

Обзорная статья

УДК 631.52:635.9

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-08



Достижения в мировой и отечественной селекции пионов (*Paeonia* L.)

А. А. Иванов, М. В. Васильева, И. Н. Анисимова, Р. С. Рахмангулов

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Александр Александрович Иванов, a.ivanov@vir.nw.ru

Род *Paeonia* L. включает в себя как популярные декоративные, так и лекарственные растения, имеющие богатую историю культивирования и селекции. Селекция является важным процессом увеличения разнообразия ассортимента и получения новых сортов пионов с различными хозяйственно- ценными признаками, такими как: форма и окраска цветков, различные сроки цветения, устойчивость к болезням и абиотическим стрессорам. Основными методами, которые используются в селекции пионов, являются традиционные методы: внутривидовая, межвидовая и межсекционная гибридизация, но такие факторы, как длительный цикл размножения и трудоемкость процесса, ограничивают возможности развития селекционной работы. Использование методов биотехнологии и молекулярной генетики делает процесс селекции более эффективным. Использование ресурсов гермоплазмы и гибридизация позволят ускорить процесс создания новых сортов не только с различными декоративными признаками, но и с высокой адаптивностью к биотическим и абиотическим факторам, а также с устойчивостью к фитопатогенам и болезням. В данном обзоре освещены история отечественной и мировой селекции пионов, современные направления и методология селекции этой культуры. Приведены сведения о достижениях и ограничениях, которые существуют в области молекулярно-биологического изучения пионов.

Ключевые слова: декоративные культуры, виды, генетическое разнообразие, гибридизация, биотехнология, признаки, гены

Благодарности: Статья подготовлена в рамках государственного задания ВИР согласно тематическому плану НИР по теме № FGEM-2022-0011 «Разработка подходов ускоренной селекции для улучшения хозяйственно ценных признаков декоративных и ягодных культур».

Для цитирования: Иванов А.А., Васильева М.В., Анисимова И.Н., Рахмангулов Р.С. Достижения в мировой и отечественной селекции пионов (*Paeonia* L.). *Биотехнология и селекция растений*. 2023;6(4):61-81. DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-08

Прозрачность финансовой деятельности: Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы. Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы.

© Иванов А.А., Васильева М.В., Анисимова И.Н., Рахмангулов Р.С., 2023

Review article

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-o8

Achievements in foreign and domestic breeding of peonies (*Paeonia* L.)

Aleksandr A. Ivanov, Marina V. Vasilyeva, Irina N. Anisimova, Ruslan S. Rakhmangulov

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia

Corresponding author: Aleksandr A. Ivanov, a.ivanov@vir.nw.ru

The genus *Paeonia* L. includes both popular ornamental and medicinal plants with a rich history of cultivation and breeding. Breeding is an important process of increasing the diversity of the assortment and creating new cultivars of peonies with various economically important characteristics, such as the shape and color of flowers, different flowering periods and resistance to diseases and abiotic stressors. The main methods used in the breeding of peonies are traditional methods, including intraspecific, interspecific and intersectional hybridization, however, such factors as a long reproduction cycle and the complexity of the breeding process limit the possibilities for good progress in this work. The application of methods of biotechnology and molecular genetics make the breeding process more efficient. The use of germplasm resources and hybridization will accelerate the process of creating new cultivars not only with various decorative features, but also those with high adaptability to biotic and abiotic factors and resistance to phytopathogens and diseases. This review highlights the history of domestic and foreign breeding, modern trends and methodology of peony breeding. Information is provided on the achievements and limitations that exist in the field of molecular biological study of peonies.

Keywords: ornamental crops, species, genetic diversity, hybridization, biotechnology, traits, genes

Acknowledgments: The article was prepared within the framework of the State Assignment to VIR according to the Thematic Plan of research, Topic № FGEM-2022-0011 “Development of accelerated breeding approaches to the improvement of economically important traits of ornamental and berry crops”.

For citation: Ivanov A.A., Vasilyeva M.V., Anisimova I.N., Rakhmangulov R.S. Achievements in foreign and domestic breeding of peonies (*Paeonia* L.). *Plant Biotechnology and Breeding*. 2023;6(4):61-81. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-o8

Financial transparency: The authors have no financial interest in the presented materials or methods. The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work. The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employers.

© Ivanov A.A., Vasilyeva M.V., Anisimova I.N., Rakhmangulov R.S., 2023

Введение

Представители рода пион *Paeonia* L. являются одними из самых широко распространенных декоративных растений во всем мире с тысячелетней историей своего существования. Первые упоминания о культивировании пионов датируются VI веком до нашей эры. Родиной пионов принято считать Китай, где они и были введены в культуру благодаря своей высокой декоративной ценности, а также в качестве источников традиционного лекарственного сырья. Со временем ареал культивирования пиона расширился; растение приобретало популярность не только в странах Юго-Восточной Азии, в том числе Японии и Кореи, но и в странах Северной Америки и Европы (Kamenetsky, Dole, 2012; Yang et al., 2020).

В роде *Paeonia* выделяют две группы: древовидные и травянистые пионы, различающиеся по морфологическим признакам и биолого-физиологическим характеристикам. Ареал распространения пионов достаточно обширен, но преобладающее большинство произрастает в умеренных районах Северного полушария. Дикие древовидные представители рода *Paeonia* распространены только в Китае, тогда как виды травянистых пионов произрастают в Центральной и Восточной Азии, Гималаях, западной части Северной Америки и Средиземноморья. В России дикие виды рода *Paeonia* встречаются в Сибири, на Дальнем Востоке и Урале; описано несколько видов, эндемичных для Кавказа (Wang, 1998; Mironova, Reut, 2017; Yang et al., 2020).

В Китае пионы как декоративную культуру стали использовать около 200 лет до н.э., но активная работа по селекции началась значительно позже и датируется серединой XVI века, когда в стране было зарегистрировано около 30 сортов. В Европе работы по селекции начались в конце XVIII века после первых поставок пионов из Китая (Uspenskaya, Murashev, 2017; Mironova, Reut, 2017).

Обладая крупными цветками разнообразных окрасок, привлекательной формой цветков и ароматом, пионы широко используются в озеленении в странах Европы, в России, в Северной Америки и Азии. Помимо применения растений в ландшафтном дизайне, пионы выращивают в кадочной культуре, а также используют для выгонки цветов на срезку. Так, например, контейнерное выращивание особенно распространено в Японии и Китае, где наибольшее распространение получил пион древовидный *Paeonia × suffruticosa* Andrews. В свою очередь использование пиона молочноцветкового *P. lactiflora* Pall. как материала для производства срезанных цветов в промышленных масштабах стало особенно популярным в последние десятилетия (Wang, 1998; Shen et al., 2012; Yang et al., 2020).

Помимо всех своих признанных декоративных качеств, пион обладает и рядом лечебных свойств, благодаря которым с древних времен применяется в качестве лекарственного сырья в традиционной медицине Китая. В настоящее время в Китае объемы посадок пио-

на древовидного *P. × suffruticosa* значительно увеличались, что связано с признанием в 2011 году в КНР масла семян этого растения в качестве нового пищевого продукта (Yang et al., 2020). Семена пиона древовидного богаты ненасыщенными жирными кислотами и считаются одним из источников высококачественного пищевого масла (Li et al., 2015a; b). В свою очередь, кора корня *P. × suffruticosa* является важным лекарственным средством и широко используется в Китае для лечения и профилактики сердечно-сосудистых и гинекологических заболеваний (Parker et al., 2016). *P. lactiflora* также не одно тысячелетие применяется в традиционной китайской медицине, поскольку обладает противовоспалительными и иммуномодулирующими свойствами (Ji et al., 2012). В результате исследований по интенсификации использования лекарственных ресурсов, в растениях пионов обнаружено 451 соединение, в том числе монотерпеноидные гликозиды, флавоноиды, дубильные вещества, стильбены, тритерпеноиды и стероиды, фенолы и другие (Li P. et al., 2021).

С середины XIX столетия начинается активная работа по скрещиванию пионов, результатом которой становится вывод на рынки большого числа новых сортов травянистых пионов европейскими (преимущественно французскими) и американскими селекционными питомниками. В XX веке на основе привлечения в селекцию большого числа диких видов было создано более 2200 новых сортов. Посредством внутривидовой, межвидовой, межсекционной гибридизации, ведётся селекция по таким признакам, как окраска цветка, аромат, длительность цветения и устойчивость к болезням. В результате многолетней селекции было получено огромное разнообразие сортов пионов с различной окраской и формой цветка (Cheng, 2007; Kamenetsky, Dole, 2012; Yang et al., 2020).

В современном мире цветочная промышленность занимает одно из важных мест в экономике тех стран, где цветоводство, в том числе и производство срезанных цветков пионов, является одной из ведущих отраслей и включает в себя целый комплекс взаимодействующих и взаимосвязанных между собой организаций: научные и селекционные учреждения, частные производственные компании (Rakhmangulov, Tikhonova, 2021).

На международной арене цветоводства определился ряд регионов, где промышленное производство срезанных цветов пиона вышло на мировой уровень; лидерами в этом направлении являются страны Северной Америки, Новая Зеландия, Китай и Нидерланды (Yang et al., 2020; Kamenetsky, Yu, 2022).

В Европе торговля срезанными пионами увеличилась за последние несколько десятилетий в десятки раз. Объем производимой продукции в 2020 году составил порядка 45 миллионов стеблей, а если учитывать и мировое производство, то по данным крупнейшего в мире голландского аукциона цветочной продукции, в первой половине 2018 года на аукционе было представлено свыше 84,5 миллионов срезанных цветов пионов. В России про-

мышленное производство пионов на срезку на данный момент отсутствует (Langen, 2018; Kamenetsky, Yu, 2022).

Для использования на срезку чаще всего используют махровые сорта пиона молочноцветкового *P. lactiflora*, срезанные цветки которого имеют самый продолжительный период хранения. Помимо формы самого цветка, критериями выбора сортов, используемых для срезки, являются такие параметры, как длина и толщина стебля, окраска и аромат цветка, устойчивость к вредителям и болезням, а также способность хорошо переносить длительную транспортировку и хранение (Kamenetsky, Dole, 2012; Kamenetsky, Yu, 2022). Однако быстрые темпы развития промышленного выращивания пиона, особенно начиная с начала 2000 -х годов, выявили проблемы, ограничивающие возможности использования пионов в производстве срезанных цветов. К таким проблемам можно отнести трудоемкость и скорость размножения, проблемы с хранением полученной срезанной продукции и поражение растений серой гнилью (возбудитель *Botrytis cinerea* Pers.).

Для дальнейшего развития данной отрасли требуется выведение новых конкурентоспособных сортов, которые характеризуются как улучшенным качеством самих срезанных цветов, так и повышенной продуктивностью маточных растений для производства. (Kamenetsky, Dole, 2012; Yang et al., 2020; Kamenetsky, Yu, 2022).

В современном мире процесс выведения сортов декоративных культур постоянно развивается за счет использования молекулярно-биологических методов в селекции растений. Применение современных биотехнологических приемов в комплексе с традиционной селекцией позволит более эффективно получать новые сорта с улучшенными характеристиками, в том числе и пионов, которые будут удовлетворять потребности не только профессионалов цветочной отрасли, но и вызывать эстетическое удовольствие среди поклонников данных растений (Botelho et al., 2015; Rakhmangulov, Tikhonova, 2021). Для решения актуальных задач селекции пионов, необходима стратегическая концепция кооперации ресурсов профильных международных научных центров (Cheng, 2007). К приоритетным задачам селекции пионов относятся улучшение декоративных качеств (компактности куста, окраски, аромата, типа цветка), удлинение сроков цветения, повышение устойчивости к абиотическим и биотическим стрессовым факторам.

Цель настоящего обзора – проанализировать современное состояние селекции пионов в России и мире.

Классификация пионов, их ботаническая и генетическая характеристика

Ботаническая характеристика. Представители рода *Paeonia* – это многолетние травянистые, полукустарниковые или кустарниковые растения с несколькими стеблями высотой до 2 м. У травянистых видов зимой надземная часть полностью отмирает, а у древовидных круглый

год сохраняется характерный раскидистый куст. У полукустарниковых пионов степень обмерзания побегов зависит от климатических условий, а также места произрастания. Корневая система состоит из погруженного в почву корневища и утолщенных корней, или корнеклубней, молодых придаточных и всасывающих корешков. Корнеклубни бывают разнообразной формы: веретеновидные, шишкообразные, цилиндрические, морковевидные; по окраске коричневые и буро-коричневые. Листья очень разнообразны по форме и рассеченности. Имеется два основных типа: у древовидных листья сложные, у всех травянистых видов – простые. Степень рассеченности листовой пластинки может варьировать: тройчато-рассеченные с цельными сегментами, дважды тройчатые, трижды перисторассеченные и многократно рассеченные. Листья очередные, зеленые, сизоватые, с нижней стороны опушенные или голые.

Цветки у большинства видов одиночные, правильные, расположены на конце генеративных побегов. Околоцветник – двойной. Чашелистики напоминают верхушечные листья, причём наблюдается постепенный переход от настоящих листьев к окрашенным чашелистикам, которые после цветения не опадают; их число у разных видов варьирует. Лепестки округлые, овальные, вогнутые, с цельными или надрезанными краями; как правило, их пять, иногда больше. Тычинки у большинства видов многочисленные (от 300 до 500), с тонкими длинными нитями различной окраски. Число плодолистиков варьирует от одного до восьми. Плод – многолистовка. Семена различаются по размеру, форме, характеру поверхности и строению оболочки. Самые крупные семена у древовидных пионов, у травянистых они более мелкие, округлые или овальные, черные или черно-бурые, блестящие (Uspenskaya, 2003).

