



Генетика и селекция растений

Genetics and plant breeding

DOI: 10.22363/2312-797X-2024-19-4-578-591


УДК 631.52:635.342

EDN AKCHZB

Обзорная статья / Review article

Маркерная селекция капусты белокочанной

С.А. Бурсаков  , Г.И. Карлов , П.Н. Харченко 

Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии
(ВНИИСБ), Москва, Российская Федерация
 sergeymoscu@gmail.com

Аннотация. Современное ускоренное развитие сельскохозяйственного производства актуализирует развитие новых технологий, направленных на более экономичное и экологичное получение высококачественной продукции с заданным качеством и свойствами. Приобретает популярность и востребованность метод молекулярных маркеров, значительно повышающий эффективность селекции. Технология маркерной селекции дает возможность ускорить отбор требуемых характеристик растений на ранних стадиях их развития до момента их проявления во взрослом состоянии, повышая эффективность отбора вне зависимости от влияния окружающей среды. Эта технология применяется к широкому спектру сельскохозяйственных культур, включая капусту белокочанную, возделываемую на значительных площадях во всем мире в связи с высокой востребованностью и пользой для здоровья. Несмотря на то, что селекционерами создано значительное число новых сортов и гибридов капусты белокочанной с индивидуальными особенностями, спрос на увеличение ее урожайности с единицы площади становится все более высоким. Возрастает интерес к молекулярной маркерной селекции и становятся актуальными манипулирования агрономическими и экономически важными признаками перспективных линий, но отсутствует обобщение полученного исследовательского материала. Проведен поиск доступной современной специализированной литературы и актуальных научных данных за последнее двадцатилетие и выполнен систематический обзор современного состояния, выявлены главные и наиболее востребованные направления исследований в области маркерной технологии — маркеропосредованной селекции капусты белокочанной. Проана-

© Бурсаков С.А., Карлов Г.И., Харченко П.Н., 2024



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License
<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/legalcode>

лизируются маркеры биотического и абиотического стресса, а также качества капусты белокочанной. Подтверждена приоритетность направления исследований и слабая освещенность в литературе. Отмечена очень малая доля перспективных KASP маркеров, а также недостаточная изученность различных групп спелости сортов капусты белокочанной. Предпринятая систематизация имеющихся знаний с акцентом на проблемные направления может быть полезна для селекционеров и производителей.

Ключевые слова: молекулярные маркеры, *Brassica oleracea* L. convar. *capitata* L. Alef. var. *capitata* L. f. *alba* DC, генетическое улучшение, маркеропосредованная селекция

Вклад авторов: Бурсаков С.А. — разработка концепции, подготовка и редактирование текста; Карлов Г.И. и Харченко П.Н. — обсуждение и утверждение окончательного варианта статьи.

Финансирование. Исследование выполнено при поддержке Государственного задания FGUM-2024-0006.


Заявление о конфликте интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

История статьи: поступила 4 июля 2024 г., принята к публикации 4 сентября 2024 г.

Для цитирования: Бурсаков С.А., Карлов Г.И., Харченко П.Н. Маркерная селекция капусты белокочанной // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Агронимия и животноводство. 2024. Т. 19. № 4. С. 578—591. doi: 10.22363/2312-797X-2024-19-4-578-591

Marker breeding of white cabbage

Sergey A. Bursakov  , Gennady I. Karlov , Petr N. Kharchenko 

All-Russian Research Institute of Agricultural Biotechnology, Moscow, Russian Federation
 sergeymoscu@gmail.com

Abstract. Modern accelerated development of agricultural production actualizes the development of new technologies aimed at more economical and environmentally friendly production of high-quality products with specified quality and properties. In this regard, the method of molecular markers, which significantly increases the efficiency of breeding, is gaining wide popularity and demand. The technology of marker-assisted selection accelerates selection of the required characteristics of plants at early stages of their development until their manifestation in the adult state, increasing its efficiency regardless of the environment influence. This technology is widely applied to a huge range of crops, including white cabbage. This crop is cultivated over significant areas worldwide and is important due to its high demand and health benefits. Although a significant number of new varieties and hybrids of white cabbage with individual characteristics have been developed by breeders to date, the demand for increasing its yield is becoming increasingly high. Therefore, interest in molecular marker-assisted breeding is increasing and manipulation of agronomic and economically important traits of promising lines is becoming relevant. The lack of generalizations of material in this area is essential. Therefore, the aim of this work was to review the current state of the issue, to identify the main and most demanded directions of research in the field of marker technology in application to white cabbage and to draw attention to this currently relevant topic. Accordingly, we conducted a search and systematic review of available modern specialized literature and relevant recent scientific data over the last two decades on marker-mediated breeding of white cabbage. In the study, markers of biotic and abiotic stress as well as quality of white cabbage were analyzed. As the collected information on markers shows, scientific research in these areas is prioritized but poorly covered in the literature. A very small proportion of promising KASP markers was observed, as well as insufficient research on the different ripeness groups of white cabbage varieties. The systematization of the available knowledge with emphasis on problem areas undertaken in this review may be important and useful for breeders and producers for their practical application in practice.

Keywords: molecular markers, *Brassica oleracea* L. convar. *capitata* L. *Alef. var. capitata* L. f. *alba* DC, genetic improvement, marker-assisted selection

Authors' contribution. Bursakov S.A. — concept development, scientific writing; Karlov G.I. and Kharchenko P.N. — discussion and approval of the final version of the manuscript.

Funding. The study was supported by State Assignment No. FGUM-2024-0006.

Conflict of interests. The authors declared no conflict of interests.

Article history: received 4 July 2024; accepted 4 September 2024.

For citation: Bursakov SA, Karlov GI, Kharchenko PN. Marker breeding of white cabbage. *RUDN Journal of Agronomy and Animal Industries*. 2024;19(4):578—591. doi: 10.22363/2312-797X-2024-19-4-578-591

Введение

Типичное перекрестноопыляемое крестоцветное растение и важная овощная культура — капуста белокочанная (*Brassica oleracea* L. var. *capitata* L. f. *alba* DC) — является одним из наиболее культивируемых и популярных овощей в мире [1] и имеет большое экономическое значение как ценный источник биологически активных, полезных для здоровья веществ [2].

