

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья

УДК 578.5:632.8+635.21

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-1-137-143

**Влияние аллельного полиморфизма 3'-нетранслируемой области гена *StTCP23* на толерантность сортов картофеля к вирусу веретеновидности клубней**Н. В. Мироненко¹, А. В. Кочетов^{2,3}, О. С. Афанасенко¹¹ *Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург, Россия*² *Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия*³ *Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия***Автор, ответственный за переписку:** Нина Васильевна Мироненко, nina2601mir@mail.ru

Актуальность. Известно, что симптоматика больных растений картофеля может быть результатом комплементарных взаимодействий между геномной РНК вириона веретеновидности клубней картофеля (PSTVd) и мРНК некоторых регуляторных генов, которые приводят к РНК-интерференции, синтезу малых интерферирующих РНК (vd-sRNA PSTVd) и нарушению морфогенеза. В то же время степень проявления симптомов при поражении виридом варьирует у различных сортов картофеля. Впервые рассмотрена возможность предсказания взаимодействий участков 3' UTR различных аллелей гена *StTCP23*, кодирующего транскрипционный фактор, с комплементарными участками в составе геномной РНК PSTVd.

Материалы и методы. Материалом исследования служили растения восьми районированных сортов картофеля. Было секвенировано по шесть клонов каждого ампликона кДНК участка гена *StTCP23*, включающего 3' UTR-область, и охарактеризован аллельный состав таргетных участков 3' UTR размером 27 нуклеотидов.

Результаты. Всего выявлено 11 типов аллелей, которые различаются однонуклеотидными заменами и делециями различной длины. Сорта, имеющие аллель А с нуклеотидной последовательностью, идентичной референсной ('Gala', 'Colomba', 'Фаворит', 'Фиолетовый'), или высокую дозу аллеля С, имеющего делецию 4-х нуклеотидов ('Impala'), отличались высокой восприимчивостью уже при первичном заражении PSTVd. Сорта 'Крепыш', 'Labadia' и 'Riviera', отнесенные к толерантным сортам при первичной инокуляции, напротив, характеризуются отсутствием аллеля А и наличием сортоспецифичных мутантных аллелей.

Заключение. Высокая степень полиморфизма в сайте-мишени (3' UTR-области) гена *StTCP23* указывает на возможное давление отбора на этот локус. Можно предположить, что сорта с более короткими аллелями, которые имеют меньше оснований, комплементарных vd-sRNA в гипотетических дуплексах, и поэтому меньшую вероятность индуцировать сайленсинг гена-мишени, являются более толерантными к PSTVd при первичном заражении виридом.

Ключевые слова: полиморфизм 3' UTR-области *StTCP23*, симптомы, РНК-интерференция PSTVd, сайленсинг гена-мишени

Благодарности: работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ № 20-46-07001 «Молекулярно-генетические механизмы взаимоотношений в патосистеме *Solanum* spp. – вириод веретеновидности клубней картофеля (PSTVd) и особенности эпидемиологии вириода».

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Мироненко Н.В., Кочетов А.В., Афанасенко О.С. Влияние аллельного полиморфизма 3'-нетранслируемой области гена *StTCP23* на толерантность сортов картофеля к вирусу веретеновидности клубней. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(1):137-143. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-1-137-143

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-1-137-143

Influence of allelic polymorphism in the 3' untranslated region of the *StTCP23* gene on the tolerance of potato cultivars to the potato spindle tuber viroidNina V. Mironenko¹, Alexey V. Kochetov^{2,3}, Olga S. Afanasenko¹¹ All-Russian Research Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Россия² Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia³ Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, RussiaCorresponding author: Nina V. Mironenko, nina2601mir@mail.ru

Background. It is known that the pathological phenotype of potato plants can be mediated by complementary interactions between the genomic RNA of PSTVd and mRNA of some regulatory genes, which consequently lead to RNA interference, the synthesis of small interfering RNAs (vd-sRNA PSTVd), and impaired morphogenesis. At the same time, symptoms caused by the viroid may vary in different potato cultivars. Here we predict the interactions between the 3' UTRs of various alleles of the *StTCP23* transcription factor gene and the complementary regions in PSTVd genomic RNA.

