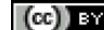


Обзорная статья

УДК 633.863.2; 577.13

DOI: 10.30901/2658-6266-2025-4-o2



Особенности синтеза картамина в соцветиях сафлора красильного *Carthamus tinctorius* L.

В. Д. Бемова

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

Автор, ответственный за переписку: Бемова Виктория Дмитриевна, viktoria.bemova@yandex.ru

Сафлор (*Carthamus tinctorius* L.), относящийся к семейству сложноцветных (Asteraceae), – важная масличная культура, его семена богаты жирными кислотами, в частности олеиновой и линолевой. Сафлор используется также в декоративных целях; на протяжении столетий его активно выращивали во многих странах мира. В последние годы особый интерес вызывают вторичные метаболиты, получаемые из соцветий сафлора, в частности флавоноиды. Флавоноиды сафлора можно разделить на две группы: специальные, представленные хинохалконами, и общие. Многие из этих веществ существенно влияют на окраску соцветий сафлора, которая изменяется в зависимости от стадии цветения (от желтой к оранжевой и красной при увядании). Флавоноиды сафлора активно используются в медицине и в качестве натуральных красителей при изготовлении тканей, косметики, а также в пищевой промышленности. Процесс биосинтеза пигментов в соцветиях до сих пор изучается, остаются неисследованными многие этапы, неизвестны механические аспекты их образования. Особый интерес представляет синтез красного пигмента – картамина, уникального димерного хинохалкона, добываемого только из оранжевых и красных соцветий сафлора. При правильном очищении этот пигмент приобретает металлический золотистый блеск. В исследовании 2021 года из соцветий сафлора были выделены белки картамин-сингтазы (CarS), отвечающие за заключительный этап преобразования прекартамина в картамин. Гены *CarS* (*CtPOD1*, *CtPOD2* и *CtPOD3*) экспрессируются в тканях сафлора независимо от окраски цветка. Предположительно, прекартамин накапливается в структурах венчика, которые физически отделены от клеточного компартмента, содержащего CarS. В ходе старения клетки соцветия сафлора разрушаются, что позволяет CarS взаимодействовать с прекартамином и образовывать картамин, который адсорбируется клеточной стенкой венчика и тем самым достигается стабилизация красной пигментации. В этом обзоре собраны данные об особенностях синтеза картамина, особенно о последнем этапе – преобразовании прекартамина в картамин и накопление его в соцветиях.

Ключевые слова: картамин-сингтаза, пигменты, флавоноиды, хинохалконы, CarS

Благодарности: работа выполнена в рамках Государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № FGEM-2025-0008

Для цитирования: Бемова В.Д. Особенности синтеза картамина в соцветиях сафлора красильного (*Carthamus tinctorius* L.) // Биотехнология и селекция растений. 2025;8(4):. DOI: 10.30901/2658-6266-2025-4-o2

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

© Бемова В.Д., 2025

Review article

DOI: 10.30901/2658-6266-2025-4-o2

Features of carthamin synthesis in inflorescences of safflower *Carthamus tinctorius* L.

Viktoria D. Bemova

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

Corresponding author: Viktoria D. Bemova, viktoria.bemova@yandex.ru

Abstract: Safflower (*Carthamus tinctorius* L.), a member of the Asteraceae family, is an important oilseed crop; its seeds are rich in fatty acids, particularly oleic and linoleic. Safflower is also used for ornamental purposes and has been extensively cultivated in many countries for centuries. In recent years, secondary metabolites obtained from safflower inflorescences, particularly flavonoids, have attracted particular interest. Safflower flavonoids can be divided into two groups: specialized flavonoids, represented by quinochalcones, and general ones. Many of these substances significantly influence the color of safflower inflorescences, which changes depending on the flowering stage (from yellow to orange and red at fading). Safflower flavonoids are widely used in medicine and as natural dyes in the manufacture of fabrics, cosmetics, and in the food industry. The process of pigment biosynthesis in inflorescences is still being studied; many stages remain unexplored, and the mechanical aspects of their formation are unknown. Of particular interest is the synthesis of the red pigment, carthamin, a unique dimeric quinochalcone extracted only from orange and red safflower inflorescences. When properly purified, this pigment acquires a metallic golden sheen. A 2021 study used safflower inflorescences for extracting carthamin synthase (CarS) proteins responsible for the final step in converting precarthamin to carthamin. The CarS genes (*CtPOD1*, *CtPOD2*, and *CtPOD3*) are expressed in safflower tissues regardless of flower color. Presumably, precarthamin accumulates in corolla cellular structures that are physically separated from the cellular compartment containing CarS. During floral senescence, cells degrade, allowing CarS to interact with precarthamin and form carthamin, which is adsorbed by the corolla cell wall, thereby stabilizing the red pigmentation. This review summarizes data on the specifics of carthamin synthesis, particularly the final step – the conversion of precarthamin to carthamin and its accumulation in inflorescences.

Keywords: carthamin synthase, pigments, flavonoids, quinochalcones, CarS

Acknowledgements: The research was performed within the framework of the State Assignment according to the theme plan of VIR, Project No. FGEM-2025-0008

For citation: Bemova V.D. Features of carthamin synthesis in inflorescences of safflower *Carthamus tinctorius* L. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2025;8(4). DOI: 10.30901/2658-6266-2025-4-o2

Financial transparency: The author has no financial interest in the presented materials or methods. The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work. The journal's opinion is neutral to the presented materials, the author, and his/her employers.