С продолжающимся ростом численности населения, выводом значительных площадей обрабатываемых земель из использования и в целом с увеличением интенсификации сельского хозяйства, спрос на увеличение урожайности капусты с единицы площади становится все более высоким. На производство белокочанной капусты отрицательно влияют как факторы окружающей среды, так и вирусные, бактериальные и грибковые патогены, вызывающие разнообразные заболевания. Большое влияние на улучшение сельскохозяйственных культур, включая капусту белокочанную, а также на ее урожайность, оказывает как ранее, так и сейчас селекция растений. Один из подходов, выравнивающих негативное влияние различных факторов, — поиск и использование в селекции собственных генов устойчивости растения-хозяина *Brassica* [3]. Открытие таких генов, ассоциированных с различными стрессами, и их картирование, а также разработка маркеров, транскриптомный анализ и знания в области регуляции физиологических и биосинтетических механизмов обеспечили значительное продвижение в области селекции капусты белокочанной [4]. Особый вклад в области селекции вносит наличие эталонного генома белокочанной капусты¹ [5].

В генетике и селекции растений все более активно используются генотипирование и молекулярная селекция с обнаружением соответствующих маркеров, т. е. метод, при котором процесс селекции осуществляется на основе маркера, а не самого признака. Использование молекулярных маркеров повышает вероятность обнаружения присутствия генотипа, сочетающего в себе выгодные аллели в популяции [6—8]. Молекулярные или генетические ДНК-маркеры представляют собой

¹ Brassicaceae Database. URL: <http://brassicadb.org> (дата обращения: 25.06.2024).

последовательности нуклеиновых кислот, расположенные рядом с целевыми генами желаемых признаков. Они используются для характеристики архитектуры генома и исследования полиморфизмов генов [9], имеющего конечной целью увеличение урожая белокочанной капусты и улучшение его качества [10]. Селекция с помощью ДНК-маркеров может помочь в поиске источников и доноров генетической устойчивости к заболеваниям или стрессовым условиям выращивания капусты [11, 12]. Использование этих методов позволяет значительно ускорить и удешевить селекционный процесс, сократить затраты труда. Достоинства ДНК-маркерного отбора заключаются в редкой зависимости от условий окружающей среды, а также в том, что его можно проводить на ранних стадиях развития у большого количество вариантов, тестируя одновременно несколько признаков в одном образце [11, 13]. Существует значительный пул разных типов молекулярно-генетических маркеров, позволяющих оценивать генетическое разнообразие ДНК. Это основа всех последующих теоретических и прикладных исследований [14]. Селекция на базе специфических маркеров, связанных с хозяйственно-ценными признаками, обеспечивает прямой генотипический отбор и эффективное использование генов для выращивания новых сортов капусты белокочанной, обладающей новыми полезными качествами [15]. В качестве молекулярных маркеров используют простые повторы последовательности (SSR), маркеры вставки-делеции (InDel) и конкурентную аллель-специфическую ПЦР (KASP). Однонуклеотидные полиморфизмы, маркеры SNPs имеют много преимуществ: высокая распространенность в геноме, низкая частота мутаций, диморфизм, высокая стабильность и возможность автоматизированного анализа с высокой пропускной способностью. Анализы KASP обеспечивают гибкость в отношении количества SNPs, используемых для генотипирования. Точность анализов KASP высокая, а стоимость низкая. Стоимость одного SNP снижается с увеличением их количества. Эта особенность дает преимущество KASP-анализу перед другими генотипированиями SNP [16].

В этом обзоре поставлена задача — выявление, оценка и обобщение результатов исследований по доступным молекулярным маркерам, а также выяснение основных направлений развития маркерной селекции белокочанной капусты для ее улучшения.

Маркеры качества капусты и абиотического стресса

Низкие температуры значительно влияют на рост и развитие растений, снижая продуктивность сельскохозяйственных культур [17—21]. Считается, что устойчивость к низким температурам или холодной стресс у растений возникает при охлаждении ($< 20\text{ }^{\circ}\text{C}$) и заморозке ($< 0\text{ }^{\circ}\text{C}$) [22]. Зимняя выживаемость — важная характеристика *Brassica*, особенно капусты, высеваемой в северном климате, на которую также влияют генетические вариации для других регулируемых холодом признаков, таких как устойчивость к заморозкам, яровизация, время созревания и характеристики листьев [23].

На базе охарактеризованных аллельных вариаций гена *CSDPs* был разработан молекулярный маркер, выявляющий толерантность к низким температурам у капусты (*Brassica oleracea var. capitata*) [24]. Растительные *CSDP* имеют дополнительные богатые глицином области, перемежающиеся с цинковыми пальцами типа ССНС (ZCCНС) в С-терминальной части [25]. Функция этих доменов ССНС в устойчивости к низким температурам пока не выяснена. Толерантные к низким температурам инбредные линии содержали вариантный тип *BoCSDP5v*, который кодирует дополнительный домен цинкового пальца ССНС на С-конце и ассоциируется с толерантностью к низким температурам. Аллельная вариация гена *BoCSDP5* производит разные белки с разным количеством доменов цинковых пальцев ССНС. Маркер толерантности к низким температурам, созданный на основе полиморфизма между *BoCSDP5* и *BoCSDP5v*, был подтвержден на образцах, использованных в предыдущей валидации маркера *B. oleracea* CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1 (*BoCCA1*). Для достоверной идентификации капусты, устойчивой к низким температурам, необходимо использование двух маркеров одновременно (*BoCCA1*; *BoCSDP5v*) [24].

Кочанная капуста относится к цветущим растениям, чувствительным к яровизации. *BoFLC2* является важным фактором транскрипции, который позволяет растениям капусты оставаться в вегетативной фазе в ответ на холод. Впервые в исследовании Ли с соавторами [26] было показано, что *BoFLC2E* и *BoFLC2L*, клонированные из капусты с чрезвычайно ранним и чрезвычайно поздним цветением, соответственно, демонстрировали индел длиной 215 п.н. в интроне I, три несинонимичных SNP и индел длиной 3 п.н. в экзоне II [26]. *BoFLC2L* связан с поздним цветением, что подтверждено с использованием маркера *indel-FLC2*. Делеция 215 п.н. в интроне I *BoFLC2*, не вызывая альтернативного сплайсинга, замедляет его подавляющую активность (сайленсинг *BoFLC2L*) за счет обратной связи с основными генами комплекса PHD-PRC2, что приводит к снижению уровня их транскрипции и в конечном итоге к позднему цветению капусты. Среди генетических вариаций *BoFLC2* делеция 215 п.н. в интроне I была основной причиной задержки цветения. Это исследование не только предоставляет эффективную молекулярно-маркерную селекционную стратегию для выявления устойчивых и селекции улучшенных сортов капусты, но и открывает путь к изучению механизмов времени цветения у растений, чувствительных к яровизации [26].

