новые перспективы улучшения генома *Fragaria × ananassa* открылись с момента получения (1990 г.) первого трансгенного растения земляники садовой. Сообщается о положительных результатах применения методов генетической модификации в создании морозоустойчивых, солевыносливых и гербицидоустойчивых растений земляники садовой, линий, устойчивых к распространенным болезням и вредителям. Приведены сведения по исследованиям земляники садовой современными способами, включая генетическое маркирование, модификацию генома для создания сортов с новой геноплазмой.*

Ключевые слова: селекция, земляника садовая, методы исследования, способы изучения, генетические маркеры, редактирование генома.

Lyudmila A. Marchenko

Federal Scientific Selection and Technology Center for Horticulture and Nursery, Leading Researcher at the Department of Genetics and Selection of Horticultural Crops, Candidate of Agricultural Sciences, Moscow, Russia
E-mail: lmarchenko1973@mail.ru

RESEARCH METHODS AND WAYS IN STRAWBERRY BREEDING PROBLEMS SOLUTION (ANALYTICAL REVIEW)

The purpose of research is to study modern research methods and ways used to solve the problems of garden strawberries selection. The classical breeding methods used at the present stage, supplemented by new methods of studying genetic material, assessing the genome and the level of manifestation of eco-

nomically valuable traits, make it possible to increase the efficiency of creating varieties of garden strawberries for various purposes and methods of production. When developing a model of a new variety, assessing the degree of genetic relationship of the original parental forms, an effective way to process a large amount of data is cluster analysis, as well as multidimensional mathematical models with its application. To assess the genome, various marker systems are used at the morphological, physiological and DNA levels. *Fragaria × ananassa* Duch is a difficult subject for genetic research due to the high level of ploidy. The use of genetic markers in garden strawberry is aimed at searching for genes associated with resistance to unfavorable biotic and abiotic factors, and studying the mechanism of resistance. In connection with the development of nutraceutical and functional nutrition direction, special attention is paid to the study of the biologically active substances content in strawberries. To expand the genetic base of the species *F. × ananassa* Duch other species of *Fragaria* L. are actively studied and are involved in the breeding process, interploid hybridization and polyploidy are used. New prospects to improve the genome of *Fragaria × ananassa* have opened since the receipt (1990) of the first transgenic plant of garden strawberry. It is reported about the positive results of the application of methods of genetic modification in the creation of frost-resistant, salt-tolerant and herbicide-resistant plants of garden strawberries, lines resistant to common diseases and pests. The study presents the information on garden strawberry research by modern methods, including genetic marking, genome modification to create varieties with new genoplasm.

Keywords: breeding, strawberry, research methods, methods of study, genetic markers, genome modification.

Введение. Необходимость совершенствования сортимента для конкретных задач и способов производства обуславливает поиск новых и развитие существующих способов изучения селекционных ресурсов растений, а также методов расширения генетической базы, используемой для выведения сортов.

Земляника садовая является наиболее распространенной и возделываемой ягодной культурой. Направления формирования сортимента земляники зависят от целей производства (для свежего потребления, переработки, включая заморозку, нутрицевтического и функционального питания, получения сырья (пищевые добавки, косметология, фармакология)), от способов производства (интенсивное, органическое, биологизированное).

Уровень развития теоретических исследований в области генетики количественных признаков, методов изучения взаимосвязей морфо-биологического, физиолого-биохимического и генетического характера в растении, методов оценки биометрических данных позволяет значительно ускорить селекционный процесс, повысить его эффективность.

Методы классической селекции остаются основным инструментом расширения сортимента сельскохозяйственных культур и увеличения генетического разнообразия селекционного материала [1].

Повышение эффективности селекционного процесса осуществляется совершенствованием

существующих методических подходов и разработкой новых приемов, построением рациональной модели сорта по заданным параметрам, совершенствованием селекционных технологий и методов математической обработки данных [2].

В селекции земляники садовой основная доля исследований приходится на классические методы с использованием современных способов анализа генома, изучения метаболомного профиля, а также статистической обработки биометрических данных.

Цель исследования: изучить современные методы и способы исследований, применяемые для решения задач селекции земляники садовой.

Результаты исследования. Основным методом получения новых сортов земляники садовой является внутривидовая гибридизация. Постоянно обновляющийся мировой сортимент культуры насчитывает около 15 тыс. сортообразцов, линий и форм [3]. Высокий уровень пloidности (8×), полигенное наследование хозяйственно ценных признаков у *Fragaria × ananassa* Duch. ($2n = 56$) усложняет осуществление генетического контроля при планировании селекционных программ, вместе с тем обеспечивает достаточную изменчивость и, как следствие, выведение сортов с новым уровнем проявления признаков [4–6].

Наиболее результативными при внутривидовой гибридизации являются комбинации при использовании родительских исходных форм с

максимальными генотипическими различиями [7, 8], обеспечивающими наибольшее варьирование признаков, что повышает эффективность отбора [5]. Учитывая общность происхождения большинства сортов земляники садовой (*Fragaria virginiana* × *Fragaria chiloensis*) [9, 10], узкую генетическую базу вида *F.* × *ananassa* Duch. [11], важно оценить степень генетического сходства родительских форм [12]. Кластерный анализ является эффективным методом оценки генетических образцов при подборе родительских пар для скрещивания [13].

На подготовительном этапе селекции важна разработка модели будущего сорта, которая обосновывается теоретически и используется при проведении отбора в гибридных семьях [14]. Для ускорения селекции важно как можно раньше проанализировать большой объем биометрических данных, полученных в результате изучения как исходных родительских форм, так и гибридов. Исследователи сообщают об эффективности проведения отбора перспективных образцов по комплексу хозяйственно ценных признаков с помощью кластерного анализа [8], а также с использованием многомерной математической статистики при оценке влияния взаимодействия *генотип – среда* на проявление хозяйственно ценных признаков продуктивности и качества плодов [15]. Большое значение при включении в селекционную программу исходных родительских форм имеет подтверждение их донорских качеств.

