

ГЕНОТИПИРОВАНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ К КИЛЕ И ОЦЕНКА КОМБИНАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ КАПУСТЫ ПЕКИНСКОЙ

А.Д. ЗАСТАВНЮК¹, Г.Ф. МОНАХОС², А.В. ВИШНЯКОВА¹,
А.А. МИРОНОВ¹, С.Г. МОНАХОС¹

(¹ Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева;
² ООО «Селекционная станция имени Н.Н. Тимофеева»)

*Капуста пекинская – поливитаминная овощная культура, которая пользуется неизменным спросом благодаря своим высоким вкусовым и диетическим качествам, а также возможности получать по два урожая в год ввиду короткого вегетационного периода. В Госреестре менее 70 сортов и гибридов, и многие из них восприимчивы к киле (возбудитель *P.brassicae* Wor.), от которой гибнет до 60% урожая. В России необходимо удовлетворить потребительский спрос новыми конкурентоспособными гибридами с устойчивостью к важнейшим заболеваниям – таким, как кила. Цель исследований заключалась в оценке коллекции инбредных линий капусты пекинской с устойчивостью к киле и в отборе перспективных гибридных комбинаций для дальнейшего создания F1-гибридов культуры.*

*Полевые испытания были проведены в летне-осенний период 2021 г. В качестве растительного материала были использованы 25 инбредных линий капусты пекинской (*B.rapa* ssp. *pekinensis*) и 154 гибридные комбинации от скрещивания этих линий. Для достижения цели применены следующие методы: оценка комбинационной способности (ОКС и СКС) в системе скрещиваний двух групп генотипов; оценка устойчивости/восприимчивости к киле на искусственном инфекционном фоне; молекулярное генотипирование с использованием молекулярных маркеров генов устойчивости к киле. В результате полевого испытания гибридных комбинаций капусты пекинской выделены 14, превосходящих стандарты по признаку «Масса кочана» не менее чем на 20% и формирующие кочаны с закрытой вершиной. Выявлены три килоустойчивые линии: К7, К19 и П1д4 с высокими значениями ОКС по признаку «Масса кочана», рекомендованные для создания перспективных гибридных комбинаций. На основе данных молекулярного генотипирования генов устойчивости к киле *CRa*, *CRb* и *CRA05* и оценки линий капусты пекинской на устойчивость на искусственном инфекционном фоне произведена дифференциация коллекции линий по генам устойчивости к киле. Это позволит использовать их в качестве доноров устойчивости при пирамидировании генов устойчивости.*

Ключевые слова: капуста пекинская, *B.rapa* ssp. *pekinensis*, кила, *P.brassicae* Wor., комбинационная способность, СКС, ОКС, устойчивость, молекулярно-генетический анализ, генотипирование.

Введение

Капуста пекинская (*B.rapa* ssp. *pekinensis*) широко возделывается в КНР, на японских островах, в Корее, странах Америки и Западной Европы, а также в Австралии. Хозяйственное значение капусты пекинской для некоторых восточноазиатских регионов подобно значимости капусты белокочанной для стран Европы [1], возрастает ее популярность и в России.

Привлекательность производства капусты пекинской заключается в ежегодном спросе и высокой оптовой цене реализации, высокой урожайности (до 60 т с 1 га), а также в коротком периоде вегетации, позволяющем получать два урожая в год. Технологии

капельного орошения и кассетные технологии, в последнее время широко применяемые для выращивания культуры, позволяют значительно снизить себестоимость выращивания и получать стабильный высокий качественный урожай. Однако на сегодняшний день значительная часть капусты пекинской импортируется в Россию из других стран.

По материалам исследований АБ-Центра (2022), импорт пекинской капусты за последние два года, главным образом ввиду ситуации с коронавирусом, был сокращен примерно на 37% (почти на 8900 т). За три года поставки сократились на 31% (около 6600 т), за пять лет – на 58% (примерно 20600 т).

Для обеспечения импортозамещения в семенах и товарной продукции капусты пекинской необходимо иметь собственный отечественный сортимент конкурентоспособных гибридов. По состоянию на сентябрь 2022 г. в Госреестр селекционных достижений, допущенных к использованию, включено 16 отечественных сортов и 52 гибрида F1 пекинской капусты, 46% из которых – зарубежные (для сравнения: в Японии зарегистрировано более 300 гибридов). Сорта и гибриды Госреестра не полностью отвечают современным требованиям интенсивной технологии, многие восприимчивы к наиболее опасным патогенам. Устойчивость к киле имеет 21 гибрид Госреестра (30% от общего количества), из них 12 – от зарубежных оригинаторов, и 9 гибридов (около 43% от общего количества килоустойчивых гибридов) созданы в РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева.

Кила относится к одному из трех самых вредоносных заболеваний капустных культур, приводящих к значительной потере урожая. Возбудитель килы – облигатный паразит *Plasmodiophora brassicae* Wor. Одним из самых характерных симптомов заболевания является неограниченное разрастание паренхимы корней растений семейства Brassicaceae, в результате чего на корнях формируются наросты – галлы. Постепенно происходит блокировка проводящей системы, и растение гибнет. Полевые изоляты *P. brassicae* представлены различающимися по вирулентности расами. В земле их покоящиеся споры сохраняют способность к инфицированию растений в течение 15–20 лет [15, 16]. Заболевание распространено повсеместно, где выращивают культуры *Brassica*, и приводит к частичной или полной потере урожая капустных культур.

Актуальность исследований объясняется тем, что селекция капустных растений на устойчивость к киле – это единственный экономически обоснованный метод защиты растений от патогена. Возделывание генетически устойчивых к киле гибридов позволяет дополнительно сохранить до 40% урожая. Известно, что применение химических средств для борьбы с *P. brassicae* является малоэффективным [16]. К тому же создание генетически устойчивых гибридов – самый экологичный способ защиты растения от фитопатогена, так как позволяет выращивать растения без применения пестицидов [10], и это приоритетный подход защиты культур *Brassicaceae*. При этом происходит также очищение почвы от покоящихся спор патогена, которые прорастают, но не могут развиваться на корнях устойчивых растений.

По своей природе капуста пекинская (*B.rapa pekinensis*) восприимчива к *P.brassicae*. В конце XX – начале XXI вв. удалось получить генетически устойчивые к патогену сорта и гибриды культур. Донорами устойчивости являются различные виды кормового турнепса (*B. rapa ssp. rapifera*) [17]. Так, в результате реализации селекционной программы по селекции капусты на устойчивость к киле произошло пополнение Госреестра 9 гибридами капусты пекинской, созданными в РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязев: Ника F1, Гидра F1, Маркет F1, Мохито F1, Бирюза F1, Нежность F1, Филиппок F1, Кудесница F1 и Княжна F1. Тем не менее создание устойчивых гибридов с новыми признаками, а именно с закрытой вершиной кочана, толерантных к внутреннему некрозу, для удовлетворения требований современных технологий в условиях изменяющегося климата является весьма актуальным.

Цель исследований заключалась в изучении комбинационной способности по признаку «Масса кочана» линий удвоенных гаплоидов капусты пекинской, содержащих гены устойчивости к киле, и создании перспективных F1-гибридов, сочетающих комплекс хозяйственно-ценных признаков.

