

УДК 634.75:577.2:632.4

UDC 634.75:577.2:632.4

DOI 10.30679/2219-5335-2019-6-60-31-40

DOI 10.30679/2219-5335-2019-6-60-31-40

**МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СОРТОВ И ФОРМ ЗЕМЛЯНИКИ ПО ГЕНАМ УСТОЙЧИВОСТИ К ФИТОФТОРОЗНОМУ УВЯДАНИЮ *RPF1* И АНТРАКНОЗУ *RCA2*\***

**MOLECULAR-GENETIC ANALYSIS OF STRAWBERRY VARIETIES AND FORMS ON *RPF1* RED STELE ROOT ROT AND *RCA2* ANTHRACNOSE RESISTANCE GENES**

Лыжин Александр Сергеевич  
канд. с.-х. наук  
ведущий научный сотрудник  
лаборатории ДНК-технологий  
и маркеропосредованной селекции  
e-mail: [Ranenburzhetc@yandex.ru](mailto:Ranenburzhetc@yandex.ru)

Lyzhin Alexandr Sergeyeovich  
Cand. Agr. Sci.  
Leading Research Associate  
of Laboratory of DNA- Technologies  
and Marker-mediated Breeding  
e-mail: [Ranenburzhetc@yandex.ru](mailto:Ranenburzhetc@yandex.ru)

Лукьянчук Ирина Васильевна  
канд. с.-х. наук  
старший научный сотрудник  
лаборатории частной генетики  
и селекции  
e-mail: [irinalk@yandex.ru](mailto:irinalk@yandex.ru)

Luk'yanchuk Irina Vasilievna  
Cand. Agr. Sci.  
Senior Research Associate  
of Laboratory of Private Genetics  
and Breeding  
e-mail: [irinalk@yandex.ru](mailto:irinalk@yandex.ru)

Жбанова Екатерина Викторовна  
д-р. с.-х. наук  
ведущий научный сотрудник  
лаборатории биохимии  
и пищевых технологий  
e-mail: [shbanovak@yandex.ru](mailto:shbanovak@yandex.ru)

Zhbanova Yekaterina Viktorovna  
Dr. Sci. Agr.  
Leading Research Associate  
of Laboratory of Biochemistry  
and Food Technology  
e-mail: [shbanovak@yandex.ru](mailto:shbanovak@yandex.ru)

*Селекционно-генетический  
центр ВНИИГиСПР  
ФГБНУ «ФНЦ имени И.В. Мичурина»,  
Мичуринск, Россия*

*Breeding-Genetical  
Center ARRIG&BFP  
FSBSO «I.V. Michurin FSC»,  
Michurinsk, Russia*

К числу важнейших заболеваний, наносящих значительный ущерб насаждениям земляники, относятся мучнистая роса, белая и бурая пятнистости, а также распространившиеся в последнее время антракнозная чёрная гниль, фитофторозное и вертицеллёзное увядание. Потери товарного урожая ягод земляники от поражения антракнозом могут достигать

Powdery mildew, white and brown spots, as well as recent anthracnose black rot, late blight and verticellosis wilt are the most important diseases that cause the significant damage to the strawberry plantations. The losses of a strawberry commodity crop from anthracnose damage can reach 80 %. The most strawberry varieties are susceptible to anthracnose

\* Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и Тамбовской области в рамках научного проекта №18-416-680002