Для оценки разнообразия и характеристики сходств и различий между индивидами применимы различные маркерные системы на морфологическом, физиологическом и ДНК-уровнях. Каждая из этих систем имеет свои особенности в отношении количества доступных маркеров, полиморфизма каждого маркера, способа наследования или геномного расположения маркеров. На получение объективных оценок изучаемого генетического разнообразия в популяции влияет выбор используемой маркерной системы, а также статистические методы, применяемые для обработки полученных данных [16].

Земляника садовая является сложным объектом для генетических исследований из-за высокого уровня пloidности [17]. Международный консорциум выбрал *F. vesca* ($2n = 2x = 14$) для секвенирования в качестве геномного эталона для рода *Fragaria*. По сообщениям научного из-

дания Nature Genetics две независимых международных группы ученых расшифровали геном дикой земляники (*Fragaria vesca*), который содержит 34 809 единиц генов. Были идентифицированы гены, имеющие определяющее значение для селекции ценных признаков, таких как вкус, питательная ценность, устойчивость к болезням и время цветения [18]. Молекулярные маркеры активно используются для выявления ДНК-полиморфизма, генетического разнообразия и популяционной структуры набора зародышевой плазмы у различных видов, включая *F.* × *ananassa* Duch. [19].

Большое значение использование молекулярных маркеров имеет в развитии исследований по генетике и селекции устойчивых к различным патогенам генотипов как при выявлении источников для скрещиваний, так и в понимании механизмов выработки защитных реакций. С применением метода молекулярного маркирования у земляники садовой выявлены перспективные источники устойчивости к *Colletotrichum acutatum* Simmonds по оценке аллельного состояния гена *Rca2*: Aiko, Dover, Salinas, Scott, Seascape, Soquel, обладающие гомозиготной резистентностью, Laetitia [20, 21]. Оценка устойчивости сортов земляники садовой к *Verticillium dahliae* Kleb с помощью ДНК-маркирования способствовала выявлению высокоустойчивого сорта Tristar [22]. Van de Weg W. E. (1997) в своих исследованиях устойчивости *F.* × *ananassa* Duch. к *Phytophthora fragariae* определил механизм взаимодействия растения и патогена как модель взаимодействующих сопротивлений «ген-за-геном» (R1 – R5), которая учитывает расовую специфику патогена и взаимодействующие факторы резистентности растений [23]. Активно ведутся работы по изучению механизма устойчивости земляники к *Botrytis cinerea* с применением ДНК-анализа патогена [24] и исследования экспрессии генов, влияющих на выработку белков устойчивости к патогену у растений [25].

Молекулярное маркирование эффективно при наличии знаний о гене, контролирующем проявление признака, месте его нахождения в геноме, а также о маркерах, тесно сцепленных с ним. Исследования, предшествующие использованию ДНК-маркеров, объемны и продолжительны. Для отбора по признакам, имеющим сложный полигенный контроль, эффективен метод геномной селекции, при котором не тре-

буются знания о генах, влияющих на признаки, что исключает необходимость многолетних генетических исследований, предшествующих селекционному процессу [26]. Вместе с тем в генетике количественных признаков и селекции растений по-прежнему применяют различные модели биометрико-генетического анализа парного несходства генотипов [27].

Наряду с генетическими исследованиями для изучения селекционных ресурсов растений применяются различные способы биохимического анализа, позволяющие выделить источники ценных признаков для использования в селекции. Особое значение в связи с развитием направлениянутрицевитического и функционального питания уделяется изучению содержания биологически-активных веществ (БАВ), среди которых у сортов земляники садовой выделяется антиоксидантная активность, а именно содержание антоцианов [28–30].

Антоцианы – самая большая группа водорастворимых пигментов в растительном царстве. Было описано около 30 антоциановых агликонов (антоцианидинов), различающихся по характеру гидроксирования/метоксилирования, хотя в природе широко распространены только шесть: пеларгонидин, цианидин, дельфинидин, пеонидин, петунидин и мальвидин [31].

В качестве источников высокого содержания антоцианов в плодах земляники различными исследователями выделяются сорта: Camarosa, Ofra, Chandler, Elista, Festival, Dana, Fortuna [32, 33], Фейерверк, Рубиновый Кулон, Зенга Зенгана, Привлекательная, Лакомая, Памяти Зубова, Флора, Торпеда [34–36].

Для расширения генетической базы вида *F. × ananassa* Duch. на протяжении всего периода селекции земляники садовой, а в последнее время наиболее активно, изучаются и вовлекаются в селекционный процесс и другие виды рода *Fragaria* L. Morales-Quintana L., Ramos P. (2019) сообщают о более высокой устойчивости *F. chiloensis* к *Botrytis cinerea*, а также о большей ароматичности плодов и высокой ценности чилийской земляники как источника БАВ и витаминов по сравнению с *F. × ananassa* [37]. В работе Luo G., Xue L., Guo R., Ding Y., Xu W., Lei J. показана возможность создания более холодостойких растений у гибридов *F. × ananassa × F. orientalis* (–19,9...–22,4 °C), *F. × ananassa × F. moschata* (–22,1...–22,9 °C) и *F. × ananassa × F. viridis* (–19,9...–20,1 °C), а также плодов с по-

вышенной ароматичностью [38]. Вовлечение в скрещивание *F. virginiana glauca* способствовало получению гибридов с высоким содержанием фенолов и антоцианов в плодах [39].