Материал и методы исследований

Растительный материал. Оценку устойчивости к киле (возб. *P.brassicae*) провели для 25 линий капусты пекинской. Линии удвоенных гаплоидов получали в 2019–2020 гг. из образцов, отобранных на провокационных фонах по устойчивости к киле и толерантности к внутреннему некрозу кочанов. В качестве стандартов устойчивости использовали отечественные гибриды капусты пекинской F1 Ника, F1 Гидра, F1 Бирюза и зарубежные гибриды F1 Bilko, F1 Orient Star и F1 Questar. В качестве восприимчивого стандарта использовали ранее охарактеризованную, высоковосприимчивую к киле линию капусты пекинской K₉. Оценку комбинационной способности, СКС и ОКС, проводили при измерении среднего проявления хозяйственно-ценных признаков 154 гибридных комбинаций, полученных в системе скрещиваний «двух групп генотипов». Выделение лучших гибридных комбинаций проводили в сравнении с лучшими стандартами F1 Ника, F1 Гидра, F1 Бирюза и зарубежными гибридами F1 Bilko, F1 Orient Star и F1 Questar.

Выращивание растений и оценка хозяйственно-ценных признаков. Растения выращивали рассадным способом с использованием кассетной технологии. Посев семян в кассеты с торфяным субстратом произвели 29 июня 2021 г., в открытый грунт в многолетний инфекционный фон по киле растения высаживали по схеме 45×35 см 20 июля с одновременным поливом. Оценку проявления хозяйственно-ценных признаков проводили с 29 сентября по 11 октября 2021 г. Для борьбы с крестоцветными блошками и капустными мухами за 3 дня до высадки в открытый грунт рассаду в кассетах поливали 0,1%-ным раствором Конфидора. Перед посадкой вносили азофоску из расчета 500 кг на 1 га.

Полевые испытания продуктивности гибридных комбинаций проведены в летне-осеннем обороте методом рандомизированных повторений по 8 растений на делянке в двухкратной повторности. Оценку продуктивности проводили взвешиванием кочана каждого растения и вычисляли среднюю массу кочана. Учет высоты, диаметра кочана и ширины жилки листа определяли измерением при помощи линейки и штангенциркуля. Вычисляли их средние значения для каждой гибридной комбинации, а также индекс кочана – отношением средних значений высоты кочана к его диаметру.

Расчет общей и специфической комбинационной способности. Эффект общей комбинационной способности (ОКС) по массе кочана определяли как положительную или отрицательную величину разницы между средним значением признака у гибридов, полученных с участием данной линии, и средней величиной признака всей группы гибридов в системе скрещиваний. Эффект специфической комбинационной способности (СКС) вычисляли по величине разницы между значением величины признака у данного гибрида и суммой эффектов общей комбинационной способности родителей и величины средней популяционной всех анализируемых гибридов [3].

Статистический анализ. Существенность различий в проявлении признаков оценивали методом однофакторного дисперсионного анализа на 5%-ном уровне значимости, а эффектов ОКС и СКС – по алгоритмам В.К. Савченко [4].

Оценка устойчивости/восприимчивости к киле. Оценку устойчивости/восприимчивости к киле проводили на искусственном инфекционном фоне. Для инокуляции использовали свежеприготовленную смесь спор патогена. Приготовление суспензии спор проводили с модификациями [14]. Гомогенизировали 5 г свежих желваков пораженного

растения на терке, разводили в чистой воде; размешивали и настаивали несколько минут; фильтровали суспензию через 4-слойную марлю; определяли концентрацию спор в суспензии с помощью камеры Горяева; разведением чистой водой доводили до необходимой плотности (10^7 спор/мл). Инокуляцию капусты пекинской возбудителем заболевания *P.brassicae* проводили «пипеточным» методом по всходам. В ячейки кассет с 4–5-дневными сеянцами добавляли 5 мл рабочей суспензии инокулюма. Через 40 дней после инокуляции проводили оценку реакции устойчивости/восприимчивости по четырехбалльной шкале [6]. Растения с баллом поражения 0 принимали за устойчивые.

Выделение ДНК проводили из молодых тканей листьев по методике ЦТАБ (цетилтриметиламмония бромид) согласно протоколу [11].

Полимеразная цепная реакция (ПЦР). Амплификацию геномной ДНК проводили в 15 мкл реакционной смеси, содержащей: 1×ПЦР-буфер; 0,2 мМ dNTPs; по 5–10 пМ каждого праймера; 0,25 ед.а. Taq-полимеразы и 20 нг геномной ДНК. Амплификация проводилась в амплификаторе DNA Engine® Peltier Thermal Cyclers (BIO-Rad). ПЦР была выполнена при следующих условиях: начальная денатурация при 94°C 3 мин; 35 циклов – денатурация при 94°C 30 с; отжиг при 60°C 30 с, элонгация при 72°C 1 мин; завершающая элонгация при 72°C 5 мин. Хранение – при температуре 10°C.

Генотипирование устойчивости к киле проводили с использованием маркера Tau_cBrCR404 гена CRA05 (F: TCATCGATCCAATCCGTAA, R: CACTCAACGAGTAG-GAAACAAAGA) [2]; маркера B0902 гена CRb (F: AGCCTTGCGTAAAAGCAACTAC, R: GTTTGGAATCCGACAAATACATCCAT) [9]; маркера GC3060 гена CRa (F: TTGCGGT-GATPAAAATACAATCTATATTTTC, R: TTTGGGTTTCCASAAAACAGATTACTTTA) [13].

Электрофорез, визуализация и документация. Продукты амплификации окрашивали флуоресцентным красителем GelRed (Biotium, США) и разделяли в 1%-ном агарозном геле в однократном Трис-боратном-ЭДТА-буфере при напряженности 4 Вт/см в течение 60 мин. Визуализацию и документацию электрофореграмм проводили с использованием УФ-транслюминатора.

Результаты и их обсуждение

Общая и специфическая комбинационная способность. В системе скрещиваний двух групп линий капусты пекинской, 14 шт. в качестве отцовских и 11 шт. в качестве материнских, были произведены 154 гибридные комбинации (табл. 1).

Размах вариации в проявлении признака «Масса кочана» оцениваемых гибридных комбинаций составил 780 г, 14 гибридных комбинаций были с максимальным проявлением признака свыше 1000 г, 10 из них превысили 6 стандартов по продуктивности. Под комбинационной способностью понимают способность родительских форм к проявлению гетерозисного эффекта при скрещиваниях с другими генотипами. Это наследуемый признак [5]. Различают общую и специфическую комбинационные способности (ОКС и СКС).

По массе кочана для каждой линии установлены эффекты ОКС (табл. 1). Эффекты ОКС изучаемых 11 материнских линий имели широкий размах варьирования: от 94,2 г (у линии K₃) до 108,1 г (у линии K₇). Материнские линии по величине эффектов ОКС были подразделены на 3 группы. Группа 1, линии с самыми высокими эффектами ОКС (выше 100 г), – линии K₇ и K₁₉. Группа 2 – линии K₈, K₁₀, K₁₂ со средними положительными эффектами ОКС (от 0 до 100 г). Линии занимают промежуточное положение и обеспечивают высокий гетерозисный эффект в отдельных комбинациях скрещивания. Группа 3, линии, эффекты ОКС которых имеют низкое значение (ниже 0), – линии K₁, K₂, K₃, K₄, K₅. Использовать эти линии для создания высокоурожайных гибридов малоперспективно (от скрещивания с ними получается мелкий кочан).