Materials and methods. We selected eight commercial potato cultivars with different symptoms of viroid infection and disease. For each cultivar, six clones of each cDNA amplicon of *StTCP23* with a 3' UTR were identified, and the allelic compositions of the target regions within their 3' UTRs were characterized.

Results. In total, 11 types of alleles of the 3' UTR *StTCP23* segment complementary to the vd-sRNA PSTVd were identified. Cultivars with the A allele ('Gala', 'Colomba', 'Favorit', and 'Fioletovy') identical to the reference genome or a high dose of the C allele with a deletion of four nucleotides (cv. 'Impala') were characterized by high susceptibility already at the primary (first-year) infection with the PSTVd. Cvs. 'Krepysh', 'Labadia' and 'Riviera', classified as tolerant during primary inoculation, on the contrary, were characterized by the absence of the A allele and the presence of cultivar-specific mutant alleles.

Conclusion. A high degree of polymorphism in the target site (3' UTR region) of *StTCP23* indicates a possible selection pressure on this locus. It can be assumed that cultivars with shorter alleles, which have fewer bases complementary to vd-sRNA in hypothetical duplexes and therefore less likely to induce target gene silencing, are more tolerant to the PSTVd upon primary viroid infection.

Keywords: 3' UTR *StTCP23* mRNA polymorphism, symptoms, RNA interference, PSTVd, target gene silencing

Acknowledgements: the research was supported by a grant from the Russian Science Foundation, No. 20-46-07001 "Molecular and genetic mechanisms of plant pathogen interaction in the pathosystem of *Solanum* spp. – Potato spindle tuber viroid and features of the viroid's epidemiology on potato".

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this paper.

For citation: Mironenko N.V., Kochetov A.V., Afanasenko O.S. Influence of allelic polymorphism in the 3' untranslated region of the *StTCP23* gene on the tolerance of potato cultivars to the potato spindle tuber viroid. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(1):137-143. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-1-137-143

Введение

Картофель – экономически значимая культура, что обуславливает активные молекулярно-генетические исследования процессов роста и развития растений, в частности клубнеобразования (Watanabe, 2015; Manrique-Carpintero et al., 2018; Navarro et al., 2021; Sano, 2021). Особую проблему составляют морфологические изменения в растениях картофеля, зараженных виroidом веретеновидности клубней картофеля (ВВКК), или PSTVd (Potato spindle tuber viroid). PSTVd относится к семейству виридов Pospoviroidea и представляет собой кольцевую молекулу однонитевой РНК размером около 360 нуклеотидов. Симптомы заболевания картофеля, вызываемые виридом, выражаются в замедленном росте, утончении стеблей, деформациях листьев, пожелтении, некрозе и в изменении и различной степени деформации клубней.

Основными хозяевами PSTVd являются картофель и томаты. Размножение вирида поддерживается аппаратом транскрипции клеток растения-хозяина. В ядре растительной клетки происходит репликация, которая, по-видимому, сопровождается индукцией РНК-интерференции и появлением РНК-фрагментов размером 20–22 нуклеотида, так называемых малых РНК – производных от вирида (vd-sRNA).

