Вавиловский журнал генетики и селекции. 2020;24(1):20-30
DOI 10.18699/VJ20.591

Молекулярные маркеры в исследованиях генетического разнообразия представителей рода *Rubus* L. и перспективы их применения в селекции

А.М. Камнев[1, 2], О.Ю. Антонова[1], С.Е. Дунаева[1], Т.А. Гавриленко[1] ✉, И.Г. Чухина[1] ✉

[1] Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия
[2] Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия
✉ e-mail: tatjana9972@yandex.ru; i.chukhina@vir.nw.ru

Аннотоция. Род *Rubus* L. (семейство Rosaceae Juss.), по оценкам разных систематиков, состоит из 12–16 подродов, объединяющих ~750 видов. Самые крупные по числу видов подроды – *Idaeobatus* (Focke) Focke, к которому относятся малины, и типовой подрод *Rubus* (=*Eubatus* Focke), включающий виды ежевик. Представители рода *Rubus* обладают высокой пищевой и хозяйственной ценностью, а также лекарственными свойствами. Селекционные исследования направлены на расширение генетического разнообразия и создание новых сортов малин и ежевик, устойчивых к биотическим и абиотическим стрессорам и отличающихся высоким качеством плодов. Современные селекционно-генетические программы все шире включают достижения молекулярной генетики и геномики. В данной статье представлен обзор фундаментальных и прикладных исследований генетического разнообразия культивируемых и дикорастущих видов рода *Rubus*, выполненных на основе методов молекулярного маркирования. Рассмотрены основные типы молекулярных маркеров (RFLP, RAPD, SSR, ISSR, AFLP, SCAR, SSCP, ретротранспозонные маркеры и т. д.) и области их применения в изучении представителей рода *Rubus*. Приведены результаты работ по использованию методов ДНК-маркирования для решения самых разных задач, включая: исследование межвидового и внутривидового генетического разнообразия, филогенетических связей видов и надвидовых таксонов, выяснение спорных вопросов систематики, генотипирование и уточнение родословных сортов малин и ежевик, изучение сомаклональной изменчивости и др. Наиболее важным результатом в практическом плане является создание насыщенных молекулярно-генетических карт для разных видов малин и ежевик, на которых локализованы многочисленные гены и QTL, детерминирующие различные хозяйственно ценные признаки. В то же время необходимо отметить, что число маркеров, перспективных для проведения эффективного молекулярного скрининга, пока еще недостаточно.
Ключевые слова: *Rubus*; малины; ежевики; ДНК-маркирование; полиморфизм; молекулярно-генетические карты; MAS.

Для цитирования: Камнев А.М., Антонова О.Ю., Дунаева С.Е., Гавриленко Т.А., Чухина И.Г. Молекулярные маркеры в исследованиях генетического разнообразия представителей рода *Rubus* L. и перспективы их применения в селекции. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2020;24(1):20-30. DOI 10.18699/VJ20.591

Molecular markers in the genetic diversity studies of representatives of the genus *Rubus* L. and prospects of their application in breeding

A.M. Kamnev[1, 2], O.Yu. Antonova[1], S.E. Dunaeva[1], T.A. Gavrilenko[1] ✉, I.G. Chukhina[1] ✉

[1] Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia
[2] Altai State University, Barnaul, Russia
✉ e-mail: tatjana9972@yandex.ru; i.chukhina@vir.nw.ru

Abstract. According to estimates of various taxonomists, the genus *Rubus* L. (Rosaceae Juss.) consists of 12–16 subgenera comprising ~750 species. The two largest subgenera are *Idaeobatus* (Focke) Focke, which includes raspberries, and the type subgenus *Rubus* (=*Eubatus* Focke), which contains blackberry species. Representatives of the genus *Rubus* have high nutritional and economic values, as well as medicinal properties. Breeding programs are aimed at broadening genetic diversity and creating new varieties of raspberries and blackberries that are resistant to biotic and abiotic stressors and have high fruit quality. Modern breeding and genetic programs increasingly use the achievements of molecular genetics and genomics. This paper reviews the literature data on the application of molecular markers in fundamental and applied research aimed at studying the genetic diversity of cultivated and wild species of the genus *Rubus*. The review describes the main types of molecular markers (RFLP, RAPD, SCoT, SSR, ISSR, AFLP, SCAR, SSCP) and their application for studying the species of the genus *Rubus*. The results of the work on the use of DNA markers for solving different tasks are presented, including: studying the phylogenetic relationships of species, clari-

© Камнев А.М., Антонова О.Ю., Дунаева С.Е., Гавриленко Т.А., Чухина И.Г., 2020
This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 License

fying controversial issues of taxonomy, analyzing interspecific and intraspecific diversity, genotyping and pedigree analysis of raspberry and blackberry varieties, studying somaclonal variation and others. The most important applied result is the development of molecular genetic maps for raspberry and blackberry species, on which numerous genes and QTLs conferring various valuable traits have been mapped. At the same time, the number of markers that are promising for effective molecular screening is still insufficient.
Key words: *Rubus*; raspberries; blackberries; DNA markers; genetic diversity; molecular maps; MAS.

For citation: Kamnev A.M., Antonova O.Yu., Dunaeva S.E., Gavrilenko T.A., Chukhina I.G. Molecular markers in the genetic diversity studies of representatives of the genus *Rubus* L. and prospects of their application in breeding. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2020;24(1):20-30. DOI 10.18699/VJ20.591 (in Russian)

Введение

Род *Rubus* L. (подсемейство Rosoideae Focke, семейство Rosaceae Juss.), по оценкам разных систематиков, состоит из 12–16 подродов, объединяющих ~750 видов (Focke, 1910, 1911, 1914; Robertson, 1974; Красовская, 2001). Самые крупные по числу видов подроды – *Idaeobatus* (Focke) Focke, к которому относятся малины, и типовой подрод *Rubus* (=*Eubatus* Focke), включающий виды ежевик. Представители рода произрастают на всех континентах, за исключением Антарктиды и аридных территорий. Наибольшее разнообразие видов подрода *Rubus* (=*Eubatus*) сосредоточено в северо-восточной Америке и Европе, а подрода *Idaeobatus* – в умеренной и субтропической части Восточной Азии (от Гималаев до Японии) и в западной и центральной части Китая (Бологовская, 1936). До сих пор не существует единого мнения об объеме и числе видов рода *Rubus*, что весьма затрудняет определение по флористическим спискам точного числа произрастающих на территории России видов. Анализ новейших региональных флористических сводок – «Конспект флоры Азиатской России» (2012) и «Флора Восточной Европы» (2001) – показал, что в Российской Федерации наибольшее видовое разнообразие подрода *Rubus* (53 вида) представлено в европейской части страны (Красовская, 2001), а подрода *Idaeobatus* (9 видов) – в азиатской (Овчинникова, 2012).

Три наиболее распространенных культурных вида малин – *R. idaeus* L. (малина обыкновенная), *R. strigosus* Michx. (малина щетинистая) и *R. occidentalis* L. (малина западная) относятся к секции *Idaeanthi* Focke подрода *Idaeobatus* (Knight, 1993). Большинство культивируемых видов ежевик входят в секции *Allegheniensis*, *Arguti*, *Flagellares*, *Rubus*, *Ursini* и *Verotrivialis* подрода *Rubus* (Gustafsson, 1943; Finn, 2008). Сорта малины и ежевики возделывают во многих странах. По данным на 2017 г. ведущими производителями являются Мексика, Сербия, США, РФ и Польша (https://www.wikizero.com/en/Raspberry; Strik, Finn, 2012). Помимо пищевой ценности, виды малин и ежевик обладают лекарственными свойствами.

Исходно селекция малины в европейских странах основывалась на отборах и введении в культуру лесных форм *R. idaeus*. В XIX в. в Европу была завезена малина щетинистая из Северной Америки (Jennings, 1988). Начало целенаправленной селекции малины, основанной на межвидовой гибридизации отобранных форм *R. idaeus* и *R. strigosus*, можно отнести к концу XIX в. Источниками генетического материала *R. strigosus* послужили всего лишь четыре сорта – ‘Cuthbert’, ‘Latham’, ‘Herbert’ и ‘Ranere’ (Daubeny, Anderson, 1989). В Европе также использовалось предельно ограниченное число сортов *R. idaeus* (Jennings, 1988). В большинстве межвидовых скрещиваний участвовал сорт ‘Lloyd George’ (сеянец малины обыкновенной *R. idaeus*), который является прямым предком более 30 % селекционных сортов, выведенных до 1970 г. (Oydvin, 1970). Использование ограниченного числа одомашненных форм *R. idaeus* и *R. strigosus* на первых этапах селекционного процесса и многократное включение их в последующие скрещивания привели к резкому сокращению генетического разнообразия сортов малины, что до сих пор представляет серьезную проблему в селекции этой культуры (Jennings, 1988; Dale et al., 1993; Graham et al., 1996).

В настоящее время наиболее актуальными направлениями селекционной работы являются: создание сортов малины, устойчивых к абиотическим стрессорам, грибным и вирусным болезням (например, ботритиозу, антракнозу, корневым гнилям, вирусу кустистой карликовости малины (RBDV – Raspberry Bushy Dwarf Virus)), и выведение сортов с высоким качеством плодов (Евдокименко и др., 2012). Для расширения генетического разнообразия возделываемых сортов селекционеры все большее внимание уделяют привлечению в гибридизацию дикорастущих видов подрода *Idaeobatus*, а также представителей более отдаленных видов из других подродов рода *Rubus* (Knight et al., 1989).

