


Полиморфизм сортов и дикорастущих видов земляники генетической коллекции Федерального научного центра им. И.В. Мичурина по генам аромата плодов *FaOMT* и *FaFAD1*

А.С. Лыжин , И.В. Лукьянчук, Е.В. Жбанова

Федеральный научный центр им. И.В. Мичурина, Мичуринск, Тамбовская область, Россия

 e-mail: Ranenburzhetc@yandex.ru

Аннотация. Аромат плодов – важный потребительский признак сортов земляники. К числу ключевых компонентов ароматического комплекса плодов земляники относятся мезифуран (фруктовый и карамельный аромат) и γ -декалактон (персиково-подобный, фруктовый, сладкий аромат). Содержание мезифурана в плодах земляники контролируется геном *FaOMT*, локализованным в дистальном районе длинного плеча хромосомы VII-F.1, γ -декалактона – геном *FaFAD1*, картированным в дистальном районе длинного плеча хромосомы III-2. Идентификация форм, несущих гены аромата, является важным этапом селекционных программ по созданию сортов с ароматными плодами. Использование молекулярных маркеров позволяет с высокой надежностью на ранних этапах онтогенеза определить присутствие в геноме целевых аллелей генов. Цель настоящего исследования – молекулярно-генетическое тестирование генотипов рода *Fragaria* L. по генам аромата плодов *FaOMT* и *FaFAD1* для выявления полиморфизма изучаемых локусов и идентификации ценных для селекции генотипов. Объектами исследования были дикорастущие виды рода *Fragaria* L. и сорта земляники садовой (*Fragaria* \times *ananassa* Duch.) различного эколого-географического происхождения. Для оценки аллельного состояния гена *FaOMT* использовали маркер *FaOMT*-SI/NO, гена *FaFAD1* – маркер *FaFAD1*. Функциональный (активный) аллель гена *FaOMT* (*FaOMT*+) в гетерозиготном состоянии (генотип *FaOMT*+*FaOMT*-) выявлен у 34.9 % изучаемых форм, в гомозиготном (генотип *FaOMT*+*FaOMT*+) – у 51.2 %. Гомозиготное состояние неактивного аллеля (генотип *FaOMT*-*FaOMT*-) определено у 13.9 % образцов. Ген *FaFAD1* в анализируемой коллекции генотипов земляники идентифицирован у 25.6 % форм, в том числе у дикорастущих видов *F. orientalis* Los., *F. moschata* Duch., *F. ovalis* Rydb. Сочетание функциональных аллелей генов *FaOMT* и *FaFAD1* обнаружено у 16.3 % проанализированных форм. Дикорастущие виды *F. orientalis* Los., *F. moschata* Duch., а также сорт земляники садовой Red Gauntlet совмещают функциональный аллель гена *FaFAD1* с гомозиготным состоянием активного аллеля гена *FaOMT*, что позволяет рекомендовать их в качестве перспективных комплексных источников высокого содержания мезифурана и γ -декалактона в плодах для селекции на аромат.


Ключевые слова: земляника; аромат плодов; мезифуран; γ -декалактон; молекулярные маркеры; гены *FaOMT*; *FaFAD1*.

Для цитирования: Лыжин А.С., Лукьянчук И.В., Жбанова Е.В. Полиморфизм сортов и дикорастущих видов земляники генетической коллекции Федерального научного центра им. И.В. Мичурина по генам аромата плодов *FaOMT* и *FaFAD1*. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2020;24(1):5-11. DOI 10.18699/VJ20.588

Polymorphism of the *FaOMT* and *FaFAD1* genes for fruit flavor volatiles in strawberry varieties and wild species from the genetic collection of the Michurin Federal Research Center

A.S. Lyzhin , I.V. Luk'yanchuk, E.V. Zhdanova

I.V. Michurin Federal Scientific Center, Michurinsk, Tambov oblast, Russia

 e-mail: Ranenburzhetc@yandex.ru

Abstract. Fruit aroma is an important consumer attribute of strawberry varieties. The key volatile compounds of the aromatic complex of strawberry fruit are mesifurane (fruity and caramel aromas) and γ -decalactone (fruity, sweet, or peachy aroma). The mesifurane content in strawberry fruit is controlled by the *FaOMT* gene, which is mapped to the distal region of the long arm of chromosome VII-F.1. The γ -decalactone content in strawberry fruit is controlled by the *FaFAD1* gene, mapped to the distal region of the long arm of chromosome III-2. Identification of forms carrying genes for fruit flavor volatiles is an important step in breeding varieties with fragrant fruit. The use of molecular markers allows highly reliable detection of target gene alleles in a genome at early developmental stages. This study involves molecular genotyping of *Fragaria* L. varieties for the *FaOMT* and *FaFAD1* genes, analysis of polymorphism of the loci in question, and identification of genotypes valuable for breeding. The objects of our study were wild species of the genus *Fragaria* L. and strawberry varieties (*Fragaria* \times *ananassa* Duch.) of different ecological and geographic