Процесс РНК-интерференции индуцируется двуцепочечными РНК, которые формируются при взаимодействии комплементарных участков в составе одной молекулы или при взаимодействии с комплементарными (антисмысловыми) участками в составе других РНК; в этом процессе принимают участие малые интерферирующие РНК (siRNA) (El-Sappah et al., 2021). Комплементарные взаимодействия также возможны между геномной РНК вирида и клеточными мРНК. Геномная РНК вирида самокомплементарна и также инициирует процесс РНК-интерференции, при этом некоторые участки и соответствующие им vd-sRNA также комплементарны участкам в мРНК некоторых генов растений-хозяев, что может приводить к нарушению их экспрессии и связанной с этим симптоматики. Показано, что большинство vd-sRNA происходит из определенной части генома PSTVd, так называемого домена Р, или VMR (virulence-modulating region), которому приписывают функцию обеспечения патогенности вирида (Keese, Symons, 1985). На моделях PSTVd – томат/табак/картофель доказано, что возможно прямое взаимодействие vd-sRNA и таргетной нуклеотидной последовательности в мРНК гена растения-хозяина, комплементарной последовательности vd-sRNA (Adkar-Purushothama, Perreault, 2018). Следует также отметить, что исследование молекулярно-генетических механизмов взаимодействия генов картофеля и PSTVd осложнено тетраплоидностью генома у большинства сортов картофеля, возделываемых в производстве, и их высокой гетерозиготностью.

В последнее время появилось много молекулярно-генетических исследований, посвященных структуре и изменчивости вирида. PSTVd представлен многими штаммами, имеющими различия в нуклеотидной последовательности, которые также влияют на их вирулентность по отношению к основным растениям-хозяевам – картофелю и томатам. Известно несколько работ, демонстрирующих изменение экспрессии генов растений-хозяев, зараженных PSTVd, в результате воздействия vd-sRNA. Например, это *SIIGPETAL1* – ген фактора транскрипции и ген *SIOVA6*, контролирующие морфологию лепестков и фертильность у томатов (Aviña-Padilla et al., 2018), гены

CalS11-like и *CalS12-like*, кодирующие белки каллозы, компонента клеточной стенки пыльцы томата (Adkar-Purushothama et al., 2015), гены картофеля, участвующие в синтезе гормонов – DWARF1/DIMINUTO, Gibberellin 7-oxidase и BEL5 (Katsarou et al., 2016). Показано, что в геноме растений томатов и картофеля имеются гены с участками, комплементарными vd-sRNA, которые являются потенциальными мишенями для индукции РНК-интерференции (Adkar-Purushothama, Perreault, 2018; Bao et al., 2019a).

Важную роль в развитии растений играют факторы транскрипции. В 1996–1997 гг. впервые было описано семейство генов TCP (Teosinte Branched1/Cycloidea/Proliferating cell factor), кодирующих транскрипционные факторы растений (Bao et al., 2019a; Bao et al., 2019b; Fang et al., 2021; Ren et al., 2021). Было показано, что члены этого семейства играют важную роль в регуляции многих аспектов роста и развития растений (Martín-Trillo, Cubas, 2010; Nicolas, Cubas, 2016). Вопросы эволюции и экспрессии генов факторов транскрипции TCP, обнаруженных в *Solanum tuberosum*, рассмотрены в обзоре (Bao et al., 2019b).

Фактор транскрипции TCP23 *Solanum tuberosum* (Acc. PGSC0003DMT400008728) состоит из 371 аминокислотного остатка и участвует в гормональной регуляции морфогенеза картофеля (Bao et al., 2019a; Bao et al., 2019b; Fang et al. 2021; Ren et al., 2021). Ген картофеля *StTCP23*, кодирующий фактор транскрипции TCP23, картирован на хромосоме 5 (Bao et al., 2019b).

На примере конкретной пары сорта 'Atlantic' и летального штамма RG1 PSTVd показано, что в составе 3' UTR мРНК гена *StTCP23* содержится участок нуклеотидной последовательности размером 21 нуклеотид, комплементарный VMR (virulence modulating region) области PSTVd (Bao et al., 2019a), что может обуславливать возможность сайленсинга этого гена, приводящего к фенотипическому проявлению в виде морфологических деформаций листьев и стеблей, а также образованию мелких уродливых клубней картофеля.