В РФ селекционные исследования, направленные на создание новых сортов малины, выполняются во Всероссийском селекционно-технологическом институте садоводства и питомниководства в Москве, Кокинском опорном пункте этого института, в государственном бюджетном учреждении Самарской области «Научно-исследовательский институт «Жигулевские сады» в Самаре, на Свердловской селекционной станции садоводства, во Всероссийском научно-исследовательском институте садоводства им. И.В. Мичурина (Мичуринск) и на Новосибирской зональной станции садоводства. На Алтае селекционная работа по малине ведется с 1935 г. в Научно-исследовательском институте садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко в Горно-Алтайске и с 1951 г. – в Барнауле (Евдокименко и др., 2012).

В селекционно-генетических программах, направленных на создание нового поколения сортов малины и ежевики, все шире используются достижения молекулярной генетики, биотехнологии и геномики. В настоящей работе представлен обзор литературы по применению молекулярно-генетических методов в изучении биоразнообразия представителей рода *Rubus* и использованию этих подходов в селекционном процессе.

Изоферментные маркеры. Первым поколением молекулярных маркеров, использовавшихся для изучения межвидового и внутривидового полиморфизма представителей рода *Rubus* и молекулярной паспортизации сортов, являлись различные изоферментные системы: MDH (malate dehydrogenase – малатдегидрогеназа), PGI (phosphoglucose isomerase – фосфоглюкозоизомераза), PGM (phosphoglucomutase – фосфоглюкомутаза), TPI (triosephosphate isomerase – триозофосфатизомераза), IDH (isocitrate dehydrogenase – изоцитратдегидрогеназа), SKDH (shikimate dehydrogenase – шикиматдегидрогеназа) (Cousineau et al., 1993; Kollmann et al., 2000) и EST (esterase – эстераза), PX (peroxidase – пероксидаза), LAP (leucine aminopeptidase – лейцинаминопептидаза) (Дунаева и др., 2005). Изоферментный анализ также был применен в исследованиях типа размножения растений (половое размножение или апомиксис) (Kollmann et al., 2000). Следует отметить, что общей проблемой в использовании изоферментных маркеров является их сезонная и онтогенетическая зависимость, что ограничивает возможности изучения внутривидового и популяционного генетического разнообразия.

Успехи молекулярной генетики привели к развитию методов ДНК-маркирования, позволяющих использовать любые ткани и органы на всех стадиях развития растений как в живом, так и в гербарном материале и анализировать не только белок-кодирующие, но и некодирующие участки генома, а также повторяющиеся последовательности. В молекулярно-генетическом анализе видов рода *Rubus* применяют различные типы ДНК-маркеров – от ставших уже классическими AFLP, SSR, SCAR до новейших маркеров, основанных на методах секвенирования нового поколения (NGS – next generation sequencing).

RFLP (restriction fragment length polymorphism – полиморфизм длин рестрикционных фрагментов, ПДРФ). В целях изучения межвидового и внутривидового генетического разнообразия представителей рода *Rubus* RFLP-маркеры начали применять еще в 90-х гг. прошлого века, когда информация о нуклеотидных последовательностях геномов видов малин и ежевик отсутствовала. Поэтому в качестве зондов использовали пробы чужеродной ДНК, например фрагменты ДНК фага M13 (Nybom et al., 1990; Nybom, Hall, 1991; Hoepfner et al., 1993), пробы мини-сателлитной ДНК гена миоглобина человека (Parent, Pagé, 1992), а также пробы из библиотек хлоропластной ДНК томатов (Moore, 1993) и ячменя (Waugh et al., 1990). Пробы чужеродной ДНК были успешно использованы для генотипирования сортов малины и ежевики и анализа их родословных (Nybom, Hall, 1991; Parent, Pagé, 1992; Moore, 1993); исследования генетического разнообразия популяций *R. idaeus*, растущих на загрязненных и экологически чистых территориях (Keane et al., 1998); изучения сомаклональной изменчивости сортов малины в культуре *in vitro* (Hoepfner et al., 1993) и в анализе полиморфизма потомства разных видов ежевик, способных к апомиктичному размножению (Kraft, Nybom, 1995; Kraft et al., 1996; Nybom, 1998; Werlemark, Nybom, 2003).

RAPD (random amplification of polymorphic DNA – случайно амплифицированная полиморфная ДНК). Поскольку работа с RAPD-маркерами не требует информации о нуклеотидных последовательностях, практически у всех культур, в том числе у малин и ежевик, это были первые из применяемых ПЦР-маркеров. Наиболее активно их привлекали для генотипирования и уточнения родословных селекционных сортов: малины обыкновенной (Graham et al., 1994; Stafne et al., 2003; Umar et al., 2010; Simlat et al., 2018), малины западной (Weber, 2003) и ежевики (Stafne et al., 2003; Каган и др., 2014), а также дикорастущих популяций *R. idaeus* (Graham et al., 1997).

В работе корейских исследователей RAPD-анализ был применен для уточнения происхождения местного сорта KCB (Korean Cultivated Bramble – ежевика, культивируемая в Корее) (Eu et al., 2008). Результаты указывают на внутрисортовую гетерогенность KCB, большинство образцов которого (13 из 14) кластеризовались вместе с образцами видов *R. occidentalis* и *R. crataegifolius* Bunge, и только один образец KCB попал в один кластер вместе с *R. coreanus*, который ранее считался его предком.

В целом многие авторы отмечают, что метод RAPD-анализа отличается нестабильностью и слабой воспроизводимостью результатов, поэтому на современном этапе предпочтение отдается другим типам маркеров.

AFLP (amplified fragment length polymorphism – полиморфизм длины амплифицированных фрагментов). Высокополиморфные AFLP-маркеры часто привлекались в исследования генетического разнообразия представителей рода *Rubus*. В работе Miyashita et al. (2015) их использовали для филогенетического анализа образцов разных видов рода *Rubus*, растущих на различных японских островах. Материал включал сорта малины обыкновенной и ежевики, образцы дикорастущих популяций *R. idaeus* var. *aculeatissimus* и образцы 10 диких видов, относящихся к четырем подродам: *Anoplobatus*, *Eubatus*, *Malachobatus* и *Idaeobatus*. Образцы выборки разделились на семь клад. Виды, относящиеся к первым трем подродам, сформировали три отдельные клады, тогда как виды подрода *Idaeobatus* разделились на четыре кластера. Интересно, что образцы *R. idaeus* var. *aculeatissimus*, собранные на о. Хоккайдо, оказались более гетерогенны (уровень полиморфизма 95.0 %), чем образцы популяций дикорастущих видов *R. crataegifolius*, *R. parvifolius* и *R. phoenicolasius* Maxim., которые были собраны на трех островах – Хонсю, Кюсю и Хоккайдо. На основании результатов AFLP-анализа авторам удалось отделить дикорастущие образцы *R. idaeus* от сортов малины обыкновенной (Miyashita et al., 2015).

J. Kollmann с коллегами (Kollmann et al., 2000), изучив внутривидовую генетическую изменчивость европейских видов *R. armeniacus* Focke и *R. bifrons* Vest., сделали вывод о том, что уровень полиморфизма зависит прежде всего от типа размножения растений (апомиксис или половое размножение). Этот вывод подтвердил и M.L. Marulanda (Marulanda et al., 2007), изучавший генетическое разнообразие культурных и диких видов малин и ежевик из региона Центральных Анд Южной Америки (*R. glaucus* Benth., *R. adenotrichos* Schltdl., *R. bogotensis* Kunth, *R. robustus* C. Presl., *R. rosifolius* Sm., *R. urticifolius* Poir.).

С помощью AFLP-маркеров была исследована генетическая структура популяций инвазивного вида *R. alceifolius* Poir. и восстановлена история его интродукции из

Юго-Восточной Азии, где выявлен максимальный уровень меж- и внутрипопуляционной изменчивости, в Австралию (низкий уровень полиморфизма) и на острова Индийского океана, на которых популяции часто представлены единичными AFLP-генотипами (Amsellem et al., 2000).

Турецкие исследователи применили AFLP-маркеры для изучения генетического разнообразия дикорастущих образцов малины *R. idaeus*, собранных в разных регионах Турции (Ercisli et al., 2008), и селекционного генофонда ежевик (Ipek et al., 2009; Agar et al., 2011). В этих работах продемонстрирован высокий уровень полиморфизма местных популяций. Авторы отметили, что полиморфные селекционные клоны, отобранные по признакам качества и устойчивости к болезням из дикорастущих популяций ежевики кавказской – *R. caucasicus* L. (Agar et al., 2011) и малино-ежевичных гибридов (*R. idaeus* × *R. ursinus* – бойзенова ягода) (Ipek et al., 2009), довольно сильно отличались от широко распространенных в Турции генетически однородных североамериканских селекционных сортов ежевики.

Маркеры, основанные на микросателлитных повторах. Для выявления полиморфизма микросателлитных локусов наиболее часто используют SSR- и ISSR-маркеры (SSR, simple sequence repeats – простые повторяющиеся последовательности; ISSR, inter simple sequence repeats – межмикросателлитные последовательности). В первой работе по изучению SSR-полиморфизма у представителей рода *Rubus* микросателлитные участки выявляли методом блот-гибридизации по Саузерну, используя в качестве зонда две синтетические ДНК-пробы с тандемно повторяющимися последовательностями GACA и GATA (Bussemeyer et al., 1997).

В настоящее время праймеры для SSR-анализа разрабатывают на основе информации о фланкирующих микросателлитные повторы участках. Для этого проводят поиск повторов в известных последовательностях или в сиквенсах, полученных в экспериментальных исследованиях. Например, в работе J.M. Bushakra с соавторами (Bushakra et al., 2015b) по результатам секвенирования библиотек кДНК были разработаны наборы SSR-маркеров для *R. idaeus* (сорт ‘Heritage’) и *R. occidentalis* (сорт ‘Bristol’) – 131 и 288 пар праймеров соответственно.