origins. To assess the allelic states of the *FaOMT* gene, the codominant marker *FaOMT-SI/NO* was used, and for the *FaFAD1* gene, the dominant marker *FaFAD1*. The functional allele of the *FaOMT* gene (*FaOMT+*) in the heterozygous state (*FaOMT+FaOMT-* genotype) was detected in 34.9 % of the accessions tested. The functional allele of the *FaOMT* gene in the homozygous state (*FaOMT+FaOMT+* genotype) was detected in 51.2 % of the accessions. The homozygous state of the inactive allele (*FaOMT-FaOMT-* genotype) was detected in 13.9 % of the studied strawberry accessions. The *FaFAD1* gene was identified in 25.6 % of the analyzed collection of strawberry genotypes, including the wild species *F. orientalis* Los., *F. moschata* Duch., *F. ovalis* Rydb. The combination of functional alleles of the *FaOMT* and *FaFAD1* genes was detected in 16.3 % of the analyzed forms. The wild species *F. orientalis* Los. and *F. moschata* Duch. and strawberry variety Red Gauntlet combine the functional allele of the *FaFAD1* gene with the homozygous state of the active allele of the *FaOMT* gene; therefore, we recommend them as promising sources of high contents of mesifurane and γ -decalactone in fruit in breeding programs for fruit aroma.

Key words: strawberry; fruit aroma; mesifurane; γ -decalactone; molecular markers; *FaOMT*; *FaFAD1*.

For citation: Lyzhin A.S., Luk'yanchuk I.V., Zhanova E.V. Polymorphism of the *FaOMT* and *FaFAD1* genes for fruit flavor volatiles in strawberry varieties and wild species from the genetic collection of the Michurin Federal Research Center. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(1):5-11. DOI 10.18699/VJ20.588

Введение

Земляника садовая (*Fragaria* × *ananassa* Duch.) – наиболее популярная и экономически выгодная ягодная культура, характеризующаяся высокими вкусовыми качествами и ароматом плодов¹ (Hummer, Hancock, 2009; Vandendriessche et al., 2013). При этом до недавнего времени в рамках улучшения сортимента земляники признак «аромат плодов» не считался селекционно-значимым, в связи с чем многие промышленные высокопродуктивные сорта характеризуются слабым, невыраженным ароматом (Ulrich, Olbricht, 2016; Bianchi et al., 2017). Сегодня созданию сортов с улучшенным ароматом уделяется все больше внимания, что обусловлено возросшими требованиями потребителей не только ко вкусу, но и к аромату плодов (Ulrich, Olbricht, 2011; Zorrilla-Fontanesi et al., 2012).

Ценным исходным материалом для селекции земляники, в том числе на аромат плодов, служат дикорастущие виды рода *Fragaria* L. Интрогрессия генов дикорастущих видов в геноплазму культивируемых сортов *F. × ananassa* Duch. позволит получить качественно новый в генетическом отношении исходный материал, повысить генетический полиморфизм селекционных популяций и диапазон варьирования признаков, способствуя интенсификации селекционного процесса (Hancock et al., 2010; Finn et al., 2013).

Ароматический профиль земляники – один из наиболее сложных, он включает более 350 летучих соединений, в том числе сложные эфиры, фураноны, терпены, альдегиды, кетоны, спирты, серосодержащие соединения и др. (Aharoni et al., 2004; Jetty et al., 2007; Schwab et al., 2008). Ключевыми компонентами ароматического комплекса плодов земляники являются фураноны: фуранеол (2,5-диметил-4-гидрокси-3(2H)-фуранон) и его производное – мезифуран (2,5-диметил-4-метокси-3(2H)-фуранон), придающие плодам фруктовый карамельный аромат. Чем больше фуранонов содержится в плодах земляники, тем более сладким кажется их запах (Lavid et al., 2002; Raab et al., 2006). Важным соединением ароматического комплекса плодов земляники является также γ -декалактон, который придает плодам персикоподобный, фруктовый, сладкий аромат (Jouquand et al., 2008; Schwab et al., 2008).