В любом локусе тетраплоидного генома существует до трех типов внутрилокусных взаимодействий: между двумя, тремя и четырьмя аллелями. В то же время дозировка аллелей может обуславливать аддитивные эффекты внутрилокусных взаимодействий (Manrique-Carpintero et al., 2018). Известны два варианта влияния аллельного полиморфизма генов в тетраплоидных сортах картофеля на экспрессию генов: преимущественная экспрессия отдельных аллелей и экспрессия, зависящая от числа копий аллелей (Pham et al., 2017). Тетраплоидные виды культурного картофеля являются автополиплоидами, и каждый сорт может иметь от одного до четырех типов аллелей гена. В связи с этим возникает проблема аллельного полиморфизма *StTCP23* и его влияния на экспрессию гена в ответ на заражение тем или иным штаммом вирида. При этом вполне логично предполагать активную работу механизма аллель-специфичного сайленсинга, индуцируемого vd-sRNA-молекулами вирида PSTVd по аналогии с моделью AS-RNAi (allele-specific gene silencing by RNA interference (RNAi)), предложенной Ohnishi et al. (2008).

Достигнутое понимание механизма сайленсинга 3' UTR-области *StTCP23* (Bao et al., 2019a) дает основание искать подходы для прогнозирования устойчивости сортов картофеля к конкретным штаммам вирида путем секвенирования 3' UTR-области гена *StTCP23* на 4-х гомологичных хромосомах и выявления участков, которые потенциально могут служить мишенями для сайленсинга.

водителя (http://www.genome.duke.edu/cores/microarray/services/rna-qc/documents/RNeasy_Mini_Handbook.pdf). РНК использовали для получения ампликонов кДНК гена *StTCP23* размером 400 п.н., включающих часть экзона и 3' UTR-область, с помощью одношаговой ОТ-ПЦР. Для ОТ-ПЦР использовали набор реагентов OneStep RT-PCR Kit (QIAGEN) в соответствии с инструкциями производителя. В ОТ-ПЦР использовали гено-специфичные праймеры *StTCP23-4F* (5'-GGTCATGCTAGTGGTTCTTC-3') и *StTCP23-2R* (5'-GAATGTAATATTCGAAACCC-3'), любезно предоставленные нам Др. Y. Matsushita (NARO, Institute of Vegetable and Floriculture Science, Япония). Ампликоны были клонированы в вектор pJET1.2 с помощью набора CloneJET PCR Cloning Kit (Thermo Scientific). Реакции секвенирования проводили с флакирующими вставку праймеров pJET1.2 Forward Sequencing Primer (5'-CGACTCACTATAGGGAGAGCGGC-3') и pJET1.2 Reverse Sequencing Primer (5'-AAGAACATCGATTTTCATGGCAG-3') на приборе MegaBACE 1000 Sequencing System (GE Healthcare / Amersham Biosciences, USA) с использованием реактивов: BrilliantDye™ Terminator, v. 3.1., полимер NimaPOP 7, набор D-Pure™ для очистки продуктов секвенирующей реакции (NimaGen, Netherlands).

Изучали аллельный полиморфизм 3'-нетранслируемой области гена *StTCP23* у восьми сортов картофеля. Для этого секвенировали по шесть клонов продукта амплификации участка гена, включающего 3' UTR, для каждого сорта. Особый интерес представляла нуклеотидная последовательность 3' UTR размером 27 нуклеотидов (референсная последовательность CP055238 сорта 'Solintus'), которая, согласно ранее полученным данным, может являться мишенью для сайленсинга гена *StTCP23*, индуцируемого vd-sRNA PSTVd (Bao et al., 2019a). Выявлен аллельный полиморфизм 3' UTR-участков между клонами одного ампликона каждого сорта (таблица). По-