поддержке РФФИ и Тамбовской области

80 %. Большинство сортов земляники в разной степени восприимчивы к антракнозной чёрной гнили. Устойчивость земляники садовой к антракнозу контролируется полигенно и моногенно. Возбудителем фитопфторозной корневой гнили (фитопфторозное увядание) является *Phytophthora fragariae* var. *fragariae* Hickman. Возбудитель фитопфтороза поражает корневую систему, вызывая угнетение роста, увядание и впоследствии гибель растений. Одним из перспективных методов идентификации устойчивых к фитопфторозному увяданию и антракнозу форм земляники является анализ с использованием сцепленных с целевыми аллелями генов резистентности диагностических ДНК-маркеров. ДНК-маркеры успешно применяют как на этапе подбора исходных источников для гибридизации, так и при последующем анализе гибридного материала. Показаны результаты ДНК анализа сортов и отборных сеянцев земляники по генам устойчивости к фитопфторозному увяданию *Rpf1* и антракнозу *Rca2*. Маркер SCAR-R1A, сцепленный с геном *Rpf1*, у изучаемых сортов и форм земляники не выявлен, что предположительно свидетельствует об их рецессивном гомозиготном генотипе по гену *Rpf1* (*rpf1rpf1*). Маркер STS-Rca2\_240, сцепленный с геном *Rca2*, выявлен у сортов Боровицкая, Aprica и отборной формы 933-4 (*F. virginiana* Duch. ssp. *platypetala* × Рубиновый кулон), что позволяет рекомендовать их для селекции в качестве перспективного источника устойчивости к антракнозу.

*Ключевые слова:* ЗЕМЛЯНИКА, МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МАРКЕРЫ, УСТОЙЧИВОСТЬ, ФИТОФТОРОЗНОЕ УВЯДАНИЕ, АНТРАКНОЗ, ГЕНЫ *RPF1*, *RCA2*

black rot in various degree. The resistance of garden strawberry to anthracnose is controlled polygenically and monogenously. The causative agent of late blight root rot (late blight wilting) is *Phytophthora fragariae* var. *fragariae* Hickman. The causative agent of late blight affects the root system, causing the inhibition of growth, withering and subsequent death of plants. One of the promising methods for identifying wild strawberry forms resistant to late blight and anthracnose is analysis using diagnostic DNA markers linked to the target alleles of resistance genes. DNA markers are successfully used both at the stage of selection of initial sources for hybridization and in the subsequent analysis of hybrid material. The results of DNA analysis of varieties and selected seedlings of strawberry on the genes of resistance to late blight wilt *Rpf1* and anthracnose *Rca2* are shown. The SCAR-R1A marker linked to the *Rpf1* gene was not detected in the studied strawberry varieties and forms, that presumably indicates their recessive homozygous genotype for the *Rpf1* gene (*rpf1rpf1*). The STS-Rca2\_240 marker linked to the *Rca2* gene was detected in Borovitskaya and Aprica varieties and in the selected form of 933-4 (*F. virginiana* Duch. Ssp. *Platypetala* × Rubinovy Kulon), which allow us to recommend them for breeding as a promising source of anthracnose resistance.

*Key words:* STRAWBERRY, MOLECULAR MARKERS, RESISTANCE, RED STELE ROOT ROT, ANTHRACNOSE, *RPF1* AND *RCA2* GENES

**Введение.** Земляника садовая (*Fragaria × ananassa* Duch.) восприимчива ко многим грибным заболеваниям, массовое развитие которых способно привести к гибели до 100 % урожая [1]. К числу важнейших заболеваний, наносящих значительный ущерб насаждениям земляники, относятся мучнистая роса, белая и бурая пятнистости, а также распространившиеся в последнее время антракнозная чёрная гниль, фитофторозное и вертицеллёзное увядание [2-4].

Возбудителем антракнозной чёрной гнили в умеренном климатическом поясе является многоядный фитопатогенный вид *Colletotrichum acutatum* Simmonds [5, 6]. Патоген поражает всю надземную часть растений, вызывая их значительное угнетение, вплоть до гибели. Потери товарного урожая ягод земляники от поражения антракнозом могут достигать 80 %. Большинство сортов земляники в разной степени восприимчивы к антракнозной чёрной гнили [7-8]. Устойчивость земляники садовой к антракнозу контролируется полигенно и моногенно. Полигенный контроль наследования устойчивости выявлен к изолятам *C. acutatum* 1-й группы патогенности [9], моногенный контроль (доминантный ген *Rca2*) – к изолятам *C. acutatum* 2-й группы патогенности [10].