Концентрация мезифурана и γ -декалактона в плодах меняется в зависимости от генотипа, условий окружающей среды и степени зрелости плодов (Ménager et al., 2004; Jetty et al., 2007; Olbricht et al., 2008; Siegmund et al., 2010). При этом в отличие от большинства компонентов ароматического комплекса плодов земляники, биосинтез которых детерминирован полигенно, содержание мезифурана и γ -декалактона контролируется доминантными генами *FaOMT* и *FaFAD1* соответственно. В связи с этим эффективный скрининг генотипов с высоким уровнем признаков возможен с использованием функциональных ДНК-маркеров, что позволяет с высокой надежностью на ранних этапах онтогенеза выявить носителей целевых аллелей генов (Zorrilla-Fontanesi et al., 2012; Chambers et al., 2014; Sánchez-Sevilla et al., 2014).

Цель настоящего исследования – молекулярно-генетическое тестирование генотипов рода *Fragaria* L. по генам аромата плодов *FaOMT* и *FaFAD1* для выявления полиморфизма изучаемых локусов и идентификации форм, перспективных для селекции на аромат плодов.

Материалы и методы

Биологическими объектами исследования служили видовые формы и сорта генетической коллекции земляники ФГБНУ «Федеральный научный центр им. И.В. Мичурина»: 4 дикорастущих вида рода *Fragaria* L., сорт земляники Купчиха (*F. × anashata* Kantor.), 38 сортов земляники садовой (*F. × ananassa* Duch.), из которых 22 генотипа – отечественной селекции, 16 – зарубежной (табл. 1).

Экстракцию геномной ДНК земляники проводили из молодых листьев согласно протоколу Diversity Arrays Technology P/L (DArT, 2014) с модификациями, описанными ранее (Luk'yanchuk et al., 2018).

Для оценки аллельного состояния гена *FaOMT* использовали маркер *FaOMT-SI/NO* (Zorrilla-Fontanesi et al., 2012), гена *FaFAD1* – маркер *FaFAD1* (Chambers et al., 2014). Использованные для анализа праймеры были синтезированы в ЗАО «Синтол» (Москва) и имели следующую нуклеотидную последовательность:

– маркер *FaOMT-SI/NO*: F 5'-CGATCATTTTCGAAAAG GACTA-3', R 5'-AAGCAGGGTTAGTTGTGGAGA-3';

– маркер *FaFAD1*: F 5'-CGGGATTAATGGTTTTGTTGT TGACCGACC-3', R 5'-GTAGAAGAGAGACCAA GACGAG-3'.

¹ Под термином «плод земляники» понимается используемое в пищу разросшееся сочное цветоложе с расположенными на его поверхности семенами (ложная ягода типа «фрага», или земляничина).

Таблица 1. Анализируемые дикорастущие виды и сорта земляники

№ п/п	Генотип	Происхождение/оригинатор
1	<i>F. orientalis</i> Los.	Приморский край, Россия
2	<i>F. moschata</i> Duch.	Европейская часть России
3	<i>F. ovalis</i> Rydb.	Британская Колумбия, Канада
4	<i>F. virginiana</i> Duch. ssp. <i>platypetala</i>	
5	Алёна	Всероссийский селекционно-технологический институт садоводства и питомниководства, Россия
6	Витязь	
7	Русич	
8	Соловушка	
9	Зенит	
10	Сударушка	
11	Купчиха	Кокинский опорный пункт Всероссийского селекционно-технологического института садоводства и питомниководства, Россия
12	Студенческая	
13	Крымчанка 87	Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН, Крым, Россия
14	Ласточка	Федеральный научный центр им. И.В. Мичурина, Россия
15	Привлекательная	
16	Флора	
17	Фестивальная апомикт	
18	Дивная	Институт агроинженерных и экологических проблем сельскохозяйственного производства, Россия
19	Царскосельская	
20	Фестивальная	Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, Россия
21	Торпеда	Свердловская селекционная станция садоводства Всероссийского селекционно-технологического института садоводства и питомниководства, Россия
22	Былинная	Крымская опытно-селекционная станция Федерального исследовательского центра Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, Россия
23	Карнавал	Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, Россия, Говорова Г.Ф.
24	Олимпийская надежда	
25	Богема	
26	Незнакомка	Всероссийский селекционно-технологический институт садоводства и питомниководства, Россия, Попова И.В.
27	Гирлянда	Агрофирма «Поиск», Россия
28	Troubadour	Великобритания
29	Red Gauntlet	Шотландия
30	Фестивальная ромашка	Институт садоводства Национальной академии аграрных наук Украины, Украина
31	Polka	Plant Research International – WUR, Нидерланды
32	Gigantella Maxim	Нидерланды
33	Sonata	
34	Vima Tarda	Vissers International BV, Нидерланды
35	Vima Zanta	
36	Barlidaun	США
37	Marshall	
38	Samson	
39	Karmen	Чехия
40	Maryshka	
41	Symphony	Mylnefield Research Services Ltd, Великобритания
42	Elianny	Gebr. Vissers, Нидерланды
43	Tokado	Япония

Реакционная смесь для ПЦР объемом 15 мкл содержала: 20 нг ДНК, 2.0 мМ dNTPs, 2.5 мМ MgCl₂, 0.2 мкМ каждого праймера, 0.2 U Taq-полимеразы и 2.5 мМ Taq-буфера (+ (NH₄)₂SO₄, -KCl). Все компоненты произведены фирмой Thermo Fisher Scientific.