Таблица. Окончание

Table. The end

Сорт / Cultivar	Количество клонов / Number of clones	Нуклеотидная последовательность таргетного участка гена <i>StTCP23</i> (5'→3') для взаимодействия с <i>vd-sRNA PSTVd</i> * / Nucleotide sequence of the target region of the <i>StTCP23</i> gene (5'→3') for the interaction with the <i>vd-sRNA PSTVd</i>	Тип аллеля / Allele type	Размер в нуклеотидах / Size in nucleotides
Фиолетовый / Fioletovy	2	GACUUUUUUUUUCUUUUUCUUUGU	A	27
	3	GACUUUUUUUUUCUUUUUCUU----GU	C	23
Крепыш / Krepysh	2	GACUUUUUUUUUCUUUUUCUU----GU	C	23
	1	GGCUUUUUUUUUUCUUUUUCUU----GU	I	23
	3	GA-UUUUUUUU-----UUUCUUGU	H	17
Labadia	3	GACUUUUUUUUUCUUUUUCUU----GU	C	23
	1	GACUUUUUUUUUU--UCU-UUUCUUGU	B	24
	2	GACUUUUUUUUU-C---U-UUUCUUGU	F	22
Riviera	2	GACUUUUUUUUUCUUUUUCUU----GU	C	23
	2	GACUUUUUUUUU-C---U-UUUCUUGU	F	22
	1	GACUUUUUUUUUU--UCU-UUUCUUGU	B	24
	1	GACUUUUUUUUUCUU--C--UCUUGU	D	23
Impala	4	GACUUUUUUUUUCUUUUUCUU----GU	C	23
	1	GACUUUUUUUU--CUUCU-UUUCUUGU	E	23
	1	GACUUUUUUUUU-----CUUGU	G	17

Примечание: * – референсная последовательность CP055238 сорта 'Solyntus', позиции нуклеотидов 5589401–5589428

Note: * – reference sequence CP055238 of cv. 'Solyntus', 5589401–5589428 nt

лиморфным вариантам, повторяющимся у двух, трех или четырех из шести клонов каждого ампликона или встречающимся у разных сортов, присвоены буквенные обозначения (A–K). Вариант A – полная нуклеотидная последовательность размером 27 н. – встречается у сортов 'Solyntus', 'Gala', 'Colomba', 'Фаворит' и 'Фиолетовый', а вариант C, содержащий делецию 4-х нуклеотидов, обнаружен у всех сортов, включая сорт 'Atlantic', использованный в работе Bao et al. (2019a), и, очевидно, является «мажорным» вариантом, так как выявлен у 22 клонов из 48 проанализированных. Вариант B имеет делецию трех, D – четырех, E, F и J – пяти нуклеотидов, I – замену одного нуклеотида, K – делецию одного нуклеотида и одну замену. Большую делецию размером 10 нуклеотидов имеют варианты G и H. По сходству выявленных аллелей участка 3' UTR сорта разделились на две группы: 'Gala', 'Colomba', 'Фаворит' и 'Фиолетовый' имеют аллели A и C, из них сорта 'Gala', 'Colomba' и 'Фаворит' еще имеют аллели K, F и J соответственно; сорта 'Крепыш', 'Labadia', 'Impala' и 'Riviera' также все имеют аллель C, но у них отсутствует аллель A, и в каждом сорте обнаружены дополнительные аллели (B, D, E, F, G, H, I). Нужно отметить, что из уникальных аллелей только аллель H встречалась три раза среди шести клонов в сорте 'Крепыш'. Аллели I, D, E, G встречаются по одному разу в сортах 'Крепыш', 'Impala' и 'Riviera'. Проанализированное количество клонов гена *StTCP23* (по шесть клонов каждого ампликона) позволя-

ет только приблизительно оценить дозу той или иной аллели участка 3' UTR в гене *StTCP23* (см. таблицу).

С уменьшением размера аллелей за счет делеций может уменьшаться число комплементарных оснований между таргетным участком 3' UTR-области гена *StTCP23* и *vd-sRNA PSTVd*. Аллельный полиморфизм участка 3' UTR-области *StTCP23* и «доза» определенного типа аллели в геноме может быть причиной различий сортов картофеля по восприимчивости к *PSTVd*.