Возбудителем фитофторозной корневой гнили (фитофторозное увядание) является *Phytophthora fragariae* var. *fragariae* Hickman [11]. Возбудитель фитофтороза поражает корневую систему, вызывая угнетение роста, увядание и впоследствии гибель растений [12]. Во многих странах мира, в том числе и в России, фитофторозное увядание является карантинным заболеванием [13, 14]. Моногенная устойчивость земляники к фитофторозной корневой гнили детерминирована несколькими олигогенами. В настоящее время считается, что основная роль в формировании устойчивости принадлежит трём генам – *Rpf1*, *Rpf2*, *Rpf3* [15]. Ген *Rpf1* обеспечивает устойчивость генотипов земляники к 16 расам *P. fragariae* var. *fragariae* [16].

Одним из перспективных методов идентификации устойчивых к фитотрофному увяданию и антракнозу форм земляники является анализ с использованием сцепленных с целевыми аллелями генов резистентности диагностических ДНК-маркеров. Маркер-опосредованный скрининг базируется на идентификации в геноме сцепленных с целевыми генами участков ДНК (маркеров) и на молекулярном уровне обеспечивает выявление наследственных основ формирования признаков. ДНК-маркеры успешно применяются как на этапе подбора исходных источников для гибридизации, так и при последующем анализе гибридного материала [17, 18].

В настоящем исследовании представлены результаты молекулярно-генетического анализа сортов земляники садовой (*F. × ananassa* Duch.) по генам устойчивости к фитотрофному увяданию (*Rpf1*) и антракнозной чёрной гнили (*Rca2*).

**Объекты и методы исследований.** Биологическими объектами исследования являлись сорта земляники садовой различного эколого-географического происхождения и перспективные отборные формы селекции ФГБНУ «ФНЦ им И.В. Мичурина». Для оценки аллельного состояния гена *Rpf1* устойчивости земляники к фитотрофному увяданию использовали маркер SCAR-R1A [19], гена *Rca2* устойчивости к антракнозу – маркер STS-Rca2\_240 [20].

Маркер SCAR-R1A сцеплен с доминантным аллелем *Rpf1*. На электрофореграмме м аллелю *Rpf1* соответствует целевой продукт размером 285 п.н. [19]. SCAR маркер STS-Rca2\_240 сцеплен с доминантным аллелем гена *Rca2*. На электрофореграмме маркер STS-Rca2\_240 представлен фрагментом размером 240 п.н. [20].

Так как аллели маркеров SCAR-R1A, STS-Rca2\_240 и соответствующих им генов *Rpf1* и *Rca2* наследуются сцеплённо, то на основании присутствия или отсутствия целевых продуктов указанных маркеров возможно

предсказать аллельное состояние генов устойчивости к фитопфторозному увяданию и антракнозу [19, 20].

Использованные для анализа праймеры имели следующую нуклеотидную последовательность:

– маркер SCAR-R1A: F 5'-TGCATCATTAATGTAGAAGTCTTT-3',  
R 5'-TGATGCGACATACAAAAATATTAG-3';

– маркер STS-Rca2\_240: F 5'-GCCACGTCACTAGTCAAATTCAA-3',  
R 5'-TCATGGACAGTGGTCTCAGC-3'.

Экстракция геномной ДНК была проведена согласно протоколу компании Diversity Arrays Technology P/L [21] с модификациями, описанными ранее [22]. Реакционная смесь для ПЦР объемом 15 мкл содержала: 20 нг ДНК, 2,0 мМ dNTPs, 2,5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 0,2 мкМ каждого праймера, 0,2 U Taq-полимеразы и 1,5 мМ 10x Taq-буфера (+ (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, -KCL). Все компоненты произведены фирмой Thermo Fisher Scientific.

Аmplификацию проводили в термоциклере T100 производства фирмы «BIO-RAD» по следующим программам:

– маркер SCAR-R1A: денатурация: 94 °C – 3 мин, 25 циклов: 94 °C – 30 с, 60 °C – 45 с, 72 °C – 1 мин; финальная элонгация: 72 °C – 7 мин;

– маркер STS-Rca2\_240: денатурация: 95 °C – 3 мин; 35 циклов: 95 °C – 50 с, 64 °C – 50 с, 72 °C – 1 мин; финальная элонгация при 72 °C – 5 мин.