Другая исследовательская группа обнаружила полиморфный ген *BoFLC1.C9* (*Bo9gl73400*), предложенный в качестве молекулярного маркера [27]. Вставка длиной 67 п.н. во втором интроне этого гена *BoFLC1.C9* в линии раннего цветения вызвала отчетливую мутацию, нарушила функцию гена и показала более низкую экспрессию, вызвавшую раннее цветение. Этот «индел» подтвержденный маркером F7R7, основанным на вставке, позволяет характеризовать различные сроки цветения у линий капусты. Вариабельность времени цветения в этом случае достигает 83 % для особей F2 и 80 % для коммерческих линий. Маркер F7R7 полезен в селекции для отбора сортов капусты с разным временем цветения перед выращиванием [23].

У высших растений важную роль в устойчивости к биотическим и абиотическим стрессам играет кутикулярный воск, отложенный на поверхности клеток эпидермиса [28]. Для защиты от ультрафиолетового излучения, фитопатогенов и насекомых [29, 30] растения выделяют на поверхности кутикулы воск, который влияет на уменьшение внеустьичного испарения и предотвращает попадание загрязнений на поверхность растения [31, 32]. Кутикулярные воски имеют и другие функции: влияют на морфологическое развитие и пигментацию листьев и плодов, уменьшают растрескивание плодов и т. д. [33, 34]. Некоторые гены, связанные с биосинтезом кутикулярного воска, были идентифицированы у многих крестоцветных культур, включая *Brassica oleracea* [35]. Однако молекулярный механизм регуляции биосинтеза и секреции кутикулярного воска у крестоцветных культур и *B. oleracea* остается малоизученным.

У глянцево-зеленых мутантов капусты были охарактеризованы многочисленные гены, связанные с биосинтезом воска. Глянцевый признак контролируется одним рецессивным геном *Cg11*, расположенным на конце хромосомы C08 [36]. Разработано несколько новых маркеров, тесно связанных с целевым геном, в соответствии с эталонной последовательностью генома капусты. На основе вставки (2722 п. н.) разработан молекулярный маркер ISP1, который мог отличить глянцевый мутант 10Q-961 от других видов капусты [35]. Вероятно, ген *Bol018504* со вставкой в первом интроне (гомолог *Arabidopsis thaliana CER1* [35]) — это *Cg11*. Соответственно, домен PLN02869, контролирующей активность декарбонилазы жирных альдегидов, отсутствовал в гене *Bol018504* глянцевого мутанта 10Q-961, что приводит к образованию мутанта глянцевого капусты. Это исследование может способствовать выведению новых сортов капусты, демонстрирующих фенотип блестящей зелени.

Большое количество генетических анализов показало, что большинство мутаций с дефицитом воска у капусты контролируется одним относительно консервативным рецессивным геном [35, 37, 38] у растений семейства крестоцветных. На хромосоме 5 был определен ген-кандидат *Bol026949*, контролирующей признак глянцевого зеленого цвета [28]. Он принадлежит к семейству доменных белков Agenet/Tudor, члены которого, как предполагается, участвуют в ремоделировании хроматина и транскрипции РНК. Анализ последовательности определил, что мутация однонуклеотидного полиморфизма (C → G) во втором экзоне *Bol026949* приводит к образованию стоп-кодона, что может привести к преждевременному прекращению трансляции его белка в 98–1030gl. *Bol026949* может участвовать в производстве кутикулярного воска, регулируя уровни транскриптов генов, участвующих в посттрансляционном клеточном процессе и передаче сигналов фитогормонов. Согласно предположению авторов, *Bol026949* может участвовать в производстве кутикулярного воска путем модуляции уровней транскриптов некоторых ключевых посттрансляционных регуляторов сигнального пути фитогормонов, а не путем прямого воздействия на экспрессию генов, участвующих в биосинтезе кутикулярного воска [28].

Лю и др. сообщили о доминантном наследовании геном *BoGL1*, контролирующим глянцево-зеленый признак у мутанта капусты с дефицитом воска [39]. Доминантная глянцевая мутация приводит к дефициту кутикулярного воска у мутанта капусты CGL-3 [40]. Идентификация генов-кандидатов для признака глянцевой зелени у модельных растений показала, что гены-кандидаты, ответственные за дефицит воска, представляют собой преимущественно некоторые критические гены, участвующие в биосинтезе, транспорте и регуляции воска [41].

Устойчивость к растрескиванию кочана (HSR) капусты является важным признаком, тесно связанным как с качеством, так и с общей урожайностью. Этот признак имеет сложные генетические механизмы, а его генетический контроль остается невыясненным. Была предпринята попытка анализа наследования и обнаружения локусов количественных признаков (QTL) для HSR с использованием смешанного анализа наследования основных генов и полигенов и картирования QTL, с маркерами простого повтора последовательности (SSR) и инсерции-делеции (InDel) [42]. Результаты картирования QTL и классического генетического анализа были согласованными. Идентифицированные девять QTL (*Chr.* C3, C4, C7 и C9) объяснили в совокупности от 39,4 до 59,1 % фенотипических вариаций. Три основных QTL (*Hsr* 3.2, 4.2, 9.2), демонстрировали относительно больший эффект, чем остальные [42]. Еще шесть локусов QTL на 2, 4, 6 хромосоме отвечают за устойчивость к растрескиванию кочана капусты. При этом маркеры BRPGM0676 и BRMS137 проявляли сильную связь с HSR капусты и отмечалась консервативность в области QTL SPL-2-1. Полученные QTL полезны для молекулярно-маркерной селекции устойчивых растений на стадии рассады [43]. Эта характеристика позволяет определить эффективность генотипов по скорости созревания и урожайности [44].