Аmplификацию проводили в термоциклере T100 производства фирмы Bio-Rad по следующим программам: маркер *FaOMT-SI/NO*: денатурация: 95 °C – 3 мин, 10 циклов: 95 °C – 30 с, 60 °C (–0.5 °C/цикл) – 30 с, 72 °C – 45 с; 25 циклов: 95 °C – 30 с, 55 °C – 30 с, 72 °C – 45 с; финальная элонгация: 72 °C – 5 мин; маркер *FaFAD1*: денатурация: 94 °C – 4 мин, 25 циклов: 94 °C – 30 с, 56 °C – 30 с, 72 °C – 30 с; финальная элонгация: 72 °C – 10 мин.

Разделение ампликонов осуществляли методом электрофореза в 2 % агарозном геле. Для определения длины амплифицированных фрагментов использовали маркер молекулярной массы Gene Ruler 100 bp DNA Ladder (Thermo Fisher Scientific).

Результаты и обсуждение

Содержание мезифурана в плодах земляники контролируется геном *FaOMT*, локализованным в дистальном районе длинного плеча хромосомы VII-F.1. Различия между функциональным и нефункциональным аллелями гена обусловлено рядом однонуклеотидных инсерций/делений (индель) общим размером 30 п.н. в промоторной области гена. Праймеры *FaOMT-SI/NO* фланкируют район, содержащий указанные индели, позволяя идентифицировать активный (фрагмент размером 248 п.н.) и неактивный (фрагмент размером 217 п.н.) аллели гена *FaOMT* (Zorrilla-Fontanesi et al., 2012). Влияние *FaOMT* на уровень биосинтеза мезифурана было проанализировано в гибридной комбинации 232 × 1392, где обе родительские формы характеризуются высоким уровнем мезифурана в плодах. Статистический анализ полученных результатов подтвердил участие одного локуса в формировании признака (фактическое расщепление соответствует теоретически ожидаемому 3:1, $p = 0.36$). Также была проведена оценка уровня экспрессии гена *FaOMT* в зрелых плодах контрастных по содержанию мезифурана форм. Обнаружен высокий уровень экспрессии *FaOMT* у форм с высоким содержанием мезифурана в плодах и очень слабая экспрессия у форм, характеризующихся отсутствием мезифурана в плодах, что подтверждает ключевую роль гена *FaOMT* в изменении содержания мезифурана в плодах земляники (Zorrilla-Fontanesi et al., 2012).

В изучаемой коллекции генотипов земляники функциональный (активный) аллель гена *FaOMT* (*FaOMT+*) идентифицирован у 86.1 % форм из 43 проанализированных генотипов. Нефункциональный (неактивный) аллель (*FaOMT-*) выявлен у 48.8 % образцов. Сочетанием активного и неактивного аллелей (генотип *FaOMT+FaOMT-*) характеризуются 34.9 % форм. Гомозиготное состояние активного аллеля (генотип *FaOMT+FaOMT+*) выявлено у 51.2 % образцов, гомозиготное состояние неактивного аллеля (генотип *FaOMT-FaOMT-*) – у 13.9 % (пример идентификации приведен на рисунке, а, результаты – в табл. 2).