Разделение продуктов амплификации осуществляли методом электрофореза в агарозном геле (концентрация агарозы – 2 %, буферная система – 1x TBE (трис-боратный буфер), напряженность электрического поля при электрофорезе – 3,9-4,5 В/см.). Для определения длины амплифицированных фрагментов использовали маркер молекулярной массы Gene Ruler 100 bp DNA Ladder (Thermo Fisher Scientific).

**Обсуждение результатов.** В результате проведенного молекулярно-генетического анализа маркер SCAR-R1A, сцепленный с аллелем *Rpf1*

устойчивости к фитофторозному увяданию, в изучаемой коллекции генотипов земляники не выявлен (табл.). Полученные результаты свидетельствуют о восприимчивости анализируемых сортов и форм к *P. fragariae* var. *fragariae* (предполагаемый генотип по гену *Rpf1* – *rpf1rpf1*).

Аллельное состояние генов *Rpf1* и *Rca2* у сортов и форм земляники по результатам молекулярно-генетического анализа

№	Генотип	Маркер SCAR-R1A, 285 п.н.	Маркер STS-Rca2_240, 240 п.н.	Предполагаемый генотип
1	Альфа	0	0	<i>rpf1rpf1rca2rca2</i>
2	Боровицкая	0	1	<i>rpf1rpf1Rca2rca2</i>
3	Кубата	0	0	<i>rpf1rpf1rca2rca2</i>
4	Троицкая	0	0	<i>rpf1rpf1rca2rca2</i>
5	Фестивальная апомикт	0	0	<i>rpf1rpf1rca2rca2</i>
6	Aprica	0	1	<i>rpf1rpf1Rca2R(r)ca2</i>
7	Murano	0	0	<i>rpf1rpf1rca2rca2</i>
8	Quicky	0	0	<i>rpf1rpf1rca2rca2</i>
9	Ostara	0	0	<i>rpf1rpf1rca2rca2</i>
10	298-19-9-43 ({[( <i>F. orientalis</i> Los. (4x) × Cavalier) × <i>F. moschata</i> Duch. (6x)] × Redcoat} × Senga Sengana) – FB <sub>2</sub>	0	0	<i>rpf1rpf1rca2rca2</i>
11	928-12 ({[( <i>F. orientalis</i> Los. (4x) × Cavalier) × <i>F. moschata</i> Duch. (6x)] × Redcoat} × Senga Sengana) × Привлекательная) – FB <sub>3</sub>	0	0	<i>rpf1rpf1rca2rca2</i>
12	933-4 ( <i>F. virginiana</i> Duch. ssp. <i>platypetala</i> × Рубиновый кулон)	0	1	<i>rpf1rpf1Rca2rca2</i>
13	26-5 (Рубиновый кулон × 298-19-9-43)	0	0	<i>rpf1rpf1rca2rca2</i>
14	56-5 (Gigantella Maxim × Привлекательная)	0	0	<i>rpf1rpf1rca2rca2</i>
15	35-16 (922-67 × Maryshka)	0	0	<i>rpf1rpf1rca2rca2</i>
16	932-29 ( <i>F. virginiana</i> Duch. ssp. <i>platypetala</i> × Фейерверк)	0	0	<i>rpf1rpf1rca2rca2</i>

Маркер STS-Rca2\_240, сцепленный с аллелем *Rca2* устойчивости к антракнозной чёрной гнили, выявлен у сортов земляники Боровицкая, Arpica и отборной формы 933-4 (*F. virginiana* Duch. ssp. *platypetala* × Рубиновый кулон). У остальных изученных генотипов земляники маркер STS-Rca2\_240 отсутствует (предполагаемый генотип по гену *Rca2* – *rca2rca2*).