Маркеры биотического стресса

Различные патогены: фузариозное увядание, черная гниль, склеротиниозная стеблевая гниль, черная ножка, белая ржавчина, ложная мучнистая роса, белая пятнистость листьев, вирус мозаики репы и др. — могут заражать культуры *Brassica* [3, 45]. Создание сортов, устойчивых к основным бактериальным, грибковым и вирусным заболеваниям, а также вызываемым другими паразитами, рассматривается как наиболее жизнеспособный и экологически устойчивый подход к борьбе с болезнями [44]. Выявление и выращивание устойчивых к заболеваниям сортов может обеспечить очень эффективный и экологически безопасный способ борьбы с патогенами растений без необходимости химической обработки [46]. Наличие генов устойчивости у растений, в частности сортов *Brassica*, обеспечивает их защиту от патогенов [47, 48]. При этом важную роль для защиты капусты играют белки [49, 52, 53], кодируемые генами устойчивости, с нуклеотид-связывающим сайтом и обогащенные лейциновыми повторами [49–51]. Благодаря этому возможно разработать ДНК-маркер устойчивости к болезням [3, 54, 55]. На базе трех аллелей восприимчивости *B. oleracea* (*fosbo1–1*, 2, 3) разработаны наборы ДНК-маркеров [1, 56]. У *B. oleracea* обнаружен только

один главный локус CR (Rcr7) и около 50 QTL, связанных с заболеванием килы, вызываемой *Plasmodiophora brassicae* [54, 57] (Rcr7, включая двадцать три QTL, обнаруженных с использованием метода микрочипов однонуклеотидного полиморфизма (SNP) [58]. Ген устойчивости Rcr7 вероятно расположен на хромосоме7 (LG 7) у двух сортов капусты Tekila и Kilaherb [57]. Наличие нескольких локусов CR у капусты указывает на то, что устойчивость к киле у *B. oleracea* контролируется полигенным образом, подтверждая сложную генетическую организацию признака, когда одного локуса недостаточно для этого [59]. Сравнение обнаруженных QTL пока невозможно из-за отсутствия общих молекулярных маркеров [54] и использования разных источников килы и возбудителя [60].

В одной из работ были выявлены несколько сортов, несущих устойчивость к двум недавно появившимся патотипам *P. brassicae*, F3–14 (3A) и F-359–13 [61]. Анализ ассоциаций с помощью QTL-маркеров SNP позволил выявить геномные области QTL, связанные с устойчивостью к *P. brassicae* [61]. QTL-маркеры, выявленные в данном исследовании, могут быть использованы в молекулярной селекции культур *Brassica* на устойчивость к данному патогену. В большинстве регионов QTL определено лишь ограниченное количество SNP-маркеров, для выявления дополнительных маркеров в этих геномных регионах еще потребуется тонкое картирование [61].

Из овощей *Brassica* выделили гены устойчивости к фузариозному увяданию (CFW), которые используются в программах маркерной селекции капусты [62]. Патогеном является *Fusarium oxysporum f. sp. Conglutinans*. Пу с соавторами [63] и Lv с соавторами [64, 65] разработали два маркера InDel для гена устойчивости к CFW [64]. Генотипы можно легко идентифицировать с помощью полиакриламидного гель-электрофореза [66]. Один доминирующий ген-кандидат R-ген *Bol037156* для *FOC1* в капусте обеспечивает устойчивость к грибковому патогену у *B. oleracea* с подобным сайтом связывания нуклеотида рецептора toll-интерлейкина-1 с богатым лейцином повтором (TIR-NBS-LRR) [65]. В противоположность, среди восприимчивых линий обнаружено два типа InDel (вставка 1 п.н. и делеция 10 п.н.), каждый из которых вызывал сдвиг рамки считывания и терминирующую мутацию в последовательностях кДНК. Для повышения сопротивляемости к CFW с помощью селекции с использованием маркеров (MAS) были успешно применены ДНК-маркеры, связанные с аллелем устойчивости к болезням, что способствовало выяснению молекулярных механизмов, регулирующих данный признак, и ускорили выведение новых сортов капусты, устойчивых к заболеванию [54]. Улучшения элитных линий достигли путем переноса CFW в растения. Такая процедура включает комбинированное использование культуры микроспор, полный анализ геномного фона и выбор маркера, специфичного для устойчивости к CFW [62]. Для устойчивости капусты к фузариозному увяданию разработан и успешно применен в селекции капусты ряд молекулярных маркеров, таких как SSR-маркер *Frg13* [62, 64], маркер *Rfo* *VnRFO* [67, 68]. Специфичный для CFW маркер *Frg13* может быть полезен для точной и быстрой идентификации этого признака в капустном материале и при разработке эффективного метода улучшения элитных линий капусты.

Селекционеры пытаются вывести линии, устойчивые одновременно к разным заболеваниям, с помощью ДНК-маркеров, что позволит преодолеть проблему одновременного заражения несколькими патогенами. Обнаружена ассоциация между аллелем устойчивости к фузариозному увяданию и клубневой гнилью на основе ДНК-маркеров и выведены линии, устойчивые к обоим заболеваниям [1].

Ген устойчивости к фузариозному увяданию (*FocBr1*, Chr.A03) расположен в области CR-генов (*CRa/CRb*, *Rcr1*, *Crr3* и *CRk*) [54]. Рекомбинация двух генов [69] позволяет накапливать аллели, устойчивые к фузариозному увяданию и клубневой гнили. *FocBo1* *B. oleracea* (Chr. C06) расположен вблизи QTL клубневой гнили, но слабо сцеплен с ним [59, 63, 70, 71]. Сцепление между несхожими локусами устойчивости может позволить наследовать гены устойчивости как к фузариозному увяданию, так и клубеньковой гнили, что может привести к созданию устойчивых сортов к обоим заболеваниям [72].

Патоген *Xanthomonas campestris* pv. *Campestris* (Хсс) вызывает заболевание овощей *Brassica*, называемое черной гнилью [73, 74]. Хотя мало что известно о NBS-кодирующих R-генах у сортов капусты, ранее сообщалось о структуре экзонов и интронов и вариантах последовательности (SNPs и инделов) в этих NBS-кодирующих генах в устойчивых и восприимчивых к инфекции Хсс линиях капусты [75]. Были определены девять NBS-кодирующих R-генов, которые могут быть вовлечены в устойчивость капусты к заболеванию черной гнилью, основываясь на профилях экспрессии генов в устойчивых и восприимчивых линиях. Эти гены-кандидаты обеспечивают важный ресурс для функциональной характеристики и генетического улучшения устойчивости капусты к черной гнили [75]. Так был разработан молекулярный маркер InDel BR6-InDel для оценки связи между вариациями *Vol031422* и связанный с устойчивостью к расам Хсс 6 и 7. Ген-кандидат R *Vol031422* на хромосоме C08 состоял из одного экзона с инсерцией/делецией длиной 3 п.о. (InDels), полиморфизма длиной 292 п.н. (инсерция в экзоне устойчивой линии по отношению к восприимчивой линии) и нескольких однонуклеотидных полиморфизмов (SNP). Этот разработанный маркер может быть востребован селекционерами для создания сортов капусты, устойчивых к расам черной гнили Хсс 6 и 7 [74].