Таблица 1

**Средняя масса кочана гибридных комбинаций
и ОКС родительских линий капусты пекинской, г**

О ₃ НО	K ₁	K ₂	K ₃	K ₄	K ₅	K ₇	K ₈	K ₁₀	K ₁₉	K ₁₂	Чи ₁ мс	m _{ср.}	ОКС ♂
П ₁ д ₁	731	590	1064	638	796	612	772	745	776	765	743	748	-17,3
П ₁ д ₂	582	709	721	800	827	1012	887	1097	895	810	452	799	33,6
П ₁ д ₄	797	647	662	965	888	1082	945	862	772	877	1091	872	106,1
П ₁ д ₅	650	737	598	937	582	1089	769	727	659	899	759	764	-1,5
П ₁ д ₇	1010	547	651	789	925	830	841	870	955	835	811	824	58,5
П ₁ д ₈	850	872	575	793	794	1031	1081	685	766	837	815	827	61,7
П ₁ д ₉	698	769	707	672	723	815	772	691	1040	791	863	776	10,7
П ₁ д ₁₈	638	735	487	553	701	697	918	732	1083	749	724	729	-36,8
П ₁ д ₃₀	545	837	469	672	668	722	748	564	894	1101	721	722	-43,8
П ₂ д ₁	682	652	743	761	858	776	537	761	1054	781	750	759	-6,2
П ₂ д ₂	710	791	724	676	595	795	693	866	760	754	732	736	-29,7
П ₂ д ₄	808	826	752	338	643	878	915	760	897	776	752	759	-7,0
П ₂ д ₉	655	735	750	657	685	1118	595	766	900	784	757	764	-1,8
П ₆ д ₂	639	506	498	612	627	775	844	628	694	777	424	639	-126,4
m _{ср.}	714	711	671	705	737	874	808	768	868	824	742	766	
ОКС ♀	-51,7	-54,6	-94,2	-61,1	-29,1	108,1	42,8	2,5	101,9	58,4	-23,3		

Примечание. НСР₀₅ масса кочана = 219,4 г. Средняя масса кочана 6 стандартов: Orient Star F1 (609 г), Questar F1 (820 г), Ника F1 (600 г), Гидра F1 (755 г), Wilko F1 (697 г) и Бирюза F1 (1064 г). Зеленым цветом выделены гибридные комбинации с массой кочана выше 1000 г.

ОКС материнской линии Чи₁мс также имеет отрицательное значение. Стоит отметить перспективную комбинацию Чи₁мс×П₁д₄, масса кочана которой превышает все стандарты, кроме F1 Бирюза. Причина высокого значения признака у этой гибридной комбинации обусловлена высокой специфической комбинационной способностью.

Среди отцовских линий значения ОКС варьировали от 128 г (у линии П₆д₂) до 106 г (у линии П₁д₄). По величине эффектов ОКС отцовские линии подразделены на 4 группы. В группе I – линия с самым высоким эффектом ОКС > 100 г: П₁д₄. Линии II группы: П₁д₂; П₁д₇; П₁д₈ и П₁д₉ – имеют среднее положительное значение ОКС до 100 г. В группу III вошли гибриды с эффектами ОКС незначительно ниже нуля (до 10 г): П₁д₅, П₂д₁, П₂д₉. При скрещиваниях линий этой группы с материнскими линиями формируются гибриды с максимальными значениями массы кочана свыше 1000 г, кроме линии

П_{2д4}, малоперспективной для получения продуктивных гибридов. В группу IV отнесены линии с очень низкой ОКС, со значениями ниже –10 г: П_{6д2}, П_{1д1}, П_{1д18} и П_{1д30}. Для линий П_{1д1} и П_{1д18} одна удачная комбинация с линиями К₃ и К₁₉ соответственно объясняется высокими эффектами специфической КС. Для линии П_{1д30} в одной комбинации с материнской линией из группы II со средним положительным эффектом ОКС до 100 г выявлена гибридная комбинация К₁₂×П_{1д30}, превышающая коммерческие гибриды по массе кочана.

Общая комбинационная способность (ОКС) линий – это среднее значение признака, которое определенная инбредная линия обеспечивает для гибридов, полученных с ее участием [3]. Поскольку эффект ОКС рассчитывается относительно средней популяционной, то селекционная ценность этого показателя выше, чем гетерозисный эффект, рассчитываемый относительно скрещиваемых линий. ОКС определяется аддитивными наследственными факторами, и частично – доминированием, а в основе СКС лежат сверхдоминирование и эпистаз [7, 12].

По эффекту СКС значения варьировали от –359,9 г (у гибрида К₄×П_{2д4}) до 410,2 г (у гибрида К₃×П_{1д1}) (табл. 2). Были выделены 10 перспективных гибридных комбинаций по значению СКС свыше 200 г, из них 3 гибрида имели эффекты СКС со значениями около или более 300 г.

Таблица 2

Эффекты СКС гибридных комбинаций линий капусты пекинской по средней массе кочана, г

О ₃ НО	К ₁	К ₂	К ₃	К ₄	К ₅	К ₇	К ₈	К ₁₀	К ₁₉	К ₁₂	Чи ₁ мс
П _{1д1}	34,7	-103,4	410,2	-48,9	77,1	-244,1	-18,8	-5,5	-74,0	-41,4	18,3
П _{1д2}	-165,3	-35,4	16,2	62,1	57,1	104,9	45,2	295,5	-6,0	-47,4	-323,8
П _{1д4}	-23,3	-170,4	-115,8	154,1	45,1	101,9	30,2	-12,5	-202,0	-53,4	242,3
П _{1д5}	-62,3	27,6	-71,8	234,1	-152,9	216,9	-37,8	-39,5	-207,0	76,6	18,3
П _{1д7}	237,7	-222,4	-78,8	26,1	130,1	-102,1	-25,8	43,5	29,1	-47,4	10,3
П _{1д8}	74,7	99,6	-157,8	27,1	-3,9	95,9	211,2	-144,5	-163,0	-48,4	11,3
П _{1д9}	-26,3	47,6	25,2	-42,9	-23,9	-69,1	-46,8	-87,5	162,1	-43,4	110,3
П _{1д18}	-39,3	60,6	-147,8	-114,9	1,1	-140,1	146,2	0,5	252,1	-38,4	18,3
П _{1д30}	-125,2	169,6	-158,8	11,1	-24,9	-108,1	-16,8	-160,5	70,1	320,6	22,3
П _{2д1}	-25,7	-52,4	78,2	63,1	128,1	-91,1	-264,8	-0,5	193,1	-36,4	14,3
П _{2д2}	25,5	109,6	82,2	1,1	-111,9	-49,1	-85,8	127,5	-78,0	-40,4	19,3
П _{2д4}	101,0	121,6	87,2	-359,9	-86,9	10,9	113,2	-1,5	36,1	-41,4	16,3
П _{2д9}	-56,9	25,6	80,2	-45,9	-49,9	245,9	-211,8	-0,5	34,1	-38,4	16,3
П _{6д2}	52,2	-77,4	-45,8	35,1	18,1	28,9	163,2	-12,5	-46,0	80,6	-190,8

Примечание. Зеленым цветом выделены значения СКС свыше 200 г, синим цветом – значения СКС ниже 0 г.