Так как маркер STS-Rca2\_240 является доминантным, что не позволяет на основании молекулярно-генетического анализа оценить аллельное состояние гена, то у сортов Боровицкая, Arpica и отборной формы 933-4 ген *Rca2* может находиться в двух состояниях – доминантном гомозиготном (*Rca2Rca2*) или гетерозиготном (*Rca2rca2*). Анализ происхождения сорта Arpica не позволил уточнить предполагаемый аллельный статус гена *Rca2*, так как для родительских форм отсутствуют сведения о наличии или отсутствии гена *Rca2*.

Сорт земляники Боровицкая получен от скрещивания сортов Надежда × Red Gauntlet, отборная форма 933-4 – от скрещивания *F. virginiana* Duch. ssp. *platypetala* × Рубиновый кулон. Согласно проведённым нами ранее исследованиям [22], дикорастущий вид *F. virginiana* Duch. ssp. *platypetala* и сорт земляники садовой Red Gauntlet характеризуются рецессивным гомозиготным состоянием гена *Rca2* (*rca2rca2*). Данные о наличии доминантного аллеля *Rca2* у сортов Надежда и Рубиновый кулон отсутствуют. В связи с вышеизложенным комбинации скрещивания Надежда × Red Gauntlet и *F. virginiana* Duch. ssp. *platypetala* × Рубиновый кулон предположительно имеют вид *Rca2* × *rca2rca2*, следовательно, сорт земляники Боровицкая и отборная форма 933-4 предположительно имеют гетерозиготный генотип по гену *Rca2* (*Rca2rca2*).

**Заключение.** Таким образом, по результатам молекулярно-генетического анализа аллельного состояния гена *Rpf1* устойчивых к фитофторозному увяданию генотипов земляники среди изучаемых сортов не выявлено

(предполагаемый генотип *rpflrpfl*). Устойчивостью к антракнозной чёрной гнили по гену *Rca2* характеризуются сорта Боровицкая, Арсика и отборная форма земляники 933-4 (*F. virginiana* Duch. ssp. *platypetala* × Рубиновый кулон), что позволяет рекомендовать их для селекции в качестве перспективного источника устойчивости к *S. acutatum* 2-й группы патогенности.

### Литература

1. Folta, K.M. Strawberry Genes and Genomics / K.M. Folta, T.M. Davis // Critical Reviews in Plant Sciences, 2006. – V. 25. – P. 399-415. Doi: 10.1080/07352680600824831.
2. Лукьянчук И.В., Абызов В.В. Устойчивые к грибным болезням сорта земляники // Защита и карантин растений, 2008. № 6. С. 42.
3. Лукьянчук И.В. Комплексная устойчивость земляники к белой и бурой пятнистостям // Плодоводство и ягодоводство России, 2013. Том XXXVI. Ч. 1. С. 366-369.
4. Холод, Н.А. Болезни земляники на Юге России // Защита и карантин растений, 2013. №10. С. 28-30.
5. Baroncelli, R. Molecular diversity of anthracnose pathogen populations associated with UK strawberry production suggests multiple introductions of three different *Colletotrichum* species / R. Baroncelli, A. Zapparata, S. Sarrocco, S.A. Sukno, C.R. Lane, M.R. Thon, G. Vannacci, E. Holub, S. Sreenivasaprasad // PLoS One, 2015. – V. 10(6). – P. e0129140. Doi: 10.1371/journal.pone.0129140.
6. Es-Soufi, R. Biology and Physiology of *Colletotrichum acutatum* Strains Causing Strawberry's Anthracnose / R. Es-Soufi, M. L'bachir El Kbiach, T. Errabii, R. Saidi, A. Badoc, L. Chaveriat, P. Martin, A. Lamarti // Agricultural Sciences, 2018. – V. 9(08). – P. 974-990. Doi: 10.4236/as.2018.98068.
7. Poling, E.B. Anthracnose on strawberry: Its etiology, epidemiology, and pathology, together with management strategies for strawberry nurseries: Introduction to the workshop / E.B. Poling // HortScience, 2008. – V. 43(1). – P. 59-65. Doi: 10.21273/HORTSCI.43.1.59.
8. Дудченко И.П., Скрипка О.В., Копина М.Б. Вспышка антракноза земляники в Воронежской области // Современная микология в России: Материалы III Международного микологического форума. Москва, 2015. №5(4). С. 28-29.
9. Denoyes-Rothan, B. QTL analysis for resistance to *Colletotrichum acutatum* and *Phytophthora cactorum* in octoploid strawberry (*Fragaria x ananassa*) / B. Denoyes-Rothan, E. Lerceteau-Kohler, G. Guerin, S. Bosseur, J. Bariac, E. Martin, P. Roudeillac // Acta Hort., 2004. – V. 663. – P. 147-151. Doi: 10.17660/ActaHortic.2004.663.19.
10. Lerceteau-Kohler, E. The use of molecular markers for durable resistance breeding in the cultivated strawberry (*Fragaria x ananassa*) / E. Lerceteau-Kohler, P. Roudeillac, M. Markocic, G. Guerin, K. Praud, B. Denoyes-Rothan // Acta Hort., 2002. – V. 567(2). – P. 615-618. Doi: 10.17660/ActaHortic.2002.567.132.
11. Newton, A.C. Survival, distribution and genetic variability of inoculum of the strawberry red core pathogen, *Phytophthora fragariae* var. *fragariae*, in soil / A.C. Newton, J.M. Duncan, N.H. Augustin, D.C. Guy, D.E.L. Cooke // Plant pathology, 2010. – V. 59(3). – P. 472-479. Doi: 10.1111/j.1365-3059.2010.02273.x.
12. De Los Santos, B. Strawberry fungal diseases / B. De Los Santos, C. Barrau, F. Romero // Crop Management and Postharvest Handling of Horticultural Products, 2004. – V. 4. – P. 233-268.