Существует, однако, и другой способ поиска микросателлитов, не требующий информации об анализируемом геноме, с использованием библиотек, обогащенных SSR-повторами. Геномную ДНК подвергают воздействию рестриктаз, после чего рестрицированные фрагменты клонируют в BAC-векторах (BAC, bacterial artificial chromosome – искусственная бактериальная хромосома). Полученные библиотеки BAC-клонов скринируют путем гибридизации с олигонуклеотидными пробами, например $(GA)_{20}$, $(CA)_{20}$, $(AT)_{20}$, $(GC)_{20}$, $(AGC)_{15}$ и др. Позитивные BAC-клоны, содержащие соответствующие микросателлитные участки, отбирают, секвенируют и, основываясь на информации об их последовательностях, разрабатывают SSR-праймеры. Подобный подход для малины был применен в ряде работ (Graham et al., 2002, 2004, 2006; Lopes et al., 2006; Lee et al., 2015). В частности, J. Graham с соавторами (Graham et al., 2002) выявили SSR-районы путем секвенирования клонов из библиотек, обогащенных последовательностями (AC)*n* и (AG)*n*. Разработанные праймеры были апробированы на выборке из 50 генотипов, включающей сорта малины обыкновенной и малины западной, сорта ежевики, образцы дикорастущих видов *R. grabowski*, *R. deliciosus* и межвидовые гибриды. В итоге было отобрано десять наиболее информативных пар праймеров, генерирующих у изученных образцов значительное число (от 7 до 16) полиморфных продуктов (Graham et al., 2002).

В дальнейшем многочисленные группы исследователей создавали наборы SSR-маркеров для разных видов малин и ежевик: *R. hochstetterorum* (Lopes et al., 2006), *R. occidentalis* (Dossett et al., 2012a), *R. coreanus* (Lee et al., 2015), *R. glaucus* (López et al., 2019), а также сортов ежевики (Lewers et al., 2008). В ряде работ были разработаны мультиплексные системы (Fernández-Fernández et al., 2011; Zurn et al., 2018), разрешающую способность которых проверяли на разных моделях. Так, J. Zurn et al. (2018) апробировали мультиплексную систему из шести пар SSR-праймеров в эксперименте по детекции генетического материала родительских сортов у 489 F_1 сеянцев ежевики из 18 комбинаций скрещиваний. По результатам SSR-анализа 94.5 % потомков были признаны гибридами F_1, остальные генерировали фрагменты, отсутствующие у родительских сортов, и были отнесены к категории “off-cross” – с апомиктичным способом размножения. С использованием мультиплексной системы из восьми пар SSR-праймеров были генотипированы полученные из разных генбанков 177 образцов ежевик, среди которых выявлены дублеты (Zurn et al., 2018).

M. Woodhead с соавторами (Woodhead et al., 2008) провели поиск EST-SSR-маркеров (EST, expressed sequenced tag – экспрессирующиеся последовательности) в библиотеках кДНК, полученных из корней и почек сортов ‘Glen Moy’ (*R. idaeus*), ‘Latham’ (*R. strigosus*) и потомков от их скрещивания в количестве 188 сеянцев. Полиморфизм EST-последовательностей был ассоциирован с изменчивостью следующих признаков: срок распускания почек, мощность растений, устойчивость к болезням. По результатам данного исследования идентифицированы участки псевдохромосом, связанные с признаками качества плодов и устойчивостью к фитофторозной корневой гнили малины. Значительная часть EST-SSR-праймеров, разработанных для селекционных сортов малины обыкновенной (*R. idaeus*), была способна к амплификации ДНК у ряда диких видов рода *Rubu*s, что, по мнению авторов, указывает на наличие у них функциональных аллелей генов, контролирующих хозяйственно ценные признаки, и на перспективы вовлечения этих видов в селекционный процесс (Woodhead et al., 2008).

Созданные наборы SSR-маркеров широко использовались для изучения генетического разнообразия и генотипирования селекционных сортов ежевики и малины (Castillo et al., 2010a; Лебедев и др., 2018), малины обыкновенной (Badjakov et al., 2009; Lamoureux et al., 2011; Girichev et al., 2015; Lacis et al., 2017) и малины западной (Dossett et al., 2012a, b).

N. Castillo с коллегами (Castillo et al., 2010a) проанализировали 48 сортов малины и 48 сортов ежевики с помощью 13 пар SSR-праймеров, одна из которых была разработана

на основе последовательности из GenBank Национального центра биотехнологической информации США (National Center for Biotechnological Information, NCBI (http://ncbi.nlm.nih.gov), а остальные – на базе геномных библиотек сорта малины 'Meeker' и сорта ежевики 'Marilon'. По результатам кластерного анализа полиплоидные (4x – 10x) сорта ежевики разделились на два основных кластера согласно их принадлежности к различным селекционным программам, реализуемым на востоке и западе США. Авторы объясняют полученные результаты использованием селекционерами восточных и западных штатов в интрогрессивной гибридизации различных диких видов разного уровня плоидности (Castillo et al., 2010a). Обособленные группы были сформированы сортами, сходными по происхождению (созданными с участием *R. strigosus*, *R. idaeus* или межвидовых гибридов), а также сортами, имеющими общий признак – способность к плодоношению на побегах первого года (Castillo et al., 2010a).

С помощью SSR-маркеров проведено генотипирование российских сортов малины обыкновенной и сортов селекции сопредельных стран (Lamoureux et al., 2011; Lacis et al., 2017), а также европейских сортов (Girichev et al., 2015). В этих исследованиях не было получено четкой кластеризации сортов, созданных в селекционных программах разных стран, и сортов, имеющих различное генетическое происхождение.

Другая область применения SSR-маркеров связана с изучением генетического разнообразия дикорастущих популяций разных видов малин и ежевик: *R. idaeus* (Graham et al., 2009), *R. mollucanus* L. (Bussemeyer et al., 1997), *R. crataegifolius*, *R. fruticosus* L., *R. coreanus* Miq. (Lee et al., 2016), аборигенных ежевик Кении (Ochieng et al., 2018). Анализ разнообразия дикорастущих в Шотландии популяций *R. idaeus* (Graham et al., 2009) выявил высокий уровень генетического разнообразия: 10 пар SSR-праймеров генерировали 80 аллелей у изученных образцов 12 популяций. Примечательно, что только 18 из них были выявлены у культивируемых образцов малины обыкновенной, что указывает на необходимость расширения генетического разнообразия сортов, в том числе за счет привлечения в скрещивания образцов изученных дикорастущих популяций, и, следовательно, указывает на важность их *in situ* сохранения.

Обратная ситуация выявлена при исследовании полиморфизма дикорастущих популяций *R. occidentalis*, собранных в 27 штатах США и в двух канадских провинциях. Оказалось, что у дикорастущих популяций генетическое разнообразие было ниже, чем у культурных форм малины западной, поэтому, по мнению авторов, данные природные популяции для дальнейших селекционных работ не представляют большого интереса (Dossett et al., 2012b).

SSR-маркеры использовали также для оценки генетической стабильности криорегенерантов малин и ежевик (Castillo et al., 2010b). Авторы сравнивали молекулярные спектры исходных растений, криорегенерантов и *ex vitro* растений с помощью 10 пар SSR-маркеров и 10 пар AFLP-праймеров. SSR-маркеры не обнаружили различий между анализируемыми генотипами, тогда как AFLP-маркеры позволили выявить полиморфизм у криорегенерантов. Однако после одногодичного выращивания в полевых условиях криорегенеранты оказались идентичны исходным растениям. Выявленный у криорегенерантов полиморфизм авторы связывают с эпигенетической изменчивостью.

Настоящий прорыв в разработке микросателлитных маркеров связан с появлением методов секвенирования нового поколения (NGS): SSR-локусы стало возможно выявлять в полногеномных сиквенсах. Так, на основании более 40 миллионов коротких прочтений последовательностей видов *R. occidentalis* и *R. idaeus* было выявлено около 6000 SSR-локусов (Dossett et al., 2015), из которых для анализа отобрано 288 (по 144 для каждого вида). Показано, что праймеры, разработанные на базе сиквенсов малины западной, оказались более специфичными для этого вида: их амплификация у образцов *R. occidentalis* проходила более эффективно по сравнению с праймерами, разработанными на базе сиквенсов *R. idaeus*. В то же время для малины обыкновенной источник последовательностей при создании праймеров значения не имел. Всего было отобрано 166 пар SSR-праймеров, детектирующих как внутривидовой, так и межвидовой полиморфизм (Dossett et al., 2015).

Для разработки ISSR-маркеров не требуется информации о геномных последовательностях у изучаемых объектов. Анализ образцов дикорастущей малины (*R. idaeus*) из 19 пунктов Черноморского побережья Турции, проведенный при помощи 15 ISSR-праймеров, показал перспективность всех апробированных в этой работе маркеров. Наилучшие результаты (высокий полиморфизм, PIC > 0.3) показали праймеры $(GGGT)_4$, $BDB(CA)_8$ и $(AG)_8YC$ (Cekic et al., 2018). Работа В.В. Соболева и коллег (2009) была направлена на генотипирование российских сортов малин (15 ремонтантных и 12 неремонтантных) и образцов пяти видов малин. Исследуемые образцы разделились по группам на ремонтантные сорта и сорта с летним типом плодоношения. По результатам опыта высказано предположение, что один из ISSR-маркеров (а именно К19 с последовательностью $(AC)_8YA$) ассоциирован с генетическим(и) фактором(-ами), детерминирующим(и) признак ремонтантности (Соболев и др., 2009).