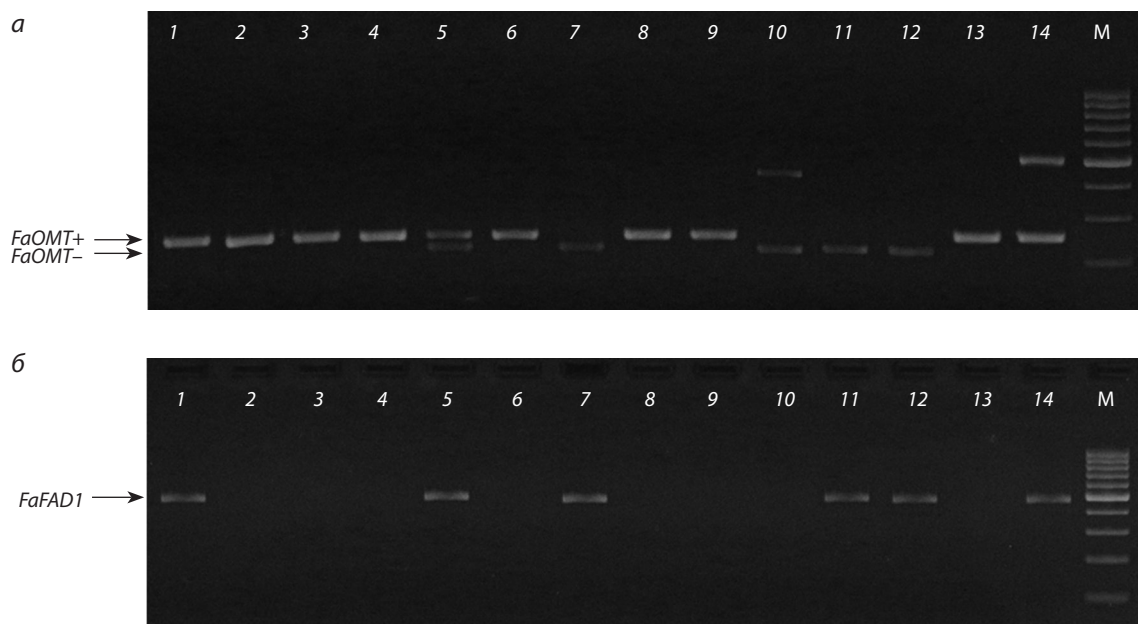
Среди проанализированных дикорастущих видов рода *Fragaria* L. аллель *FaOMT+* (генотип *FaOMT+FaOMT+*)

выявлен у *F. orientalis* Los., *F. moschata* Duch. и *F. virginiana* Duch. ssp. *platypetala*. При этом необходимо отметить, что у Capron Royale – культивируемого во Франции сорта *F. moschata* Duch., целевые продукты маркера *FaOMT-SI/NO* не амплифицируются, хотя отмечается высокий уровень биосинтеза мезифурана (Cruz-Rus et al., 2017). Полученные результаты могут быть обусловлены замедлением в месте отжига праймеров или влиянием дополнительных генетических факторов на уровень биосинтеза мезифурана и требуют проведения дополнительных исследований.

Среди проанализированных 22 отечественных сортов земляники гомозиготным состоянием функционального аллеля *FaOMT+* характеризуются 59.1 % форм, гетерозиготным сочетанием аллелей – 27.3 % генотипов. Гомозиготное состояние неактивного аллеля *FaOMT-* идентифицировано у 13.6 % форм отечественной селекции. Среди проанализированных 16 сортов зарубежной селекции 56.3 % форм имеют генотип *FaOMT+FaOMT-*, 37.5 % – генотип *FaOMT+FaOMT+*, 6.2 % – генотип *FaOMT-FaOMT-*. Преобладание гетерозиготного сочетания аллелей гена *FaOMT* у зарубежных сортов земляники подтверждается также другими исследователями (Cruz-Rus et al., 2017).

Содержание γ -декалактона в плодах земляники контролируется геном *FaFAD1* (ген-кандидат 24414), локализованным в дистальном районе длинного плеча хромосомы III-2 генома *F. × ananassa* Duch. (Sánchez-Sevilla et al., 2014). В результате сравнения геномов сорта Elyana (γ -декалактон продуцируется) и сорта Mara des Bois (γ -декалактон не продуцируется) установлено, что биосинтез γ -декалактона в плодах земляники определяется экспрессией одного функционального аллеля *FaFAD1*, а отсутствие γ -декалактона обусловлено либо блокировкой транскрипции мРНК гена *FaFAD1*, либо отсутствием в геноме активного аллеля (Chambers et al., 2014). Праймеры *FaFAD1-F/R* амплифицируют с 5'-конца гена 24414 фрагмент размером 500 п.н. У генотипов, в плодах которых γ -декалактон не синтезируется, данный фрагмент не амплифицируется (Chambers et al., 2014). Зависимость между наличием в геноме функционального аллеля *FaFAD1* и биосинтезом γ -декалактона в плодах была протестирована на трех гибридных комбинациях: Elyana (γ -декалактон продуцируется) × Mara des Bois (γ -декалактон не продуцируется), Elyana (γ -декалактон продуцируется) × сеянец № 98 (γ -декалактон продуцируется), Mara des Bois (γ -декалактон не продуцируется) × сеянец № 98 (γ -декалактон продуцируется). Все генотипы с высоким содержанием γ -декалактона в плодах характеризовались наличием доминантного аллеля *FaFAD1*. Корреляция между наличием аллеля *FaFAD1* и синтезом γ -декалактона подтверждена также анализом сортов: Radiance, Albion, Winter Star, Sweet Charlie (γ -декалактон продуцируется); Deutsch Evern, Strawberry Festival, LF9, Mieke Schindler (γ -декалактон не продуцируется) (Chambers et al., 2014). По данным (Zorrilla-Fontanesi et al., 2012), высокое содержание γ -декалактона в плодах в 93.3 % случаев обусловлено наличием гена *FaFAD1*.