Классификация пионов. Существует несколько классификаций рода *Paeonia*. В основе современной таксономии пионов лежит классификация R.I. Linch, согласно которой пионы были разделены в 1890 году на три подрода: *Moutan*, *Onaepia* и *Paeonia*. Однако в монографии 1946 года W.T. Stern три подрода были понижены до трех секций: *Moutan* DC, *Paeonia* DC и *Onaepia* Linderly, которые объединяли 33 вида и 14 разновидностей; в основе классификации использовались морфологические и цитологические признаки (Uspenskaya, 2003; Yang et al., 2020).

В СССР в 1961 году вышла работа Л.М. Кемулария-Натадзе, автор которой к трем секциям добавила две новые: *Flavonia* Kem.-Nath., включающую желтоцветковые пионы, и *Sternia* Kem.-Nath., объединяющую виды с триждытройчатыми листьями, глубоконадрезанными или перисто-рассеченными на узкие доли. Секция *Moutan* включает четыре вида, произрастающих в Восточной Азии; *Flavonia* включает восемь видов, произрастающих на Дальнем Востоке и Кавказе; *Onaepia* – два вида травянистых пионов из Северной Америки; к секции *Paeonia*

отнесено 26 видов, произрастающих в горных лесах Кавказа, Малой Азии, на юге Европы, Дальнем Востоке, в Китае, Японии; секция *Stemia* включает 12 видов из степных районов Кавказа, Южной и Средней Европы, Китая и Сибири (Uspenskaya, 2003; Mironova, Reut, 2017).

Китайскими исследователями предложена новая классификация пионов, которая насчитывает 33 вида, относящихся к трём секциям: *Moutan* DC, *Paeonia* DC, *Onaeria* Linderly. Секция *Moutan* делится на две подсекции: *Delavayanae* Stern и *Vaginatae* Stern; последняя объединяет 9 видов древесных пионов, ареалом произрастания которых является Китай; секция *Onaeria* Lindl. включает только два вида, произрастающих в Северной Америке; секцию *Paeonia* DC. подразделяют на две подсекции: *Albiflorae* (Salm-Dyck) D.Y. Hong и *Foliolatae* Stern, включающие 22 вида травянистых пионов, большая часть которых является эндемиками в Средиземноморском регионе и Азии (Hong, 2010; Ji et al., 2012).

Мнения ботаников относительно числа видов рода разнятся. М.С. Успенская, основываясь на таксономических и биологических особенностях, внесла дополнения и изменения в последнюю классификацию рода *Paeonia*. К трем секциям, признанным W.T. Stern: *Moutan*, *Onaeria*, *Paeonia* DC, она добавляет две секции: *Albiflora* Salm-Dyck emend. Uspensk. и *Palaearticae* Huth emend. Uspensk. (Uspenskaya, 2003; Mironova, Reut, 2017).

В настоящее время в таксономических исследованиях рода *Paeonia* широко применяются молекулярные

методы, с помощью которых была уточнена внутриродовая классификация. В секции *Paeonia* к двум подсекциям *Albiflorae* и *Foliolatae* добавилась подсекция *Paeonia* (табл. 1) (Hong, 2010; Ji et al., 2012; Yang et al., 2020).

Все 9 диких видов древесных пионов, а также сорта являются диплоидами с базовым числом хромосом $n=5$ ($2n=2x=10$), тогда как среди травянистых пионов есть как диплоидные (*P. lactiflora*, *P. obovata* Maxim.), так и тетраплоидные ($2n=4x=20$) виды (*P. officinalis*, *P. mairei* Pall.). Принадлежность вида к определенной группе имеет важное значение для селекции. От скрещивания диплоидных видов и сортов пионов с тетраплоидными получают триплоидные гибриды F_1 . Следует отметить, что у гибридов F_1 обычно в большей степени проявляется гетерозис в отношении одного или нескольких признаков, будь то общий габитус растения, или отдельные его органы (Gorobets, Kosenko, 2016).

Данные о геномном составе видов рода *Paeonia*, полученные с использованием классического цитогенетического анализа, весьма ограничены. Это обусловлено трудностями получения отдаленных гибридов, большими размерами растений и длительным жизненным циклом, в котором продолжительность периода от посева семян до цветения составляет 5-6 лет (Hicks, Stebbins, 1934). Результаты ботанических исследований и данные молекулярно-генетического анализа свидетельствуют о том, что в процессах видообразования в роде *Paeonia* ведущую роль играла ретикулярная (сетчатая) эволюция.

Таблица 1. Классификация рода *Paeonia* L. (Hong, 2010)

Table 1. Classification of the genus *Paeonia* L. (Hong, 2010)

Секция/ Section	Подсекция/ Subsection	Вид/ Species	Плоидность/ Ploidy
Onaeria		<i>P. brownii</i> Douglas ex Hook.	$2n=10$
		<i>P. californica</i> Nutt. ex Torr. & A. Gray	$2n=10$
Moutan	Vaginatae	<i>P. decomposita</i> Hand.-Mazz.	$2n=10$
		<i>P. rotundiloba</i> (D.Y. Hong) D.Y. Hong	$2n=10$
		<i>P. jishanensis</i> T. Hong & W.Z. Zhao	$2n=10$
		<i>P. ostii</i> T. Hong & J.X. Zhang	$2n=10$
		<i>P. qiui</i> Y.L. Pei & D.Y. Hong	$2n=10$
		<i>P. rockii</i> subsp. <i>atava</i> (Brühl) D.Y. Hong & K.Y. Pan	$2n=10$
		<i>P. rockii</i> subsp. <i>rockii</i> (S.G. Haw & L.A. Lauener)	$2n=10$
		T. Hong & J.J. Li ex D.Y. Hong	
		<i>P. × baokangensis</i> Z.L. Dai & T. Hong	$2n=10$
		<i>P. × yananensis</i> T. Hong & M.R. Li	$2n=10$
		<i>P. × suffruticosa</i> Andrews	$2n=10$
	Delavayanae	<i>P. delavayi</i> Franch.	$2n=10$
		<i>P. lutea</i> Delavay ex Franch.	$2n=10$
		<i>P. potaninii</i> Kom.	$2n=10$
		<i>P. ludlowii</i> (Stern & G. Taylor) D.Y. Hong	$2n=10$

Секция/ Section	Подсекция/ Subsection	Вид/ Species	Плоидность/ Ploidy
Paeonia	Albiflorae	<i>P. anomala</i> L.	2n = 10
		<i>P. veitchii</i> Lynch	2n = 10
		<i>P. emodi</i> Wall. ex Royle	2n = 10 или 20
		<i>P. lactiflora</i> Pall.	2n = 10
		<i>P. sterniana</i> H.R. Fletcher	2n = 10
	Foliatae	<i>P. algeriensis</i> Chabert	2n = 10
		<i>P. broteri</i> Boiss. & Reut.	2n = 10 или 20
		<i>P. cambessdesii</i> (Willk.) Willk.	2n = 10
		<i>P. clusii</i> subsp. <i>clusii</i> Stern	2n = 10 или 20
		<i>P. clusii</i> subsp. <i>rhodia</i> (Stearn) Tzanoud.	2n = 10
		<i>P. coriacea</i> Boiss.	2n = 10
		<i>P. corsica</i> Sieber ex Tausch	2n = 10
		<i>P. daurica</i> subsp. <i>velebitensis</i> D.Y. Hong	2n = 10
		<i>P. daurica</i> subsp. <i>macrophylla</i> (Albov) D.Y. Hong	2n = 20
		<i>P. daurica</i> subsp. <i>wittmanniana</i> (Hartwiss ex Lindl.) D.Y. Hong	2n = 20
		<i>P. daurica</i> subsp. <i>mlokoewitschii</i> (Lomakin) D.Y. Hong	2n = 10
		<i>P. daurica</i> subsp. <i>daurica</i> Andrews	2n = 10
		<i>P. daurica</i> subsp. <i>coriifolia</i> (Rupr.) D.Y. Hong	2n = 10
		<i>P. daurica</i> subsp. <i>tomentosa</i> (Lomakin) D.Y. Hong	2n = 20
		<i>P. kesrouanensis</i> (Thiébaud) Thiébaud	2n = 20
		<i>P. mairei</i> Pall.	2n = 10 или 20
		<i>P. mascula</i> subsp. <i>mascula</i> Stearn & Davis	2n = 20
		<i>P. mascula</i> subsp. <i>russio</i> (Biv.) Cullen & Heywood	2n = 20
		<i>P. mascula</i> subsp. <i>bodurii</i> N. Özhatay	2n = 20
		<i>P. mascula</i> subsp. <i>hellenica</i> Tzanoud.	2n = 20
		<i>P. obovata</i> subsp. <i>obovate</i> Maxim.	2n = 10 или 20
		<i>P. obovata</i> subsp. <i>willmottiae</i> (Stapf) D.Y. Hong & K.Y. Pan	2n = 20
	Paeonia	<i>P. arietina</i> G. Anderson	2n = 20
		<i>P. intermedia</i> C.A. Mey.	2n = 10
		<i>P. parnassica</i> (Boiss. & Reut.) Nym.	2n = 20
		<i>P. peregrine</i> Mill.	2n = 20
		<i>P. saueri</i> D.Y. Hong, X.Q. Wang & D.M. Zhang	2n = 20
		<i>P. tenuifolia</i> L.	2n = 10
		<i>P. officinalis</i> subsp. <i>microcarpa</i> (Boiss. & Reut.) Nym.	2n = 20
		<i>P. officinalis</i> subsp. <i>banatica</i> (Rochel) Soó	2n = 20
		<i>P. officinalis</i> subsp. <i>huthii</i> Soldano	2n = 20
		<i>P. officinalis</i> subsp. <i>italica</i> Passalacqua & Bernardo	2n = 20
		<i>P. officinalis</i> subsp. <i>officinalis</i> L.	2n = 10
		<i>P. × saundersii</i> Stebbins	2n = 10

Так, результаты анализа последовательностей внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS) ядерных генов рибосомных РНК подтвердили роль множественных гибридизационных событий при формировании как диплоидных, так и тетраплоидных видов, а также позволили рекон-

струировать пути сетчатой эволюции видов (Sang et al., 1995). С применением современных методов цитогенетического анализа, а также секвенирования ITS получен ряд новых знаний о геномной природе видов. Так, с помощью методов дифференциального окрашивания хромосом

показано, что большинство тетраплоидных видов *Paeonia* имеют аллополиплоидную природу и возникли в результате гибридизации с последующим удвоением числа хромосом (Punina, 1989). С помощью анализа полиморфизма последовательностей ITS1-5.8S рДНК-ITS2, генов 35S рРНК подтверждено гибридное происхождение ряда диплоидных видов *P. oreogeton* S. Moore, *P. cambessedesii* (Willk.) Willk., *P. rhodia* (Stearn) Tzanoudakis и *P. daurica* Andrews. Число полиморфных сайтов оказалось выше в последовательностях ITS1-5.8S рДНК-ITS2 большинства тетраплоидных видов рода. Предполагается, что один из родительских геномов тетраплоидных видов рода *Paeonia* произошёл от *P. mlokosewitschii* Lomakin (B1) или *P. obovata* (B3). Вторым геном, *P. peregrina* Mill. и *P. russica*, близок к геному *P. tenuifolia* L. (A). *P. macrophylla* (Albow) Lomakin, *P. mascula* (L.) Mill., *P. coriacea* Boiss., *P. wittmanniana* Hartwiss ex Lindl. и *P. tomentosa* (Lomakin) N. Busch., обладают геномами серии В и серии С, сходными с геномом А (Punina et al., 2012).

Садовая классификация пионов. При создании новых сортов пионов селекция направлена прежде всего на изменчивость таких признаков цветка, как форма, окраска и аромат. Особенно широко в селекционной работе с пионами используется один из видов изменчивости цветка – склонность к махровости. Махровость тесно связана с видоизменением структуры генеративных органов, поэтому при подборе родительских пар для гибридизации необходимо заранее знать строение цветка каждого сорта (Gorobets, Kosenko, 2016). Цветки у разных видов и сортов пионов имеют разнообразную форму и окраску. Именно особенности строения цветка положены в основу классификации садовых групп.

Существует пять основных типов цветка травянистых пионов: немахровый, японский, анемоновидный, полумахровый и махровый.

1. Цветок немахрового типа состоит из пяти и более широких лепестков, которые располагаются в один-два ряда вокруг центра. Для данной формы характерны нормально развитые и заметные репродуктивные органы, а именно, тычинки и пестики. У сортов внутривидового происхождения эти органы полностью развиты и обеспечивают растению фертильность.

2. Цветок японского типа имеет пять или более широких лепестков, расположенных в один-два ряда вокруг центра. Этот тип цветка является переходным от немахрового к полумахровому типу. Центр заполнен стаминодиями (тычинками), трансформированными в узкие язычковые лепестки, еще сохранившие в определенной степени форму и исходный цвет тычинок. Пестики нормально развиты, но скрыты между стаминодиями. На краях цветка в стаминодиях иногда образуется жизнеспособная пыльца.

3. Цветок анемоновидного типа имеет пять или более широких лепестков, расположенных в несколько рядов. Тычинки трансформированы в укороченные узкие

лепестки, иногда называемые петалодиями. Петалодии крупнее и шире, чем стаминодии, и по форме больше напоминают лепестки венчика. Они обычно имеют желтую окраску. У некоторых сортов центр по окраске отличается от нижних лепестков. Нормально развитые пестики скрыты между петалодиями.