Заключение

Основная цель селекции капусты — создание конкурентноспособных новых и улучшение уже существующих сортов с повышенной, стабильной продуктивностью, быстрым созреванием, однородностью и улучшенным потребительским качеством (вкуса, внешнего вида, адекватного размера, формы и плотности кочанов, высоким содержанием питательных веществ и определенным химическим составом, способностью к хранению). При этом качественные признаки имеют относительно высокое значение в селекции белокочанной капусты, которая также должна предусматривать разработку биотически и абиотически устойчивых сортов/гибридов в меняющихся климатических условиях.

Обзор опубликованной литературы по маркерам хозяйственно ценных признаков показал, что большая часть исследований посвящена изучению устойчивости к патогенам, морфологическим показателям и растрескиванию кочана. Следует особо выделить большую важность выведения новых линий и сортов, устойчивых одновременно к разным заболеваниям, что не только позволит преодолеть проблему множественного заражения, но и поможет снизить воздействие остатков пестицидов на продукты питания и окружающую среду. В литературе выявлено множество исследований генов, участвующих в холодовой адаптации капусты белокочанной, что связано с ее широким распространением в различных климатических зонах. Также выявлены ассоциации молекулярных маркеров с признаком времени перехода к цветению. В то же время, доля маркеров для генетической идентификации сортов капусты кочанной различных групп спелости оказалась очень незначительна, хотя селекция на наличие вариаций ранних, средних и поздних сортов капусты для максимального использования доступного вегетационного периода и посевных площадей очень востребована. Поэтому создание сортов, гибридов и линий, устойчивых к биотическим и абиотическим стрессам, богатых нутрацевтиками, с потенциальной возможностью получения однородного по зрелости и признакам стабильного урожая — приоритетная цель селекции капусты. При этом нужно учитывать, что получение капусты, обладающей одновременно повышенной урожайностью, питательной ценностью и улучшенным качеством с точки зрения потребительского спроса, представляет собой серьезную задачу для селекционеров.

Среди всего разнообразия выявленных в литературе маркеров, используемых в селекции капусты белокочанной, оказалось лишь относительно незначительное присутствие KASP маркеров, имеющих высокий потенциал и приобретающих в последнее время все большее значение в связи со своей экспрессностью и экономичностью. Поэтому крайне важно в полной мере использовать возможности современных биотехнологических методов для улучшения генетических признаков капусты белокочанной, среди которых использование молекулярных маркеров представляет собой полезный ресурс для повышения эффективности селекции. Это открывает возможности для ускорения селекционной практики за счет использования маркеров в фоновом отборе при селекции с их помощью. Такой подход будет способствовать созданию совершенно новых высокоурожайных сортов, отличающихся повышенной и комплексной устойчивостью к заболеваниям и неблагоприятным факторам возделывания, способных к вызреванию больших кочанов с отличным потребительским и технологическим качеством. Мы ожидаем, что в дальнейшем будут также предприняты усилия по выведению новых сортов капусты не только ради ее кулинарных свойств или лучшей приспособленностью к условиям выращивания и управления, но и с терапевтическими целями. Новые задачи селекции капусты будут побуждать интегрировать последние инновации в биологии и генетике для улучшения урожая.

Список литературы

1. Jo J, Kang MY, Kim KS, Youk HR, Shim E-J, Kim H, et al. Genome-wide analysis-based single nucleotide polymorphism marker sets to identify diverse genotypes in cabbage cultivars (*Brassica oleracea* var. *capitata*). *Sci Rep*. 2022;12(1):20030. doi: 10.1038/s41598-022-24477-y
2. Rokayya S, Li C-J, Zhao Y, Li Y, Sun C-H. Cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*) phytochemicals with antioxidant and anti-inflammatory potential. *Asian Pacific J Cancer Prev*. 2013;14(11):6657—6662. doi: 10.7314/apjcp.2013.14.11.6657
3. Lv H, Fang Z, Yang L, Zhang Y, Wang Y. An update on the arsenal: mining resistance genes for disease management of *Brassica* crops in the genomic era. *Hortic Res*. 2020;7(1):34. doi: 10.1038/s41438-020-0257-9
4. Raza A, Razzaq A, Mehmood SS, Hussain MA, Wei S, He H, Zaman QU, et al. Omics: The way forward to enhance abiotic stress tolerance in *Brassica napus* L. *GM Crops Food*. 2021;12(1):251—281. doi: 10.1080/21645698.2020.1859898
5. Liu S, Liu Y, Yang X, Tong C, Edwards D, Parkin IAP, et al. The *Brassica oleracea* genome reveals the asymmetrical evolution of polyploid genomes. *Nat Commun*. 2014;5(1):3930. doi: 10.1038/ncomms4930
6. Ishii T, Yonezawa K. Optimization of the marker based procedures for pyramiding genes from multiple donor lines: II. Strategies for selecting the objective homozygous plant. *Crop Sci*. 2007;47(5):1878—1886. doi: 10.2135/cropsci2006.11.0750
7. Litvinov DY, Chernook AG, Kroupin PY, Bazhenov MS, Karlov GI, Avdeev SM, et al. A Convenient Co-Dominant Marker for Height-Reducing *Ddw1* Allele Useful for Marker-Assisted Selection. *Agriculture*. 2020;10(4):110. doi: 10.3390/agriculture10040110
8. Bazhenov MS, Divashuk MG, Amagai Y, Watanabe N, Karlov GI. Isolation of the dwarfing *Rht-B1p* (*Rht17*) gene from wheat and the development of an allele-specific PCR marker. *Mol Breed*. 2015;35(11):213. doi: 10.1007/s11032-015-0407-1
9. Razumova OV, Bazhenov MS, Nikitina EA, Nazarova LA, Romanov D, Chernook AG, et al. Molecular analysis of gibberellin receptor gene *GID1* in *Dasyphyrum villosum* and development of DNA marker for its identification. *RUDN Journal of Agronomy and Animal Industries*. 2020;15(1):62—85. doi: 10.22363/2312-797X-2020-15-1-62-85
10. Parkash C, Kumar S, Thakur N, Singh S, Sharma BB. Cabbage: Breeding and Genomics. *Veg Sci*. 2023;50(Special):231—243. doi: 10.61180/vegsci.2023.v50.spl.09
11. Bazhenov MS, Bepalova LA, Kocheshkova AA, Chernook AG, Puzyrnaya OY, Agaeva EV, et al. The association of grain yield and agronomical traits with genes of plant height, photoperiod sensitivity and plastid glutamine synthetase in winter bread wheat (*Triticum aestivum* L.) collection. *Int J Mol Sci*. 2022;23(19):11402. doi: 10.3390/ijms231911402
12. Berensen FA, Antonova OY, Artemyeva AM. Molecular-genetic marking of *Brassica* L. species for resistance against various pathogens: achievements and prospects. *Vavilov J Genet Breed*. 2019;23(6):656—666. doi: 10.18699/VJ19.538
13. Collard BC, Mackill DJ. Marker-assisted selection: an approach for precision plant breeding in the twenty-first century. *Philos Trans R Soc B Biol Sci*. 2008;363(1491):557—572. doi: 10.1098/rstb.2007.2170
14. Карлов Г.И. Молекулярно-генетические и молекулярно-цитогенетические подходы для ускоренного создания селекционного материала растений с заданными свойствами. 2010. 322 p.
15. Karlov GI. *Molekulyarno-geneticheskie i molekulyarno-tsitogeneticheskie podkhody dlya uskorenogo sozdaniya selektsionnogo materiala rastenii s zadannymi svoistvami* [Molecular genetic and molecular cytogenetic approaches for accelerated creation of plant breeding material with specified properties]. 2010. (In Russ.).
16. Xiao Z, Kong C, Han F, Yang L, Zhuang M, Zhang Y, et al. Two user-friendly molecular markers developed for the identification of hybrid lethality genes in *Brassica oleracea*. *Agronomy*. 2021;11(5):982. doi: 10.3390/agronomy11050982
17. Lister DL, Jones H, Jones MK, O’Sullivan DM, Cockram J. Analysis of DNA polymorphism in ancient barley herbarium material: Validation of the KASP SNP genotyping platform. *Taxon*. 2013;62(4):779—789. doi: 10.12705/624.9
18. Cramer GR, Urano K, Delrot S, Pezzotti M, Shinozaki K. Effects of abiotic stress on plants: a systems biology perspective. *BMC Plant Biol*. 2011;11(1):163. doi: 10.1186/1471-2229-11-163
19. Xin Z, Browse J. Cold comfort farm: the acclimation of plants to freezing temperatures. *Plant Cell Environ*. 2000;23(9):893—902. doi: 10.1046/j.1365-3040.2000.00611.x
20. Maibam P, Nawkar GM, Park JH, Sahi VP, Lee SY, Kang CH. The influence of light quality, circadian rhythm, and photoperiod on the CBF-mediated freezing tolerance. *Int J Mol Sci*. 2013;14(6):11527—11543. doi: 10.3390/ijms140611527