Эффект специфической комбинационной способности (СКС) является характеристикой конкретной комбинации скрещивания. Это способность пары родительских линий в данной комбинации скрещивания давать дополнительный эффект проявления признака. Данный эффект может быть как больше, так и меньше того, который ожидали на основе суммарного действия эффектов общей комбинационной способности обоих родителей.

Анализ сочетания эффектов ОКС и СКС, лучших по массе кочана гибридных комбинаций, показал, что:

$K_3 \times \Pi_{1д1}$ обладает средней массой кочана 1064 г, сочетает самый высокий эффект СКС выше 410,2 г с очень низкими ОКС материнской и отцовской линий;

$K_{10} \times \Pi_{1д2}$, средняя масса кочана 1097 г, сочетает высокий эффект СКС 295,5 г со средними положительными значениями ОКС до 100 г материнской и отцовской линий;

$K_{12} \times \Pi_{1д30}$, средняя масса кочана 1101 г, сочетает высокий эффект СКС 320,6 г с положительным значением ОКС материнской линии до 100 г и значениями ОКС ниже нуля отцовской линии;

$K_7 \times \Pi_{2д9}$, масса кочана 1118 г, сочетает высокий эффект СКС 245,9 г с ОКС материнской линии выше 100 г и положительным ОКС отцовской линии.

Эти сведения свидетельствуют о решающем вкладе в генетическом контроле в средней массе кочана лучших гибридов эффектов, обуславливающих специфическую комбинационную способность. В настоящее время для выявления специфической комбинационной способности существует только один способ: гибридизация родительских форм и полевая оценка потомства.

Фенотипический анализ устойчивости к киле. В результате оценки генетической коллекции линий капусты пекинской на устойчивость к киле (возбудитель *P.brassicae*) на искусственном инфекционном фоне установлено, что из 25 линий капусты пекинской 23 линии проявили полную устойчивость к киле, полевому изоляту *P.brassicae* (0 баллов по шкале Buczacki S. [6] – R) (табл. 3); 3 линии ($\Pi_{2д4}$, K_4 и K_9 – контроль восприимчивости) проявили восприимчивость с максимальным баллом поражения (3 балла – S) (табл. 3).

Молекулярное генотипирование. Проведено молекулярное генотипирование части линий капусты пекинской с использованием ДНК-маркеров генов устойчивости *CRA*, *CRb* и *CRA05* (рис. 1).

Размер ожидаемого амплифицируемого фрагмента для маркера Tau_cBrCR404-404 п.н.; маркера B0902-241 п.н. (для рецессивного аллеля восприимчивости) и 160 п.н. (для доминантного аллеля устойчивости); маркера GC3060-500 п.н. (для рецессивного аллеля восприимчивости) и 320 п.н. (для доминантного аллеля устойчивости).

В соответствии с рисунком 1А в результате молекулярного генотипирования с использованием маркера B0902 гена *CRb* наблюдаются целевые фрагменты, ассоциированные с аллелем устойчивости, размером 160 п.н. у всех устойчивых линий, кроме устойчивой $\text{Chi}_{1мс}$ и восприимчивой линии K_9 .

При амплификации маркера Tau_cBrCR404 гена *CRA05* целевой фрагмент размером около 400 п.н. отсутствует у всех устойчивых и восприимчивых образцов, что не позволяет с его использованием различить образцы данной генетической коллекции (рис. 1В).

Маркер GC3060 гена устойчивости к киле *CRA*, ожидаемый ДНК-фрагмент, ассоциированный с доминантным аллелем устойчивости размером 320 п.н., обнаруживается у всех устойчивых линий, кроме устойчивой $\text{Chi}_{1мс}$ и восприимчивой линии K_9 (рис. 1С).

Сопоставление данных молекулярно-генетического и фенотипического анализов для образцов линий капусты пекинской приведено в таблице 4.

**Оценка устойчивости/восприимчивости к киле (возбудитель *P.brassicae*)
коллекции образцов капусты пекинской на искусственном инфекционном фоне**

№	Наименование образца	Реакция	№	Наименование образца	Реакция
		R/S			R/S
1	K ₁	S	17	П ₁ Д ₈	R
2	K ₂	R	18	П ₁ Д ₉	R
3	K ₃	R	19	П ₁ Д ₁₈	R
4	K ₄	S	20	П ₁ Д ₃₀	R
5	K ₅	R	21	П ₂ Д ₁	R
6	K ₇	R	22	П ₂ Д ₂	R
7	K ₈	R	23	П ₂ Д ₄	S
8	K ₉	S	24	П ₂ Д ₉	R
9	K ₁₀	R	25	П ₆ Д ₂	R
10	K ₁₂	R	26	Чи ₁ мс	R
11	K ₁₉	R	27	Ника F1	R
12	П ₁ Д ₁	R	28	Гидра F1	R
13	П ₁ Д ₂	R	29	Бирюза F1	R
14	П ₁ Д ₄	R	30	Bilko F1	R
15	П ₁ Д ₅	R	31	Questar F1	R
16	П ₁ Д ₇	R	32	Orient Star F1	R

Примечание. R – устойчивый, S – восприимчивый.

В результате генотипирования линий капусты пекинской с использованием маркеров генов устойчивости к киле установлено, что все устойчивые линии капусты пекинской, кроме Чи₁мс, имеют маркеры двух генов устойчивости – *CRA* и *CRB*. Это может свидетельствовать о присутствии в генотипах исследуемой коллекции устойчивых линий двух локусов устойчивости, расположенных в тесном сцеплении на группе сцепления АЗ (табл. 4). Ранее было показано, что первоначально независимо идентифицированные гены *CRB* [9] и *CRA* [13] представляют собой один и тот же ген устойчивости к киле [8]. В последнее время исследователи, ссылаясь на гены *CRB* и *CRA*, объединяют их и относят к одному гену *CRA* [18]. Устойчивая линия Чи₁мс содержит другой ген устойчивости, отличный от *CRA* и *CRA05*, и для его идентификации необходимы другие ДНК-маркеры.

Таким образом, с помощью генотипирования проведена дифференциация линий, содержащих разные гены устойчивости к киле. Они могут быть использованы в качестве доноров для пирамидирования генов устойчивости для придания надежной устойчивости к киле у гибридов F1.