4. Цветок полумахрового типа имеет пять или больше широких лепестков, которые перемежаются с многочисленными тычинками. Часто тычинки располагаются в центре цветка, большинство с фертильной пылью, но есть часть мелких, недоразвитых. Пестики чаще недоразвитые, могут быть частично превращены в лепестки или нормально развиты. Полумахровые пионы могут быть с открытым или с закрытым центром цветка.

5. Цветок махрового типа состоит из более или менее плотно сидящих лепестков: наружных – широких, внутренних – длинных, узких, и разнообразных центральных. Пестик и тычинки отсутствуют или скрыты среди лепестков (Krasnova, 1971; Mironova, Reut, 2017).

Садовые формы древовидных пионов можно разделить на три группы:

1. Китайско-европейская. Пионы, относящиеся к этой группе, имеют махровый тип цветка;

2. Японская. К этой группе относят пионы с немахровыми и полумахровыми цветками;

3. Межвидовые гибриды, полученные в результате скрещиваний между древовидным пионом *P. × suffruticosa* и полукустарниковыми видами – пионом желтым *Paeonia lutea* Delavay ex Franch., пионом Делавае *Paeonia delavayi* Franch. (Krasnova, 1971).

По окраске цветка пионы подразделяют на три основные группы сортов: с белой, розовой и красной окраской лепестков.

В зависимости от происхождения сортов относящихся к роду *Paeonia*, согласно классификации Американского общества пионоводов (American Peony Society), выделяют пять групп:

1. Lactiflora Group (Gr.) – в группу входят сорта, созданные на основе одного вида – *P. lactiflora*;

2. Herbaceous Hybrid Gr. – группа объединяет сорта, для создания которых использовали несколько травянистых видов (*P. lactiflora*, пион лекарственный *Paeonia officinalis* L., пион иноземный *Paeonia peregrina* Mill., пион узколистный *Paeonia tenuifolia* L., пион Млокосевича *Paeonia mlokosewitschii* Lomakin, пион Виттмана *Paeonia wittmanniana* Hartwiss ex Lindl.);

3. Suffruticosa Gr. – в группу внесены сорта, созданные на основе *P. × suffruticosa*;

4. Lutea Hybrid Gr. – группа объединяет сорта, для создания которых использовали *P. lutea* и сорта *P. × suffruticosa*;

5. Itoh Group and Intersectionals – к этой группе относятся сорта, созданные от скрещивания разных жизненных форм пионов Lactiflora Gr. × Lutea Hybrid Gr.; Suffruticosa Gr. × Lactiflora Gr.; Herbaceous Hybrid Gr. × *P. delavayi* (Mironova, Reut, 2017).

Молекулярные маркеры в исследованиях генетического разнообразия пионов. Исследования генетического разнообразия пионов с помощью молекулярных маркеров имеют фундаментальное значение для развития селекции, поскольку позволяют изучить происхождение отдельных видов, оценить внутривидовые и межвидовые связи. Так, RAPD-маркеры (Random Amplified Polymorphic DNA) использованы для оценки генетического разнообразия и выяснения филогенетических связей среди 11 образцов трёх видов травянистых пионов (включая *P. lactiflora*), произрастающих в Корее (Lim et al., 2013). В исследованиях генетического разнообразия видов секции Moutan с помощью RAPD-маркеров было показано близкое генетическое родство пиона Рока *P. rockii* (S.G. Haw & Lauener) T. Hong & J.J. Li ex D.Y. Hong и *P. jishanensis* T. Hong & W.Z. Zhao. В результате анализа генетических взаимосвязей семи диких видов секции Moutan, они сгруппировались в два кластера, в соответствии с делением на подсекции Delavayanae и Vaginatae, выделяемые на основании биологических особенностей и данных таксономии (Ji et al., 2012; Fan et al., 2019).

Высокий уровень генетической изменчивости диких видов древовидного пиона был подтвержден с использованием маркеров AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism). По результатам исследования семь видов были разделены на две группы: *P. jishanensis*, *P. rockii*, пион Оста *P. ostii* T. Hong & J.X. Zhang, *P. decomposita* Hand.-Mazz. и *P. delavayi* var. *lutea*, пион Потанина *P. potaninii* Komar., *P. ludlowii* (Stern & G. Taylor) D.Y. Hong., что согласуется с современными представлениями о филогенетических связях среди изученных видов. В исследованиях с использованием маркеров SRAP (Sequence Related Amplified Polymorphism) было показано генетическое разнообразие группы китайских сортов древовидных пионов и их родство с группами из Японии, Франции и Соединенных Штатов (Ji et al., 2012; Fan et al., 2019).

В работах по изучению генетического родства, для решения задач структурирования генетического разнообразия, а также для идентификации сортов используют SSR-маркеры (Simple Sequence Repeats). Этот тип маркеров в сочетании с анализом полиморфизма трех межгенных спейсерных районов (*petB-petD*, *rps16-trnQ*, *psbA-trnH*) хлоропластной ДНК, а также с данными изучения 22 морфологических признаков, успешно использован для подтверждения происхождения представителя секции Moutan *P. yananensis* T. Hong & M.R. Li в результате гибридизации *P. jishanensis* T. Hong & W.Z. Zhao в качестве материнской формы и *P. rockii* – в качестве отцовской (Yuan et al., 2010). С помощью SSR-маркеров структурировано генетическое разнообразие выборок образцов древовидного пиона *P. rockii* различного происхождения и выявлены значимые ассоциации ряда микросателлитных локусов с хозяйственно ценными признаками

(Wu et al., 2016; 2017). Микросателлитные маркеры также оказались эффективными при структурировании генетического разнообразия травянистых пионов различного происхождения (Ji et al., 2014).

Пионы имеют очень длительный ювенильный период (в среднем до трёх лет), поэтому актуальной задачей является идентификация гибридных семян при межвидовой гибридизации в роде *Paeonia*. Для её решения использовали различные маркерные системы: выявляющие полиморфизм микросателлитных последовательностей (SSR), полиморфизм последовательностей, локализованных между микросателлитами (ISSR), мультилокусный полиморфизм (AFLP), полиморфизм открытых рамок считывания, или интрон-экзонных областей гена (SRAP) (Yang et al., 2020).

Исследования, проведённые с использованием молекулярных маркеров, дали возможность подтвердить или в некоторой степени скорректировать существующие гипотезы о происхождении видов и их генетических взаимосвязях, которые ранее базировались главным образом на морфологических характеристиках. В настоящее время остается еще много вопросов, касающихся происхождения и генетических связей в популяции *Paeonia*, но с развитием молекулярной биологии, появляется все больше возможностей для их решения (Yang et al., 2020).

Насыщенные генетические карты играют важную роль в выделении генетических компонент хозяйственно-ценных признаков, равно как в селекции с использованием молекулярных маркеров, особенно для видов с недостаточно изученными геномами. Раскрытие генетических механизмов формирования хозяйственно ценных признаков может послужить важным толчком для селекции, однако генетический анализ у *Paeonia* осложняют плохая самосовместимость, высокий уровень гетерозиготности и длительный ювенильный период (Cheng, Chen, 1998). С учётом этих ограничений, для пиона довольно сложно получить идеальную картирующую популяцию. К настоящему времени для создания генетических карт у *Paeonia* использованы три картирующие популяции.

На основе популяции F_1 , полученной в результате гибридизации *P. ostii* 'Feng Dan Bai' M24 $\times$ *P. suffruticosa* 'Hong Qiao', была построена первая генетическая карта высокой плотности для древовидного пиона с использованием технологии SLAF-seq (генотипирование путем секвенирования амплифицированных фрагментов конкретного локуса, Specific-Locus Amplified Fragment sequencing). Полученная карта включала 1261 маркер в пяти группах сцепления, из них 1189 являлись маркерами SLAF, а 72 – маркерами SSR (Cai et al., 2015). В следующих исследованиях гибридная популяция F_1 , полученная от скрещивания *P. ostii* 'Feng Dan' в качестве материнского родителя и *P. suffruticosa* 'Xin Ri Yue Jin' в качестве отцовского, была использована для построения генетической карты на основе SSR-маркеров. Всего было картировано 35 SSR-маркеров, распределённых

по пяти группам сцепления, каждая из которых включала 3-14 маркеров (Guo et al., 2017). С использованием технологии высоко разрешающего генотипирования путем секвенирования (GBS, Genotyping by sequencing) получена интегрированная генетическая карта, содержащая 3868 маркеров в пяти группах сцепления со средним расстоянием между маркерами 3,406 cM (Zhang L. et al., 2019).

Популяция F_1 , полученная от скрещивания $P. \times suffruticosa$ 'Qing Long Wo Mo Chi' $\times P. \times suffruticosa$ 'Mo Zi Lian', была использована для построения насыщенной генетической карты на основе маркеров RADseq (Restriction site-Associated DNA sequencing). Она включала 1471 маркер от женского родителя в семи группах сцепления и 793 маркера от мужского в пяти группах сцепления (Li et al., 2019). Таким образом, все известные для пионов генетические карты сконструированы только для $P. \times suffruticosa$, генетические карты для представителей секции *Paeonia* пока не разработаны (Yang et al., 2020).

Для обеспечения более глубоких исследований в области генетики и селекции пионов необходимо наличие секвенированного и аннотированного генома. В 2020 году был секвенирован геном $P. \times suffruticosa$ (сорт 'Luo shen xiao chun'); его размер составляет около 13,79 гига-оснований. Это самый большой секвенированный к настоящему времени геном двудольных растений (Lv et al., 2020). Для $P. lactiflora$ референсный геном еще не разработан, однако тесное родство этого вида с $P. \times suffruticosa$ дает возможность использовать геном последнего в качестве эталонного. Так, при использовании секвенированного генома $P. \times suffruticosa$ в качестве референсного, был проведен поиск ассоциаций среди 722 339 SNP, полученных для 99 диплоидных образцов $P. lactiflora$ с помощью технологии SLAF-seq и идентифицированы 40 значимых SNP, ассоциированных с окраской лепестков (Liu et al., 2022).

История селекции пионов

Селекция пионов началась значительно позже, чем использование этих растений в озеленении. Первое описание 24 сортов $P. \times suffruticosa$ было проведено в Японии в начале X века. Активная работа по селекции пионов началась с привлечением $P. lactiflora$ в середине XVI века в Китае, когда было зарегистрировано около 30 сортов. Китайские сорта являлись одними из лидеров по устойчивости к влиянию абиотических факторов и поражению возбудителем серой гнили, что и привело к активному их вовлечению в селекционный процесс. В начале XVIII века началось активное распространение пионов в Японии, где они быстро завоевали популярность среди цветоводов. Там же началась работа по созданию новых сортов травянистых и древовидных пионов, в результате чего были получены пионы с так называемым японским типом цветка, переходной формой между немахровым и махровым цветками. В начале 1900-х годов пионы с японским типом цветка были завезены в Евро-

пу и Северную Америку, с чем и было связано появление новых направлений в селекции пионов.

Выведением новых сортов пиона в Европе занялись в первой половине XIX века после того, как из Китая были импортированы многие сорта травянистых и древовидных пионов. Особенно активно селекционная деятельность началась во Франции, благодаря этому были созданы самые обширные и знаменитые коллекции не только в Европе, но и во всем мире. Одним из главных и модных направлений у французских селекционеров того времени было создание сортов с ароматным цветком, имеющим махровую розовидную форму с большим количеством лепестков. Там же во Франции в конце XIX века впервые были скрещены дикорастущие виды травянистых и древовидных пионов с культурными формами.

В США первые сорта пионов, завезенные частично из Китая, частично из Европы, появились в 1830 году. Пионы достаточно быстро завоевали популярность у цветоводов. Селекция на американском континенте стала развиваться очень быстрыми темпами, особенно с 1850 по 1900 год, и уже в 1903 году в США создается Американское общество пионоводов – American Peony Society (Krasnova, 1971; Uspenskaya, 2003; Uspenskaya, Murashev, 2017; Mironova, Reut, 2017).

Американские цветоводы в своей селекционной работе активно привлекали дикорастущие виды пионов. Так в 1920-х годах были получены раннецветущие сорта пионов с оригинальной яркой окраской цветка путем скрещивания пиона травянистого $P. lactiflora$ и пиона лекарственного $P. officinalis$. Дикие виды пионов использовали и при получении межвидовых гибридов в Европе в конце XIX века, скрещивая их с $P. lactiflora$. В конце XX века и в начале XXI века начинается селекционный процесс по созданию межсекционных гибридов (Krasnova, 1971; Uspenskaya, 2003; Kamenetsky, Dole, 2012; Uspenskaya, Murashev, 2017; Mironova, Reut, 2017). В 1948 году в Японии впервые получены первые межсекционные гибриды путем скрещивания молочноцветкового пиона $P. lactiflora$ 'Kakoden' и древовидного пиона $Paeonia \times lemoinei$ 'Alice Harding'. Также впервые получили травянистый пион с желтыми цветками, который был целью многих селекционеров продолжительное время. В дальнейшем данные гибриды стали классифицировать как «Ито-гибриды» (Itoh hybrids). Особую популярность межсекционная гибридизация получила и у американских селекционеров. Получение межсекционных гибридов можно назвать огромным скачком и успехом в современной селекционной работе с пионами (Tokareva, 2018; Yang et al., 2020).