13. Фитофтороз земляники / И.Н. Александров и др. // Защита и карантин растений, 2007. № 5. С. 32-34.
14. Gao, R. Genome sequence of *Phytophthora fragariae* var. *fragariae*, a quarantine plant-pathogenic fungus / R. Gao, Y. Cheng, Y. Wang, L. Guo, G. Zhang // Genome announcements, 2015. – V. 3(2). – P. e00034-15. Doi: 10.1128/genomeA.00034-15.
15. Whitaker, V.M. Applications of molecular markers in strawberry / V.M. Whitaker // Journal of Berry Research, 2011. – V. 1. – P. 115-127. Doi:10.3233/BR-2011-013.
16. Sasnauskas, A. Screening of strawberries with the red stele (*Phytophthora fragariae*) resistance gene *Rpfl* using sequence specific DNA markers / A. Sasnauskas, R. Ruginienius, D. Gelvonauskienė, I. Zalunskaitė, G. Stanienė, T. Siksnianas, V. Stanys, C. Bobinas // Acta Hort. 2007. – V. 760. – P. 165-169 Doi: 10.17660/ActaHortic.2007.760.21.
17. Andersen, J.R. Functional markers in plants / J.R. Andersen, T. Lübberstedt // Trends in plant science, 2003. – V. 8(11). – P. 554-560. Doi: 10.1016/j.tplants.2003.09.010.
18. Baumgartner, I.O. Breeding elite lines of apple carrying pyramided homozygous resistance genes against apple scab and resistance against powdery mildew and fire blight / I.O. Baumgartner, A. Patocchi, J.E. Frey, A. Peil, M. Kellerhals // Plant Mol. Biol., 2015. – V. 33. – P. 1573-1583. Doi: 10.1007/s11105-015-0858-x.
19. Haymes, K.M. Development of SCAR Markers Linked to a *Phytophthora fragariae* Resistance Gene and Their Assessment in European and North American Strawberry Genotypes / K.M. Haymes, W.E. Van de Weg, P. Arens, J.L. Maas, B. Vosman, A.P.M. Den Nijs // J. Amer. Soc. Hort. Sci., 2000. – V. 125(3). – P. 330-339. Doi: 10.21273/JASHS.125.3.330.
20. Lerceteau-Kohler, E. Identification of SCAR markers linked to *Rca2* anthracnose resistance gene and their assessment in strawberry germplasm / E. Lerceteau-Kohler, G. Guerin, B. Denoyes-Rothan // Theor Appl Genet., 2005. – V. 111. – P. 862-870. Doi: 10.1007/s00122-005-0008-1.
21. DArT, 2014 URL: [http://www.diversityarrays.com/sites/default/files/resources/DaRT\\_DNA\\_isolation.pdf](http://www.diversityarrays.com/sites/default/files/resources/DaRT_DNA_isolation.pdf) (дата обращения: 10.07.2018).
22. Лукъянчук И.В., Лыжин А.С., Козлова И.И. Анализ генетической коллекции земляники (*Fragaria* L.) по генам *Rca2* и *Rpfl* с использованием молекулярных маркеров // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2018. Т. 22. № 7. С. 795-799. Doi: 10.18699/VJ18.423.