SSCP (single-strand conformation polymorphism – полиморфизм конформации одноцепочечной ДНК). SSCP-анализ основан на изменении конформации однонитевой ДНК при мононуклеотидных заменах, т. е. при наличии однонуклеотидного полиморфизма. Изменение конформации ДНК, в свою очередь, приводит к изменению подвижности ПЦР-продукта в полиакриламидном геле относительно амплификатов у исходного генотипа. Известна работа корейских исследователей, в которой выяснялось происхождение культивируемого в Корее местного сорта KCB (=Korean Cultivated Bramble) от одного из видов – *R. coreanus* или *R. occidentalis*. По результатам SSCP-анализа трех межгенных спейсеров пластидной ДНК (*atpB~rbcL*, *trnT~trnL* и *trnL~trnF*) образцы KCB с большей вероятностью относятся к виду *R. occidentalis*, чем к *R. coreanus* (Eu et al., 2010).

SCAR (sequence characterized amplified region – амплифицированная область с известной нуклеотидной последовательностью). В зависимости от уровня специ-

фичности SCAR-маркеры чаще всего используют для идентификации определенных аллелей генов (например, доминантных аллелей *R* генов устойчивости, см. далее раздел MAS (marker-assisted selection – маркер-вспомогательная селекция), а также для детекции индивидуальных хромосом, построения генетических карт, выявления генетического материала определенных видов. Например, SCAR-маркеры, разработанные на основе специфичных RAPD-фрагментов *R. caesius* L., позволили выявить в коммерческих образцах ладанника *Cistus incanus* L. от 0 до 2 % примесей растительного материала данного вида ежевики (Marieschi et al., 2010). В рамках селекционной программы канадской провинции Квебек с использованием SCAR-маркеров проведена идентификация сортов малины обыкновенной и малины пурпурной (гибрид *R. idaeus* и *R. occidentalis*) (Parent, Pagé, 1998).

Ретротранспозонные маркеры. В отличие от других культур, для представителей рода *Rubus* работ по ретротранспозонным маркерам известно немного. Так, Y. Liang с коллегами (Liang et al., 2016), изучая LTR-последовательности (LTR, long terminal repeat – длинный концевой повтор) в геноме черемухи, разработали 336 пар праймеров, часть из которых была способна амплифицировать ДНК сортов малины и ежевики – 8.6 и 6.5 % соответственно. Отметим, что в GenBank депонированы некоторые последовательности транспозонов малины, например ретротранспозон Cassandra (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/AY860317).

ДНК-штрихкодирование. Для ДНК-штрихкодирования у растений чаще всего используют последовательности внутренних транскрибируемых спейсеров рибосомальной ДНК (ITS1 и ITS2; ITS – internal transcribed spacer) и различные локусы пластидной ДНК (Шнеер, Родионов, 2018; Saddhe, Kumar, 2018). Методы ДНК-штрихкодирования только начинают применять в изучении сложного рода *Rubus*, формирование генетического разнообразия которого обусловлено процессами межвидовой гибридизации, различными формами размножения растений (половое, вегетативно-клональное, агамное, включая апомиксис) и полиплоидии (хромосомные числа варьируют от 2n = 2x = 14 до 2n = 12x = 84) (Jennings, 1988; Красовская, 2001; Meng, Finn, 2002). Вопросы таксономии и филогенетических отношений видов рода *Rubus* требуют отдельного обсуждения; в настоящей работе мы остановимся лишь на некоторых исследованиях, в которых методы генетического баркодинга использовали для определения границ и изучения таксономического статуса подродов, секций, видов.

L.A. Alice и C.S. Campbell (1999) провели секвенирование и сравнительный анализ последовательностей ITS1 и ITS2 для 56 видов из 12 подродов рода *Rubus*, а также 5 видов рода *Dalibarda* L. (в других системах *Dalibarda* рассматривают как подрод рода *Rubus*). Результаты молекулярно-филогенетических исследований не согласуются с традиционным разделением рода *Rubus* на 12 подродов. На филогенетическом древе изученные виды четко разделились на четыре группы. Первая клада содержала все изученные виды 9 подродов; в отдельную группу с высокой поддержкой выделились виды еще трех подродов *Comaropsis*, *Dalibarda* и *Lampobatus*, произрастающие в Южном полушарии; третья клада включала виды подрода *Rubus* и *R. alpinus* из подрода *Lampobatus*. Монофилетичную кладу сформировали только виды подрода *Orobatus* (Alice, Campbell, 1999).

В работе Y. Wang et al. (2016) изучен полиморфизм ядерных ITS- и пластидных (*rbc*L, *rpl*20-*rps*12, *trn*G-*trn*S) последовательностей для проверки гипотез о происхождении видов малин и ежевик, произрастающих в Китае. Показано, что подрод *Malachobatus* является монофилетическим, а подроды *Idaeobatus* и *Cylactis* – полифилетическими. Выявленные в данной работе несоответствия в топологии дендрограмм, построенных по данным о полиморфизме ядерных генов рРНК и участков пластидного генома, указывают на гибридогенное происхождение изученных видов из секций *Rosaefolii*, *Leucanthi*, *Corchorifolii* (Wang et al., 2016).

A.J. Fazekas с коллегами (Fazekas et al., 2008) проанализировали последовательности 9 локусов органельных ДНК у малины обыкновенной, малины западной, ежевики аллеганской (*R. allegheniensis* L.) и малины душистой (*R. odoratus* L.). Были апробированы 8 локусов пластидной ДНК, а также митохондриального гена *cox1*. Большинство (6 из 8) изученных локусов не поддерживали гипотезу о монофилетическом происхождении видов малин, исключение составили два локуса – ген *matK* и спейсер *atpF/atpH (*Fazekas et al., 2008).

Результаты цитированных выше работ указывают на необходимость таксономической ревизии рода *Rubus*.

WGS и SNP (whole genome sequencing – полногеномное секвенирование, single nucleotide polymorphism – однонуклеотидный полиморфизм). В последнее время методы высокотехнологичного секвенирования стали привлекаться и в исследования видов рода *Rubus.* Насколько нам известно, на сегодня существуют полногеномные сиквенсы двух видов этого рода – *R. idaeus* (Wight et al., 2019) и близкого ему *R. occidentalis* (VanBuren, 2016). С помощью современных технологий секвенирования и генетического анализа выявлен высокий уровень синтении геномов *R. occidentalis* и земляники лесной *Fragaria vesca* L. (VanBuren, 2016).

Полногеномное секвенирование позволяет одновременно генерировать огромное количество SNP-маркеров, которые применяют для создания генетических карт (Ward et al., 2013; Hackett et al., 2018), идентификации генов устойчивости к патогенам, например к *Verticillium* (VanBuren et al., 2018), а также для картирования хозяйственно ценных признаков (López et al., 2019). В работе J. Ryu et al. (2018) SNP-маркеры были использованы и для регистрации мутационных изменений, индуцированных воздействием гамма-лучей, у растений 14 образцов ежевик и гибридов Boysenberry.

Microarray технологии (ДНК-чипы). Известно несколько работ, выполненных на малине с применением данной технологии. В одной из них изучали экспрессию генов с целью выяснения причин остановки процессов жизнедеятельности в почках у сорта малины ‘Glen Ample’ (Mazzitelli et al., 2006). Было выявлено свыше 80 генов, имеющих отношение к клеточному метаболизму, транскрипционным процессам и др. и, вероятно, регулирующих процесс распускания почек. T.P. Gotame et al.

(2014) изучали экспрессию генов у четырех сортов малины обыкновенной в зависимости от температуры окружающей среды. Авторы идентифицировали 644 гена, экспрессия которых зависела от температурных условий, но из них только 12 транскрибировались у всех четырех сортов. Работа G.E. Fernandez (Fernandez et al., 2018) была направлена на выяснение генетических механизмов возникновения белых костянок в плодах ежевики. Выявлено более 12 тыс. генов, дифференциально экспрессирующихся в черных и белых костянках. Оказалось, что количество РНК в белых костянках существенно снижено по сравнению с черными; в качестве причины возникновения данного феномена авторы рассматривают супрессию генов, ответственных за биосинтез нуклеиновых кислот, в ответ на воздействие стрессовых условий (Fernandez et al., 2018).

Использование ДНК-маркеров для построения генетических карт. Первая карта генома *R. idaeus* была сконструирована на основании анализа расщепляющейся популяции потомков от скрещивания двух сортов: 'Glen Moy' (*R. idaeus*) и 'Latham' (*R. strigosus*). Изначально на карту было нанесено 30 SSR-, 4 EST- и 206 AFLP-маркеров. На полученных группах сцепления были картированы локусы количественных признаков (QTL, quantitative trait loci – локусы, вовлеченные в контроль количественных признаков), таких как «наличие шипов на побегах», «плотность и распределение корневых волосков» (Graham et al., 2004). В дальнейшем эта карта совершенствовалась с привлечением новых ДНК-маркеров (Graham et al., 2006, 2015; Raluca et al., 2006; Woodhead et al., 2008; Simpson et al., 2017). По мере насыщения карты маркерами на ней были локализованы многие гены и QTL хозяйственно ценных признаков, например ген опушения побегов *H*, ответственный также за устойчивость малины к ряду заболеваний (в том числе к серой гнили побегов), гены и QTL устойчивости к пятнистости побегов (группы сцепления (linkage groups) LG2 и LG4), ржавчине (LG3 и LG5) (Graham et al., 2006), а также к вирусам пятнистости листьев и хлороза сосудов (LG2 и LG7) (Raluca et al., 2006). Разработанная карта была также использована для поиска в геноме малины QTL, отвечающих за синтез антоцианов; соответствующие участки были найдены в группах сцепления LG1 и LG4 (Kassim et al., 2009). В работе J. Graham et al. (2015) были картированы QTL, связанные с признаком крошащихся плодов; данные локусы были обнаружены в группах сцепления LG1 и LG3. Из последних исследований упомянем (Simpson et al., 2017), в котором преимущественно в группе сцепления LG3, а также LG1 и LG5 выявлены QTL, ответственные за созревание и размягчение плодов.