Пионы в России. Ботанические описания диких видов и появление первых сортовых пионов в России датируются началом XVIII века. Пионы выращивали только в аптекарских садах или в небольших частных коллекциях (Kamenetsky, Dole, 2012). Первые древовидные пионы появились в каталогах Петербургского ботанического сада в 1824 году, в этот период их выращива-

ли как горшечные растения в оранжереях, а в открытый грунт растения были пересажены в 1939 году. В середине XIX века ассортимент выращиваемых пионов стал значительно расширяться за счет привоза французских сортов *P. lactiflora*, которые, как правило, закупами частные садовые питомники. Начало селекционной работы и научных исследований пионов в нашей стране связано с получением из Франции большой коллекции сортов пиона

P. lactiflora Всесоюзным институтом растениеводства (ВИР) в Ленинграде (Krasnova, 1971; Uspenskaya, 2003).

В настоящее время коллекция пионов ВИР насчитывает 176 образцов, из которых 5 образцов – дикие виды и 171 образец – культурные формы. Коллекция сортов пионов состоит на 39% из сортов, выведенных в США, 32% – сорта Франции и 20% – сорта советской селекции (рисунк; табл. 2) (Vasileva, 2022).



Рисунок. Сорта пионов отечественной и американской селекции в коллекции ВИР

Слева направо верхний ряд: 'Памяти Гагарина', автор сорта Н. С. Краснова, 1957 год; 'Akron', автор сорта William H. Krekler, 1962 год; 'Dawn Pink', автор сорта H. Sass, 1946 год; средний ряд: 'Антарктида', авторы сорта Е. Д. Харченко, И. А. Тыран, 1971 год; 'Аркадий Гайдар', автор сорта Н. С. Краснова, 1958 год; 'Варенька', автор сорта Н. С. Краснова, 1958 год; нижний ряд: 'Восток', автор сорта Н. С. Краснова, 1957 год; 'Нежный', автор сорта А. А. Сосновец, 1961 год; 'Червоный Оксамыт', авторы сорта В. Ф. Горобец, И. А. Тыран, 1984 год (фото М. В. Васильевой, А. А. Иванова)

Figure. Varieties of peonies of domestic and American breeding in the VIR collection

From left to right, the top row: cv. 'Pamyati Gagarina', author N. S. Krasnova, 1957; cv. 'Akron', author William H. Krekler, 1962; cv. 'Dawn Pink', author H. Sass, 1946; middle row: cv. 'Antarktida', authors E. D. Kharchenko, I. A. Tyran, 1971; cv. 'Arkady Gaidar', author N. S. Krasnova, 1958; cv. 'Varenka', author N. S. Krasnova, 1958; bottom row: cv. 'Vostok', author N. S. Krasnova, 1957; cv. 'Nezhnyy', author A. A. Sosnovets, 1961; cv. 'Chervonyy Oksamyt', authors V. F. Gorobets, I. A. Tyran, 1984 (photos by M. V. Vasilyeva, A. A. Ivanov)

Таблица 2. Пионы отечественной селекции в коллекции ВИР

Table 2. Domestically bred peonies in the VIR collection

Вид / Species	Сорт / Variety	Год получения / Year of release	Оригинатор / Originator	Окрас / Color	Сроки цветения / Flowering dates	Тип цветка / Flower type
Пион молочноцветковый <i>Paeonia lactiflora</i> Pall.	‘Антарктида’	1971	Е.Д. Харченко/ И. А. Тыран	молочно- белый	среднепоздний	махровый розовидный
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Аркадий Гайдар’	1958	Н.С. Краснова	светло- карминно- красный	среднепоздний	махровый полушаровидный
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Белый Парус’	1958	А.А. Сосновец	белый с кремовым	средний	махровый полушаровидный
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Богатырь’	1954	А.А. Сосновец	розово- сиреневый	среднеранний	махровый
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Варенька’	1958	Н.С. Краснова	ярко-розовый	среднепоздний	махровый
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Вечерняя Москва’	1961	А.А. Сосновец	светло карминно- красный	среднепоздний	махровый полушаровидный
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Восток’	1957	Н.С. Краснова	светло- малиновый	средний	махровый розовидный
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Восход’	1958	А.А. Сосновец	ярко-розовый	среднепоздний	розовидный
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Жемчужная россыпь’	1989	В.Ф. Горобец / И.А. Тыран.	ярко-розовый	ранний	японского типа
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Золушка’	1954	А.А. Сосновец	темно-розово- сиреневый	среднеранний	полумахровый
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Зорька’	1965	А.А. Сосновец / В.Ф. Фомичева	розовый	поздний	махровый розовидный
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Казачок’	1982	Е.Д. Харченко/ И.А. Тыран	темно- вишневый	ранний	немахровый
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Карнавал’	1953	А.А. Сосновец	розово- сиреневый	среднеранний	махровый
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Крейсер Аврора’	1959	А.А. Сосновец	малиновый	средний	махровый
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Любимец’	1959	Н.С. Краснова	нежно-розово- белый	среднепоздний	махровый
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Нежный’	1961	А.А. Сосновец	светло- сиренево- розовый	среднеранний	махровый полушаровидный
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Памяти Академика Цицина’	1969	Н.С. Краснова	кремовый с розовым	средний	махровый
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Памяти Гагарина’	1957	Н.С. Краснова	белый с малиново- розовыми включениями	средний	махровый розовидный
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Памяти Паустовского’	1960	А.А. Сосновец	светло- розовый	поздний	махровый

Вид / Species	Сорт / Variety	Год получения / Year of release	Оригинатор / Originator	Окрас / Color	Сроки цветения / Flowering dates	Тип цветка / Flower type
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Парковый’	1971	Е.Д. Харченко / И.А. Тыран	розовый с сиреневым оттенком	средний	махровый розовидный
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Первенец’	1956	Н.С. Краснова	нежно- розовый	ранний	махровый розовидный
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Перламутр’	1967	А.А. Сосновец	светло- розовый	среднепоздний	махровый корончатый
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Победа’	1957	С.Д. Куполян	светло- карминно- красный	поздний	махровый полушаровидный
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Подарок Цветоводам’	1959	Н.С. Краснова	темно- розовый	средний	махровый
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Привет Алтая’	1963	З.И. Лучник	сиренево- розовый	среднеранний	немахровый
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Славутич’	1971	Е.Д. Харченко И.А. Тыран	сиренево- розовый	средний	махровый розовидный
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Солнышко’	1960	А.А. Сосновец	белый с кремово- желтым	средний	махровый корончатый
<i>P. lactiflora</i> Pall.	‘Яблочкина’	1960	А.А. Сосновец	темно- сиренево- розовый	средний	махровый розовидный

Наиболее продуктивная научная и исследовательская работа началась в послевоенное время, когда коллекции пионов стали создаваться в ботанических садах и научных учреждениях СССР, среди которых активное участие принимал и ВИР. Селекцию травянистых пионов проводили на базе французских и голландских сортов, образцы которых поступили в ВИР. Так в 1947 году в Главном ботаническом саду АН СССР (ГБС) насчитывалось порядка 200 сортов французской селекции, часть из которых была получена из питомников Европы. Выведением отечественных сортов стали заниматься с 1949 года. В настоящее время коллекция ГБС Российской академии наук (РАН) включает около 500 сортов пионов, из них 335 являются сортами *P. lactiflora*. С 1951 года селекцией как травянистых, так и древовидных пионов занимаются в Ботаническом саду МГУ, результатом стало получение 43 сортов *P. × suffruticosa*, а коллекция травянистых пионов включает около 220 образцов. Одна из самых больших коллекций в России находится в ФГБНУ Федеральный научный селекционно-технологический центр садоводства и питомниководства (ВСТИСП); она включает 540 образцов, из которых 420 сортов иностранной селекции. В Южно-Уральском ботаническом саду-институте работы по селекции пионов проводятся с 1955 года, посадочный материал начал поступать в 1939-1940 годах, в том числе из коллекции ВИР. Также ведутся селекцион-

ные работы в Научно-исследовательском институте садоводства Сибири имени М.А. Лисавенко, с 1976 года на Новосибирской зональной станции садоводства, в Ботаническом саду-институте Дальневосточного отделения РАН, коллекция последнего составляет 120 сортов и 9 видов (табл. 3). В Ботаническом саду Петра Великого БИН РАН (г. Санкт-Петербург) К.Г. Ткаченко проведена большая работа по интродукции в условиях Санкт-Петербурга кавказских видов рода *Paesia*: *P. caucasica* (Schiz.) Schiz., *P. daurica*, *P. mlokosewitschii*, *P. macrophylla*, *P. tenuifolia*, *P. tomentosa*, *P. wittmanniana* (Tkachenko, 2015). Большой вклад в селекцию пионов внесли и отечественные пионоводы-любители, которые вывели много прекрасных сортов, среди которых ‘Амур’, ‘Муза’, выведенные М. И. Акимовым, ‘Галина Уланова’, ‘Победа’, полученные С.Д. Куполяном, сорта ‘Курильские острова’, ‘Светлана Удинцева’, выведенные В.М. Дубровым (Mironova, Reut, 2013; 2015; 2017; Shevkun, 2016; Dyakova et al., 2017).

Основными направлениями в отечественной селекции сейчас остаются получение обильно цветущих сортов с оригинальной окраской для использования в озеленении садов и парков, получение сортов с ранними и поздними сроками цветения, увеличение продолжительности периода цветения и повышение устойчивости к климатическим условиям произрастания. Так одними из направ-

Таблица 3. Коллекции травянистых пионов научно-исследовательских институтов России
Table 3. Collections of herbaceous peonies in Russian research institutes

Научно-исследовательский институт/ Research Institute	Сортов в коллекции/ Cultivars in the collection	Ссылка/ Reference
Федеральный научный селекционно-технологический центр садоводства и питомниководства	540	Shevkun, 2016
Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН	335	Dyakova et al., 2017
Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова	220	Mironova, Reut, 2017
Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова	176	Vasilieva, 2022
Ботанический сад-институт Дальневосточного отделения РАН	120	Mironova, Reut, 2017
Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН	56	Mironova, Reut, 2017

лений в селекции *P. × suffruticosa* является увеличение устойчивости к низким температурам и оригинальная окраска цветка, тогда как в селекции *P. lactiflora* большое внимание уделяется получению форм с компактным кустом, крепкими прямостоячими стеблями, прочным цветоносом и высокими декоративными качествами цветка (Krasnova, 1971; Uspenskaya, 2003; Rakhmangulov, Tikhonova, 2021). Одним из актуальных направлений в селекции пионов является создание сортов с ранними и сверхранними сроками цветения (Gorobets, Kosenko, 2016).

В России на данный момент выращивается более тысячи сортов пионов, из которых в начале 2000-х годов отечественных числилось около 200 (Pavlova, 2010; Mironova, Reut, 2013). В свою очередь, в Американском обществе пионоводов на конец 2019 года зарегистрировано 6744 сорта (Fan et al., 2019; Yang et al., 2020).

Гибридизация: внутривидовая, межвидовая, межсекционная – до настоящего времени является основным методом получения сортов пионов с новыми улучшенными декоративными и хозяйственно-ценными признаками (Yang et al., 2020).

Традиционная селекция пионов *Paeonia L.*

Внутривидовая гибридизация. Для создания новых сортов путём внутривидовой гибридизации сначала использовали метод свободного опыления растений с последующим отбором наиболее перспективных экземпляров. Отбор сеянцев от свободного опыления в прошлом вносил большой вклад в создание новых форм древесного пиона *P. × suffruticosa*, но и сейчас данный метод используют во многих селекционных центрах Японии и Китая. С использованием этого метода в Японии

было получено несколько сотен сортов, которые выделены в отдельную группу японских древовидных пионов *P. × suffruticosa* Japan Group. Важную роль в селекции пионов сыграл метод искусственного опыления, с использованием которого стало возможным целенаправленное улучшение сортов посредством гибридизации (Uspenskaya, 2003; Cheng, 2007; Gorobets, Prasol, 2012).

Работа по внутривидовой гибридизации у травянистых пионов ведётся преимущественно с представителями *P. lactiflora*. Основные работы по селекции пионов в европейских странах стали проводить после ввоза в эти страны *P. lactiflora*. XIX век принято считать эпохой расцвета внутривидовых скрещиваний, в этот период было получено множество сортов, не утративших популярность и в настоящее время. Лидерами в этом направлении являлись французские селекционеры, о чем свидетельствуют их знаменитые и популярные по сей день сорта ‘Sarah Bernhard’ и ‘Duchesse de Nemours’, используемые в промышленном производстве срезанного цветка в Европе и Северной Америке. В настоящее время скрещивание сортов *P. lactiflora* продолжает оставаться актуальным для селекции, так как рынок срезанных цветов развивается большими темпами во всем мире, а также подобные скрещивания остаются востребованными для удовлетворения запросов потребителей во всё новых сортах (Yang et al., 2020).

В ботаническом саду МГУ и Южно-Уральском ботаническом саду-институте (Уфа) с середины XX века ведутся работы по селекции *P. lactiflora* с использованием методов свободного опыления и межсортных скрещиваний, в результате которых получено несколько десятков сортов (Mironova, Reut, 2017). Внутривидовая гибридизация в пределах *P. lactiflora* была основным направлением в работе селекционеров до начала XX века (Uspenskaya,

2003; Gorobets, Prasol, 2012; Kamenetsky, Yu, 2022).

Межвидовая гибридизация. Следующим этапом и одним из передовых направлений современной селекции пионов является межвидовая гибридизация. Межвидовые гибриды отличаются ранними и очень ранними сроками цветения, это является одной из особенностей данной группы пионов (Tokareva, 2018). Это можно объяснить тем, что дикие виды пионов характеризуются более ранними сроками цветения по сравнению с сортами. Очевидно, признак раннего цветения передается гибридам от дикого родителя, поскольку наследуется по доминантному типу. Использование в селекции диких видов считается одним из перспективных направлений, благодаря интрогрессии генов, которые могут значительно улучшить ряд декоративных и хозяйственно-ценных признаков, например, дают возможность получить ранние и очень ранние сорта с повышенной устойчивостью к различным факторам окружающей среды и заболеваниям (Uspenskaya, Murashev, 2020).