Ряд исследовательских работ по улучшению сортов земляники садовой посвящен увеличению плоидности у известных видов. До недавнего времени считалось, что наибольшим уровнем плоидности у *Fragaria* L. обладают октоплоидные виды. В 2009 г. по сообщениям K.E. Hummer, P. Nathewet, T. Yanagi методом проточной цитометрии установлен факт декаплоидности у *F. iturupensis* ($2n = 10x = 70$) (по результатам изучения образца, обнаруженного на горе Ацунупури) [40].

Развитие молекулярной генетики, а именно технологий геномики, позволяет решить проблему генетической нестабильности, используя гибридное видообразование при получении новых форм. Для создания новой зародышевой плазмы с улучшенной холодостойкостью от скрещивания *F. × ananassa* (8x) и индуцированного колхицином тетраплоида (4x) *F. vesca* был получен фертильный гексаплоидный гибрид (6x) и отобран декаплоидный (10x) сорт Floika с высокой зимостойкостью и ароматичностью плодов [38]. Повышенной холодостойкостью отличается декаплоидный сорт Tokup (10x), использование которого в качестве родительской формы в скрещивании с октоплоидными сортами способствовало получению жизнеспособных холодостойких гибридов, в том числе декаплоидов [41].

С начала получения первого трансгенного растения земляники садовой (1990 г.) открылись новые перспективы улучшения генома *Fragaria × ananassa* Duch. [42]. Технологии генетической модификации, при которых одиночные генные вставки вносятся для передачи определенных признаков, не встречающихся в природе у данного вида сельскохозяйственных культур, имеют большой потенциал для селекции на устойчивость к болезням и вредителям, а также толерантности к гербицидам. Однако эта методика в настоящее время имеет ограниченное применение для селекции сложных количественных признаков, которая включает в себя урожайность и многие формы абиотической стрессоустойчивости [43].

Вместе с тем опыты по модифицированию генома земляники проводятся. Так, китайскими учеными установлено, что трансгенная линия земляники садовой rd29A:RdreB1BI (*Fragaria ×*

ananassa Duch. cv. Benihope) отличалась большей морозоустойчивостью, чем нетрансгенная. Предполагается, что ген RdrеB1В1 повышает фотосинтез и накопление белка, связанного с защитой, для повышения устойчивости растений к холоду [44, 45]. У трансгенных линий земляники садовой, в которые был введен ген осмотина *Nicotiana tabacum*, отмечена повышенная способность расти при длительном воздействии NaCl, что может обеспечить значительный прирост урожая в районах, подверженных засолению [46].

Исследователи сообщают о положительных результатах при ингибировании инсектицидного гена протеазы трипсина cowpea (*Vigna unguiculata*) (*CpTi*) в геноме земляники с целью повышения устойчивости растений к вредителям [47]. Выявлена повышенная устойчивость к *Verticillium dahlia* у трансгенных растений земляники сорта Joliette, экспрессирующих ген хитиназы *Lycopersicon chilense* [48].

В результате создания трансгенных линий земляники, устойчивых к гербицидам, выделены растения сорта Samarosa (ген *CP4.EPSP*), которые в результате испытаний подтвердили свою устойчивость к глифосату [49].

Применение технологии редактирования CRISPR/Cas9 на сорте октоплоидной земляники Ningyu позволило выделить линии с отсутствием антоциановой окраски для получения белых ягод [50].

Приведенные примеры свидетельствуют о том, что геновая инженерия и биотехнология все чаще используются для расширения селекционной базы земляники садовой.

Выводы

1. Классические методы селекции (внутривидовая и межвидовая гибридизация, полиплоидия) продолжают занимать лидирующие позиции при создании сортимента земляники садовой для различных целей.

2. При оценке исходных форм, а также отборных форм – кандидатов в новые сорта эффективно использование молекулярных маркеров (составление ДНК-паспортов коллекционных образцов, подтверждение донорских качеств – наличие определенного гена или группы генов); биохимических исследований (выявление метаболомного профиля); кластерного анализа полученной совокупности биометрических данных.

3. Указанные способы изучения и оценки биологического материала повышают эффективность селекционного процесса как по отдельности, так и при различном сочетании между собой.

4. Для расширения генетической базы вида *F. × ananassa* Duch. и значимого повышения уровня хозяйственно ценных признаков целесообразно привлекать другие виды рода *Fragaria* L. различного уровня пloidности, использовать межпloidную гибридизацию.

5. Генетическая модификация земляники садовой в перспективе развития механизмов эффективной системы регенерации и трансформации, обеспечивающей протокол отбора и восстановления генетически модифицированных растений после переноса генов, а также стабилизации уровня экспрессии генов в трансгенных растениях облегчит процесс создания сортов с ценными признаками устойчивости к абиотическим и биотическим стрессорам, высоким уровнем содержания ценных биохимических компонентов.

Литература

1. Иванов А.Ю., Куликов Р.С., Харченко М.М. и др. Исследовательский проект Селекция 2.0: исследовательский доклад НИУ ВШЭ и ФАС России. М., 2020. 368 с.
2. Гончаров Н.П., Гончаров П.Л. Методические основы селекции растений. Новосибирск: Гео, 2018. 439 с.
3. Global Conservation Strategy for *Fragaria* (Strawberry) [Editor-in-Chief, Chair Expert Committee Kim E. Hummer] // Scripta Horticulturae. March 2008. No. 6. 87 p.
4. Фадеева Т.С. Генетика земляники. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. 184 с.
5. Зубов А.А. Генетические особенности и селекция земляники: метод. указания. Мичуринск: ВНИИГ и СПР им. И. В. Мичурина, 1990. 81 с.
6. Milella L., Saluzzi D., Lapelosa M. et al. Relationships between an Italian Strawberry Ecotype and its Ancestor using RAPD Markers. Genet Resour Crop Evol. 2006. Vol. 53. Pp. 1715–1720. DOI: 10.1007/s10722-005-1405-7.
7. Зубов А.А., Попова И.В. Селекция земляники. Программа и методика селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур / под ред. Е.Н. Седова, Т.П. Огольцовой. Орел: Изд-во ВНИИСПК, 1995. С. 387–416.