### References

1. Folta, K.M. Strawberry Genes and Genomics / K.M. Folta, T.M. Davis // Critical Reviews in Plant Sciences, 2006. – V. 25. – P. 399-415. Doi: 10.1080/07352680600824831.
2. Лукъянчук И.В., Абызов В.В. Устойчивые к грибным болезням сорта земляники // Защита и карантин растений, 2008. № 6. С. 42.
3. Лукъянчук И.В. Комплексная устойчивость земляники к белой и бурой пятнистостям // Плодоводство и ягодоводство России, 2013. Том ХХХVI. Ч. 1. С. 366-369.
4. Holod N.A. Bolezni zemlyaniki na Yuge Rossii // Zashchita i karantin rastenij, 2013. №10. С. 28-30.
5. Baroncelli, R. Molecular diversity of anthracnose pathogen populations associated with UK strawberry production suggests multiple introductions of three different *Colletotrichum* species / R. Baroncelli, A. Zapparata, S. Sarrocco, S.A. Sukno, C.R. Lane, M.R. Thon, G. Vannacci, E. Holub, S. Sreenivasaprasad // PLoS One, 2015. – V. 10(6). – P. e0129140. Doi: 10.1371/journal.pone.0129140.
6. Es-Soufi, R. Biology and Physiology of *Colletotrichum acutatum* Strains Causing Strawberry's Anthracnose / R. Es-Soufi, M. L'bachir El Kbiach, T. Errabii, R. Saidi, A. Badoc, L. Chaveriat, P. Martin, A. Lamarti // Agricultural Sciences, 2018. – V. 9(08). – P. 974-990. Doi: 10.4236/as.2018.98068.