В литературе описаны многочисленные примеры успешной межвидовой гибридизации как среди древесных, так и среди травянистых пионов. В Европе скрещивать виды пионов стали в конце XIX века и наибольшего успеха добились французские, немецкие и английские селекционеры. Так во Франции провели успешное скрещивание двух видов *P. lactiflora* и *P. wittmanniana*, в Германии скрестили *P. peregrina* и *P. wittmanniana*, в Англии *P. officinalis* и пион бараний *P. arietina* Anderson. Самого существенного результата добились американские селекционеры, которые в результате межвидовой гибридизации получили очень большое число гибридов и тем самым способствовали развитию данного направления в селекции. Так впервые были получены гибриды трех видов пионов: *P. lactiflora*, *P. officinalis* L., пиона крупнолистного *P. macrophylla*. При скрещивании *P. lactiflora* в различных комбинациях с *P. macrophylla*, *P. peregrina* и *P. mlokosewitschii*, был получен сорт сверхраннего срока цветения 'Sunlight' с бледно-желтой окраской цветка (Kulygina, 2008; Gorobets, Prasol, 2012).

В Национальном ботаническом саду (НБС) Украины ведутся работы по гибридизации для получения сортов с ранним и очень ранним сроком цветения. В ходе работы используют межвидовые скрещивания сортов *P. lactiflora*, *P. officinalis* с дикорастущими видами пиона уклоняющегося *P. anomala* L., *P. peregrina*, *P. wittmanniana* и рядом других видов, в результате которых получились гибриды с ранним сроком цветения и декоративными качествами цветка, которые до этого не встречались (Gorobets, Prasol, 2012; Gorobets, Kosenko, 2016). Для получения раннецветущих сортов в ботаническом саду Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (МГУ) в своей работе использовали гибриды, полученные от *P. lactiflora* и *P. peregrina* (Uspenskaya, Murashev, 2020).

В ботаническом саду МГУ с середины XIX века ведутся работы над повышением холодоустойчиво-

сти пиона, для этих целей в рамках селекционного процесса привлекались дикие виды древовидных пионов (Uspenskaya, Murashev, 2017). В Научно-исследовательском институте садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко результатом скрещивания *P. lactiflora* и *P. anomala* стали три гибридных сорта, одним из которых является сорт «Новость Алтая», считающийся достоянием отечественной селекции (Mironova, Reut, 2017).

Для выведения сортов с желтой окраской цветка селекционеры часто использовали одну из форм *P. lutea* var. *ludlowii*, имеющую крупные цветки и обладающую повышенной морозостойкостью. Во Франции и США в результате скрещиваний *P. delavayi* и *P. lutea* с *P. × suffruticosa* получили окраски цветка, которые ранее невозможно было достичь путем внутривидового скрещивания *P. × suffruticosa*. Результатом межвидовой селекции стало появление группы гибридов, имеющих желтый, оранжевый и алый цветки (Uspenskaya, 2003; Yang et al., 2020).

Межсекционная гибридизация древовидных и травянистых пионов является не только одним из самых молодых методов селекции, но и одним из самых активно развивающихся и набирающих популярность. Гибриды сочетают в себе морфо-биологические признаки как древовидных, так и травянистых пионов. Так структура цветков и листьев имеют сходство с древовидными, однако после окончания вегетационного периода листья и стебли отмирают, как у травянистых. Также большинство межсекционных гибридов имеют отличную адаптационную способность к различным условиям среды и стрессу, обладают устойчивостью ко многим заболеваниям, характеризуются богатой палитрой окраски цветка и обильным цветением. Большинство гибридов получают путем скрещивания представителей секций Moutan и Paeonia, основную часть скрещиваний составляют гибриды пиона молочнокветкового *P. × lactiflora* и гибридов пиона желтого *P. × lutea*, чем и объясняется большое количество гибридов с желтой окраской цветка. К результатам таких скрещиваний относятся сорта: 'Bartzella', 'Garden Treasure', 'First Arrival' и многие другие гибриды, которые стали популярными во всем мире (Cheng et al. 2007; Tokareva, 2018; Yang et al., 2020).

От скрещиваний видов разной ploидности получено множество триплоидных форм. В особую группу межсекционных гибридов выделены гибриды Itoh, полученные в результате скрещиваний представителей секций Moutan и Paeonia, при использовании их как в качестве отцовского, так и материнского родителей. Гибриды Itoh имеют триплоидное число хромосом ($2n = 3x = 15$) (Yang et al., 2017). Все известные в литературе гибриды Itoh являются триплоидами, полученными преимущественно от скрещиваний диплоидного *P. lactiflora* в качестве материнской формы с древесным диплоидным пионом *P. delavayi* var. *lutea* в качестве отцовской. Методами геномной гибридизации ДНК-ДНК *in situ* (GISH) и флуоресцентной ДНК-

ДНК гибридизации *in situ* (FISH) в сочетании с методами проточной цитометрии и с проведением анализа кариотипа показано, что два набора хромосом гибридов Itoh происходят от отцовского родителя, а один – от материнского (Cui et al., 2022).

Число видов и сортов, вовлекаемых в межсекционные скрещивания, постоянно увеличивается, что создает предпосылки для получения еще большего разнообразия гибридных форм с уникальными характеристиками. Наиболее часто осуществляют следующие комбинации скрещиваний: *P. lactiflora* × *P. × suffruticosa*, *P. lactiflora* × *P. delavayi*, *P. × suffruticosa* и *P. delavayi* × *P. lactiflora* (Yang et al., 2020).

Возможности использования межсекционной гибридизации ограничены нескрещиваемостью видов, низкой всхожестью гибридных семян, стерильностью гибридных растений. Одной из задач в настоящее время является получение фертильного гибрида второго поколения, способного завязывать семена (Cheng et al. 2007; Tokareva, 2018; Yang et al., 2020).

В настоящее время метод гибридизации является основным в селекции пионов, однако его широкое использование затруднено из-за длительного периода от прорастания семян до генеративной фазы растения, а также трудозатратной составляющей этого процесса (Cheng, 2007; Rakhmangulov, Tikhonova, 2021).

Потенциал использования биотехнологических методов в селекционном процессе

Традиционная селекция пионов является трудоемким процессом, который охватывает большой временной период ввиду длительного вступления сеянцев в генеративную фазу, низкого процента всхожести гибридных семян, расщепления по целевому признаку в потомстве. Получение форм с интересующими селекционера признаками может занимать временной интервал до 10 лет. Вследствие этого, как и у многих других декоративных растений, в селекции пионов используют методы биотехнологии, которые позволяют ускорить этот процесс за счет существенного облегчения процесса размножения с получением на выходе генетически однородного материала (Cheng, 2007; Yang et al., 2020; Rakhmangulov, Tikhonova, 2021).

С развитием молекулярно-генетических исследований и молекулярной селекции культивирование *in vitro* стало ключевым этапом работ по трансформации растений. Культивирование *in vitro* считается эффективным способом сохранения гермоплазмы за счет массового клонального размножения. Создание универсальной и эффективной системы регенерации является одной из главных целей исследований пионов в культуре *in vitro* (Shen et al., 2012; Yang et al., 2020; Rakhmangulov, Tikhonova, 2021).

Одним из недостатков пионов является длительный и сложный период покоя семян (до 2-3 лет) и медленный рост самого растения: для получения взрослого

растения из семян древовидного пиона потребует около 10 лет (Shen et al., 2014). Этот процесс может быть значительно ускорен за счет сокращения периода прорастания при культивировании эмбрионов *in vitro*. Так 5-6-месячные растения, выращенные из эмбрионов, полученных от скрещивания сортов *P. × suffruticosa* и введенных в культуру *in vitro*, не отличались по степени развития от двухлетних сеянцев, полученных из проросших в естественных условиях семян (Cheng, 2007). Для *P. lactiflora* были разработаны протоколы культивирования зрелых зиготических зародышей; лучшие результаты были получены при удалении эндосперма и семенной кожуры из семян. Зиготические зародыши трёх сортов ‘Fen Yu Nu’, ‘Zhong Sheng Fen’ и ‘Zhu Sha Pan’, введенные в культуру *in vitro*, начинали прорастать через 20 дней, а зародыши с удаленным эндоспермом прорастали уже через 5 дней. Всхожесть семян с удаленным эндоспермом составляла 89%, а доля растений, полученных из проростков – 61% (Shen et al., 2014). Некоторые авторы полагают, что культивирование эмбрионов в условиях *in vitro* обеспечит новые возможности в селекции *Paeonia* (Cheng, 2007; Qin et al., 2012; Shen et al., 2014).

Определенные успехи достигнуты в области изучения микроклонального размножения *P. × suffruticosa*: при использовании в качестве первичных эксплантов лепестков цветка был успешно индуцирован каллус, из которого получены регенеранты (Chen et al., 2022). Авторы разработали эффективный протокол каллусогенеза для *P. × suffruticosa*. Среда MS – с добавлением 1,5 мг/л 6-БАП (6-бензиламинопурин), 2,0 мг/л 2,4-Д (2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота), и 0,3 мг/л НУК (1-нафтилуксусная кислота) – была определена оптимальной средой индукции каллуса. Были также подобраны серии добавок, эффективных для успешной пролиферации, дифференциации и индукции корней. Полученные растения после акклиматизации и пересадки успешно развивались. В исследовании с помощью сканирующего электронного микроскопа на поверхности каллуса выявлены различные структуры, очевидно, оказывающие влияние на эффективность дифференцировки почек. Предложенная эффективная и быстрая система регенерации каллусов, образованных из лепестков пионов, открывает новые возможности для массового размножения и работ в области генной инженерии пионов (Chen et al., 2022).

Подземные почки, семена, части стеблей являются наиболее часто используемыми эксплантами в исследованиях культуры тканей травянистого пиона. С ноября по март почки материнских растений хорошо развиты, дифференциация и пролиферация в культуре *in vitro* высоки, поэтому отбор эксплантов рекомендуется проводить именно в этот период. Оптимальной средой для индукции спящих почек *P. lactiflora* является среда MS половинной концентрации, включающая 1 мг/л ГК₃ (гиббереллин GA3 от англ. Gibberellic Acid 3) и 1 мг/л БАП. Подходящей средой для размножения побегов является MS половинной концентрации, включающая 1 мг/л БАП и 0,5 мг/л

КТ (кинетин). Наиболее стабильный результат при культивировании в условиях *in vitro* показывают верхушечные почки и части стебля с пазушными почками, образцы которых были собраны с февраля по апрель. При этом во многих исследованиях оптимальным для инициации является среда MS половинной концентрации, содержащая 0,5 мг/л БАП, 0,1 мг/л НУК и 1,0 мг/л ГК₃; оптимальной для пролиферации была среда MS половинной концентрации, содержащая 1 мг/л БАП, 0,5 мг/л ИУК (индолилуксусная кислота) и 0,5 мг/л ГК₃ (Shen et al., 2012).

Были разработаны эффективные протоколы соматического эмбриогенеза с использованием эксплантов из семядолей *P. lactiflora*. Прямой соматический эмбриогенез и прямой органогенез побегов были получены из зрелых, происходящих из зигот эмбрионов пиона Рока *P. rockii* и пиона Оста *P. ostii* 'Feng Dan'. Разработана система регенерации и соматического эмбриогенеза *P. rockii* × 'Jing Hong' (Jana, 2013; Du, 2020).

Оптимальным эксплантом для индукции и пролиферации каллуса у *P. lactiflora* являются семядоли, культивируемые на среде MS, содержащей 0,5 мг/л БАП, 1,0 мг/л НУК и 1,0 мг/л 2,4-Д; стабильные показатели пролиферации каллуса были показаны на среде MS, содержащей 1,0 мг/л ТДЗ (тидiazурон), 1,0 мг/л НУК и 0,5 мг/л 2,4-Д (Duan et al., 2022). Эффективность индукции и пролиферации каллусной ткани, полученной из стебля и листа, сравнительно невысока из-за низкой дифференцирующей способности. Так при использовании черешков, листьев и молодых стеблей *P. lactiflora* в качестве эксплантов, способность к успешной индукции каллуса в течение первых полутора месяцев зависела от условий их культивирования. Наибольшей способностью к дифференцировке каллуса обладали молодые стебли. Успешная регенерация наблюдалась после предварительной темновой инкубации на второй месяц выращивания на среде MS, дополненной двойным количеством CaCl₂ и MgSO₄ и содержащей 0,1 мг/л ИУК или 0,01 мг/л НУК (Tian et al., 2010; Shen et al., 2012; Teixeira da Silva et al., 2012; Duan et al., 2022).

В последнее десятилетие большая работа проводится по молекулярно-генетическим исследованиям декоративных культур, включая генетическую трансформацию с использованием технологии *in vitro* (Mehub et al., 2022). В настоящее время одной из главных проблем для исследований пионов является отсутствие эффективных методов культивирования тканей и систем генетической трансформации. Проблемы при разработке эффективной технологии генетической трансформации пионов обусловлены высоким уровнем контаминации эксплантов, повышенной влажностью, некрозом и окислением эксплантов, а также плохим укоренением и низким уровнем регенерации. Работы по поиску оптимальных протоколов продолжаются (Chen et al., 2022; Duan et al., 2022).