8. Яковенко В.В., Лапшин В.И. Перспективные сорта земляники для промышленного выращивания на юге России // Научный журнал КубГАУ. 2020. № 157 (03). С. 231–241.
9. Edger P.P., Poorten T.J., Van Buren R., Hardigan M.A., Colle1 M. et al. Origin and evolution of the octoploid strawberry genome // Nature Genetics. 2019. Vol. 51. Pp. 541–547. DOI: 10.1038/s41588-019-0356-4.
10. Rousseau-Gueutin M., Gaston A., Ainouche A., Ainouche M. L., Staudt G., Richard L., Denoyes-Rothan B. Tracking the evolutionary history of polyploidy in *Fragaria* L. (strawberry): New insights from phylogenetic analyses of low-copy nuclear genes // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2009. Vol. 51. Pp. 515–530. DOI: 10.1016/j.ympev.2008.12.024.
11. Daly A., Sjulín T.M. Few Cytoplasm Contribute to North American Strawberry Cultivars // HortScience. 1990. Vol. 25 (11). Pp. 1341–1342. DOI: 10.21273/HORTSCI.25.11.1341.
12. Супрун И.И., Ушакова Я.В., Токмаков С.В. и др. Изучение генетического разнообразия современных сортов яблони (*Malus × domestica* Borkh.) отечественной селекции с использованием микросателлитных локусов // Сельскохозяйственная биология. 2015. Т. 50, № 1. С. 37–45. DOI: 10.15389/agrobiology.2015.1.37rus.
13. Вус Н.А., Кобьзева Л.Н., Безуглая О.Н. Определение селекционной ценности коллекционных образцов нута (*Cicer arietinum* L.) методом кластерного анализа // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2020. № 24 (3). С. 244–251. DOI: 10.18699/VJ20.617.
14. Куликов И.М., Айтжанова С.Д., Андропова Н.В. и др. Модель промышленного сорта земляники садовой для условий средней полосы России // Садоводство и виноградарство. 2020. № 3. С. 5–10. DOI: 10.31676/0235-2591-2020-3-5-10.
15. Лапшин В.И., Яковенко В.В., Щеглов С.Н. и др. Методический подход к оценке изменчивости признаков продуктивности и качества ягод в генетических коллекциях земляники садовой (*Fragaria × ananassa* Duch.) // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019. № 23(6). С. 675–682. DOI: 10.18699/VJ19.540.
16. Friedt W., Snowdon R., Ordon F., Ahlemeyer J. Plant Breeding: Assessment of Genetic Diversity in Crop Plants and its Exploitation in Breeding // Progress in Botany. 2007. Vol. 68. Pp.151–178.
17. Qin Y., Teixeira da Silva J. A., Zhang L., Zhang Sh. Transgenic strawberry: State of the art for improved traits // Biotechnology Advances. 2008. No. 26. Pp. 219–232.
18. Shulaev V., Sargent D., Crowhurst, R.N., Mockler T.C., Folkerts O. et al. The genome of woodland strawberry (*Fragaria vesca*) // Nature Genetics. 2011. Vol. 43. No. 2. Pp. 109–116. DOI: 10.1038/ng.740.
19. Biswas A., Melmaiee K., Elavarthi S., Jones J., Reddy U. Characterization of strawberry (*Fragaria* spp.) accessions by genotyping with SSR markers and phenotyping by leaf antioxidant and trichome analysis // Scientia Horticulturae. 2019. Vol. 256. Pp.1–7. DOI: 10.1016/j.scienta.2019.108561.
20. Lerceteau-Köhler E., Guer rin G., Denoyes-Rothan B. Identification of SCAR markers linked to *Rca2* anthracnose resistance gene and their assessment in strawberry germplasm // Theor Appl Genet. 2005. Vol. 111. Pp. 862–870. DOI: 10.1007/s00122-005-0008-1.
21. Лукьянчук И.В., Лыжин А.С., Козлова И.И. Анализ генетической коллекции земляники (*Fragaria* L.) по генам *Rca2* и *Rpf1* с использованием молекулярных маркеров // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018. № 22(7). С. 795–799. DOI: 10.18699/VJ18.423.
22. Vining K.J., Davis T.M., Jamieson A.R., Mahoney L.L. Germplasm resources for verticillium wilt resistance breeding and genetics in strawberry (*Fragaria*) // Journal of Berry Research. 2015. Vol. 5. Pp. 183–195. DOI: 10.3233/JBR-150096.
23. Van de Weg W.E. A gene-for-gene model to explain interactions between cultivars of strawberry and races of *Phytophthora fragariae* var. *fragariae* // Theor Appl Genet. 1997. Vol. 94. Pp. 445–451.
24. Bestfleisch M., Luderer-Pflimpfl M., Höfer M., Schulte E., Wünsche J., Hanke M.-V., Flachowsky H. Evaluation of strawberry (*Fragaria* L.) genetic resources on resistance to *Botrytis cinerea* // Plant Pathology. 2015. Vol. 64(2). Pp. 396–405. DOI: 10.1111/ppa.12278.
25. Zhang G., Jia S., Yan Zh., Wang Yu., Zhao F., Sun Y. A strawberry mitogen-activated protein kinase gene, FaMAPK19, is involved in disease resistance against *Botrytis cinerea* // Scientia Horticulturae. 2002. Vol. 265. Pp. 1–9. DOI: 10.1016/j.scienta.2020.109259.