20. Mickelbart MV, Hasegawa PM, Bailey-Serres J. Genetic mechanisms of abiotic stress tolerance that translate to crop yield stability. *Nat Rev Genet.* 2015;16(4):237–251. doi: 10.1038/nrg3901
21. Jha UC, Bohra A, Jha R. Breeding approaches and genomics technologies to increase crop yield under low-temperature stress. *Plant Cell Rep.* 2017;36(1):1–35. doi: 10.1007/s00299-016-2073-0
22. Thomashow MF. Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. *Annu Rev Plant Physiol Mol Biol.* 1999;50(1):571–599. doi: 10.1146/annurev.arplant.50.1.571
23. Kole C, Thormann CE, Karlsson BH, Palta JP, Gaffney P, Yandell B, et al. Comparative mapping of loci controlling winter survival and related traits in oilseed *Brassica rapa* and *B. napus*. *Mol Breed.* 2002;9:201–210. doi: 10.1023/A:1019759512347
24. Song H, Kim HR, Hwang B-H, Yi H, Hur Y. Natural variation in glycine-rich region of *Brassica oleracea* cold shock domain protein 5 (BoCSDP5) is associated with low temperature tolerance. *Genes Genomics.* 2020;42(12):1407–1417. doi: 10.1007/s13258-020-01010-x
25. Karlson D, Imai R. Conservation of the cold shock domain protein family in plants. *Plant Physiol.* 2003;131(1):12–15. doi: 10.1104/pp.014472
26. Li Q, Peng A, Yang J, Zheng S, Li Z, Mu Y, et al. A 215-bp indel at intron I of *BoFLC2* affects flowering time in *Brassica oleracea* var. *capitata* during vernalization. *Theor Appl Genet.* 2022;135(8):2785–2797. doi: 10.1007/s00122-022-04149-1
27. Abuyusuf Md, Nath UK, Kim H-T, Islam Md.R, Park J-I, Nou III-S. Molecular markers based on sequence variation in *BoFLC1.C9* for characterizing early- and late-flowering cabbage genotypes. *BMC Genet.* 2019;20(1):42. doi: 10.1186/s12863-019-0740-1
28. Wang P, Li Z, Zhu L, Cheng M, Chen X, Wang A, et al. Fine mapping and identification of a candidate gene for the glossy green trait in cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata*). *Plants.* 2023;12(18):3340. doi: 10.3390/plants12183340
29. Mariani M, Wolters-Arts M. Complex Waxes. *Plant Cell.* 2000;12(10):1795–1798. doi: 10.1105/tpc.12.10.1795
30. Kunst L, Samuels AL. Biosynthesis and secretion of plant cuticular wax. *Prog Lipid Res.* 2003;42(1):51–80. doi: 10.1016/S0163-7827(02)00045-0
31. Kerstiens G. Cuticular water permeability and its physiological significance. *J Exp Bot.* 1996;47(12):1813–1832. doi: 10.1093/jxb/47.12.1813
32. Barthlott W, Neinhuis C, Cutler D, Ditsch F, Meusel I, Theisen I, et al. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Bot J Linn Soc.* 1998;126(3):237–260. doi: 10.1006/bojl.1997.0137
33. Koch K, Ensikat H-J. The hydrophobic coatings of plant surfaces: Epicuticular wax crystals and their morphologies, crystallinity and molecular self-assembly. *Micron.* 2008;39(7):759–772. doi: 10.1016/j.micron.2007.11.010
34. Koch K, Bhushan B, Barthlott W. Multifunctional surface structures of plants: An inspiration for biomimetics. *Prog Mater Sci.* 2009;54(2):137–178. doi: 10.1016/j.pmatsci.2008.07.003
35. Liu Z, Fang Z, Zhuang M, Zhang Y, Lv H, Liu Y, et al. Fine-mapping and analysis of *Cgl1*, a gene conferring glossy trait in cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*). *Front Plant Sci.* 2017;8:239. doi: 10.3389/fpls.2017.00239
36. Li JT, Yang LM, Fang ZY, Liu YM, Zhuang M, Zhang YY, et al. First exploration on genetic law of glossy wax-less characteristics on cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata* L.) material 10Q-961. *China Veg.* 2012;(12):37–41.
37. Ji J, Cao W, Tong L, Fang Z, Zhang Y, Zhuang M, et al. Identification and validation of an ECERIFERUM2-LIKE gene controlling cuticular wax biosynthesis in cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata* L.). *Theor Appl Genet.* 2021;134:4055–4066. doi: 10.1007/s00122-021-03947-3
38. Liu D, Dong X, Liu Z, Tang J, Zhuang M, Zhang Y, et al. Fine mapping and candidate gene identification for wax biosynthesis locus, *BoWax1* in *Brassica oleracea* L. var. *capitata*. *Front Plant Sci.* 2018;9:309. doi: 10.3389/fpls.2018.00309
39. Liu D, Tang J, Liu Z, Dong X, Zhuang M, Zhang Y, et al. Fine mapping of *BoGL1*, a gene controlling the glossy green trait in cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*). *Mol Breed.* 2017;37:69. doi: 10.1007/s11032-017-0674-0
40. Dong X, Ji J, Yang L, Fang Z, Zhuang M, Zhang Y, et al. Fine-mapping and transcriptome analysis of *BoGL-3*, a wax-less gene in cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*). *Mol Genet Genomics.* 2019;294:1231–1239. doi: 10.1007/s00438-019-01577-5
41. Lee SB, Suh MC. Advances in the understanding of cuticular waxes in *Arabidopsis thaliana* and crop species. *Plant Cell Rep.* 2015;34:557–572. doi: 10.1007/s00299-015-1772-2