Обсуждение результатов

На данном этапе исследований на ограниченной выборке сортов можно сгруппировать сорта по выраженности симптомов, вызываемых *PSTVd*, и наличию тех или иных аллельных вариантов 3' UTR-области *StTCP23*. При первичном заражении исследуемых сортов образовались как клубни с типичной для здоровых растений формой, так и с симптомами деформации. Сильная деформация отмечена на клубнях сортов 'Impala' (штамм FP10-13), 'Colomba', 'Фиолетовый', 'Gala' (штамм NicTr-3) и грушевидность клубней у сорта 'Фаворит' (штамм FP10-13) (Afanasenko et al., 2022). На рисунке приведен пример деформации клубней картофеля сорта 'Impala' при первичном заражении *PSTVd*.

Проявление симптомов деформации у первично инокулированных растений этих сортов свидетельствует об



Рисунок. Симптомы деформации на клубнях сорта 'Impala' через 90 суток после первичной инокуляции штаммом FP10-13

Figure. Symptoms of deformations on 'Impala' tubers 90 days after primary inoculation with strain FP10-13

их способности быстро накапливать инфекцию и, соответственно, сильной восприимчивости к PSTVd.

Однако при первичной инокуляции у некоторых сортов возможно отсутствие симптомов на клубнях пораженных растений. Клубни нормальной формы (типичной для здоровых растений) у зараженных PSTVd сортов 'Крепыш', 'Labadia', 'Riviera', и 'Фаворит' после периода покоя были высажены для наблюдения за симптомами развития болезни. Значительное замедление появления всходов по сравнению с контрольными здоровыми клубнями отмечено для сортов 'Крепыш' (19 суток), 'Фаворит' (30 суток); клубни сорта 'Riviera' не проросли. Для растений всех сортов была характерна мелколистность, утоньшение стебля, отставание в росте. Только у сорта 'Labadia' из всех изученных образовались мелкие деформированные клубни (Afanasenko et al., 2022).

Таким образом, можно констатировать, что сорта, имеющие высокую дозу аллеля С (сорт 'Impala') или аллель А ('Gala', 'Colomba', 'Фаворит', 'Фиолетовый'), отличались высокой восприимчивостью уже при первичном заражении PSTVd или сильной восприимчивостью на второй год высадки нормальных клубней. Сорта 'Крепыш', 'Labadia' и 'Riviera', отнесенные к толерантным сортам при первичной инокуляции, напротив, характеризуются отсутствием аллеля А и наличием сортоспецифичных мутантных аллелей (В, D, E, F, G, H). Однако для всех сортов отмечено сильное поражение растений второй репродукции, выращенных из инфицированных клубней.

Заключение

Выявленная нами высокая степень полиморфизма в сайте-мишени (3' UTR-области) гена *StTCP23* указывает на возможное давление отбора на этот локус. После соответствующей экспериментальной проверки при наличии функциональной связи аллельного состояния 3' UTR *StTCP23* с поражаемостью сорта виридом PSTVd выявленный аллельный полиморфизм может быть использован в качестве маркера для типирования сортов картофеля.

Таким образом, полученные результаты позволяют предположить, что сорта с более короткими аллелями, которые имеют меньше оснований, комплементарных vd-sRNA в гипотетических дуплексах и поэтому меньшую вероятность индуцировать сайленсинг гена-мишени,

являются более толерантными к PSTVd при первичном заражении виридом. Для подтверждения этой гипотезы требуются дальнейшие исследования, которые могут стать основанием для разработки диагностических маркеров для оценки степени поражаемости сорта виридом.