M. Woodhead et al. (2010) анализировали ту же самую популяцию 'Glen Moy' × 'Latham' с использованием 43 пар праймеров, часть из которых была разработана на основе последовательностей генов рода *Prunus* L. В результате были картированы 15 QTL, ассоциированных с признаками созревания плодов и устойчивостью к ряду патогенов. Позднее в этой же популяции были картированы QTL, ассоциированные с признаком ветвления побегов, и изучены вклады генетической и экологической составляющих в формирование данного признака (Woodhead et al., 2013). Фенотипизацию проводили в различных условиях окружающей среды: в теплице, в поле и в условиях заражения растений *Phytophthora rubi* – возбудителем корневой гнили малины. Длившийся на протяжении шести лет эксперимент позволил картировать несколько QTL, вовлеченных в контроль ветвления побегов, в группах сцепления LG2, LG3, LG5 и LG6, причем в LG3 и LG5 выявлена колокализация с QTL, влияющим на мощность растений, а в LG6 – с QTL устойчивости к корневой гнили.

Другая карта была создана в работе D.J. Sargent et al. (2007) на основе результатов косегрегационного анализа 95 AFLP- и 22 SSR-маркеров в потомстве, полученном от скрещивания сортов малины 'Malling Jewel' и 'Malling Orion'. На этой карте были локализованы ген A_1, контролирующий устойчивость к малинной тле (LG3), и ген *dw*, ответственный за карликовый габитус растения (LG6).

В исследования по молекулярному картированию вовлекались и другие виды рода *Rubus*. Так, J.M. Bushakra et al. (2012) сконструировали карту сцепления маркеров для гибридной популяции, полученной от скрещивания образцов малины западной и малины обыкновенной. Был картирован 131 маркер, в том числе 14 ортологичных, выявленных у всех изученных представителей семейства Розоцветные. Позднее появилась работа по созданию генетической карты малины западной (Bushakra et al., 2015a). Для картирования использовали популяцию из 115 сеянцев F_1 комбинации ORUS 3021-2 × ORUS 4153-1. Один из родителей был устойчив к тле – *Amphophora agathonica*, что позволило локализовать на карте ген устойчивости Ag_4. Первоначально карта содержала 566 полиморфных маркеров. Позднее она была насыщена 468 SNP-маркерами, распределенными по семи псевдохромосомам, и сопоставлена с физической картой (Jibran et al., 2018). При этом показана высокая степень коллинеарности генетической и физических карт малины, а также геномов малины и земляники. Устойчивость малины западной к тле изучалась и далее; были картированы три гена, ответственных за данный признак (Bushakra et al., 2018).

Еще одна карта была построена на основе анализа популяции потомков скрещивания межвидового гибрида [*R. idaeus* (сорт 'Tulameen') × *R. parvifolius*] × сорт малины 'Qualicum' с использованием 161 AFLP- и 17 SSR-маркеров (Molina-Bravo et al., 2014). В этом исследовании определены участки, ответственные за адаптацию растений к низким температурам и колебаниям зимних температур (LG1, LG4, LG5 и LG6), а также за размер плода (LG5), его форму (LG6), цвет (LG1, LG5), за окраску венчика (LG5 и LG6) и плотность шипов (LG4 и LG6).

Для ежевик первая карта была сконструирована в 2013 г. (Castro et al., 2013) на основе анализа сегрегации в популяции потомков скрещивания сортов 'Arapaho' и 'APF-12'. Участок, ответственный за отсутствие шипов, локализован в группе сцепления LG4, а QTL, контролирующий тип плодоношения, – в LG7.

MAS (marker-assisted selection). Несмотря на то что у разных видов малин и ежевик картированы многие гены и QTL селекционно-ценных признаков и определены тесно сцепленные с ними маркеры, статей по маркер-вспомогательной селекции известно крайне мало.

Большое значение для селекции имеет разработка маркеров гена *Bu*, контролирующего устойчивость к вирусу RBDV – крайне опасному патогену, наносящему большой экономический ущерб. Для решения этой задачи J.A. Ward et al. (2012) применили метод сегрегационного bulk-анализа при помощи RAPD-маркеров. Специфичные для устойчивых генотипов фрагменты (BC002-900, BC296-425, BC615-600) были секвенированы. На основе полученных последовательностей созданы CAPS-маркеры, из которых наилучшую связь с устойчивостью показал маркер BC615_553_Alu I, отсутствующий, однако, у других устойчивых сортов. Далее последовательность этого маркера была выравнена по секвенированному геному земляники, при этом один из генов-кандидатов оказался гомологичен последовательности *N*-гена табака, контролирующего устойчивость к вирусу табачной мозаики. В результате был предложен внутригенный маркер raspN_gene_1202, который в 96.7 % случаев связан с устойчивостью к RBDV. Эффективность данного маркера подтверждена и при анализе расширенной группы селекционных сортов: диагностический фрагмент выявлен у устойчивых сортов (‘Nootka’, ‘Haida’, ‘Willamette’, WSU 78117-1, ‘Newburgh’, ‘Cowichan’, ‘Chilcotin’, ‘Malling Promise’, ‘Latham’) и отсутствовал у поражаемых RBDV генотипов (Ward et al., 2012).

С целью разработки маркеров генов устойчивости к фитофторозной гнили корней J. Graham с коллегами (Graham et al., 2011) отобрали BAC-клоны с фрагментами хромосом 3 и 6, на которых ранее были картированы QTL устойчивости к *Phytophthora rubi*. Специфичных маркеров для QTL устойчивости к фитофторозной гнили корней получено не было, однако авторы отметили ассоциацию с этим признаком SSR-маркера $Rub118b_{110}$ (Graham et al., 2011). В исследованиях C.A. Weber et al. (2008), направленных на решение этой же задачи, обнаружены два основных QTL, связанных с устойчивостью к фитофторозной гнили корней. К данным участкам авторы создали SCAR- и CAPS-маркеры, которые при апробации на 18 сортах продемонстрировали уровень ассоциации с устойчивостью 76 %.

Заключение

Современный инструментарий молекулярно-генетических методов применяется как в фундаментальных, так и в прикладных исследованиях представителей многочисленного рода *Rubus*, хотя число вовлеченных в исследования видов пока еще невелико (см. Приложение)[1]. Наиболее важным результатом в практическом плане является создание насыщенных молекулярно-генетических карт разных видов малин и ежевик, на которых локализованы многочисленные гены и QTL, детерминирующие хозяйственно ценные признаки. В то же время на сегодня для молекулярного скрининга доступно лишь небольшое число маркеров, разработанных для единичных генов. Благодаря развитию современных технологий секвенирования, которые начинают применяться и для представителей рода *Rubus*, в ближайшее время можно ожидать прогресс и в направлении маркер-вспомогательной селекции.

[1] Приложение см. по адресу:
http://www.bionet.nsc.ru/vogis/download/pict-2020-24/appx1.pdf

Список литературы / References

Бологовская Р.П. Малины и ежевики. В: Вульф Е.В. (ред.). Культурная флора СССР. Т. 16. М.; СПб., 1936;165-226.
[Bologovskaya R.P. Raspberries and blackberries. In: Vulf E.V. (Ed.). Flora of Cultivated Plants. Vol. 16. Moscow–Saint-Petesburg, 1936;165-226. (in Russian)]

Дунаева С.Е., Кудрякова Н.В., Малышев Л.Л., Лупышева Ю.В., Гавриленко Т.А. *In vitro* коллекция малин и ежевик и идентификация образцов по изоферментным спектрам. Аграрная Россия. 2005;2:49-55.
[Dunaeva S.E., Kudryakova N.V., Malyshev L.L., Lupysheva Y.V., Gavrilenko T.A. Raspberry and blackberry *in vitro* collection and allozyme identification of accessions. Agrarnaya Rossiya = Agrarian Russia. 2005;2:49-55. (in Russian)]

Евдокименко С.Н., Кулагина В.Л., Якуб И.Я. Современные тенденции производства и селекции малины. Плодоводство и ягодоводство России. 2012;31(1):148-156.
[Evdokimenko S.N., Kulagina V.L., Yakub I.Y. Modern tends in raspberry production and bredding. Plodovodstvo i Yagodovodstvo Rossii = Pomiculture and Small Fruits Culture in Russia. 2012;31(1): 148-156. (in Russian)]

Каган Д.И., Шестибратов К.А., Лебедев В.Г., Азарова А.Б., Филиппов М.С., Бесов С.А., Ивановская С.И., Ковалевич О.А., Барсукова М.М. Паспортизация сортов малины и ежевики и изучение их филогенетических взаимоотношений методом RAPD-анализа. В: Биотехнологические приемы в сохранении биоразнообразия и селекции растений: Сб. статей междунар. науч. конф. Минск, 2014;101-104.
[Kagan D.I., Shestibratov K.A., Lebedev V.G., Azarova A.B., Filippov M.S., Besov S.A., Ivanovskaya S.I., Kovalevich O.A., Barsukova M.M. Certification of raspberry and blackberry cultivars and study of their phylogenetic relationships by RAPD analysis. Proc. of the Int. Sci. Conf. “Biotechnological Methods in Conservation of Biodiversity and Plant Breeding”. Minsk, 2014;101-104. (in Russian)]