Состояние исследований в области генетики селекционно-ценных признаков

Использование ресурсов гермоплазмы и методов гибридизации позволят ускорить процесс создания новых сортов не только с различными морфологическими признаками, но и с высокой адаптивностью к биотическим и абиотическим факторам окружающей среды. Изучение генетического разнообразия и селекция с применением молекулярных маркеров являются одним из важных этапов в молекулярно-биологических исследованиях пионов.

Селекция пионов с использованием молекулярных маркеров в основном включает два процесса: раннее определение гибридной природы сеянцев и картирование локусов количественных признаков (QTL). Применение маркеров конкретных признаков ускорит процесс селекции (Fan et al., 2019; Yang et al., 2020).

До недавнего времени использование микросателлитных маркеров у пионов было ограничено, но в последнее десятилетие работа в этом направлении значительно ускорилась, было разработано большое количество SSR-маркеров. Находящаяся в открытом доступе информация о разработанных для *P. lactiflora* и *P. × suffruticosa* SSR-маркерах поможет использовать последние в качестве ценного инструмента для молекулярно-генетических исследований и использования источников ценных генов в ускоренной селекции пионов (Li et al., 2011; Sun et al., 2011; Ji et al., 2012, 2014; Guo et al., 2017; Liu, Cheng, 2020; He et al., 2020; Wan et al., 2020; Li C. et al., 2021; Luo L. et al., 2021).

Наряду с молекулярным маркированием, приоритетной задачей генетических исследований у пионов в настоящее время является изучение функциональных генов. Это позволит идентифицировать гены-мишени для включения их в селекционные программы. Можно выделить ряд направлений, по которым было проведено наибольшее количество исследований. Прежде всего, это исследования генетических механизмов формирования окраски цветков у пионов, где основные усилия были сосредоточены на молекулярном механизме образования желтой окраски цветка, значительно меньше проведено работ по изучению образования других окрасок цветка (Fan et al., 2019). Разнообразие окраски цветков обусловлено дифференциальной экспрессией генов, связанных с биосинтезом флавоноидов (Zhao et al., 2012). Основные исследования проводятся в направлении изучения уровня экспрессии структурных генов, играющих ключевую роль в биосинтезе антоцианов. Было выявлено, что уровни экспрессии генов, участвующих в метаболическом пути флавоноидов – гена *PIDFR* дигидрофлавонол-4-редуктазы и гена *PIANS* антоцианидинсинтазы, имели ключевую роль смены окраски цветка *P. lactiflora* от белого к розовому и далее к красному цвету; гена *PIPAL* фенилаланинаммониазиды, *PIANS*, и гена *Ps3GT* антоцианидин-3-О-глюкозилтрансферазы играли важную роль в образовании красной окраски

у *P. lactiflora* и *P. × suffruticosa*; на формирование желтой окраски у *P. lactiflora*, *P. × suffruticosa* и *P. delavayi* влияли уровни экспрессии генов *PIPAL*, *PIFLS* флавонолсинтазы, *PIDFR*, *PLANS*, *PI3GT*, а также генов *PI5GT* антоцианидин-5-О-глюкозилтрансферазы *PdTHC2'GT* (2'-глюкозилтрансферазы), *PsCHS* (хальконсинтазы), *PsCHI* (хальконизомеразы), *PdCHI*, *PsF3H* флавоноид 3-гидроксилазы, *PsF3'H* флавоноид 3'-гидроксилазы, *PsDFR*, *PsFLSs*, *PsF3Hs* и *PSF3'HS* (Zhao et al., 2014; 2016; Luo X. et al., 2021; Wu et al., 2022; Zou et al., 2023). Также уровень экспрессии генов *PrDFR* и *PrANS* оказывал влияние на образование пятнистости на лепестках у *P. rockii* (Shi et al., 2022). На содержание антоцианов, в зависимости от стадии развития, у пионов *P. lactiflora* и *P. × suffruticosa*, влияли уровни экспрессии следующих генов: *PsCHS*, *PsCHI*, *PsDFR*, *PsANS*, *PIPAL*, *PICHS*, *PICHI*, *PIF3H*, *PIDFR*, *PIUF5GT*, *PIUF3GT* (Zhao et al., 2012; Zhang et al., 2021a; Tang et al., 2020).

Важную роль в регуляции окраски цветков, в дополнение к структурным генам, играют факторы транскрипции, которые участвуют в регуляции биосинтеза антоцианов. В настоящее время все больше внимания уделяется выяснению механизмов влияния на окраску цветков представителей семейства *R2R3-MYB* (миелобластога), регулирующих транскрипцию структурных генов, участвующих в биосинтезе антоцианов: *PqMYB4*, *PsMYB114L*, *PsMYB12L*, *PrMYB5*, *PsMYB11*, *PsMYB58*, *PsMYB57*, *PsMYB30*, *PsMYB44*, *PqMYB1*. Так *PrMYB5* и *PsMYB11*, участвуют в образовании пигментации лепестков у *P. rockii* и *P. × suffruticosa*, *PsMYB12L*, регулирующий экспрессию *PsDFR*, возможно является ключевым фактором образования двойных пятен на лепестках цветка у *P. × suffruticosa*, *PsMYB30* участвует в образовании пятен красного цвета на лепестках у *P. × suffruticosa*, а *PsMYB44*, наоборот, путем ингибирования экспрессии структурного гена *DFR*, препятствует распространению пятнистости лепестков цветка у *P. × suffruticosa* (Zhang X. et al., 2019; Huo et al., 2020; Luo X. et al., 2021; Zhang et al., 2020a, b; Zhang et al., 2021b; Shi et al., 2022; Luan et al., 2022; Zhang et al., 2023).

Устойчивость пионов к абиотическим и биотическим факторам среды изучена мало. Ареал распространения пионов постоянно расширяется и поэтому важно изучать функции генов, связанных с адаптивностью и стрессоустойчивостью. К настоящему времени определены ключевые факторы *PIPM19L* и *PIMYB108*, участвующие в контроле засухоустойчивости у *P. lactiflora*. Ген *PIPM19L* участвует в контроле синтеза абсцизовой кислоты (АВА) и индуцирует участие сигнального пути АВА в реакции на засуху. Стресс от засухи индуцирует экспрессию гена *PIPM19L*, способствуя увеличению содержания АВА в клетках растений, а затем активирует гены, связанные с реакцией на стресс от засухи, вызывая закрытие устьиц, уменьшение транспирации и эффективное поддержание водного баланса в растении. *PIMYB108* служит для регулирования накопления флавоноидов, активных форм кис-

лорода (АФК), фотосинтетической способности. Экспрессия этого гена повышалась в период наступления стресса от засухи, и это положительно коррелировало с устойчивостью к засухе у пиона (Wu et al., 2021; Guan et al., 2022; Meng et al., 2022).

В настоящее время, в связи с активно развивающейся цветочной отраслью и промышленным цветоводством, одной из главных целей генетических исследований рода *Paeonia* должно стать получение новых сортов, устойчивых к болезням. В результате исследований определен предполагаемый ген *PIWRKY65* (гены устойчивости к болезням в клетках регулируются факторами транскрипции, включая WRKY – белок, который связывается с ДНК и регулирует экспрессию генов, стимулируя или подавляя транскрипцию), участвующий в устойчивости *P. lactiflora* к альтернариозу, возбудителем которого является *Alternaria tenuissima* Samuel Paul Wiltshire. Так, транскрипционный фактор миелоцитоматоза *MYC2* является регулятором жасмоновой кислоты (JA) – гормона, регулирующего рост и развитие растений, участвует в экспрессии генов, связанных с устойчивостью к болезням *P. lactiflora*, в том числе и к серой гнили, вызываемой *Botrytis cinerea* Pers. (Gong et al., 2015; Wang et al., 2020).

Широкое применение для редактирования генов в настоящее время, получила система CRISPR/Cas, которая является одной из самых передовых и развивающихся технологий редактирования генома. CRISPR/Cas позволяет точно модифицировать геномные последовательности и регулировать экспрессию генов. Важным средством достижения эффективной доставки и редактирования генов для систем CRISPR/Cas является генетическая трансформация, опосредованная агробактериями. Экспрессия чужеродных генов в растениях, полученных посредством агробактериальной трансформации, также является эффективным инструментом в работах по выяснению их функций. Так, этим методом была получена оранжевая окраска лепестков цветков у лилии формолонго *Lilium × formolongi* Wada, бледно-пурпурно-розовая окраска лепестков цветков у петунии *Petunia* Juss., бледно-желтые цветки у ипомеи *Ipomoea* L., бледно-желтоватая окраска листьев у фаленопсиса *Phalaenopsis* Blume (Rakhmangulov, Tikhonova, 2021; Rakhmangulov, 2022; Xie et al., 2019).

Из-за отсутствия стабильной системы генетической трансформации, при изучении функций генов пионов в основном использовали модельные растения резуховидки Таля *Arabidopsis thaliana* L. Heynh. и табака обыкновенного *Nicotiana tabacum* L. Проблемы создания стабильной системы трансформации связаны с трудностями культивирования пионов в условиях *in vitro*, включая контаминацию, некроз, окисление эксплантов, сложности с дифференцировкой каллуса, проблемы с индуцированием роста корней и укоренением растений (Guan et al., 2022).

Недавно была создана эффективная система временной трансформации и гены-мишени *PIGPAT*, *PIDHN2*

и *PIHD-Zip*, влияющие на стрессоустойчивость пиона, были успешно перенесены в каллус *P. lactiflora*. Уровни экспрессии этих генов в большинстве опытов получились относительно стабильными, что показало эффективность использования данного метода трансформации (Duan et al., 2022; Guan et al., 2022).

Создание стабильной и эффективной системы генетической трансформации играет важную роль для анализа функции генов у пионов, что непосредственно влияет на достижения в исследованиях генетических ресурсов и селекции пионов.

Заключение

В настоящее время традиционные методы селекции остаются основными в работе с пионами, но с развитием современных инструментов биотехнологии и молекулярной генетики селекция выйдет на качественно новый уровень. Сочетание традиционных и современных методов селекции позволит получать за более короткий срок ценные сорта с заданными декоративными и хозяйственно-ценными признаками. Селекцию пионов ограничивают такие факторы как гетерозиготность, плохая самосовместимость и длительный ювенильный период. За счет методов молекулярной селекции возможно преодолеть недостатки традиционных методов и сократить селекционный цикл. Решение проблем с дифференцировкой каллуса и последующей регенерацией даст возможность разработать стабильную систему генетической трансформации, лежащую в основе редактирования генов с применением редактирующей системы CRISPR/CAS. Это позволит преодолеть проблемы традиционной селекции пионов за счет создания точечных мутаций генов-мишеней.

Усилия селекционеров должны быть направлены и на расширение участвующих в селекционном процессе генетических ресурсов. Это можно осуществить за счет использования дикорастущих видов, представляющих в настоящий момент необходимую составляющую для выведения новых сортов, прежде всего, устойчивых к абиотическим и биотическим стрессовым факторам. Применение молекулярных маркеров необходимо для создания полноценной картины разнообразия коллекций генетических ресурсов пионов и ускорения процесса селекции по конкретным декоративным и хозяйственно-ценным признакам. Исследования в области молекулярной биологии и генетики являются одними из передовых направлений, определяющих в будущем тенденции и развитие селекции пионов.