References / Литература

- Adkar-Purushothama C.R., Brosseau C., Giguère T., Sano T., Moffett P., Perreault J.P. Small RNA derived from the virulence modulating region of the *potato spindle tuber viroid* silences *callose synthase* genes of tomato plants. *The Plant Cell*. 2015;27(8):2178-2194. DOI: 10.1105/tpc.15.00523
- Adkar-Purushothama C.R., Perreault J.P. Alterations of the viroid regions that interact with the host defense genes attenuate viroid infection in host plant. *RNA Biology*. 2018;15(7):955-966. DOI: 10.1080/15476286.2018.1462653
- Afanasenko O.S., Lashina N.M., Mironenko N.V., Kyrova E.I., Rogozina E.V., Zubko N.G. et al. Evaluation of responses of potato cultivars to potato spindle tuber viroid and to mixed viroid/viral infection. *Agronomy*. 2022;12(12):2916. DOI: 10.3390/agronomy12122916
- Aviña-Padilla K., Rivera-Bustamante R., Kovalskaya N.Y., Hammond R.W. Pospiviroid infection of tomato regulates the expression of genes involved in flower and fruit development. *Viruses*. 2018;10(10):516. DOI: 10.3390/v10100516
- Bao S., Owens R.A., Sun Q., Song H., Liu Y., Eamens A.L. et al. Silencing of transcription factor encoding gene *StTCP23* by small RNAs derived from the virulence modulating region of potato spindle tuber viroid is associated with symptom development in potato. *PLoS Pathogens*. 2019a;15(12):e1008110. DOI: 10.1371/journal.ppat.1008110
- Bao S., Zhang Z., Lian Q., Sun Q., Zhang R. Evolution and expression of genes encoding TCP transcription factors in *Solanum tuberosum* reveal the involvement of *StTCP23* in plant defence. *BMC Genetics*. 2019b;20(1):91. DOI: 10.1186/s12863-019-0793-1
- Doebley J., Stec A., Hubbard L. The evolution of apical dominance in maize. *Nature*. 1997;386(6624):485-488. DOI: 10.1038/386485a0
- El-Sappah A.H., Yan K., Huang Q., Islam M.M., Li Q., Wang Y. et al. Comprehensive mechanism of gene silencing and its role in plant growth and development. *Frontiers in Plant Science*. 2021;12:705249. DOI: 10.3389/fpls.2021.705249

- Fang Y., Zheng Y., Lu W., Li J., Duan Y., Zhang S. et al. Roles of miR319-regulated TCPs in plant development and response to abiotic stress. *The Crop Journal*. 2021;9(1):17-28. DOI: 10.1016/j.cj.2020.07.007
- Katsarou K., Wu Y., Zhang R., Bonar N., Morris J., Hedley P.E. et al. Insight on genes affecting tuber development in potato upon Potato spindle tuber viroid (PSTVd) infection. *PLoS One*. 2016;11(3):e0150711. DOI: 10.1371/journal.pone.0150711
- Keese P., Symons R.H. Domains in viroids: evidence of inter-molecular RNA rearrangements and their contribution to viroid evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1985;82(14):4582-4586. DOI: 10.1073/pnas.82.14.4582
- Kosugi S., Ohashi Y. PCF1 and PCF2 specifically bind to cis elements in the rice proliferating cell nuclear antigen gene. *The Plant Cell*. 1997;9(9):1607-1619. DOI: 10.1105/tpc.9.9.1607
- Luo D., Carpenter R., Vincent C., Copsey L., Coen E. Origin of floral asymmetry in *Antirrhinum*. *Nature*. 1996;383(6603):794-799. DOI: 10.1038/383794a0
- Manrique-Carpintero N.C., Coombs J.J., Pham G.M., Laimbeer F.P.E., Braz G.T., Jiang J. et al. Genome reduction in tetraploid potato reveals genetic load, haplotype variation, and loci associated with agronomic traits. *Frontiers in Plant Science*. 2018;9:944. DOI: 10.3389/fpls.2018.00944
- Martin-Trillo M., Cubas P. TCP genes: a family snapshot ten years later. *Trends in Plant Science*. 2010;15(1):31-39. DOI: 10.1016/j.tplants.2009.11.003
- Navarro B., Flores R., Serio F.D. Advances in viroid-host interactions. *Annual Review of Virology*. 2021;8(1):305-325. DOI: 10.1146/annurev-virology-091919-092331
- Nicolas M., Cubas P. TCP factors: new kids on the signaling block. *Current Opinion in Plant Biology*. 2016;33:33-41. DOI: 10.1016/j.pbi.2016.05.006
- Ohnishi Y., Tamura Y., Yoshida M., Tokunaga K., Hohjoh H. Enhancement of allele discrimination by introduction of nucleotide mismatches into siRNA in allele-specific gene silencing by RNAi. *PLoS One*. 2008;3(5):e2248. DOI: 10.1371/journal.pone.0002248
- Pham G.M., Newton L., Wiegert-Rininger K., Vaillancourt B., Douches D.S., Buell C.R. Extensive genome heterogeneity leads to preferential allele expression and copy number-dependent expression in cultivated potato. *The Plant Journal*. 2017;92(4):624-637. DOI: 10.1111/tpj.13706
- Ren L., Wu H., Zhang T., Ge X., Wang T., Zhou W. et al. Genome-wide identification of TCP transcription factors family in sweet potato reveals significant roles of miR319-targeted TCPs in leaf anatomical morphology. *Frontiers in Plant Science*. 2021;12:686698. DOI: 10.3389/fpls.2021.686698
- Sano T. Progress in 50 years of viroid research – Molecular structure, pathogenicity, and host adaptation. *Proceedings of the Japan Academy. Series B: Physical and Biological Sciences*. 2021;97(7):371-401. DOI: 10.2183/pjab.97.020
- Sevestre F., Facon M., Wattebled F., Szydłowski N. Facilitating gene editing in potato: a Single-Nucleotide Polymorphism (SNP) map of the *Solanum tuberosum* L. cv. Desiree genome. *Scientific Reports*. 2020;10(1):2045. DOI: 10.1038/s41598-020-58985-6
- Watanabe K. Potato genetics, genomics, and applications. *Breeding Science*. 2015;65(1):53-68. DOI: 10.1270/jsbbs.65.53