42. Su Y, Liu Y, Li Z, Fang Z, Yang L, Zhuang M, et al. QTL Analysis of head splitting resistance in cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*) using SSR and InDel makers based on whole-genome re-sequencing. *PLoS One*. 2015;10(9): e0138073. doi: 10.1371/journal.pone.0138073
43. Pang W, Li X, Choi SR, Nguyen VD, Dhandapani V, Kim YY, et al. Mapping QTLs of resistance to head splitting in cabbage (*Brassica oleracea* L.var. *capitata* L.). *Mol Breed*. 2015;35:126. doi: 10.1007/s11032-015-0318-1
44. Parmar SS, Ravindra IH, Kumar R. Accelerated approaches for cabbage improvement. In: El-Esawi MA. (ed.) *Recent trends in plant breeding and genetic improvement*. 2023. doi: 10.5772/intechopen.1002526
45. Neik TX, Barbetti MJ, Batley J. Current status and challenges in identifying disease resistance genes in *Brassica napus*. *Front Plant Sci*. 2017;8:1788. doi: 10.3389/fpls.2017.01788
46. Yerasu SR, Murugan L, Halder J, Prasanna HC, Singh A, Singh B. Screening tomato genotypes for resistance to early blight and American serpentine leafminer. *Hortic Environ Biotechnol*. 2019;60:427–433. doi: 10.1007/s13580-019-00130-y
47. Vicente JG, Holub EB. *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (cause of black rot of crucifers) in the genomic era is still a worldwide threat to brassica crops. *Mol Plant Pathol*. 2013;14(1):2–18. doi: 10.1111/j.1364-3703.2012.00833.x
48. Fargier E, Manceau C. Pathogenicity assays restrict the species *Xanthomonas campestris* into three pathovars and reveal nine races within *X. campestris* pv. *campestris*. *Plant Pathol*. 2007;56(5):805–818. doi: 10.1111/j.1365-3059.2007.01648.x
49. Dangl JL, Jones JD. Plant pathogens and integrated defence responses to infection. *Nature*. 2001;411:826–833. doi: 10.1038/35081161
50. Dubos C, Kelemen Z, Sebastian A, Bülow L, Huet G, Xu W, et al. Integrating bioinformatic resources to predict transcription factors interacting with *cis*-sequences conserved in co-regulated genes. *BMC Genomics*. 2014;15(1):317. doi: 10.1186/1471-2164-15-317
51. Van Der Biezen EA, Jones JDG. Plant disease-resistance proteins and the gene-for-gene concept. *Trends Biochem Sci*. 1998;23(12):454–456. doi: 10.1016/s0968-0004 (98) 01311-5
52. Bent AF, Mackey D. Elicitors, effectors, and R genes: the new paradigm and a lifetime supply of questions. *Annu Rev Phytopathol*. 2007;45:399–436. doi: 10.1146/annurev.phyto.45.062806.094427
53. Wan H, Yuan W, Bo K, Shen J, Pang X, Chen J. Genome-wide analysis of NBS-encoding disease resistance genes in *Cucumis sativus* and phylogenetic study of NBS-encoding genes in Cucurbitaceae crops. *BMC Genomics*. 2013;14:109. doi: 10.1186/1471-2164-14-109
54. Mehraj H, Akter A, Miyaji N, Miyazaki J, Shea DJ, Fujimoto R, et al. Genetics of Clubroot and Fusarium Wilt Disease Resistance in Brassica Vegetables: The application of marker assisted breeding for disease resistance. *Plants*. 2020;9(6):726. doi: 10.3390/plants9060726
55. Hirani AH, Gao F, Liu J, Fu G, Wu C, Yuan Y, et al. Transferring clubroot resistance from Chinese cabbage (*Brassica rapa*) to canola (*B. napus*). *Can J Plant Pathol*. 2016;38(1):82–90. doi: 10.1080/07060661.2016.1141799
56. Sato M, Shimizu M, Shea DJ, Hoque M, Kawanabe T, Miyaji N, et al. Allele specific DNA marker for fusarium resistance gene *FocBo1* in *Brassica oleracea*. *Breed Sci*. 2019;69(2):308–315. doi: 10.1270/jsbbs.18156
57. Dakouri A, Zhang X, Peng G, Falk KC, Gossen BD, Strelkov SE, et al. Analysis of genome-wide variants through bulked segregant RNA sequencing reveals a major gene for resistance to *Plasmodiophora brassicae* in *Brassica oleracea*. *Sci Rep*. 2018;8:17657. doi: 10.1038/s41598-018-36187-5
58. Peng L, Zhou L, Li Q, Wei D, Ren X, Song H, et al. Identification of quantitative trait loci for clubroot resistance in *Brassica oleracea* with the use of Brassica SNP microarray. *Front Plant Sci*. 2018;9:822. doi: 10.3389/fpls.2018.00822
59. Tomita H, Shimizu M, Asad-ud Doullah M, Fujimoto R, Okazaki K. Accumulation of quantitative trait loci conferring broad-spectrum clubroot resistance in *Brassica oleracea*. *Mol Breed*. 2013;32:889–900. doi: 10.1007/s11032-013-9918-9
60. Nagaoka T, Doullah MAU, Matsumoto S, Kawasaki S, Ishikawa T, Hori H, et al. Identification of QTLs that control clubroot resistance in *Brassica oleracea* and comparative analysis of clubroot resistance genes between *B. rapa* and *B. oleracea*. *Theor Appl Genet*. 2010;120:1335–1346. doi: 10.1007/s00122-010-1259-z
61. Farid M, Yang RC, Kebede B, Rahman H. Evaluation of *Brassica oleracea* accessions for resistance to *Plasmodiophora brassicae* and identification of genomic regions associated with resistance. *Genome*. 2020;63(2):91–101. doi: 10.1139/gen-2019-0098
62. Liu X, Han F, Kong C, Fang Z, Yang L, Zhang Y, et al. Rapid introgression of the fusarium wilt resistance gene into an elite cabbage line through the combined application of a microspore culture, genome background