Красовская Л.С. Рубус – *Rubus* L. В: Цвелёв Н.Н. (отв. ред.). Флора Восточной Европы. Т. X. СПб., 2001;362-393.
[Krasovskaya L.S. Rubus – *Rubus* L. In: Tsvelev N. (Ed.). Flora of Eastern Europe. Vol. X. St. Petersburg, 2001;362-393. (in Russian)]

Лебедев В.Г., Субботина Н.М., Киркач В.В., Видягина Е.О., Поздняков И.А., Шестибратов К.А. Анализ микросателлитных локусов как первый этап на пути к маркерной селекции малины и земляники. Селекция и сорторазведение садовых культур. 2018; 5(1):65-68.
[Lebedev V.G., Subbotina N.M., Kirkach V.V., Vidyagina E.O., Pozdnyakov I.A., Shestibratov K.A. Analysis of microsatellite loci as first stage of marker-assisted selection of raspberry and strawberry. Selektsiya i Sortorazvedenie Sadovykh Kul’tur = Breeding and Variety Cultivation of Fruit and Berry Crops. 2018;5(1):65-68. (in Russian)]

Овчинникова С.В. Семейство Rosaceae. В: Байков К.С. (ред.). Конспект флоры Азиатской России. Новосибирск, 2012:199-266.
[Ovchinnikova S.V. The Rosaceae Juss. Family. In: Baykov K.S. (Ed.). Outline of the Flora of Asian Russia. Novosibirsk, 2012;199-266. (in Russian)]

Соболев В.В., Соболева А.Г., Андреева Г.Н., Карлов Г.И. Оценка межвидового и межсортового полиморфизма малины и маркирование признака ремонтантности с использованием ISSR-ПЦР-анализа. Изв. ТСХА. 2009;2:103-109.
[Sobolev V.V., Soboleva A.G., Andreeva G.N., Karlov G.I. Assessment of interspecific and intercultivar polymorphism of raspberry and marking of the permanent flowering sign by ISSR-PCR analysis. Izvestiya TSKhA = Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy. 2009;2:103-109. (in Russian)]

Шнеер В.С., Родионов А.В. ДНК-штрихкоды растений. Успехи соврем. биологии. 2018;138(6):531-537.
[Shneyer V.S., Rodionov A.V. Plant DNA barcodes. Uspekhi Sovremennoy Biologii = Advances in Current Biology. 2018;138(6):531-537. (in Russian)]

Agar G., Halasz J., Ercisli S. Genetic relationships among wild and cultivated blackberries (*Rubus caucasicus* L.) based on amplified fragment length polymorphism markers. Plant Biosyst. 2011;145: 347-352.

Alice L.A., Campbell C.S. Phylogeny of *Rubus* (Rosaceae) based on nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer region sequences. Am. J. Bot. 1999;86(1):81-97.

Amsellem L., Noyer J., Le Bourgeois T., Hossart-McKey M. Comparison of genetic diversity of the invasive weed *R. alceifolius* Poir. (Rosaceae) in its native range in areas of introduction, using amplified fragment lenghth polymorphism markers. Mol. Ecol. 2000;9: 443-455.

Badjakov I., Todorovska E., Boicheva I., Atanassov I., Atanassov A. Assessment of genetic diversity in Bulgarian raspberry germplasm collection by microsatellite markers (SSR). Biotechnol. Biotechnol. Equip. 2009;19(1):43-47.

Bassil N.V., Nyberg A.M., Finn C.E., Clark J.R., Peace C.P., Iezzoni A. Development of a multiplexed fingerprinting set in blackberry. Acta Hortic. 2016;1133:89-96. DOI 10.17660/ActaHortic.2016.1133.14.

Bushakra J.M., Bryant D.M., Dossett M., Vining K.J., VanBuren R., Gilmore B.S., Lee J., Mockler T.C., Finn C.E., Bassil N.V. A genetic linkage map of black raspberry (*Rubus occidentalis*) and the mapping of Ag_4 conferring resistance to the aphid *Amphorophora agathonica*. Theor. Appl. Genet. 2015a;128:1631-1646. DOI 10.1007/s00122-015-2541-x.

Bushakra J.M., Dossett M., Carter K.A., Vining K.J., Lee J.C., Bryant D.W., VanBuren R., Lee J., Mockler T.C., Finn C.E., Bassil N.V. Characterization of aphid resistance loci in black raspberry (*Rubus occidentalis* L.). Mol. Breed. 2018;38:83. DOI 10.1007/s11032-018-0839-5.

Bushakra J.M., Lewers K.S., Staton M.E., Zhebentyayeva T., Saski C.A. Developing expressed sequence tag libraries and the discovery of simple sequence repeat markers for two species of raspberry (*Rubus* L.) BMC Plant Biol. 2015b;15:258-269. DOI 10.1007/s00122-015-2541-x.

Bushakra J.M., Stephens M.J., Atmadjaja A.N., Lewers K.S., Symonds V.V., Udall J.A., Chagné D., Buck E.J., Gardiner S.E. Construction of black (*Rubus occidentalis*) and red (*R. idaeus*) raspberry linkage maps and their comparison to the genomes of strawberry, apple, and peach. Theor. Appl. Genet. 2012;125(2):311-327. DOI 10.1007/s00122-012-1835-5.

Bussemeyer D.T., Pelikan S., Kennedy R.S., Rogstad S.H. Genetic diversity of Philippine *Rubus moluccanus* L. (Rosaceae) populations examined with VNTR DNA probes. J. Trop. Biol. 1997;14:867-884. DOI 10.1017/S0266467400011044.

Castillo N.R.F., Bassil N.V., Wada S., Reed B.M. Genetic stability of cryopreserved shoot tips of *Rubus* germplasm. In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant. 2010b;46(3):246-256. DOI 10.1007/s11627-009-9265-z.

Castillo N.R.F., Reed B.M., Graham J., Fernández-Fernández F., Bassil N.V. Microsatellite markers for raspberry and blackberry. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 2010a;135:271-278.

Castro P., Stafne E.T., Clark J.R., Lewers K.S. Genetic map of the primocane-fruiting and thornless traits of tetraploid blackberry. Theor. Appl. Genet. 2013;126:2521-2532.

Cekic C., Calis O., Ozturk E.S. Genetic diversity of wild raspberry genotypes (*Rubus idaeus* L.) in North Anatolia based on ISSR markers. Appl. Ecol. Environ. Res. 2018;16(5):6835-6843. DOI 10.15666/aeer/1605_68356843.

Cousineau J.C., Anderson A., Daubeny H.A., Donnelly D.J. Characterization of red raspberry cultivars and selections using isoenzyme analysis. HortScience. 1993;28(12):1185-1186.

Dale A., Moore P.P., McNicol R.J., Sjulin T.M., Burmistrov L.A. Genetic diversity of red raspberry cultivars throughout the world. J. Am. Soc. Hort. Sci. 1993;118:119-129.

Daubeny H.A., Anderson A. Germplasm enhancement in the British Columbia raspberry breeding program. Acta Hortic. 1989;262:61-64. DOI 10.17660/ActaHortic.1989.262.7.

Dossett M., Bassil N., Finn C. SSR fingerprinting of black raspberry cultivars shows discrepancies in identification. Acta Hortic. 2012a; 946:49-53. DOI 10.17660/ActaHortic.2012.946.4.

Dossett M., Bassil N.V., Lewers K.S., Finn C.E. Genetic diversity in wild and cultivated black raspberry (*Rubus occidentalis* L.) evaluated by simple sequence repeat markers. Genet. Resour. Crop Evol. 2012b;59:1849-1865.

Dossett M., Bushakra J.M., Gilmore B., Koch C.A., Kempler C., Finn C.E., Bassil N.V. Development and transferability of black and red raspberry microsatellite markers from short-read sequences. J. Am. Soc. Hort. Sci. 2015;140(3):243-252.

Ercisli S., Badjakov I., Kondakova V., Atanassov A., Todorovska E. AFLP-based genetic relationships in wild and cultivated raspberry genotypes (*Rubus idaeus* L.). Biotechnol. Biotechnol. Equip. 2008; 22(4):907-910.

Eu G., Chung B., Bandopadhyay R., Yoo N.-H., Choi D., Yun S. Phylogenic relationships of *Rubus* species revealed by randomly amplified polymorphic DNA markers. J. Crop Sci. Biotech. 2008;11(1):39-44.

Eu G., Park M., Baek S.H., Yun S. Phylogenic relationship of *Rubus* cultivated in Korea revealed by chloroplast DNA spacers. Korean J. Med. Crop Sci. 2010;18(4):266-272.

Fazekas A.J., Burgess K.S., Kenasakurti P.R., Graham S.W., Newmaster S.G., Husband B.C., Percy D.M., Hajibabaei M., Barrett S.C.H. Multiple multilocus DNA barcodes from the plastid genome discriminate plant species equally well. PLoS One. 2008;3(7):e2802. DOI 10.1371/journal.pone.0002802.

Fernandez G.E., Molina-Bravo R., Takeda F. What we know about heat stress in *Rubus*. In: Graham J., Brennan R. (Eds.). Raspberry: Breeding, Challenges and Advances. Springer, 2018;29-40.

Fernández-Fernández F., Antanaviciute L., Govan C.L., Sargent D.J. Development of a multiplexed microsatellite set for fingerprinting red raspberry (*Rubus idaeus*) germplasm and its transferability to other *Rubus* species. J. Berry Res. 2011;1(4):177-187.

Finn C.E. Blackberries. In: Hancock J.F. (Ed.).Temperate Fruit Crop Breeding: Germplasm to Genomics. Springer, 2008;83-114.

Focke W.O. Species Ruborum. Monographiae generis Rubi prodromus. Biblioth. Bot. 1910;17(72):1-120.