26. Хлесткина Е.К. Молекулярные маркеры в генетических исследованиях и в селекции // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013. Т. 17, № 4/2. С. 1044–1052.
27. Смиряев А.В. Биометрико-генетический анализ несходства генотипов. Модель и параметры // Генетика. 2008. Т. 44, № 2. С. 269–275.
28. Wang J., Yang E., Chaurand P., Raghavan V. Visualizing the distribution of strawberry plant metabolites at different maturity stages by MALDI-TOF imaging mass spectrometry // Food Chemistry. 2021. Vol. 345. Pp. 1–9. DOI: 10.1016/j.foodchem.2020.128838.
29. Акимов М.Ю., Лукьянчук И.В., Жбанова Е.В. и др. Плоды земляники садовой (*Fragaria × ananassa* Duch.) как ценный источник пищевых и биологически активных веществ (обзор) // Химия растительного сырья. 2020. № 1. С. 5–18. DOI: 10.14258/jcprg.2020015511.
30. Акимов М.Ю. Новые селекционно-технологические критерии оценки плодовой и ягодной продукции для индустрии здорового и диетического питания // Вопросы питания. 2020. Т. 89, № 4. С. 244–254. DOI: 10.24411/0042-8833-2020-10057.
31. Alvarez-Suarez J.M., Cuadrado C., Redondo I.B., Giampieri F., Gonz´alez-Param´ A.M., Santos-Buelga C. Novel approaches in anthocyanin research – Plant fortification and bioavailability issues // Trends in Food Science & Technology. 2021. DOI: 10.1016/j.tifs.2021.01.049.
32. Singha A., Singh B.K., Dekaa B.C., Sanwala S.K., Patela R.K., Vermaa M.R. The genetic variability, inheritance and inter-relationships of ascorbic acid, β -carotene, phenol and anthocyanin content in strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) // Scientia Horticulturae. 2011. Vol. 129. Pp. 86–90.
33. Sarıdaş M.A. Seasonal variation of strawberry fruit quality in widely grown cultivars under Mediterranean climate condition // Food Composition and Analysis. Vol. 97. DOI: 10.1016/j.jfca.2020.103733.
34. Лукьянчук И.В., Жбанова Е.В. Оценка генетической коллекции земляники по содержанию в плодах антоцианов // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 38. С. 134–148. DOI: 10.17223/19988591/38/8.
35. Акимов М.Ю., Жбанова Е.В., Макаров В.Н. и др. Пищевая ценность плодов перспективных сортов земляники // Вопросы питания. 2019. Т. 88, № 2. С. 64–72. DOI: 10.24411/0042-8833-2019-10019.2019.
36. Акимов М.Ю., Жбанова Е.В., Лукьянчук И.В. и др. Характеристика сортового фонда земляники по химическому составу и антиоксидантной ценности плодов в условиях Центрально-Черноземного района // Вестник КрасГАУ. 2019. № 1. С. 56–60.
37. Morales-Quintana L., Ramos P. Chilean strawberry (*Fragaria chiloensis*): An integrative and comprehensive review // Food Research International. 2019. Vol. 119. Pp. 769–776. DOI: 10.1016/j.foodres.2018.10.059.
38. Luo G., Xue L., Guo R., Ding Y., Xu W., Lei J. Creating interspecific hybrids with improved cold resistance in *Fragaria* // Scientia Horticulturae. 2018. Vol. 234. Pp. 1–9. DOI: 10.1016/j.scienta.2018.02.023.
39. Mazzoni L., Di Vittori L., Balducci F., Forbes-Hernández T.Y., Giampieri F., Battino M., Mezzetti B., Capocasa F. Sensorial and nutritional quality of inter and intra-Specific strawberry genotypes selected in resilient conditions // Scientia Horticulturae. 2020. Vol. 261. Pp. 1–6. DOI: 10.1016/j.scienta.2019.108945.
40. Hummer K.E., Nathewet P., Yanagi T. Decaploidy in *Fragaria inturupensis* (Rosaceae) // American Journal of Botany. 2009. Vol. 96(3). Pp. 713–716. DOI: 10.3732/ajb.0800285.
41. Luoa G., Xuea L., Xub W., Zhaoa J., Wanga J., Dinga Y., Luana K., Leia J. Breeding decaploid strawberry with improved cold resistance and fruit quality // Scientia Horticulturae. 2019. Vol. 251. Pp. 1–8. DOI: 10.1016/j.scienta.2019.03.001.
42. Nehra N.S., Chibbar R.N., Kartha K.K., Datta R.S.S., Crosby W.L., Stushnoff C.K. Genetic transformation of strawberry by *Agrobacterium tumefaciens* using a leaf disk regeneration system // Plant Cell Rep. 1990. Vol. 9. Pp. 293–298.
43. Mason A.S., Batley J. Creating new interspecific hybrid and polyploid crops // Trends in Biotechnology. 2015. Т. 33. Vol. 8. Pp. 436–441. DOI: 10.1016/j.tibtech.2015.06.004.
44. Gu X., Gao Z., Zhuang W., Qiao Y., Wang X., Mi L., Zhang Z., Lin Z. Comparative proteomic analysis of *rd29A:RdreB1BI* transgenic and non-transgenic strawberries exposed to low temperature // Journal of Plant Physiology. 2013. Vol. 170. Pp. 696–706. DOI: 10.1016/j.jplph.2012.12.012.
45. Wang F., Gao Z., Qiao Y., Mi L., Li J., Zhang Z., Lin Z.-I., Gu X.-b. *RdreB1BI* Gene expression