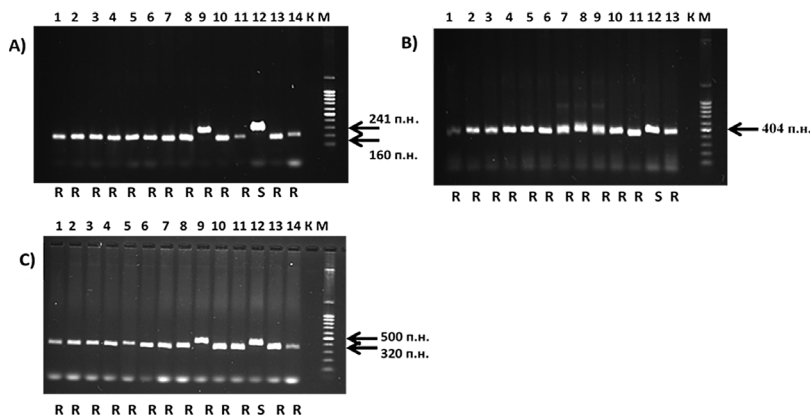


Рис. 1. Электрофореграмма маркеров генов устойчивости к киле:
 А) маркер В0902 гена *CRb*; В) маркер Тау_cBrCR404 гена *CRA05*; С) маркер GC3060 гена *Cra*;
 М – маркер размера ДНК (100 bp); R – устойчивый образец; S – восприимчивый образец.
 Стрелками обозначены ожидаемые целевые фрагменты.
 Наименование образцов: 1 – К₁₉; 2 – П_{2Д9}-2; 3 – П_{1Д7}-1; 4 – К₅; 5 – П_{1Д8}; 6 – П_{1Д18}-2;
 7 – К₇; 8 – К₃; 9 – Чи_{1мс}; 10 – П_{1Д4}-1; 11 – П_{1Д30}; 12 – К₉; 13 – П_{6Д2}-1; 14 – П_{1Д5}-1

Таблица 4

**Данные молекулярного генотипирования
 и фенотипирования устойчивости линий капусты пекинской**

№ образца	Генотипы	Реакция на инокуляцию	Наличие маркера гена CRA05	Наличие маркера гена CRA	Наличие маркера гена CRb
1	К ₁₉	R	–	+	+
2	П _{2Д9} -2	R	–	+	+
3	П _{1Д7} -1	R	–	+	+
4	К ₅	R	–	+	+
5	П _{1Д8}	R	–	+	+
6	П _{1Д18} -2	R	–	+	+
7	К ₇	R	–	+	+
8	К ₃	R	–	+	+
9	Чи _{1мс}	R	–	–	–
10	П _{1Д4} -1	R	–	+	+
11	П _{1Д30}	R	–	+	+
12	К ₉	S	–	–	–
13	П _{6Д2} -1	R	–	+	+
14	П _{1Д5} -1	R	–	+	+

Примечание. R – устойчивый к киле генотип; S – восприимчивый к киле генотип; «+» – наличие маркера; «-» – отсутствие маркера.

Лучшие по массе кочана гибридные комбинации капусты пекинской. Изучаемые средние значения массы кочанов гибридов сравнивали со значениями признака стандартов, коммерческих гибридов отечественной и зарубежной селекции: F1 Ника, F1 Гидра, F1 Бирюза, F1 Wilko, F1 Orient Star и F1 Questar. Разброс средних значений признака «Масса кочана» варьировался от 338 г (у генотипа $K_4 \times P_{2d_4}$) до 1118 г (у генотипа $K_7 \times P_{2d_9}$) (табл. 1). По результатам оценки, в сравнении со стандартами, выявлены 11 лучших по продуктивности гибридных комбинаций: $K_{12} \times P_{1d_{30}}$, $K_8 \times P_{1d_8}$, $K_{10} \times P_{1d_2}$, $K_{19} \times P_{2d_1}$, $K_{19} \times P_{1d_9}$, $K_{19} \times P_{1d_{18}}$, $K_7 \times P_{2d_9}$, $K_7 \times P_{1d_5}$, $K_7 \times P_{1d_4}$, $Чи_{1мс} \times P_{1d_4}$ и $K_3 \times P_{1d}$ (рис. 2). Они превосходили 5 из 6 стандартных гибридов, но ни один из них существенно не превосшел по массе кочана F1 Бирюза ($m_{cp} = 1064$ г). Однако следует отметить, что у гибрида Бирюза формируются кочаны с открытой вершиной. Этот признак делает неприемлемым возделывание его в товарном овощеводстве.

Выделенные в этом исследовании перспективные гибриды формируют кочаны с закрытой вершиной. Кроме того, 3 гибрида ($K_1 \times P_{1d_7}$, $K_7 \times P_{1d_8}$ и $K_7 \times P_{1d_2}$), имеющие при полевом испытании массу кочана выше 1000 г, существенно превосходили по этому признаку 4 из 6 стандартов и могут рассматриваться как перспективные.

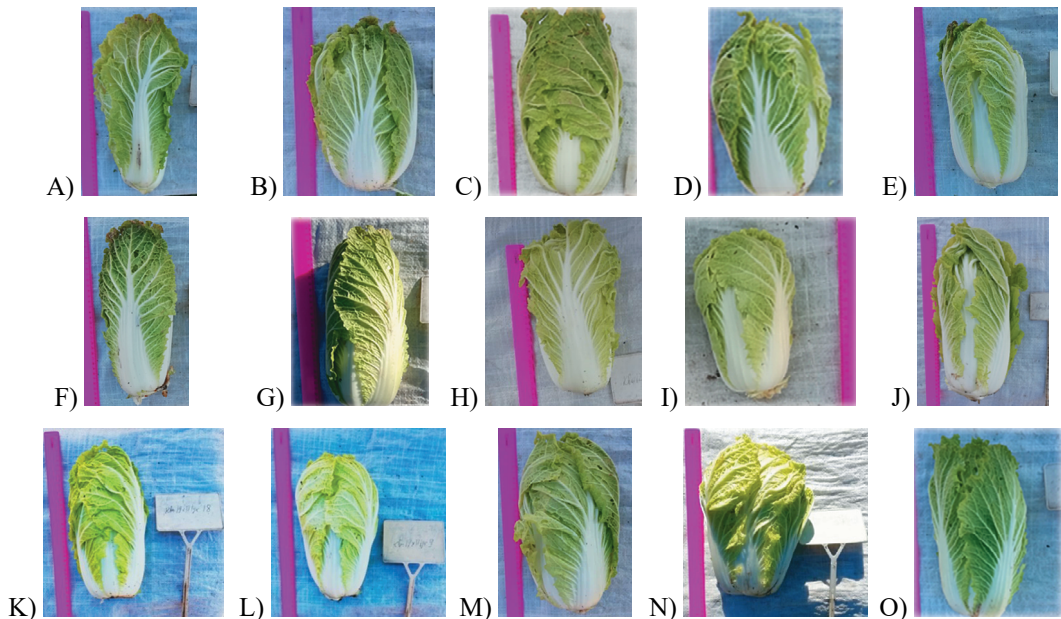


Рис. 2. Капуста пекинская, кочаны гибридных комбинаций с наибольшим проявлением признака «Масса кочана» и кочаны коммерческих гибридов.