Focke W.O. Species Ruborum. Monographiae generis Rubi prodromus. Biblioth. Bot. 1911;17(72):121-223.

Focke W.O. Species Ruborum. Monographiae generis Rubi prodromus. Biblioth. Bot. 1914;17(83):1-274.

Girichev G., Hanke M.V., Peil A., Flachowsky H. SSR fingerprinting of a German *Rubus* collection and pedigree based evaluation on trueness-to-type. Genet. Resour. Crop Evol. 2015;64:89-103. DOI 10.1007/s10722-015-0345-0.

Gotame T.P., Cullen D.W., Graham J., Hedley P.E., Smith K., Morris J., Andersen L., Petersen K.K. Effect of short-term exposure to high-temperature on total gene expression in the leaves of four raspberry (*Rubus idaeus* L.) cultivars. J. Hortic. Sci. Biotechnol. 2014; 89(5):532-541. DOI 10.1080/14620316.2014.11513117.

Graham J., Gordon S.C., Williamson B. Progress towards the use of transgenic plants as an aid to control soft fruit pests and diseases. In: Proceedings of Brighton Crop Protection Conference – Pests & Diseases. Brighton, UK, 1996;3:777-781.

Graham J., Hackett C.A., Smith K., Woodhead M., MacKenzie K., Tierney I., Cooke D., Bayer M., Jennings N. Towards an understanding of the nature of resistance to *Phytophtora* root rot in red raspberry. Theor. Appl. Genet. 2011;123:585-601. DOI 10.1007/s00122-011-1609-5.

Graham J., McNicol R.J., Greig K., Van De Ven W.T.G. Identification of red raspberry cultivars and an assessment of their relatedness using fingerprints produced by random primers. J. Hortic. Sci. 1994;69:123-130.

Graham J., Smith K., MacKenzie K., Jorgensen L., Hackett C.A., Powell W. The construction of a genetic linkage map of red raspberry (*Rubus idaeus* subsp. *idaeus*) based on AFLPs, genomic-SSR and EST-SSR markers. Theor. Appl. Genet. 2004;109:740-749.

Graham J., Smith K., McCallum S., Hedley P., Cullen D., Dolan A., Milne L., McNicol J., Hackett C. Towards an understanding of crumbly fruit in red raspberry. SpringerPlus. 2015;4:223. DOI 10.1186/s40064-015-1010-y.

Graham J., Smith K., Tierney I., MacKenzie K., Hackett C. Mapping gene *H* controlling cane pubescence in raspberry and its association with resistance to cane botyritis and spur blight, rust and cane spot. Theor. Appl. Genet. 2006;112:818-831.

Graham J., Smith K., Woodhead M., Russell J.R. Development and use of simple sequence repeat SSR markers in *Rubus* species. Mol. Ecol. Notes. 2002;2:250-252.

Graham J., Squire B., Marshall B., Harrison R.E. Spatially dependent genetic diversity within and between colonies of wild raspberry *R. idaeus* detected using RAPD markers. Mol. Ecol. 1997;6:1001-1008.

Graham J., Woodhead M., Smith K. Russell J., Marshall B., Ramsay G., Squire G. New insight into wild red raspberry populations using simple sequence repeat markers. J. Am. Soc. Hort. Sci. 2009; 134(1):109-119.

Gustafsson Å. The Genesis of the European Blackberry Flora. Acta Univ. Lund. 1943;39(6):1-200.

Hackett C.A., Milne L., Smith K., Hedley P., Morris J., Simpson C.J., Preedy K., Graham J. Enhancement of Glen Moy × Latham raspberry linkage map using GbS to further understand control of development processes leading to fruit ripening. BMC Genetics. 2018;19:59. DOI 10.1186/s12863-018-0666-z.

Hoepfner A.S., Nybom H., Carlsson U., Franzen R. DNA fingerprinting useful for monitoring cell line identity in micropropagated raspberries. Acta Agric. Scand. Sect. B. Soil Plant Sci. 1993;43:53-57.

Ipek A., Barut E., Gulen H., Ipek M. Genetic diversity among some blackberry cultivars and their relationship with Boysenberry assessed by AFLP markers. Afr. J. Biotechnol. 2009;8:4830-4834.

Jennings D.L. Raspberries and Blackberries: Their Breeding, Diseases and Growth. San Diego: Acad. Press Ltd, 1988.

Jibran R., Dzierzon H., Bassil N., Bushakra J.M., Edger P.P., Sullivan S., Finn C.E., Dossett M., Vining K.J., VanBuren R., Mockler T.C., Liachko I., Davies K.M., Foster T.M., Chagné D. Chromosome-scale scaffolding of the black raspberry (*Rubus occidentalis* L.) genome based on chromatin interaction data. Hortic. Res. 2018;5:8. DOI 1038/s41438-017-0013-y.

Kassim A., Poette J., Paterson A., Zait D., McCallum S., Woodhead M., Smith K., Hackett C., Graham J. Environmental and seasonal influences on red raspberry anthocyanin antioxidant contents and identification of quantitative traits loci. Mol. Nutr. Food Res. 2009;53: 625-634.

Keane B., Smith M.K., Rogstad S.H. Genetic variation in red raspberries (*Rubus idaeus* L., Rosaceae) from sites differing in organic pollutants compared with synthetic repeat DNA probes. Environ. Toxicol. Chem. 1998;17:2027-2034. DOI 10.1002/etc.5620171019.

Knight V.H. Review of *Rubus* species used in raspberry breeding at East Malling. Acta Hortic. 1993;352:363-372. DOI 10.17660/ActaHortic.1993.352.52.

Knight V.H., Jennings D.L., McNicol R.J. Progress in the UK raspberry breeding programme. Acta Hortic. 1989;262:93-104. DOI 10.17660/ActaHortic.1989.262.12.

Kollmann J., Steinger T., Roy B.A. Evidence of sexuality in european *Rubus* (Rosaceae) species based on AFLP and allozyme analysis. Am. J. Bot. 2000;87(11):1592-1598.

Kostamo K., Toljamo A., Antonius K., Kokko H., Kärenlampi S.O. Morphological and molecular identification to secure cultivar maintenance and management of self-sterile *Rubus arcticus*. Ann. Bot. 2013;111(4):713-721. DOI 10.1093/aob/mct029.

Kraft T., Nybom H. DNA fingerprinting and biometry can solve some taxonomic problems in apomictic blackberries (*Rubus*, subgen. *Rubus*). Watsonia. 1995;20:329-343.

Kraft T., Nybom H., Werlemark G. DNA fingerprint variation in some blackberry species (*Rubus* subg. *Rubus*, Rosaceae). Plant Syst. Evol. 1996;199:93-108.

Lacis G., Kota-Dombrovska I., Strautina S. Evaluation of red raspberry cultivars used for breeding and commercial growing in the Baltic region. Proc. Latvian Acad. Sci. Sect. B. 2017;71(3):203-210.

Lamoureux D., Sorokin A., Lefevre I., Alexanian A., Eyzaguirre P., Hausmann J.F. Investigation of genetic diversity in Russian collections of raspberry and blue honeysuckle. Plant Genet. Resour. 2011; 9(2):202-205. DOI 10.1017/S1479262111000323.

Lee G.A., Song J.Y., Choi H.R., Chung J.W., Jeon Y.A., Lee J.R., Ma K.H., Lee M.C. Novel microsatellite markers acquired from *Rubus coreanus* Miq. and cross-amplification in other *Rubus* species. Molecules. 2015;20:6432-6442. DOI 10.3390/molecules20046432.

Lee K.J., Lee G.A., Kang H.K., Lee J.R., Raveendar S., Shin M.J., Cho Y.H., Ma K.H. Genetic diversity and population structure of *Rubus* accessions using simple sequence repeat markers. Plant Breed. Biotech. 2016;4(3):345-351. DOI 10.9787/PBB.2016.4.3.345.

Lewers K., Saski C., Cuthbertson B., Henry D., Staton M., Main D., Dhanaraj A., Rowland L., Tomkins J. A blackberry (*Rubus* L.) expressed sequence tag library for the development of simple sequence repeat markers. BMC Plant Biol. 2008;8:69. DOI 10.1186/1471-2229-8-69.

Liang Y., Lenz R.R., Dai W. Development of retrotransposon-based molecular markers and their application in genetic mapping in chokecherry (*Prunus virginiana* L.). Mol. Breed. 2016;36:109. DOI 10.1007/s11032-016-0535-2.

Lopes M., Maciel G., Mendonca D., Gil F., Da Camara A. Isolation and characterization of simple sequence repeat loci in *R. hochstetterorum* and their use in other species from the Rosaceae family. Mol. Ecol. Notes. 2006;6:750-752. DOI 1111/j.1471-8286.2006. 01329.x.

López A., Barrera C., Marulanda M. Evaluation of SSR and SNP markers in *R. glaucus* Benth progenitors' selection. Rev. Bras. Frutic. 2019;41(1):1-14. DOI 10.1590/0100-29452019081.

Marieschi M., Torelli A., Poli F., Bianchi A., Bruni R. Quality control of commercial Mediterranean oregano: development of SCAR markers for the detection of the adulterants *Cistus incanus* L., *Rubus caesius* L. and *Rhus coriaria* L. Food Control. 2010;21:998-1003.

Marulanda M., Lopez A., Aguilar S. Genetic diversity of wild and cultivated *Rubus* species in Colombia using AFLP and SSR markers. Crop Breed. Appl. Biotechnol. 2007;7:242-252.