В анализируемой коллекции из 43 генотипов земляники ген *FaFAD1* идентифицирован у 25.6 % форм, в том числе



Электрофоретический профиль маркеров *FaOMT-SI/NO* (а) и *FaFAD1* (б) генотипов земляники:

1 – Red Gauntlet; 2 – Ласточка; 3 – Торпеда; 4 – Зенит; 5 – Sonata; 6 – Karmen; 7 – Былинная; 8 – Samson; 9 – Богема; 10 – Сударушка; 11 – Купчиха; 12 – *F. ovalis* Rydb.; 13 – *F. virginiana* Duch. ssp. *platypetala*; 14 – *F. moschata* Duch.; М – маркер молекулярного веса.

Таблица 2. Аллельное разнообразие генов аромата плодов *FaOMT* и *FaFAD1* у дикорастущих видов и сортов земляники (1 – аллель присутствует, 0 – отсутствует)

№ п/п	Генотип	<i>FaOMT</i>			№ п/п	Генотип	<i>FaFAD1</i>		
		217 п. н.	248 п. н.	500 п. н.			217 п. н.	248 п. н.	500 п. н.
1	<i>F. orientalis</i> Los.	0	1	1	23	Торпеда	0	1	0
2	<i>F. moschata</i> Duch.	0	1	1	24	Фестивальная	0	1	0
3	<i>F. ovalis</i> Rydb.	1	0	1	25	Фестивальная апомикт	0	1	0
4	<i>F. virginiana</i> Duch. ssp. <i>platypetala</i>	0	1	0	26	Фестивальная ромашка	1	1	0
5	Алёна	0	1	0	27	Флора	0	1	0
6	Богема	0	1	0	28	Царскосельская	1	1	0
7	Былинная	1	0	1	29	Barlidaun	0	1	0
8	Витязь	1	1	0	30	Elianny	0	1	0
9	Гирлянда	0	1	0	31	Gigantella Maxim	1	0	1
10	Дивная	0	1	0	32	Karmen	0	1	0
11	Зенит	0	1	0	33	Marshall	1	1	1
12	Карнавал	0	1	0	34	Maryshka	1	1	0
13	Крымчанка 87	0	1	0	35	Polka	1	1	0
14	Купчиха	1	0	1	36	Samson	0	1	0
15	Ласточка	0	1	0	37	Sonata	1	1	1
16	Незнакомка	1	1	0	38	Symphony	1	1	0
17	Олимпийская надежда	1	0	0	39	Tokado	1	1	1
18	Привлекательная	1	1	0	40	Troubadour	1	1	0
19	Русич	1	1	0	41	Red Gauntlet	0	1	1
20	Соловушка	1	1	0	42	Vima Tarda	1	1	1
21	Студенческая	0	1	0	43	Vima Zanta	0	1	0
22	Сударушка	1	0	0					

у дикорастущих видов *F. orientalis* Los., *F. moschata* Duch., *F. ovalis* Rydb. (пример идентификации см. на рисунке, б, результаты – в табл. 2). Ген *FaFAD1* присутствует также у культивируемого французского сорта земляники мускатной Carpon Royale (Cruz-Rus et al., 2017). Среди 22 генотипов земляники отечественной селекции ген *FaFAD1* присутствует у 9.1 % форм (сорта Былинная и Купчиха). Среди изученных 16 зарубежных сортов доля генотипов с геном *FaFAD1* составила 37.5 %. В проведенном ранее скрининге генотипов *F. × ananassa* Duch. зарубежной селекции ген *FaFAD1* идентифицирован у 40.0 % форм (Cruz-Rus et al., 2017).

Более широкое распространение гена *FaFAD1* в геноплазме зарубежных сортов земляники предположительно объясняется генетической близостью многих сортов вследствие широкого использования в селекции одних и тех же родительских форм (большинство созданных после 1960 г. сортов иностранной селекции получено от скрещивания семи исходных форм (Lei et al., 2002)), одна или несколько из которых могли быть донором функционального аллеля гена *FaFAD1*.