Образцы: А – $K_{19} \times P_{1d_9}$; В – $K_7 \times P_{2d_9}$; С – $K_8 \times P_{1d_8}$; D – $K_{19} \times P_{1d_{18}}$; Е – $K_{12} \times P_{1d_{30}}$; F – $K_{19} \times P_{2d_1}$; G – $K_3 \times P_{1d_1}$; H – $K_{10} \times P_{1d_2}$; I – $Чи_{1мс} \times P_{1d_4}$; J – $K_7 \times P_{1d_5}$; K – $K_7 \times P_{1d_4}$; L – Questar F1; M – Orient Star F1; N – Гидра F1; O – Ника F1

Проявление иных хозяйственно-ценных признаков. Изучены проявление признаков «Высота кочана», «Диаметр кочана» и «Ширина жилки листа». Средние значения высоты кочана оцениваемых гибридных комбинаций варьируются от 16,3 см (у гибрида $K_3 \times P_{1d_1}$) до 25,8 см (у гибрида $Чи_{1мс} \times P_{1d_9}$); диаметра кочана – от 6,4 см (у гибрида $Чи_{1мс} \times P_{6d_2}$) до 11,6 см (у гибрида $K_7 \times P_{1d_2}$). Индекс формы кочана у изучаемых 154 гибридов изменяется от 1,8 до 3,9. При этом отмечено, что у 66% от общего числа гибридов индекс кочана находится в диапазоне от 2 до 2,4.

Для 14 гибридов с наибольшей продуктивностью (массой кочана) данные индекса формы кочана представлены в таблице 5.

Индекс кочана у перспективных гибридов капусты пекинской

Генотип	Индекс формы кочана	Генотип	Индекс формы кочана
K ₁₉ ×П ₁ Д ₁₈	2,4	K ₇ ×П ₂ Д ₉	2,0
K ₇ ×П ₁ Д ₅	2,0	Чи ₁ мс×П ₁ Д ₄	2,8
K ₁₂ ×П ₁ Д ₃₀	2,3	K ₃ ×П ₁ Д ₁	1,9
K ₁₉ ×П ₂ Д ₁	1,9	K ₁₉ ×П ₁ Д ₉	2,3
K ₇ ×П ₁ Д ₄	2,5	K ₈ ×П ₁ Д ₈	2,4
K ₁₀ ×П ₁ Д ₂	2,7	K ₁ ×П ₁ Д ₇	2,1
K ₇ ×П ₁ Д ₈	2,1	K ₇ ×П ₁ Д ₂	2,0

С точки зрения товарности и внешней привлекательности при сопоставлении со стандартами индекс формы кочана у гибридов K₁₉×П₁Д₁₈, K₁₂×П₁Д₃₀, K₈×П₁Д₈, K₇×П₁Д₄ и K₁₉×П₁Д₉ является схожим со стандартами Orient Star F1 и Quistar F1, а индекс кочана гибридов K₁₀×П₁Д₂ и Чи₁мс×П₁Д₄ близок к стандарту Ника F1.

Для изучаемой коллекции гибридных комбинаций (154 шт. образца) установлено варьирование признака «Ширина жилки листа» от min 3 см (у гибрида Чи₁мс×П₁Д₂) до max 5,7 см (у гибрида K₇×П₁Д₂). У 14 выделенных гибридов с наибольшей массой кочана ширина жилки листа варьируется практически в том же диапазоне: от 3,8 см (у гибрида Kви₃×П₁Дг₁) до 5,7 см (у гибрида K₇×П₁Д₂). Данный признак практически не коррелировал с признаком «Масса кочана» для данной группы генотипов (коэффициент корреляции r = 0,54), но примечательно, что у гибрида K₇×П₂Д₉ с самым высоким значением массы кочана величина ширины жилки листа близка к максимальному значению (5,5 см).

Выводы

В результате полевого испытания 154 устойчивых к киле гибридных комбинаций капусты пекинской выделены 14 наиболее перспективных (K₁₂×П₁Д₃₀, K₈×П₁Д₈, K₁₀×П₁Д₂, K₁₉×П₂Д₁, K₁₉×П₁Д₉, K₁₉×П₁Д₁₈, K₇×П₂Д₉, K₇×П₁Д₅, K₇×П₁Д₄, Чи₁мс×П₁Д₄, K₃×П₁Д₁, K₁×П₁Д₇ и K₇×П₁Д₈, K₇×П₁Д₂), превосходящих 5 стандартов (кроме Бирюза F1) не менее чем на 20% по массе кочана. В большинстве комбинаций конкурсный гетерозис обусловлен высокой специфической комбинационной способностью. Лучший показатель по продуктивности, выявленный у гибрида K₇×П₂Д₉ (1118 г), объясняется удачным сочетанием высоких ОКС и СКС.

В результате оценки устойчивости к киле на искусственном инфекционном фоне линий капусты пекинской выявлена реакция устойчивости 23 из 25 тестируемых линий при инокуляции покоящимися спорами полевого изолята *P.brassicae*. 3 линии, включая контроль восприимчивости K₉, проявили восприимчивость с максимальным баллом поражения (3 балла).

Молекулярное генотипирование с использованием молекулярного маркера GC3060 гена устойчивости к киле *Cra*, маркера B0902 гена устойчивости *CRb* и маркера Тау_сBrCR404 гена устойчивости *CRA05* позволило произвести дифференциацию

исследуемых линий по генам устойчивости к киле. Молекулярно-генетический анализ выявил, что большинство устойчивых линий содержит два гена устойчивости к киле, *Cra* и *CRb*, что, вероятно, объясняется расположением этих генов в тесном сцеплении на хромосоме A03 генома *B.rapa*. Это позволит использовать их в качестве доноров устойчивости для пирамидирования генов устойчивости.

Выделенные лучшие по проявлению признака «Масса кочана» 14 гибридных комбинаций капусты пекинской рекомендованы для расширенного испытания и отбора перспективных гибридов с комплексом хозяйственно-ценных признаков, включая устойчивость к киле, для передачи на Государственное сортоиспытание. Три килеустойчивые инбредные линии К₇, К₁₉ и П_{1д}₄ с высоким значением ОКС по массе кочана рекомендованы к использованию в скрещиваниях с другими линиями в других селекционных программах и поиску «удачных» гибридных комбинаций.