analysis, and disease resistance-specific marker assisted foreground selection. *Front Plant Sci.* 2017;8:354. doi: 10.3389/fpls.2017.00354

63. Pu ZJ, Shimizu M, Zhang YJ, Nagaoka T, Hayashi T, Hory H, et al. Genetic mapping of a fusarium wilt resistance gene in *Brassica oleracea*. *Mol Breed.* 2012;30(2):809–818. doi: 10.1007/s11032-011-9665-8

64. Lv HH, Yang LM, Kang JG, Wang QB, Wang XW, Fang ZY, et al. Development of InDel markers linked to Fusarium wilt resistance in cabbage. *Mol Breed.* 2013;32(4):961–967. doi: 10.1007/s11032-013-9925-x

65. Lv H, Fang Z, Yang L, Zhang Y, Wang Q, Liu Y, et al. Mapping and analysis of a novel candidate Fusarium wilt resistance gene *FOC1* in *Brassica oleracea*. *BMC Genomics.* 2014;15:1094. doi: 10.1186/1471-2164-15-1094

66. Lv HH, Wang QB, Yang LM, Fang ZY, Liu YM, Zhuang M, et al. Breeding of cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*) with fusarium wilt resistance based on microspore culture and marker-assisted selection. *Euphytica.* 2014;200:465–473. doi: 10.1007/s10681-014-1197-y

67. Yu HL, Fang ZY, Liu YM, Yang LM, Zhuang M, Lv HH, et al. Development of a novel allele-specific *Rfo* marker and creation of Ogura CMS fertility-restored interspecific hybrids in *Brassica oleracea*. *Theor Appl Genet.* 2016;129:1625–1637. doi: 10.1007/s00122-016-2728-9

68. Yu HL, Li ZY, Yang LM, Liu YM, Zhuang M, Zhang LG, et al. Morphological and molecular characterization of the second backcross progenies of Ogu-CMS Chinese kale and rapeseed. *Euphytica.* 2017;213:55. doi: 10.1007/s10681-017-1842-3

69. Kawamura K, Kawanabe T, Shimizu M, Okazaki K, Kaji M, Dennis ES, et al. Genetic characterization of inbred lines of Chinese cabbage by DNA markers; towards the application of DNA markers to breeding of F1 hybrid cultivars. *Data Br.* 2016;6:229–237. doi: 10.1016/j.dib.2015.11.058

70. Shimizu M, Pu ZJ, Kawanabe T, Kitashiba H, Matsumoto S, Ebe Y, et al. Map-based cloning of a candidate gene conferring Fusarium yellows resistance in *Brassica oleracea*. *Theor Appl Genet.* 2015;128:119–130. doi: 10.1007/s00122-014-2416-6

71. Kawamura K, Shimizu M, Kawanabe T, Pu Z, Kodama T, Kaji M, et al. Assessment of DNA markers for seed contamination testing and selection of disease resistance in cabbage. *Euphytica.* 2017;213:28. doi: 10.1007/s10681-016-1821-0

72. Akter MA, Mehraj H, Itabashi T, Shindo T, Osaka M, Akter A, et al. Breeding for disease resistance in Brassica vegetables using DNA marker selection. In: *Brassica Breeding and Biotechnology*. IntechOpen; 2021. p.127–142. doi: 10.5772/intechopen.96263

73. Williams PH. Black rot: a continuing threat to world crucifers. *Plant Dis.* 1981;64(8):736–742. doi: 10.1094/PD-64-736

74. Hong JE, Afrin KS, Rahim MA, Jung HJ, Nou IS. Inheritance of black rot resistance and development of molecular marker linked to *Xcc* races 6 and 7 resistance in cabbage. *Plants.* 2021;10(9):1940. doi: 10.3390/plants10091940

75. Afrin KS, Rahim MA, Park JI, Natarajan S, Kim HT, Nou IS. Identification of NBS-encoding genes linked to black rot resistance in cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata*). *Mol Biol Rep.* 2018;45:773–785. doi: 10.1007/s11033-018-4217-5

Об авторах:

Бурсаков Сергей Алексеевич — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории генетических технологий и молекулярного сопровождения селекции зерновых и зернобобовых культур, ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии» (ВНИИСБ), Российская Федерация, 127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, д. 42; e-mail: sergey@moscu@gmail.com

ORCID: 0000-0001-5647-9901 SPIN-код: 9864-0118

Карлов Геннадий Ильич — доктор биологических наук, профессор, Академик РАН, директор, ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии» (ВНИИСБ), Российская Федерация, 127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, д. 42; e-mail: karlov@gmail.com

ORCID: 0000-0002-9016-103X SPIN-код: 7043-2727

Харченко Петр Николаевич — доктор биологических наук, профессор, академик РАН, научный руководитель, ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии» (ВНИИСБ), председатель комиссии ФГБНУ ВНИИСБ, Российская Федерация, 127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, д. 42; e-mail: iab@iab.ac.ru

ORCID: 0000-0002-6036-5875 SPIN-код: 8509-0240