Информация об авторах

Нина Васильевна МIRONENKO, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 196608 Россия, Санкт-Петербург, Пушкин, шоссе Подбельского, 3, nina2601mir@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0003-3383-2973>

Алексей Владимирович КОЧЕТОВ, доктор биологических наук, профессор РАН, директор института, Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, 630090 Россия, Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 10, Новосибирский государственный аграрный университет, 630039 Россия, Новосибирск, ул. Добролюбова, 160, ak@bionet.nsc.ru, <http://orcid.org/0000-0003-3151-5181>

Ольга Сильвестровна АФАНАСЕНКО, доктор биологических наук, профессор РАН, главный научный сотрудник, Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 196608 Россия, Санкт-Петербург, Пушкин, шоссе Подбельского, 3, olga.s.afan@gmail.com, <http://orcid.org/0000-0001-7368-0797>

Information about the authors

Nina V. Mironenko, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, All-Russian Research Institute of Plant Protection, 3 Podbelskogo Hwy., Pushkin, St. Petersburg 196608, Russia, nina2601mir@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0003-3383-2973>

Alexey V. Kochetov, Dr. Sci. (Biology), Professor of the RAS, Director, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10 Akademika Lavrentyeva Ave., Novosibirsk 630090 Russia, Novosibirsk State Agrarian University, 160 Dobrolyubova St., Novosibirsk 630039, Russia, ak@bionet.nsc.ru, <http://orcid.org/0000-0003-3151-5181>

Olga S. Afanasenko, Dr. Sci. (Biology), Professor of the RAS, Chief Researcher, All-Russian Research Institute of Plant Protection, 3 Podbelskogo Hwy., Pushkin, St. Petersburg 196608, Russia, olga.s.afan@gmail.com, <http://orcid.org/0000-0001-7368-0797>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 28.07.2022; одобрена после рецензирования 26.09.2022; принята к публикации 02.03.2023. The article was submitted on 28.07.2022; approved after reviewing on 26.09.2022; accepted for publication on 02.03.2023.