Библиографический список

1. Монахос Г.Ф., Монахос С.Г. Капуста пекинская *Brassica rapa* L. Em. Metzg. Ssp. *Pekinensis* (Lour.) Hanelt. Биологические особенности, генетика, селекция и семеноводство: Монография. – М.: Изд-во РГАУ-МСХА, 2009. – 182 с.
2. Нгуен М.Л., Монахос Г.Ф., Комахин Р.А., Монахос С.Г. Новый локус устойчивости к киле в хромосоме A05 капусты пекинской (*Brassica rapa* L.) // Генетика-2018. – Т. 54, № 3. – С. 306–315.
3. Производство гибридных семян овощных культур: Учебное пособие / М.С. Бунин, Г.Ф. Монахос, В.И. Терехова. – М.: Изд-во РГАУ-МСХА, 2011. – 182 с.
4. Савченко В.К. Метод оценки комбинационной способности генетически разнокачественных наборов родительских форм // Методики генетико-селекционного и генетического эксперимента. – Минск, 1973. – С. 48–77.
5. Турбин Н.В., Хотылева Л.В., Тарутина Л.А. Диаллельный анализ в селекции растений. – Минск: Наука и техника, 1974. – С. 5–20.
6. Buczacki S., Toxopeus H., Mattusch P., Johnston T., Dixon G. & Hobolth L. Study of physiologic specialization in *Plasmodiophora brassicae*: proposals for attempted rationalization through an international approach // Trans. Br. mycol. Soc. – 1975. – P. 295–303.
7. Griffing B.A. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems // Australian J. Biol. Sci. – 1956 – Vol. 9. – P. 463–493.
8. Hatakeyama K., Niwa T., Kato T., Ohara T., Kakizaki T. & Matsumoto S. (2017). The tandem repeated organization of NB-LRR genes in the clubroot-resistant CRb locus in *Brassica rapa* L. // Molecular genetics and genomics. – 2017. – № 292 (2). Pp. 397–405.
9. Kato T., Hatakeyama K., Fukino N. & Matsumoto S. Identification of a clubroot resistance locus conferring resistance to a *Plasmodiophora brassicae* classified into pathotype group 3 in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L.) // Breed. Sci. – 2012. – № 62. Pp. 282–287.
10. Kuginuki Y., Ajisaka H., Yui M. et al. RAPD markers linked to a clubroot resistance locus in *Brassica rapa* L. // Euphytica. – 1997. – Pp. 149–154.
11. Murray M.G. and Thompson W.F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA // Nucl. Acid. Res. – 1980. – № 8. – Pp. 4321–4325.
12. Sprague G.F., Tatum L.A. General vs. specific combining ability in single crosses of corn // Jour. Amer. Soc. Agr. – 1942. – Vol. 34. – Pp. 923–932.
13. Ueno H. et al. Molecular characterization of the *Cra* gene conferring clubroot resistance in *Brassica rapa* // Plant molecular biology. – 2012. – № 80. Pp. 621–629.
14. Voorrips R.E. and Visser D.L. Examination of resistance to clubroot in accessions of *Brassica oleracea* using a glasshouse seeding test. // Neth. J. Pl. Pathol. – 1993. – № 99. – Pp. 269–276.

15. Wallenhammar A.C. Prevalence of *Plasmodiophora brassicae* in spring oil-seed rape growing area in Central Sweden and factors influencing soil infestation levels // *Plant Pathol.* – 1996. – № 45. – Pp. 710–719.

16. Wenjing R., Zhiyuan L., Fengqing H., Bin Z., Xing L., Zhiyuan F., Limei Y., Mu Z., Honghao L., Yumei L., Yong W., Hailong Z. Yangyong Utilization of Ogura CMS germplasm with the clubroot resistance Y. gene by fertility restoration and cytoplasm replacement in *Brassica oleracea* L. // *Hortic Res.* – 2020. – № 7. – P. 61. PMC7193625. Doi: 10.1038/s41438-020-0282-8.

17. Yoshikawa H. Studies on breeding of clubroot resistance in cole crops // *Bull Natl Res Inst Veg Ornament Plants Tea Jpn Ser A.* – 1993. – № 7. – Pp. 1–165.

18. Zhu M., Yang L., Zhang Y., Zhuang M., Ji J., Hou X., Li Z., Han F., Lv H. & Wang Y. Introgression of clubroot resistant gene into *Brassica oleracea* L. from *Brassica rapa* based on homoeologous exchange // *Horticulture Research.* – 2022. – № 9.

CHINESE CABBAGE CLUBROOT RESISTANCE GENOTYPING AND EVALUATION OF COMBINING ABILITY

A.D. ZASTAVNYUK¹, G.F. MONAKHOS², A.V. VISHNYAKOVA¹,
A.A. MIRONOV¹, S.G. MONAKHOS¹

(¹ Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy,
² LTD Breeding Station named after N.N. Timofeev)

*Chinese cabbage is a multivitamin vegetable crop and it is in constant demand due to its taste and dietary qualities, as well as the ability to harvest this crop twice a year due to the short growing season. There are less than 70 cultivars and hybrids in the State Register of Russia, many of them are susceptible to clubroot caused by soil pathogen *P.brassicae* Wor. In Russia, consumer demand needs to be met with new competitive hybrids that are resistant to major diseases such as clubroot. The aim of the study to evaluate the collection of inbred Chinese cabbage lines with clubroot resistance and to select promising hybrid combinations for further creation of F1 hybrids of the crop.*

*Field trials were carried out in the summer-autumn period of the year 2021. Twenty five Chinese cabbage inbred lines (*B.rapa* ssp. *pekinensis*) and 154 hybrid combinations from crossing these lines were used as plant material. To achieve the goal, the following methods were applied: evaluation of combining ability (GCA and SCA) in the system of crossings of two groups of genotypes; clubroot disease test; molecular genotyping using molecular markers of clubroot resistance genes. As a result of a Chinese cabbage hybrids field trials, 14 were identified that exceed the standards in terms of “mass of head” by at least 20%. Three CR inbred lines K7, K19 and P1d4 with high values of GCA were identified, which are recommended for development of a new hybrid combinations. Based on the data of molecular genotyping of the clubroot resistance genes CRa, CRb, and CRA05 and the disease resistance of Chinese cabbage lines, the genetic collection of lines was differentiated by clubroot resistance genes. This will make it possible to use them as resistance donors when pyramiding resistance genes.*

Key words: Chinese cabbage, *B.rapa* ssp. *pekinensis*, clubroot, *P.brassicae*, combining ability, SCA, GCA, resistance, molecular analysis, DNA genotyping.

References

1. Monakhos G.F., Monakhos S.G. Kapusta pekinskaya *Brassica rapa* L.Em. Metzg. ssp. *pekinensis* (Lour.) Hanelt. Biologicheskie osobennosti, genetika, selektsiya i semenovodstvo. Monografiya [Chinese cabbage *Brassica rapa* L.Em. Metzg. ssp. *pekinensis* (Lour.) Hanelt. Biological characteristics, genetics, breeding and seed production. Monograph]. M.: Izd-vo RGAU-MSKhA imeni K.A. Timiryazeva, 2009: 182. (In Rus.)