Аромат плодов земляники – это сложный многокомпонентный признак, проявление которого детерминировано экспрессией многих генетических факторов. В связи с этим наиболее перспективными по признаку «аромат плодов» формами являются генотипы, совмещающие в геноме несколько генов аромата. В анализируемой коллекции генотипов земляники сочетание функциональных аллелей генов *FaOMT* и *FaFAD1* выявлено у 16.3 % форм (см. табл. 2). При этом дикорастущие виды *F. orientalis* Los., *F. moschata* Duch., а также сорт земляники садовой Red Gauntlet совмещают функциональный аллель гена *FaFAD1* с гомозиготным состоянием активного аллеля гена *FaOMT*. Сорта зарубежной селекции Marshall, Sonata, Tokado и Vima Tarda характеризуются сочетанием функционального аллеля гена *FaFAD1* с гетерозиготным состоянием гена *FaOMT*. Среди отечественных сортов земляники сочетания функциональных аллелей генов *FaOMT* и *FaFAD1* не выявлено.

Заключение

Таким образом, по результатам молекулярно-генетического анализа аллельного состояния гена *FaOMT* для селекции на аромат плодов перспективными источниками высокого содержания мезифурана являются отечественные (Алёна, Богема, Гирлянда, Дивная, Зенит, Карнавал, Крымчанка 87, Ласточка, Студенческая, Торпеда, Фестивальная, Флора) и зарубежные (Barlidaun, Elianny, Karmen, Samson, Vima Zanta) сорта земляники садовой, характеризующиеся гомозиготным состоянием функционального аллеля (генотип *FaOMT*+*FaOMT*+). Источником высокого содержания γ -декалактона в плодах являются сорта Былинная, Купчиха, Gigantella Maxim, Marshall, Sonata, Tokado, Vima Tarda, характеризующиеся наличием активного аллеля гена *FaFAD1*. Дикорастущие виды *F. orientalis* Los., *F. moschata* Duch. и сорт земляники садовой Red Gauntlet, совмещающие функциональный аллель гена *FaFAD1* с гомозиготным состоянием активного аллеля гена *FaOMT*, служат комплексными источниками высокого содержания мезифурана и γ -декалактона в плодах.

Список литературы / References

- Aharoni A., Giri A.P., Verstappen F.W., Berteau C.M., Sevenier R., Sun Z., Jongsma M.A., Schwab W., Bouwmeester H.J. Gain and loss of fruit flavor compounds produced by wild and cultivated strawberry species. *Plant Cell*. 2004;16(11):3110-3131. DOI 10.1105/tpc.104.023895.
- Bianchi G., Lucchi P., Maltoni M.L., Fagherazzi A.F., Baruzzi G. Analysis of aroma compounds in new strawberry advanced genotypes. *Acta Hort.* 2017;1156:673-678. DOI 10.17660/ActaHortic.2017.1156.98.
- Chambers A.H., Pillet J., Plotto A., Bai J., Whitaker V.M., Foltá K.M. Identification of a strawberry flavor gene candidate using an integrated genetic-genomic-analytical chemistry approach. *BMC Genomics*. 2014;15(1):217. DOI 10.1186/1471-2164-15-217.
- Cruz-Rus E., Sesmero R., Ángel-Pérez J.A., Sánchez-Sevilla J.F., Ulrich D., Amaya I. Validation of a PCR test to predict the presence of flavor volatiles mesifurane and γ -decalactone in fruits of cultivated strawberry (*Fragaria × ananassa*). *Mol. Breed.* 2017;37(10):131. DOI 10.1007/s11032-017-0732-7.
- DArT. 2014. Available at http://www.diversityarrays.com/sites/default/files/resources/DaRT_DNA_isolation.pdf
- Finn C.E., Retamales J.B., Lobos G.A., Hancock J.F. The Chilean strawberry (*Fragaria chiloensis*): over 1000 years of domestication. *HortScience*. 2013;48(4):418-421. DOI 10.21273/HORTSCI.48.4.418.
- Hancock J.F., Finn C.E., Luby J.J., Dale A., Callow P.W., Sercxe S. Reconstruction of the strawberry, *Fragaria ananassa*, using genotypes of *F. virginiana* and *F. chiloensis*. *HortScience*. 2010;45(7):1006-1013. DOI 10.21273/HORTSCI.45.7.1006.
- Hummer K., Hancock J.F. Strawberry genomics: botanical history, cultivation, traditional breeding, and new technologies. In: Foltá K.M., Gardiner S.E. (Eds.). *Genetics and Genomics of Rosaceae*. Ser. *Plant Genetics and Genomics: Crops and Models*. Vol. 6. Springer, New York, 2009;413-436. DOI 10.1007/978-0-387-77491-6_20.
- Jetti R.R., Yang E., Kurnianta A., Finn C., Qian M.C. Quantification of selected aroma-active compounds in strawberries by headspace solid-phase microextraction gas chromatography and correlation with sensory descriptive analysis. *J. Food Sci.* 2007;72:487-496. DOI 10.1111/j.1750-3841.2007.00445.x.
- Jouquand C., Chandler C., Plotto A., Goodner K. A sensory and chemical analysis of fresh strawberries over harvest dates and seasons reveals factors that affect eating quality. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 2008; 133(6):859-867. DOI 10.21273/JASHS.133.6.859.
- Lavid N., Schwab W., Kafkas E., Koch-Dean M., Bar E., Larkov O., Ravid U., Lewinsohn E. Aroma biosynthesis in strawberry: S-adenosylmethionine: furaneol O-methyltransferase activity in ripening fruits. *J. Agric. Food Chem.* 2002;50(14):4025-4030. DOI 10.1021/jf011409q.
- Lei J., Dai H., Deng M., Wu L., Hu W. Studies on the interspecific hybridization in the genus *Fragaria*. *Acta Horticulturae Sinica*. 2002; 29(6):519-523.
- Luk'yanchuk I.V., Lyzhin A.S., Kozlova I.I. Analysis of strawberry genetic collection (*Fragaria* L.) for *Rca2* and *Rpf1* genes with molecular markers. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(7):795-799. DOI 10.18699/VJ18.423.
- Ménager I., Jost M., Aubert C. Changes in physicochemical characteristics and volatile constituents of strawberry (cv. Cigaline) during maturation. *J. Agric. Food Chem.* 2004;52:1248-1254. DOI 10.1021/jf0350919.
- Olbricht K., Grafe C., Weiss K., Ulrich D. Inheritance of aroma compounds in a model population of *Fragaria × ananassa* Duch. *Plant Breed.* 2008;127(1):87-93. DOI 10.1111/j.1439-0523.2007.01422.x.
- Raaf T.L., López-Ráez J.A., Klein D., Caballero J.L., Moyano E., Schwab W., Muñoz-Blanco J. FaQR, required for the biosynthesis of the strawberry flavor compound 4-hydroxy-2,5-dimethyl-3(2H)-furanone, encodes an enone oxidoreductase. *Plant Cell*. 2006;18: 1023-1037. DOI 10.1105/tpc.105.039784.