- driven by the stress-induced promoter *RD29A* enhances tolerance to cold stress in Benihope strawberry // *Acta Hort.* 2014. Vol. 1049. Pp. 975–988. DOI: 10.17660/ActaHortic.2014.1049.159.
46. Husaini A.M., Abdin M.Z. Development of transgenic strawberry (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) plants tolerant to salt stress // *Plant Science*. 2008. Vol. 174. Pp. 446–455.
 47. Graham J., Gordon S.C., Smith K., McNicol R.J., McNicol J.W. The effect of the cowpea trypsin inhibitor in strawberry on damage by vine weevil under field conditions // *Hortic Sci Biotechnol Journal*. 2002. Vol. 77. Pp.33–40. DOI: 10.1080/14620316.2002.11511453.
 48. Chalavi V., Tabaeizadeh Z., Thibodeau P. Enhanced Resistance to *Verticillium dahlia* in Transgenic Strawberry Plants Expressing a *Lacopersicon chilense* Chitinase Gene // *Amer. Soc. Hort. Sci. J.* 2003. Vol. 128(5). Pp. 747–753.
 49. Morgan A., Baker C.M., Chu J.S.F., Lee K., Crandall B.A., Jose L. Production of herbicide tolerant strawberry through genetic engineering // *Acta Hort.* J. 2002. Vol. 567. Pp. 113–115. DOI: 10.17660/ActaHortic.2002.567.15.
 50. Gao Q., Luo H., Li Y., Liu Z., Kang Ch. Genetic modulation of RAP alters fruit coloration in both wild and cultivated strawberry // *Plant Biotechnology Journal*. 2020. Vol. 18. Pp.1550–1561. DOI: 10.1111/pbi.13317.
- Resour Crop Evol. 2006. Vol. 53. Pp. 1715–1720. DOI: 10.1007/s10722-005-1405-7.
7. Zubov A.A., Popova I.V. Selekcija zemlyaniki. Programma i metodika selekcii plodovyh, yagodnyh i orehoplodnyh kul'tur / pod red. E.N. Sedova, T.P. Ogol'covej. Orel: Izd-vo VNIISPK, 1995. S. 387–416.
 8. Yakovenko V.V., Lapshin V.I. Perspektivnye sorta zemlyaniki dlya promyshlennogo vyrashchivaniya na yuge Rossii // *Nauchnyj zhurnal KubGAU*. 2020. № 157 (03). S. 231–241.
 9. Edger P.P., Poorten T.J., Van Buren R., Hardigan M.A., Colle1 M. et al. Origin and evolution of the octoploid strawberry genome // *Nature Genetics*. 2019. Vol. 51. Pp. 541–547. DOI: 10.1038/s41588-019-0356-4.
 10. Rousseau-Guetin M., Gaston A., Ainouche A., Ainouche M. L., Staudt G., Richard L., Denoyes-Rothan B. Tracking the evolutionary history of polyploidy in *Fragaria* L. (strawberry): New insights from phylogenetic analyses of low-copy nuclear genes // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2009. Vol. 51. Pp. 515–530. DOI: 10.1016/j.ympev.2008.12.024.
 11. Daly A., Sjulín T.M. Few Cytoplasm Contribute to North American Strawberry Cultivars // *HortScience*. 1990. Vol. 25 (11). Pp. 1341–1342. DOI: 10.21273/HORTSCI.25.11.1341.
 12. Suprun I.I., Ushakova Ya.V., Tokmakov S.V. i dr. Izuchenie geneticheskogo raznoobraziya sovremennyh sortov yablóni (*Malus* × *domestica* Borkh.) otechestvennoj selekcii s ispol'zovaniem mikrosatelitnyh lokusov // *Sel'skohozyajstvennaya biologiya*. 2015. T. 50, № 1. S. 37–45. DOI: 10.15389/agrobiol.2015.1.37rus.
 13. Vus N.A., Kobyzeva L.N., Bezuglaya O.N. Opredelenie selekcionnoj cennosti kollekcionnyh obrazcov nuta (*Cicer arietinum* L.) metodom klaster'nogo analiza // *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii*. 2020. № 24 (3). S. 244–251. DOI: 10.18699/VJ20.617.
 14. Kulikov I.M., Ajtzhanova S.D., Andronova N.V. i dr. Model' promyshlennogo sorta zemlyaniki sadovoj dlya uslovij srednej polosy Rossii // *Sadovodstvo i vinogradarstvo*. 2020. № 3. S. 5–10. DOI: 10.31676/0235-2591-2020-3-5-10.
 15. Lapshin V.I., Yakovenko V.V., Scheglov S.N. i dr. Metodicheskij podhod k ocenke izmenchivosti priznakov produktivnosti i kachestva yagod v geneticheskikh kollekcijah zemlyaniki sadovoj (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) // *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii*. 2019. № 23(6). S. 675–682. DOI: 10.18699/VJ19.540.