Mazzitelli L., Hancock R., Haupt S., Walker P., Pont S., McNicol J., Cardle L., Morris J., Viola R., Brennan R., Hedley P., Taylor M.A. Co-ordinated gene expression during phases of dormancy release in raspberry (*R. idaeus* L.) buds. J. Exp. Bot. 2006;58(5):1035-1045.

Meng R., Finn C. Determining ploidy level and nuclear DNA content in *Rubus* by flow cytometry. J. Am. Soc. Hort. Sci. 2002;127(5):767-775. DOI 10.21273/JASHS.127.5.767.

Miyashita T., Kunitake H., Yotsukura N., Hoshino Y. Assessment of genetic relationships among cultivated and wild *Rubus* accessions using AFLP-markers. Sci. Hortic. 2015;193:165-173.

Molina-Bravo R., Fernandez G.E., Sosinski B.R. Quantitative trait locus analysis of tolerance to temperature fluctuations in winter, fruit characteristics, flower color, and prickle-free canes in raspberry. Mol. Breed. 2014;33:267-280.

Moore P.P. Chloroplast DNA diversity in raspberry. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 1993;118:371-376.

Nybom H. Biometry and DNA fingerprinting detect limited genetic differentiation among populations of the apomictic blackberry *Rubus nessensis* (Rosaceae). Nordic J. Bot. 1998;18:323-333. DOI 10.1111/j.1756-1051.1998.tb01884.x.

Nybom H., Hall H.K. Minisatellite DNA 'fingerprints' can distinguish *Rubus* cultivars and estimate their degree of relatedness. Euphytica. 1991;53:107-114.

Nybom H., Rogstad S.H., Schaal B.A. Genetic variation detected by use of the M13 'DNA fingerprint' probe in *Malus*, *Prunus* and *Rubus* (Rosaceae). Theor. Appl. Genet. 1990;79:153-156.

Ochieng J.A., Oyoo M.E., Gesimba R.M., Korir P.C., Ojwang P.P.O., Owuoche J.O. Genetic diversity of blackberry (*Rubus* subgenus *Rubus* Watson) in selected counties in Kenya using simple sequence

repeats (SSRs) markers. Afr. J. Biotechnol. 2018;17(39):1247-1264. DOI 10.5897/AJB2018.16613.

Oydvin J. Important Breeding Lines and Cultivars in Raspberry Breeding (in Norwegian). St. Forsokag. Njos, 1970.

Parent J.G., Pagé D. Identification of raspberry cultivars by non-radioactive DNA fingerprinting. HortScience. 1992;27:1108-1110.

Parent J.G., Pagé D. Identification of raspberry cultivars by sequence characterized amplified region DNA analysis. HortScience. 1998; 33:140-142.

Raluca R.A., Pamfil D., Graham J. Mapping resistance of red raspberry (*Rubus idaeus* subsp. *idaeus*) to viral diseases – *leaf spot* (RLSV) and *vein chlorosis* (RVCV) on the genetic linkage map. USAMV-CN. 2006;63:318-319.

Robertson K.R. The genera Rosaceae in the southeastern United States. J. Arnold Arboretum. 1974;55:352-360.

Ryu J., Kim W.J., Im J., Kim S.H., Lee K.S., Jo H.J., Kim E.Y., Kang S.Y., Lee J.H., Ha B.H. Genotyping-by-sequencing based single nucleotide polymorphisms enabled Kompetitive Allele Specific PCR marker development in mutant *Rubus* genotypes. Electron. J. Biotechnol. 2018;35:57-62. DOI 10.1016/j.ejbt.2018.08.001.

Saddhe A.A., Kumar K. DNA barcoding of plants: selection of core markers for taxonomic groups. Plant Sci. Today. 2018;5(1):9-13.

Sargent D.J., Fernandez-Fernandez F., Rys A., Knight V.H., Simpson D.W., Tobutt K.R. Mapping of A_1 conferring resistance to *Amphophora idaei* and *dw* (dwarfing habit) in red raspberry (*Rubus idaeus* L.) using AFLP and microsatellite markers. BMC Plant Biol. 2007;7:15.

Simlat M., Ptak A., Kula A., Orzel A. Assessment of genetic variability among raspberry accessions using molecular markers. Acta Sci. Pol. Hortorum Cultus. 2018;17(5):61-72. DOI 10.24326/asphc.2018.5.6.

Simpson C.G., Cullen D.W., Hackett C.A., Smith K., Hallett P.D., McNicol J., Woodhead M. Mapping and expression of genes associated with raspberry fruit ripening and softening. Theor. Appl. Genet. 2017;130(3):557-572.

Stafne E., Clark J., Pelto M., Lindstrom J. Discrimination of *Rubus* cultivars using RAPD markers and pedigree analysis. Acta Hortic. 2003;626:119-124. DOI 10.17660/ActaHortic.2003.626.16.

Strik B.C., Finn C.E. Blackberry production systems – a worldwide perspective. Acta Hortic. 2012;946:341-347. DOI 10.17660/ActaHortic.2012.946.56.

Ukhatova Y.V., Dunaeva S.E., Antonova O.Y., Apalikova O.V., Pozdniakova K.S., Novikova L.Y., Shuvalova L.E., Gavrilenko T.A. Cryopreservation of red raspberry cultivars from the VIR *in vitro* collection using a modified droplet vitrification method. In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant. 2017;53:394-401. DOI 10.1007/s11627-017-9860-3.

Umar G., Vasanthaiah H., Kambiranda D., Basha S., Phills B., Hunter W. Assessment of genetic diversity among selected raspberry cultivars. Proc. Fla. State Hort. Soc. 2010;123:26-28.

VanBuren R., Bryant D., Bushakra J.M., Vining K.J., Edger P.P., Rowley E.R., Priest H.D., Michael T.P., Lyons E., Filichkin S.A., Dossett M., Finn C.E., Bassil N.V., Mockler T.C. The genome of black raspberry (*Rubus occidentalis*). Plant J. 2016;87:535-547.

VanBuren R., Bryant D., Bushakra J.M., Vining K.J., Filichkin S., Edger P.P., Rowley E.R., Priest H.D., Michael T.P., Dossett M., Finn C.E., Bassil N.V., Mockler T.C. Sequence and analysis of the black raspberry (*Rubus occidentalis*) genome. In: Hytönen T., Graham J., Harrison R. (Eds.). The Genomes of Rosaceous Berries and Their Wild Relatives. Springer, 2018:185-197.

Wang Y., Chen Q., Chen T., Tang H., Liu L., Wang X. Phylogenetic insights into Chinese *Rubus* (Rosaceae) from multiple chloroplast and nuclear DNAs. Front. Plant Sci. 2016;7:968. DOI 10.3389/flps.2016.00968.

Ward J.A., Bhangoo J., Fernandez-Fernandez F., Moore P., Swanson J.D., Viola R., Velasco R., Bassil N., Weber C.A., Sargent D.J. Saturated linkage map construction in *Rubus idaeus* using genotyping by sequencing and genome-independent imputation. BMC Genomics. 2013;14:2.

Ward J.A., Boone W.E., Moore P.P., Weber C.A. Developing molecular markers for marker assisted selection for resistance for *Raspberry bushy dwarf virus* (RBDV) in red raspberry. Acta Hortic. 2012;946:61-66. DOI 10.17660/ActaHortic.2012.946.6.

Waugh R., Van de Ven W.T.G., Phillips M.S., Powell W. Chloroplast diversity in the genus *Rubus* revealed by Southern hybridization. Plant Syst. Evol. 1990;172:65-75.

Weber C.A. Genetic diversity in black raspberry detected by RAPD markers. HortScience. 2003;38(2):269-272.

Weber C.A., Pattison J., Samuelian S. Marker assisted selection for resistance to root rot in red raspberry caused by *Phytophthora fragariae* var. *rubi*. Acta Hortic. 2008;777:311-316. DOI 10.17660/ActaHortic.2008.777.46.

Werlemark G., Nybom H. Pollen donor impact on progenies of pseudogamous blackberries (*Rubus* subgen. *Rubus*). Euphytica. 2003; 133:71-80.

Wight H., Zhou J., Li M., Hannenhalli S., Mount S., Liu Z. Draft genome assembly and annotation of red raspberry *Rubus idaeus*. bioRxiv. 2019. DOI 10.1101/546135.

Woodhead M., Smith K., McCallum S., Cardle L., Mazzitelli M., Graham J. Identification, characterisation and mapping of simple sequence repeat (SSR) markers from raspberry root and bud ESTs. Mol. Breed. 2008;22:555-563.

Woodhead M., Weir A., Smith K., McCallum S., MacKenzie K., Graham J. Functional markers for red raspberry. J. Am. Soc. Hort. Sci. 2010;135(5):418-427.

Woodhead M., Williamson S., Smith K., McCallum S., Jennings N., Hackett C., Graham J. Identification of quantitative trait loci for cane splitting in red raspberry (*Rubus idaeus*). Mol. Breed. 2013;31:111-122.

Zurn J.D., Carter K.A., Yin M.H., Worthington M., Clark J.R., Finn C.E., Bassil N. Validating blackberry seedling pedigrees and developing an improved multiplexed microsatellite fingerprinting set. J. Am. Soc. Hort. Sci. 2018;143(5):381-390.

ORCID ID

A.M. Kamnev orcid.org/0000-0001-8103-2191
O.Yu. Antonova orcid.org/0000-0001-8334-8069
S.E. Dunaeva orcid.org/0000-0001-7002-8066
T.A. Gavrilenko orcid.org/0000-0002-2605-6569
I.G. Chukhina orcid.org/0000-0003-3587-6064

Acknowledgements. This work was supported by project 0481-2019-0002.

Conflict of interest. The authors declare no conflict of interest.

Received July 24, 2019. Revised August 18, 2019. Accepted August 26, 2019.