- Sánchez-Sevilla J.F., Cruz-Rus E., Valpuesta V., Botella M.A., Amaya I. Deciphering gamma-decalactone biosynthesis in strawberry fruit using a combination of genetic mapping, RNA-Seq and eQTL analyses. *BMC Genomics*. 2014;15(1):218. DOI 10.1186/1471-2164-15-218.
- Schwab W., Davidovich-Rikanati R., Lewinsohn E. Biosynthesis of plant-derived flavor compounds. *Plant J*. 2008;54(4):712-732. DOI 10.1111/j.1365-313X.2008.03446.x.
- Siegmund B., Bagdonaite K., Leitner E. Furaneol and mesifuran in strawberries – an analytical challenge. In: *Expression of Multidisciplinary Flavour Science: Proc. of the 12th Weurman Symp. Zürich*, 2010;537-540.
- Ulrich D., Olbricht K. Fruit organoleptic properties and potential for their genetic improvement. In: Jenks M.A., Bebeli P.J. (Eds.). *Breeding for Fruit Quality*. John Wiley & Sons, 2011;39-59.
- Ulrich D., Olbricht K. A search for the ideal flavor of strawberry – comparison of consumer acceptance and metabolite patterns in *Fragaria* × *ananassa* Duch. *J. Appl. Bot. Food Qual.* 2016;89:223-234. DOI 10.5073/JABFQ.2016.089.029.
- Vandendriessche T., Vermeir S., Martinez C.M., Hendrickx Y., Lamertyn J., Nicolaï B.M., Hertog M.L.A.T.M. Effect of ripening and inter-cultivar differences on strawberry quality. *LWT-Food Sci. Technol.* 2013;52(2):62-70. DOI 10.1016/j.lwt.2011.12.037.
- Zorrilla-Fontanesi Y., Rambla J.L., Cabeza A., Medina J.J., Sánchez-Sevilla J.F., Valpuesta V., Botella M.A., Granell A., Amaya I. Genetic analysis of strawberry fruit aroma and identification of O-methyltransferase *FaOMT* as the locus controlling natural variation in mesifurane content. *Plant Physiol.* 2012;159(2):851-870. DOI 10.1104/pp.111.188318.

ORCID ID

A.S. Lyzhin orcid.org/0000-0001-9770-8731
I.V. Luk'yanchuk orcid.org/0000-0003-1626-840X
E.V. Zhbanova orcid.org/0000-0001-5045-384X

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 30.04.2019. После доработки 08.08.2019. Принята к публикации 17.08.2019.