References

1. Ivanov A.Yu., Kulikov R.S., Harchenko M.M. I dr. Issledovatel'skij proekt Selekcija 2.0: issledovatel'skij doklad NIU VSh'E i FAS Rossii. M., 2020. 368 s.
2. Goncharov N.P., Goncharov P.L. Metodicheskie osnovy selekcii rastenij. Novosibirsk: Geo, 2018. 439 s.
3. Global Conservation Strategy for *Fragaria* (Strawberry) [Editor-in-Chief, Chair Expert Committee Kim E. Hummer] // *Scripta Horticulturae*. March 2008. No. 6. 87 p.
4. Fadeeva T.S. Genetika zemlyaniki. L.: Izd-vo LGU, 1975. 184 s.
5. Zubov A.A. Geneticheskie osobennosti i selekcija zemlyaniki: metod. ukazaniya. Michurinsk: VNIIG i SPR im. I. V. Michurina, 1990. 81 s.
6. Milella L., Saluzzi D., Lapelosa M. et al. Relationships between an Italian Strawberry Ecotype and its Ancestor using RAPD Markers. *Genet*

16. Friedt W., Snowdon R., Ordon F., Ahlemeyer J. Plant Breeding: Assessment of Genetic Diversity in Crop Plants and its Exploitation in Breeding // *Progress in Botany*. 2007. Vol. 68. Pp.151–178.
17. Qin Y., Teixeira da Silva J. A., Zhang L., Zhang Sh. Transgenic strawberry: State of the art for improved traits // *Biotechnology Advances*. 2008. No. 26. Pp. 219–232.
18. Shulaev V., Sargent D., Crowhurst, R.N., Mockler T.C., Folkerts O. et al. The genome of woodland strawberry (*Fragaria vesca*) // *Nature Genetics*. 2011. Vol. 43. No. 2. Pp. 109–116. DOI: 10.1038/ng.740.
19. Biswas A., Melmaiee K., Elavarthi S., Jones J., Reddy U. Characterization of strawberry (*Fragaria* spp.) accessions by genotyping with SSR markers and phenotyping by leaf antioxidant and trichome analysis // *Scientia Horticulturae*. 2019. Vol. 256. Pp.1–7. DOI: 10.1016/j.scienta.2019.108561.
20. Lerceteau-Köhler E., Guer rin G., Denoyes-Rothan B. Identification of SCAR markers linked to *Rca2* anthracnose resistance gene and their assessment in strawberry germplasm // *Theor Appl Genet*. 2005. Vol. 111. Pp. 862–870. DOI: 10.1007/s00122-005-0008-1.
21. Luk`yanchuk I.V., Lyzhin A.S., Kozlova I.I. Analiz geneticheskoy kollekcii zemlyaniki (*Fragaria* L.) po genam *Rca2* i *Rpf1* s ispol'zovaniem molekulyarnyh markerov // *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii*. 2018. № 22(7). С. 795–799. DOI: 10.18699/VJ18.423.
22. Vining K.J., Davis T.M., Jamieson A.R., Mahoney L.L. Germplasm resources for verticillium wilt resistance breeding and genetics in strawberry (*Fragaria*) // *Journal of Berry Research*. 2015. Vol. 5. Pp. 183–195. DOI: 10.3233/JBR-150096.
23. Van de Weg W.E. A gene-for-gene model to explain interactions between cultivars of strawberry and races of *Phytophthora fragariae* var. *fragariae* // *Theor Appl Genet*. 1997. Vol. 94. Pp. 445–451.
24. Bestfleisch M., Luderer-Pflimpfl M., Höfer M., Schulte E., Wünsche J., Hanke M.-V., Flachowsky H. Evaluation of strawberry (*Fragaria* L.) genetic resources on resistance to *Botrytis cinerea* // *Plant Pathology*. 2015. Vol. 64(2). Pp. 396–405. DOI: 10.1111/ppa.12278.
25. Zhang G., Jia S., Yan Zh., Wang Yu., Zhao F., Sun Y. A strawberry mitogen-activated protein kinase gene, FaMAPK19, is involved in disease resistance against *Botrytis cinerea* // *Scientia Horticulturae*. 2002. Vol. 265. Pp. 1–9. DOI: 10.1016/j.scienta.2020.109259.
26. Hlestkina E.K. Molekulyarnye markery v geneticheskikh issledovaniyah i v selekcii // *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii*. 2013. T. 17, № 4/2. S. 1044–1052.
27. Smiryayev A.V. Biometriko-geneticheskij analiz neshodstva genotipov. Model' i parametry // *Genetika*. 2008. T. 44, № 2. S. 269–275.
28. Wang J., Yang E., Chaurand P., Raghavan V. Visualizing the distribution of strawberry plant metabolites at different maturity stages by MALDI-TOF imaging mass spectrometry // *Food Chemistry*. 2021. Vol. 345. Pp. 1–9. DOI: 10.1016/j.foodchem.2020.128838.
29. Akimov M.Yu., Luk`yanchuk I.V., Zhbanova E.V. i dr. Plody zemlyaniki sadovoj (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) kak cennyj istochnik pischevyh i biologicheskii aktivnyh veschestv (obzor) // *Himiya rastitel'nogo syr'ya*. 2020. № 1. S. 5–18. DOI: 10.14258/jcprm.2020015511.
30. Akimov M.Yu. Novye selekcionno-tehnologicheskie kriterii ocenki plodovoj i yagodnoj produkcii dlya industrii zdorovogo i dieticheskogo pitaniya // *Voprosy pitaniya*. 2020. T. 89, № 4. S. 244–254. DOI: 10.24411/0042-8833-2020-10057.
31. Alvarez-Suarez J.M., Cuadrado C., Redondo I.B., Giampieri F., Gonz´alez-Param´ A.M., Santos-Buelga C. Novel approaches in anthocyanin research – Plant fortification and bioavailability issues // *Trends in Food Science & Technology*. 2021. DOI: 10.1016/j.tifs.2021.01.049.
32. Singha A., Singhb B.K., Dekaa B.C., Sanwala S.K., Patela R.K., Vermaa M.R. The genetic variability, inheritance and inter-relationships of ascorbic acid, β-carotene, phenol and anthocyanin content in strawberry (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) // *Scientia Horticulturae*. 2011. Vol. 129. Pp.86–90.
33. Sarıdaş M.A. Seasonal variation of strawberry fruit quality in widely grown cultivars under Mediterranean climate condition // *Food Composition and Analysis*. Vol. 97. DOI: 10.1016/j.jfca.2020.103733.
34. Luk`yanchuk I.V., Zhbanova E.V. Ocenka geneticheskoy kollekcii zemlyaniki po sodержaniyu v plodah antocianov // *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*. 2017. № 38. S. 134–148. DOI: 10.17223/19988591/38/8.
35. Akimov M.Yu., Zhbanova E.V., Makarov V.N. i dr. Pischevaya cennost' plodov perspektivnyh