References/Литература

- Botelho F., Rodrigues C., Bruzi A. Ornamental plant breeding. *Ornamental Horticulture*. 2015;21(1):9-16. DOI: 10.14295/rbho.v21i1.770
- Cai C., Cheng F., Wu J., Zhong Y., Liu G. The first high-density genetic map construction in tree peony (*Paeonia* sect. *Moutan*) using genotyping by specific-locus amplified fragment sequencing. *PLoS ONE*. 2015;10(5):e0128584. DOI: 10.1371/journal.pone.0128584
- Cheng F. Advances in the breeding of tree peonies and a cultivar system for the cultivar group. *International Journal for Plant Breeding*. 2007;1(2):89-104. Available from: [http://www.globalsciencebooks.info/Online/GSBOOnline/images/0712/IJPB_1\(2\)/IJPB_1\(2\)89-104o.pdf](http://www.globalsciencebooks.info/Online/GSBOOnline/images/0712/IJPB_1(2)/IJPB_1(2)89-104o.pdf) [accessed Sept. 25, 2023].
- Cheng F., Chen D. Studies on the selection and breeding of new hybrids from blotched tree peony (*Paeonia rockii* cvs.) and the cultivars classification of tree peony. *Journal of Beijing University of Technology*. 1998;20(2):27-32.
- Chen X., Ye C., Yang H., Ji W., Xu Z., Ye S., Wang H., Jin S., Yu C., Zhu X. Callogenesis and plant regeneration in peony (*Paeonia* × *suffruticosa*) using flower petal explants. *Horticulturae*. 2022;8(5):357. DOI: 10.3390/horticulturae8050357
- Cui L., Chen T., Zhao X., Wang S., Ren X., Xue J., Zhang X. Karyotype analysis, genomic and fluorescence in situ hybridization (FISH and FISH) reveal the ploidy and parental origin of chromosomes in *Paeonia* Itoh hybrids. *International Journal of Molecular Sciences*. 2022;23:11406. DOI: 10.3390/ijms231911406
- Du Y., Cheng F., Zhong Y. Induction of direct somatic embryogenesis and shoot organogenesis and histological study in tree peony (*Paeonia* section *Moutan*). *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*. 2020;141:557-570. DOI: 10.1007/s11240-020-01815-4
- Duan S., Xin R., Guan S., Li X., Fei R., Cheng W., Pan Q., Sun X. Optimization of callus induction and proliferation of *Paeonia lactiflora* Pall. and *Agrobacterium*-mediated genetic transformation. *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:996690. DOI: 10.3389/fpls.2022.996690
- Dyakova G.M., Gusev A.V., Mamaeva N.A. The rare varieties of peony (*Paeonia* L.) in collection of the Department of ornamental plants MBG RAS. *Bulletin Main Botanical Garden*. 2017;2(203):18-22. [in Russian] (Дьякова Г.М., Гусев А.В., Мамаева Н.А. Редкие сорта пиона (*Paeonia* L.) в современной коллекции ГБС РАН. *Бюллетень Главного ботанического сада*. 2017;2(203):18-22). URL: https://www.gbsad.ru/doc/2017/gbs-bull/gbs-bull_2-vip203-2017.pdf [дата обращения: 09.10.2023].
- Fan Y., Wang Q., Dong Z., Yin Y., Teixeira da Silva J., Yu X. Advances in molecular biology of *Paeonia* L. *Planta*. 2019;251(1):23. DOI: 10.1007/s00425-019-03299-9
- Gorobets V.F., Prasol V.I. Gene pool and breeding of peonies in Ukraine (Генофонд і селекція піонів в Україні). In: *Assessment, Conservation and Sustainable Use of Plant Biological Diversity: Proceedings of the International Conference dedicated to 80th anniversary of the Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus; 2012 June 19-22; Minsk, Belarus*. Minsk; 2012. Pt 2. p.291-294. [in Russian] (Горобец В.Ф., Прасол В.И. Генофонд и селекция пионов в Украине. В кн.: *Интродукция, сохранение и использование биологического разнообразия мировой флоры: материалы Международной конференции, посвященной 80-летию Центрального ботанического сада Национальной академии наук Беларуси; 19-22 июня 2012 г.; Минск, Беларусь*. Минск; 2012. Ч. 2. С.291-294). URL: https://elibrary.ru/download/elibrary_29658476_34918038.pdf [дата обращения: 09.10.2023].
- Gorobets V.F., Kosenko V.M. Features of the selection process of peonies. In: *Floriculture: history, theory, practice: Proceedings of the VII international scientific conference; 2016 May 24-26; Minsk, Belarus*. Minsk; 2016. p.252-256. [in Russian] (Горобец В.Ф., Косенко В.М. Особенности селекционного процесса пионов. В кн.: *Цветоводство: история, теория, практика: материалы VII Международной научной конференции; 24-26 мая 2016 г.; Минск, Беларусь*. Минск: Конфидо; 2016. С.252-256). URL: http://hbc.bas-net.by/hbcinfo/books/Conf2016_Minsk_CBG.pdf [дата обращения: 09.10.2023].
- Gong S., Hao Z., Meng J., Liu D., Wei M., Tao J. Digital gene expression analysis to screen disease resistance-relevant genes from leaves of herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.) infected by *Botrytis cinerea*. *PLoS ONE*. 2015;10(7):e0133305. DOI: 10.1371/journal.pone.0133305
- Guan S., Kang X., Ge J., Fei R., Duan S., Sun X. An efficient *Agrobacterium*-mediated transient transformation system and its

- application in gene function elucidation in *Paeonia lactiflora* Pall. *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:999433. DOI: 10.3389/fpls.2022.999433
- Guo Q., Guo L., Zhang L., Zhang L.-X., Ma H., Guo D.-Long., Hou X.-G. Construction of a genetic linkage map in tree peony (*Paeonia* section *Moutan*) using simple sequence repeat (SSR) markers. *Scientia Horticulturae*. 2017;219:294-301. DOI: 10.1016/j.scienta.2017.03.017
- He D., Zhang J., Zhang X., He S., Xie D., Liu Y., Li C., Wang Z., Liu Y. Development of SSR markers in *Paeonia* based on *De Novo* transcriptomic assemblies. *PLoS ONE*. 2020;15(1):e0227794. DOI: 10.1371/journal.pone.0227794
- Hicks G.C., Stebbins G. Meiosis in some species and a hybrid of *Paeonia*. *American Journal of Botany*. 1934;21(5):228-241. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1934.tb04958.x
- Hong D. Peonies of the world: taxonomy and phytogeography. Richmond: Kew Publishing; St. Louis: Missouri Botanical Garden; 2010. Available from: <https://archive.org/details/peoniesofworldta000hong/page/n5/mode/2up> [accessed Sept. 10, 2023].
- Huo D., Liu X., Zhang Y., Duan J., Zhang Y., Luo J. A Novel R2R3-MYB Transcription Factor PqMYB4 Inhibited Anthocyanin Biosynthesis in *Paeonia qiui*. *International Journal of Molecular Sciences*. 2020;21(16):5878. DOI: 10.3390/ijms21165878
- Jana S., Sivanesan I., Lim M., Jeong B. *In vitro* zygotic embryo germination and somatic embryogenesis through cotyledonary explants of *Paeonia lactiflora* Pall. *Flower Research Journal*. 2013;21(1):17-22. DOI: 10.11623/frj.2013.21.1.2
- Ji L., Teixeira da Silva J., Zhang J., Tang Z., Yu X. Development and application of 15 novel polymorphic microsatellite markers for sect. *Paeonia* (*Paeonia* L.) *Biochemical Systematics and Ecology*. 2014;54:257-266. DOI: 10.1016/j.bse.2014.02.009
- Ji L., Wang Q., Teixeira da Silva J., Yu X. The genetic diversity of *Paeonia* L. *Scientia Horticulturae*. 2012;143:62-74. DOI: 10.1016/j.scienta.2012.06.011
- Kamenetsky R., Dole J. Herbaceous peony (*Paeonia*): Genetics, physiology and cut flower production. *Floriculture and Ornamental Biotechnology*. 2012;6:62-77.
- Kamenetsky R., Yu X. Cut peony industry: the first 30 years of research and new horizons. *Horticulture Research*. 2022;9:uhac079. DOI: 10.1093/hr/uhac079
- Krasnova N.S. Peonies (Piony). *Kolos Publishers*. Moscow; 1971. [in Russian] (Краснова Н.С. Пионы. Москва: Колос; 1971).
- Kulygina G. Peonies of Arthur Sanders (Piony Artura Sandersa). *Sad i sadik = Garden and Minigarden*. 2008;(5):14-18. [in Russian] (Кулыгина Г. Пионы Артура Сандерса. *Сад и садик*. 2008;(5):14-18).
- Langen E. Pioen blijft overeind ondanks raar seizoen. *Greenity*. 2018;21:28-29. [in Dutch]. Available from: <https://www.peonysociety.eu/wp-content/uploads/2018/08/greenity-2018-Aug-16.pdf> [accessed Sept. 25, 2023].
- Li L., Cheng F., Zhang Q. Microsatellite markers for the Chinese herbaceous peony *Paeonia lactiflora* (*Paeoniaceae*). *American Journal of Botany*. 2011;98(2):16-18. DOI: 10.3732/ajb.1000410
- Li S., Wang L., Shu Q., Wu J., Chen L., Shao S., Yin D. Fatty acid composition of developing tree peony (*Paeonia* section *Moutan* DC.) seeds and transcriptome analysis during seed development. *BMC Genomics*. 2015a;16(1):208. DOI: 10.1186/s12864-015-1429-0
- Li S., Yuan Y., Chen L., Wang L., Hao X., Wang L., Zheng X., Du H. Systematic qualitative and quantitative assessment of fatty acids in the seeds of 60 tree peony (*Paeonia* section *Moutan* DC.) cultivars by GC-MS. *Food Chemistry*. 2015b;173:133-140. DOI: 10.1016/j.foodchem.2014.10.017
- Li S., Lv S., Yu K., Wang Z., Li Y., Ni X., Jin X., Huang G., Wang J., Cheng S., Wang E., Zhang G., Huang J. Construction of a high-density genetic map of tree peony (*Paeonia suffruticosa* Andr. *Moutan*) using restriction site associated DNA sequencing (RADseq) approach. *Tree Genetics and Genomes*. 2019;15:63. DOI: 10.1007/s12955-019-1367-0
- Li C., Wu J., Li Q., Yang Y., Zhang K. Development of simple sequence repeat markers from functional genes and establishment of molecular identity for tree peony. *Plant Biochemistry and Biotechnology*. 2021;31:22-36. DOI: 10.1007/s13562-021-00651-7
- Li P., Shen J., Wang Z., Liu S., Liu Q., Li Y., He C., Xiao P. Genus *Paeonia*: a comprehensive review on traditional uses, phytochemistry, pharmacological activities, clinical application, and toxicology. *Journal of Ethnopharmacology*. 2021;269:113708. DOI: 10.1016/j.jep.2020.113708
- Lim M.Y., Jana S., Sivanesan I., Park H.R., Hwang J.H., Park Y.H., Hwang J.H., Park Y.H., Jeong B.R. Analysis of genetic variability using RAPD markers in *Paeonia* spp. grown in Korea. *Korean Journal of Horticultural Science and Technology*. 2013;31:322-327. DOI: 10.7235/hort.2013.12210
- Liu N., Cheng F. Association mapping for yield traits in *Paeonia rockii* based on SSR markers within transcription factors of comparative transcriptome. *BMC Plant Biology*. 2020;20:245. DOI: 10.1186/s12870-020-02449-6
- Liu G., Li Y., Sun X., Guo X., Jiang N., Fang Y., Chen J., Bao Z., Ma F. Association study of SNP locus for color related traits in herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.) using SLAF-seq. *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:1032449. DOI: 10.3389/fpls.2022.1032449
- Luan Y., Tang Y., Wang X., Xu C., Tao J., Zhao D. Tree Peony R2R3-MYB transcription factor PsMYB30 promotes petal blotch formation by activating the transcription of the anthocyanin synthase gene. *Plant and Cell Physiology*. 2022;63(8):1101-1116. DOI: 10.1093/pcp/pcac085
- Luo L., Yang Y., Zhao H., Leng P., Hu Z., Wu J., Zhang K. Development of EST-SSR markers and association analysis of floral scent in tree peony. *Scientia Horticulturae*. 2021;289:110409. DOI: 10.1016/j.scienta.2021.110409
- Luo X., Sun D., Wang S., Luo S., Fu Y., Niu L., Shi Q., Zhang Y. Integrating full-length transcriptomics and metabolomics reveals the regulatory mechanisms underlying yellow pigmentation in tree peony (*Paeonia suffruticosa* Andr.) flowers. *Horticulture Research*. 2021;8(1):235. DOI: 10.1038/s41438-021-00666-0
- Lv S., Cheng S., Wang Z., Li S., Jin X., Lan L., Yang B., Yu K., Ni X., Li N., Hou X., Huang G., Wang J., Dong Y., Wang E., Huang J., Zhang G., Zhang C. Draft genome of the famous ornamental plant *Paeonia suffruticosa*. *Ecology and Evolution*. 2020;10(11):4518-4530. DOI: 10.1002/ece3.5965
- Mehbub H., Akter A., Akter M., Mandal M., Hoque M., Tuleja M., Mehraj H. Tissue culture in ornamentals: cultivation factors, propagation techniques, and its application. *Plants*. 2022;11(23):3208. DOI: 10.3390/plants11233208
- Meng J., Guo J., Li T., Chen Z., Li M., Zhao D., Tao J. Analysis and functional verification of PIPMI9L gene associated with drought-resistance in *Paeonia lactiflora* Pall. *International Journal of Molecular Sciences*. 2022;23(24):15695. DOI: 10.3390/ijms232415695
- Mironova L.N., Reut A.A. Peonies: achievements of Russian breeders. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2013;17(2):349-358. [in Russian] (Миронова Л.Н., Реут А.А. Пионы: достижения отечественных селекционеров. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2013;17(2):349-358).
- Mironova L.N., Reut A.A. Brief outcomes of herbaceous peony breeding. *Siberian Bulletin of Agricultural Science*. 2015;2(243):69-75. [in Russian] (Миронова Л.Н., Реут А.А. Краткие итоги селекции травянистых пионов. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2015;2(243):69-75).
- Mironova L.N., Reut A.A. Peonies. Collections of the Botanical Garden-Institute of the Ufa scientific center of the Russian Academy of Sciences (Piony. Kollektzii botanicheskogo sada-instituta Ufmskogo nauchnogo centra RAN). Ufa: Bashkirskaya entsiklopediya = Bashkir Encyclopedia; 2017. [in Russian] (Миронова Л.Н., Реут А.А. Пионы. Коллекции ботанического сада-института Уфимского научного центра РАН. Уфа: Башкирская энциклопедия; 2017).
- Parker S., May B., Zhang C., Zhang A., Lu C., Xue C. A pharmacological review of bioactive constituents of *Paeonia lactiflora* Pallas and *Paeonia veitchii* Lynch. *Phytotherapy Research*. 2016;30:1445-1473. DOI: 10.1002/ptr.5653
- Pavlova L.A. Peonies (Piony). Moscow: Phiton+; 2010. [in Russian] (Павлова Л.А. Пионы. Москва: Фитон+, 2010).
- Punina E.O. Karyological study of the Caucasian member of the genus *Paeonia* (*Paeoniaceae*) using Giemsa differential chromosome staining. *Botanicheskii Zhurnal*. 1989;74(3):332-339.
- Punina E.O., Machs E.M., Krapivskaya E.E., Kim E.S., Mordak E.V.,