2. *Nguyen M.L., Monakhos G.F., Komakhin R.A., Monakhos S.G.* Noviy lokus us-toychivosti k kile v khromosome A05 kapusty pekinskoy (*Brassica rapa* L.) [A new locus of clubroot resistance in chromosome A05 of Chinese cabbage (*Brassica rapa* L.)]. *Genetika*. 2018; 54 (3): 306–315. DOI: 10.7868/s0016675818030037 (In Rus.)
3. *Bunin M.S., Monakhos G.F., Terekhova V.I.* Proizvodstvo gibridnykh semyan ovoshchnykh kul'tur: Uchebnoe posobie [Hybrid Vegetable Seed Production: textbook]. M.: Izd-vo RGAU-MSKhA imeni K.A. Timiryazeva, 2011: 182. (In Rus.)
4. *Savchenko V.K.* Metod otsenki kombinatsionnoy sposobnosti geneticheski raznokachestvennykh naborov roditel'skikh form [Method for evaluating the combining ability of genetically diverse sets of parental forms]. *Metodiki genetiko-selektсионnogo i geneticheskogo eksperimenta*. Minsk. 1973: 48–77. (In Rus.)
5. *Turbin N.V., Khotyleva L.V., Tarutina L.A.* Diallel'niy analiz v selektsii rasteniy [Diallel analysis in plant breeding]. Minsk: Nauka i tekhnika, 1974: 5–20. (In Rus.)
6. *Buczacki S., Toxopeus H., Mattusch P., Johnston T., Dixon G., Hobolth L.* Study of physiologic specialization in *Plasmodiophora brassicae*: proposals for attempted rationalization through an international approach. *Trans. Br.mycol. Soc.* 1975: 295–303. DOI: 10.1016/S0007-1536(75)80013-1
7. *Griffing B.A.* Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian J. Biol. Sci.* 1956; 9: 463–493. DOI: 10.1071/BI9560463
8. *Hatakeyama K., Niwa T., Kato T., Ohara T., Kakizaki T., Matsumoto S.* The tandem repeated organization of NB-LRR genes in the clubroot-resistant CRb locus in *Brassica rapa* L. *Molecular genetics and genomics*. 2017; 292 (2): 397–405. DOI: 10.1007/s00438-016-1281-1
9. *Kato T., Hatakeyama K., Fukino N., Matsumoto S.* Identificaiton of a clubroot resistance locus conferring resistance to a *Plasmodiophora brassicae* classified into pathotype group 3 in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L.). *Breed. Sci.* 2012; 62: 282–287. DOI: 10.1270/jsbbs.62.282
10. *Kuginuki Y., Ajisaka H., Yui M. et al.* RAPD markers linked to a clubroot-resistance locus in *Brassica rapa* L. *Euphytica*. 1997: 149–154. DOI: 10.1023/A:1003147815692
11. *Murray M.G., Thompson W.F.* Rapid isolation of high molecular weight plant DNA. *Nucl. Acid. Res.* 1980; 8: 4321–4325. DOI: 10.1093/nar/8.19.4321
12. *Sprague G.F., Tatum L.A.* General vs. specific combining ability in single crosses of corn. *Jour. Amer. Soc. Agr.* 1942; 34: 923–932.
13. *Ueno H. et al.* Molecular characterization of the CRa gene conferring clubroot resistance in *Brassica rapa*. *Plant molecular biology*. 2012; 80: 621–629. DOI: 10.1007/s11103-012-9971-5.
14. *Voorrips R.E., Visser D.L.* Examination of resistance to clubroot in accessions of *Brassica oleracea* using a glasshouse seeding test. *Neth. J.PI. Pathol.* 1993; 99: 269–276. DOI: 10.1007/BF01974308
15. *Wallenhammar A.C.* Prevalence of *Plasmodiophora brassicae* in spring oil-seed rape growing area in Central Sweden and factors influencing soil infestation levels. *Plant Pathol.* 1996; 45: 710–719. DOI: 10.1046/j.1365-3059.1996.d01-173.x
16. *Wenjing R., Zhiyuan L., Fengqing H., Bin Z., Xing L., Zhiyuan F., Limei Y., Mu Z., Honghao L., Yumei L., Yong W., Hailong Y., Yangyong Z.* Utilization of Ogura CMS germplasm with the clubroot resistance gene by fertility restoration and cytoplasm replacement in *Brassica oleracea* L. *Hortic Res.* 2020; 7: 61. PMC7193625. DOI: 10.1038/s41438-020-0282-8
17. *Yoshikawa H.* Studies on breeding of clubroot resistance in cole crops. *Bull Natl Res Inst Veg Ornam Plants Tea Jpn Ser A.* 1993; 7: 1–165. DOI: 10.1007/s00344-009-9100-0
18. *Zhu M., Yang L., Zhang Y., Zhuang M., Ji J., Hou X., Li Z., Han F., Lv H., Wang Y.* Introgression of clubroot resistant gene into *Brassica oleracea* L. from *Brassica rapa* based on homoeologous exchange. *Horticulture Research*. 2022; 9. DOI: 10.1093/hr/uhac195

Заставнюк Анастасия Дмитриевна, аспирант кафедры ботаники селекции и семеноводства садовых растений, младший научный сотрудник селекционно-семеноводческого центра овощных культур, ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, Российская Федерация, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; тел.: (910) 409–67–83; e-mail: a.zastavnuk@rgau-msha.ru), <http://orcid.org/0000-0003-4115-0606>, ResearcherID: ADP-6159-2022

Монахос Григорий Федорович, канд. с.-х. наук, генеральный директор ООО «Селекционная станция имени Н.Н. Тимофеева» (127550, Российская Федерация, г. Москва, ул. Пасечная, 5; тел.: (499) 977–11–74; e-mail: breedst@mail.ru), <http://orcid.org/0000-0002-6603-6933>

Вишнякова Анастасия Васильевна, канд. с.-х. наук, доцент кафедры ботаники, селекции и семеноводства садовых растений ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, Российская Федерация, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; тел.: (499) 976–41–71; e-mail: a.vishnyakova@rgau-msha.ru), <http://orcid.org/0000-0002-9160-1164>, Researcher ID: AAX-8791-2021, Scopus Author ID: 57302370100

Миронов Алексей Александрович, канд. с.-х. наук, доцент кафедры ботаники, селекции и семеноводства садовых растений ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, Российская Федерация, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; тел.: (499) 976–41–71; e-mail: a.mironov@rgau-msha.ru), <http://orcid.org/0000-0002-0297-500X>, Researcher ID: AAD-1773-2022, Scopus Author ID: 57214231613

Монахос Сократ Григорьевич, д-р с.-х. наук, профессор, заведующий кафедрой ботаники, селекции и семеноводства садовых растений, ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (127550, Российская Федерация, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; тел.: (499) 976–41–71; e-mail: s.monakhos@rgau-msha.ru), <http://orcid.org/0000-0001-9404-8862>, Researcher ID: L-5962-2013, Scopus Author ID: 56052882900

Anastasiya D. Zastavnyuk, post-graduate student, Department of Botany, Plant Breeding and Seed Technology, Junior Research Associate of Vegetable Crops Breeding and Seed Technology Center, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49 Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; phone: (910) 409–67–83; E-mail: a.zastavnuk@rgau-msha.ru)

Grigoriy F. Monakhos, PhD (Ag), Chief Executive Officer of Breeding Station named after N.N. Timofeev (5 Pasechnaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; phone: (499) 977–11–74; E-mail: breedst@mail.ru)

Anastasiya V. Vishnyakova, Ph.D (Ag), Associate Professor of the Department of Botany, Plant Breeding and Seed Technology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49 Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; phone: (499) 976–41–71; E-mail: a.vishnyakova@rgau-msha.ru)

Aleksey A. Mironov, Ph.D (Ag), Associate Professor of the Department of Botany, Plant Breeding and Seed Technology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49 Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; phone: (499) 976–41–71; E-mail: a.mironov@rgau-msha.ru)

Sokrat G. Monakhos, DSc (Ag), Professor, Head of the Department of Botany, Plant Breeding and Seed Technology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49 Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; phone: (499) 976–41–71; E-mail: s.monakhos@rgau-msha.ru)