- sortov zemlyaniki // Voprosy pitaniya. 2019. T. 88, № 2. S. 64–72. DOI: 10.24411/0042-8833-2019-10019.2019.
36. Akimov M.Yu., Zhanova E.V., Luk`yan-chuk I.V. i dr. Karakteristika sortovogo fonda zemlyaniki po himicheskomu sostavu i antioksidantnoj cennosti plodov v usloviyah Central'no-Chernozemnogo rajona // Vestnik KrasGAU. 2019. № 1. S. 56–60.
 37. Morales-Quintana L., Ramos P. Chilean strawberry (*Fragaria chiloensis*): An integrative and comprehensive review // Food Research International. 2019. Vol. 119. Pp. 769–776. DOI: 10.1016/j.foodres.2018.10.059.
 38. Luo G., Xue L., Guo R., Ding Y., Xu W., Lei J. Creating interspecific hybrids with improved cold resistance in *Fragaria* // Scientia Horticulturae. 2018. Vol. 234. Pp. 1–9. DOI: 10.1016/j.scienta.2018.02.023.
 39. Mazzoni L., Di Vittori L., Balducci F., Forbes-Hernández T.Y., Giampieri F., Battino M., Mezzetti B., Capocasa F. Sensorial and nutritional quality of inter and intra-Specific strawberry genotypes selected in resilient conditions // Scientia Horticulturae. 2020. Vol. 261. Pp. 1–6. DOI: 10.1016/j.scienta.2019.108945.
 40. Hummer K.E., Nathewet P., Yanagi T. Decaploidy in *Fragaria inturupensis* (*Rosaceae*) // American Journal of Botany. 2009. Vol. 96(3). Pp. 713–716. DOI: 10.3732/ajb.0800285.
 41. Luo G., Xue L., Xub W., Zhao J., Wang J., Ding Y., Luana K., Leia J. Breeding decaploid strawberry with improved cold resistance and fruit quality // Scientia Horticulturae. 2019. Vol. 251. Pp. 1–8. DOI: 10.1016/j.scienta.2019.03.001.
 42. Nehra N.S., Chibbar R.N., Kartha K.K., Datta R.S.S., Crosby W.L., Stushnoff C.K. Genetic transformation of strawberry by *Agrobacterium tumefaciens* using a leaf disk regeneration system // Plant Cell Rep. 1990. Vol. 9. Pp. 293–298.
 43. Mason A.S., Batley J. Creating new interspecific hybrid and polyploid crops // Trends in Biotechnology. 2015. T. 33. Vol. 8. Pp. 436–441. DOI: 10.1016/j.tibtech.2015.06.004.
 44. Gu X., Gao Z., Zhuang W., Qiao Y., Wang X., Mi L., Zhang Z., Lin Z. Comparative proteomic analysis of *rd29A:RdreB1BI* transgenic and non-transgenic strawberries exposed to low temperature // Journal of Plant Physiology. 2013. Vol. 170. Pp. 696–706. DOI: 10.1016/j.jplph.2012.12.012.
 45. Wang F., Gao Z., Qiao Y., Mi L., Li J., Zhang Z., Lin Z.-l., Gu X.-b. *RdreB1BI* Gene expression driven by the stress-induced promoter *RD29A* enhances tolerance to cold stress in Benihope strawberry // Acta Hort. 2014. Vol. 1049. Pp. 975–988. DOI: 10.17660/ActaHortic.2014.1049.159.
 46. Husaini A.M., Abdin M.Z. Development of transgenic strawberry (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) plants tolerant to salt stress // Plant Science. 2008. Vol. 174. Pp. 446–455.
 47. Graham J., Gordon S.C., Smith K., McNicol R.J., McNicol J.W. The effect of the cowpea trypsin inhibitor in strawberry on damage by vine weevil under field conditions // Hortic Sci Biotechnol Journal. 2002. Vol. 77. Pp. 33–40. DOI: 10.1080/14620316.2002.11511453.
 48. Chalavi V., Tabaeizadeh Z., Thibodeau P. Enhanced Resistance to *Verticillium dahlia* in Transgenic Strawberry Plants Expressing a *Lacopersicon chilense* Chitinase Gene // Amer. Soc. Hort. Sci. J. 2003. Vol. 128(5). Pp. 747–753.
 49. Morgan A., Baker C.M., Chu J.S.F., Lee K., Crandall B.A., Jose L. Production of herbicide tolerant strawberry through genetic engineering // Acta Hort. J. 2002. Vol. 567. Pp. 113–115. DOI: 10.17660/ActaHortic.2002.567.15.
 50. Gao Q., Luo H., Li Y., Liu Z., Kang Ch. Genetic modulation of RAP alters fruit coloration in both wild and cultivated strawberry // Plant Biotechnology Journal. 2020. Vol. 18. Pp. 1550–1561. DOI: 10.1111/pbi.13317.