- Myakoshina Y.A., Rodionov A.V. Interspecific hybridization in the genus *Paeonia* (*Paeoniaceae*): Polymorphic sites in transcribed spacers of the 45S rRNA genes as indicators of natural and artificial peony hybrids. *Russian Journal of Genetics*. 2012;48(7):684-697. DOI: 10.1134/S1022795412070113
- Qin L., Cheng F.Y., Zhong Y. Advances in the in vitro culture and micropropagation of tree peonies during the past half century. *Acta Horticulturae*. 2012;977:39-51. DOI: 10.17660/ActaHortic.2013.977.3
- Rakhmangulov R.S. Application of the CRISPR/Cas system for gene editing in ornamental crops. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2022;5(3):33-41. [in Russian] (Рахмангулов Р.С. Применение системы CRISPR/Cas для редактирования генов декоративных культур. *Биотехнология и селекция растений*. 2022;5(3):33-41). DOI: 10.30901/2658-6266-2022-3-ol
- Rakhmangulov R.S., Tikhonova N.G. Breeding of ornamental plants in Russia. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2021;4(4):40-54. [in Russian] (Рахмангулов Р.С., Тихонова Н.Г. Селекция декоративных растений в России. *Биотехнология и селекция растений*. 2021;4(4):40-54). DOI: 10.30901/2658-6266-2021-4-ol
- Sang T., Crawford D.J., Stuessy T.F. Documentation of reticulate evolution in peonies (*Paeonia*) using internal transcribed spacer sequences of nuclear ribosomal DNA: implications for biogeography and concerted evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1995;92:6813-6817. DOI: 10.1073/pnas.92.15.6813
- Shen M., Tang Z., Teixeira da Silva J., Yu X. Induction and proliferation of axillary shoots from in vitro culture of *Paeonia lactiflora* Pall. mature zygotic embryos. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*. 2014;43:42-52. DOI: 10.1080/01140671.2014.944548
- Shen M., Wang Q., Yua X., Teixeira da Silva J. Micropropagation of herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.). *Scientia Horticulturae*. 2012;148:30-38. DOI: 10.1016/j.scienta.2012.09.017
- Shi Q., Yuan M., Wang S., Luo X., Luo S., Fu Y., Li X., Zhang Y., Li L. *PrMYB5* activates anthocyanin biosynthetic *PrDFR* to promote the distinct pigmentation pattern in the petal of *Paeonia rockii*. *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:955590. DOI: 10.3389/fpls.2022.955590
- Shevkun A.G. Collection fund of domestic cultivars of herbaceous peony in FGBNU VSTISP (Kollektsionnyi fond otechestvennykh sortov piona travyanistogo v FGBNU VSTISP). *Nauchnye trudy Cheboksarskogo filiala Glavnogo botanicheskogo sada im. N.V. Tsitsina RAN = Scientific works of the Cheboksary Branch of the N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences*. 2016;8:174-175. [in Russian] (Шевкун А.Г. Коллекционный фонд отечественных сортов пиона травянистого ФГБНУ ВСТИСП. *Научные труды Чебоксарского филиала Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН*. 2016;8:174-175).
- Sun J., Yuan J., Wang B., Pan J., Zhang D. Development and characterization of 10 microsatellite loci in *Paeonia lactiflora* Pall. (*Paeoniaceae*). *American Journal of Botany*. 2011;98:242-243. DOI: 10.3732/ajb.1100083
- Tang Y., Fang Z., Liu M., Zhao D., Tao J. Color characteristics, pigment accumulation and biosynthetic analyses of leaf color variation in herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.). *3 Biotech*. 2020;10(2):76. DOI: 10.1007/s13205-020-2063-3
- Teixeira da Silva J.A., Shen M., Yu X. Tissue culture and micropropagation of tree peony (*Paeonia suffruticosa* Andr.). *Journal of Crop Science and Biotechnology*. 2012;15(3):159-168. DOI: 10.1007/s12892-012-0040-z
- Tian D., Tilt K., Dane F., Woods F. Comparison of shoot induction ability of different explants in herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.). *Scientia Horticulturae*. 2010;123(3):385-389. DOI: 10.1016/j.scienta.2009.10.007
- Tkachenko K.G. Introduction of some species of *Paeonia* L. genus from the Caucasian flora the Botanical Garden Peter the Great. *Proceedings of Gorsk State Agrarian University*. 2015;52(1):267-273. [in Russian] (Ткаченко К.Г. Интродукция некоторых видов рода *Paeonia* L. флоры Кавказа в Ботаническом саду Петра Великого. *Известия Горского государственного аграрного университета*. 2015;52(1):267-273).
- Tokareva E.A. Peonies: herbaceous, tree-like, Itoh hybrids: a complete reference guide (Piony: travyanistye, drevovidnye, gibridy Ito: polnyi spravochnik). Moscow: Phytion XXI; 2018. [in Russian] (Токарева Е.А. Пионы: травянистые, древовидные, гибриды Ито: полный справочник. Москва: Фитон XXI; 2018).
- Uspenskaya M.S. Peonies (Piony). Moscow: Phiton+; 2003. [in Russian] (Успенская М.С. Пионы. Москва: Фитон+; 2003).
- Uspenskaya M.S., Murashev V.V. The history of breeding of *Paeonia suffruticosa* Andrews. *Works of the State Nikitsky Botanical Gardens*. 2017;45:155-161. [in Russian] (Успенская М.С., Мурашев В.В. История селекции пиона древовидного. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 2017;45:155-161).
- Vasilieva M.V. The genus *Paeonia* L. in the VIR collection. In: *V International Vavilov Conference: celebrating N.I. Vavilov's 135th birthday: abstracts; 2022 November 21-25; St. Petersburg, Russia*; St. Petersburg: VIR; 2022. p.217-218. [in Russian] (Васильева М.В. Род *Paeonia* L. в коллекции ВИР. В кн.: *V Вавиловская международная конференция: к 135-летию со дня рождения Н.И. Вавилова: тезисы докладов; 21-25 ноября 2022 г.; Санкт-Петербург, Россия*. Санкт-Петербург: ВИР; 2022. С.217-218). DOI: 10.30901/978-5-907145-90-0
- Wan Y., Zhang M., Hong A., Zhang Y., Liu Y. Characteristics of microsatellites mined from transcriptome data and the development of novel markers in *Paeonia lactiflora*. *Genes*. 2020;11(2):214. DOI: 10.3390/genes11020214
- Wang L.Y. Chinese tree peony. Hardcover: Commercial Pr Ltd; 1998.
- Wang X., Li J., Guo J., Qiao Q., Guo X., Ma Y. The WRKY transcription factor PIWRKY65 enhances the resistance of *Paeonia lactiflora* (herbaceous peony) to *Alternaria tenuissima*. *Horticulture Research*. 2020;7:57. DOI: 10.1038/s41438-020-0267-7
- Wu J., Cheng F., Pang L., Zhong Y., Cai C. Association analysis of phenotypic traits with SSR markers in *Paeonia rockii*. *Journal of Beijing University of Technology*. 2016;38:80-87. DOI: 10.13332/j.1000-1522.20150377
- Wu J., Cheng F.Y., Cai C.F., Zhong Y., Jie X. Association mapping for floral traits in cultivated *Paeonia rockii* based on SSR markers. *Molecular Genetics and Genomics*. 2017;292(1):187-200. DOI: 10.1007/s00438-016-1266-0
- Wu Y., Li T., Cheng Z., Zhao D., Tao J. R2R3-MYB transcription factor *P1MYB108* confers drought tolerance in herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.). *International Journal of Molecular Sciences*. 2021;22(21):11884. DOI: 10.3390/ijms222111884
- Wu Y., Hao Z., Tang Y., Zhao D. Anthocyanin accumulation and differential expression of the biosynthetic genes result in a discrepancy in the red color of herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.) flowers. *Horticulturae*. 2022;8(4):349. DOI: 10.3390/horticulturae8040349
- Xie L., Zhang Q., Sun D., Yang W., Hu J., Niu L., Zhang Y. Virus-induced gene silencing in the perennial woody *Paeonia ostii*. *PeerJ*. 2019;7:e7001. DOI: 10.7717/peerj.7001
- Yuan J., Cheng F., Zhou S. Hybrid origin of *Paeonia* × *yananensis* revealed by microsatellite markers, chloroplast gene sequences, and morphological characteristics. *International Journal of Plant Sciences*. 2010;171(4):409-420. DOI: 10.1086/651228
- Yang L., Zhang J., da Silva J.A.T., Yu X. Variation in ploidy and karyological diversity in different herbaceous peony cultivar groups. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 2017;142:272-278. DOI: 10.21273/JASHS04015-17
- Yang Y., Sun M., Li S., Chen Q., Teixeira da Silva J., Wang A., Yu X., Wang L. Germplasm resources and genetic breeding of *Paeonia*: a systematic review. *Horticulture Research*. 2020;7:107. DOI: 10.1038/s41438-020-0332-2
- Zhang L., Guo D., Guo L., Guo Q., Wang H., Hou X. Construction of a high-density genetic map and QTLs mapping with GBS from the interspecific F1 population of *P. ostii* 'Fengdan Bai' and *P. suffruticosa* 'Xin Riyuejin'. *Scientia Horticulturae*. 2019;246:190-200. DOI: 10.1016/j.scienta.2018.10.039
- Zhang X., Xu Z., Yu X., Zhao L., Zhao M., Han X., Qi S. Identification of two novel R2R3-MYB transcription factors, *PsMYB114L* and *PsMYB12L*, related to anthocyanin biosynthesis in *Paeonia suffruticosa*. *International Journal of Molecular Sciences*. 2019;20(5):1055. DOI: 10.3390/ijms20051055
- Zhang Y., Xu S., Cheng Y., Wang J., Wang X., Liu R., Han J. Functional

- identification of *PsMYB57* involved in anthocyanin regulation of tree peony. *BMC Genetics*. 2020a; 21(1):124. DOI: 10.1186/s12863-020-00930-7
- Zhang Y., Cheng Y., Xu S., Ma H., Han J., Zhang Y. Tree peony variegated flowers show a small insertion in the *F3'H* gene of the acyanic flower parts. *BMC Plant Biology*. 2020b;20(1):211. DOI: 10.1186/s12870-020-02428-x
- Zhang Y., Li C., Wang S., Yuan M., Li B., Niu L., Shi Q. Transcriptome and volatile compounds profiling analyses provide insights into the molecular mechanism underlying the floral fragrance of tree peony. *Industrial Crops and Products*. 2021a;162:113286. DOI: 10.1016/j.indcrop.2021.113286
- Zhang Y., Xu S., Ma H., Duan X., Gao S., Zhou X., Cheng Y. The R2R3-MYB gene *PsMYB58* positively regulates anthocyanin biosynthesis in tree peony flowers. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2021b;164:279-288. DOI: 10.1016/j.plaphy.2021.04.034
- Zhang Y., Duan J., Wang Q., Zhang M., Zhi H., Bai Z., Zhang Y., Luo J. The *Paeonia qiui* R2R3-MYB transcription factor PqMYBF1 positively regulates flavonol accumulation. *Plants*. 2023;12(7):1427. DOI: 10.3390/plants12071427
- Zhao D., Tao J., Han C., Ge J. Flower color diversity revealed by differential expression of flavonoid biosynthetic genes and flavonoid accumulation in herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.). *Molecular Biology Reports*. 2012;39:11263-11275. DOI: 10.1007/s11033-012-2036-7
- Zhao D., Jiang Y., Ning C., Meng J., Lin S., Ding W., Tao J. Transcriptome sequencing of a chimaera reveals coordinated expression of anthocyanin biosynthetic genes mediating yellow formation in herbaceous peony (*Paeonia lactiflora* Pall.). *BMC Genomics*. 2014;15(1):689. DOI: 10.1186/1471-2164-15-689
- Zhao D., Wei M., Liu D., Tao J. Anatomical and biochemical analysis reveal the role of anthocyanins in flower coloration of herbaceous peony. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2016;102:97-106. DOI: 10.1016/j.plaphy.2016.02.02
- Zou H., Zhou L., Han L., Hang J., Jia Y., Wang Y. Transcriptome profiling reveals the roles of pigment formation mechanisms in yellow *Paeonia delavayi* flowers. *Molecular Genetics and Genomics*. 2023;298:375-387. DOI: 10.1007/s00438-022-01973-4

Информация об авторах

Александр Александрович Иванов, аспирант, младший научный сотрудник лаборатории генетики, селекции и биотехнологии декоративных и ягодных культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, a.ivanov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9055-0986>

Марина Васильевна Васильева, младший научный сотрудник отдела генетических ресурсов плодовых культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, vasilieva@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8687-1592>

Ирина Николаевна Анисимова, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, irina_anisimova@inbox.ru, <https://orcid.org/0000-0003-0474-8860>

Руслан Султанович Рахмангулов, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, заведующий лабораторией генетики, селекции и биотехнологии декоративных и ягодных культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, r.rakhmangulov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1200-3113>

Information about the authors

Aleksandr A. Ivanov, Postgraduate Student, Junior Researcher, Laboratory of Genetics, Breeding and Biotechnology of Ornamental and Berry Crops, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, a.ivanov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9055-0986>

Marina V. Vasilyeva, Junior Researcher, Department of Genetic Resources of Fruit Crops, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, vasilieva@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8687-1592>

Irina N. Anisimova, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, Department of Genetics, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, irina_anisimova@inbox.ru, <https://orcid.org/0000-0003-0474-8860>

Ruslan S. Rakhmangulov, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Head, Laboratory of Genetics, Breeding and Biotechnology of Ornamental and Berry Crops, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, r.rakhmangulov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1200-3113>

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 01.12.2023; одобрена после рецензирования 14.12.2023; принята к публикации 21.12.2023.

The article was submitted on 01.12.2023; approved after reviewing on 14.12.2023; accepted for publication on 21.12.2023.