7. Poling, E.B. Anthracnose on strawberry: Its etiology, epidemiology, and pathology, together with management strategies for strawberry nurseries: Introduction to the workshop / E.B. Poling // *HortScience*, 2008. – V. 43(1). – P. 59-65. Doi: 10.21273/HORTSCI.43.1.59.
8. Dudchenko I.P., Skripka O.V., Kopina M.B. Vspyshka antraknoza zemlyaniki v Voronezhskoj oblasti // *Sovremennaya mikologiya v Rossii: Materialy III Mezhdunarodnogo mikologicheskogo foruma*. Moskva, 2015. №5(4). S. 28-29.
9. Denoyes-Rothan, B. QTL analysis for resistance to *Colletotrichum acutatum* and *Phytophthora cactorum* in octoploid strawberry (*Fragaria x ananassa*) / B. Denoyes-Rothan, E. Lerceteau-Kohler, G. Guerin, S. Bosseur, J. Bariac, E. Martin, P. Roudeillac // *Acta Hort.*, 2004. – V. 663. – P. 147-151. Doi: 10.17660/ActaHortic.2004.663.19.
10. Lerceteau-Kohler, E. The use of molecular markers for durable resistance breeding in the cultivated strawberry (*Fragaria x ananassa*) / E. Lerceteau-Kohler, P. Roudeillac, M. Markocic, G. Guerin, K. Praud, B. Denoyes-Rothan // *Acta Hort.*, 2002. – V. 567(2). – P. 615-618. Doi: 10.17660/ActaHortic.2002.567.132.
11. Newton, A.C. Survival, distribution and genetic variability of in-oculum of the strawberry red core pathogen, *Phytophthora fragariae* var. *fragariae*, in soil / A.C. Newton, J.M. Duncan, N.H. Augustin, D.C. Guy, D.E.L. Cooke // *Plant pathology*, 2010. – V. 59(3). – P. 472-479. Doi: 10.1111/j.1365-3059.2010.02273.x.
12. De Los Santos, B. Strawberry fungal diseases / B. De Los Santos, C. Barrau, F. Romero // *Crop Management and Postharvest Handling of Horticultural Products*, 2004. – V. 4. P. 233-268.
13. Fitoftoroz zemlyaniki / I.N. Aleksandrov i dr. // *Zashchita i karantin rastenij*, 2007. № 5. S. 32-34.
14. Gao, R. Genome sequence of *Phytophthora fragariae* var. *fragariae*, a quarantine plant-pathogenic fungus / R. Gao, Y. Cheng, Y. Wang, L. Guo, G. Zhang // *Genome announcements*, 2015. – V. 3(2). – P. e00034-15. Doi: 10.1128/genomeA.00034-15.
15. Whitaker, V.M. Applications of molecular markers in strawberry / V.M. Whitaker // *Journal of Berry Research*, 2011. – V. 1. – P. 115-127. Doi:10.3233/BR-2011-013.
16. Sasnauskas, A. Screening of strawberries with the red stele (*Phytophthora fragariae*) resistance gene *Rpf1* using sequence specific DNA markers / A. Sasnauskas, R. Rugienius, D. Gelvonauskienė, I. Zalunskaitė, G. Staniene, T. Siksnianas, V. Stanys, C. Bobinas // *Acta Hort.* 2007. – V. 760. – P. 165-169 Doi: 10.17660/ActaHortic.2007.760.21.
17. Andersen, J.R. Functional markers in plants / J.R. Andersen, T. Lübberstedt // *Trends in plant science*, 2003. – V. 8(11). – P. 554-560. Doi: 10.1016/j.tplants.2003.09.010.
18. Baumgartner, I.O. Breeding elite lines of apple carrying pyramided homozygous resistance genes against apple scab and resistance against powdery mildew and fire blight / I.O. Baumgartner, A. Patocchi, J.E. Frey, A. Peil, M. Kellerhals // *Plant Mol. Biol.*, 2015. – V. 33. – P. 1573-1583. Doi: 10.1007/s11105-015-0858-x.
19. Haymes, K.M. Development of SCAR Markers Linked to a *Phytophthora fragariae* Resistance Gene and Their Assessment in European and North American Strawberry Genotypes / K.M. Haymes, W.E. Van de Weg, P. Arens, J.L. Maas, B. Vosman, A.P.M. Den Nijs // *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 2000. – V. 125(3). – P. 330-339. Doi: 10.21273/JASHS.125.3.330.
20. Lerceteau-Kohler, E. Identification of SCAR markers linked to *Rca2* anthracnose resistance gene and their assessment in strawberry germplasm / E. Lerceteau-Kohler, G. Guerin, B. Denoyes-Rothan // *Theor Appl Genet.*, 2005. – V. 111. – P. 862-870. Doi: 10.1007/s00122-005-0008-1.
21. DArT, 2014 URL: [http://www.diversityarrays.com/sites/default/files/resources/DaRT\\_DNA\\_isolation.pdf](http://www.diversityarrays.com/sites/default/files/resources/DaRT_DNA_isolation.pdf) (data obrashcheniya: 10.07.2018).
22. Luk'yanchuk I.V., Lyzhin A.S., Kozlova I.I. Analiz geneticheskoy kollekcii zemlyaniki (*Fragaria L.*) po genam *Rca2* i *Rpf1* s ispol'zovaniem molekulyarnyh markerov // *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii*, 2018. T. 22. № 7. S. 795-799. Doi: 10.18699/VJ18.423.