© Bemova V.D., 2025

Введение

Сафлор (*Carthamus tinctorius* L.), представитель семейства сложноцветных (Asteraceae), относится к числу древнейших сельскохозяйственных культур, возделываемых человеком. Это растение традиционно выращивалось на протяжении столетий в Средиземноморье, на Ближнем Востоке, в Индии и Китае, и впоследствии распространилось по всему миру (Watanabe, 1977). Семена сафлора богаты жирными кислотами, включая олеиновую и линолевую кислоты, и поэтому растение выращивается как масличная культура (Knowles, 1965).

Сафлор применяется в медицине и используется при составлении букетов. Это теплолюбивая, засухоустойчивая культура короткого дня, хорошо приспособленная к континентальному климату. Соцветия сафлора используют для получения уникального пигмента – картамина, который применяется для окраски тканей, изготовления косметики и в качестве пищевого красителя. В Египте были раскопаны мумии, которые были завернуты в ткани, окрашенные красным красителем (Tamburini et al., 2019). Таким образом, картамин является экономически важным красителем растительного происхождения.

Получение картамина путем синтеза в промышленных масштабах на данный момент неосуществимо, поэтому целесообразно изучение механизма биосинтеза пигментов в соцветиях сафлора для получения высококартаминовых растений путем селекции. Кроме того, селекционная работа может быть направлена на улучшение декоративных качеств сафлора, на модификацию таких признаков, как компактность куста, длительность и обильность цветения, уникальная форма и окраска цветка, листьев, стеблей, устойчивость окраски лепестков цветка к выгоранию на солнце (Rakhmangulov, Tikhonova, 2021; Rakhmangulov, 2022).

Окраска соцветий обусловлена взаимодействием нескольких генов, не все из которых на данный момент идентифицированы. Гены, отвечающие за синтез картамина, долгое время были неизвестны. В 2021 году группой японских ученых были идентифицированы гены картамин-синтазы, отвечающие за ферментативный процесс образования картамина из прекартамина (Waki et al., 2021).

Ботаническое описание и особенности цветения

Сафлор *Carthamus tinctorius* L. – представитель семейства Сложноцветных (Asteraceae) с числом хромосом $2n=24$. Стебель прямостоячий, ветвящийся, голый, высотой до 90 см. Угол ветвей к стеблю варьирует от 30° до 70° , а степень ветвления контролируется генетически. Листья сидячие, ланцетные, ланцетоовальные или эллиптические, по краям с небольшими зубчиками, обычно оканчивающимися колючками, но встречаются и неколючие разновидности. Корень сафлора стержневой, сильно разветвленный, проникает на глубину до 2 м (Vakhrusheva, Ivanenko, 1985).

Соцветие – корзинка диаметром 1,5-3,5 см. Цветки трубчатые с пятираздельным венчиком белой, желтой или красной окраски (рис. 1). Число соцветий на стеблях может достигать 50-60. Цветение начинается с соцветий на первичных ветвях, затем на вторичных и так далее. Оттенки оранжевого, желтого и красного цветов наиболее распространены в начале цветения, но окраска соцветия при его увядании становится более темной. Белые цветки встречаются редко. При созревании образуются белые семена, с толстыми плодовыми оболочками. Плод – семянка, с твердой, трудно раскалывающейся оболочкой, которая составляет 40-50% массы семян. Семена при созревании не осыпаются.



Рис. 1. Типы окраски соцветий сафлора красильного
А) Красная В) Желтая С) Белая

Fig. 1. Color types of safflower inflorescences
A) Red B) Yellow C) White

Наследуемость признака времени начала цветения была изучена Kotecha с использованием межвидовых скрещиваний дикого и домашнего сафлора (Kotecha, 1979). Время цветения было идентифицировано как количественно наследуемый признак, на который влияют доминантные, аддитивные и эпистатические эффекты различных генов (Gupta, Singh, 1988).

Наследование окраски соцветий у сафлора красильного

На данный момент единодушия в вопросе наследования окраски цветков сафлора красильного среди ученых нет. Hartman выделил три основных пигмента в цветках

сафлора: красный пигмент картамин, сафлоровый желтый и неопределенный желтый, а также описал несколько типов желтой окраски и кремового оттенка. (Hartman, 1967). Другие исследователи описывали белую, светло-желтую, желтую, светло-оранжевую и красно-оранжевую окраски (Urage, Weyessa, 1989). В зависимости от стадии цветения, окраска соцветий может различаться из-за количества синтезируемых в них пигментов. Образование картамина в желто-оранжевых и красных соцветиях сафлора, по-видимому, является процессом, связанным со старением. Венчик картаминобразующих соцветий сафлора до полного цветения имеет цвет от желтого до оранжевого, а затем меняет цвет на красноватый при увядании цветка (Рис. 2).



Образец к-123 (Казахстан). Слабое накопление картамина



Образец к-277 (Китай). Сильное накопление картамина

A

B

C

D

E

Рис. 2. Изменение окраски соцветий на разных стадиях цветения

А) Начало цветения; Б) Частичное раскрытие соцветия; В) Полное раскрытие соцветия; Г) Начало увядания, окраска становится темнее; Е) Увядшее соцветие, окраска красная

Fig. 2. Changes in the color of inflorescences at different stages of flowering

А) Beginning of flowering; Б) Partial opening of the inflorescence; В) Full opening of the inflorescence; Г) Beginning of withering, the color becomes darker; Е) Withered inflorescence, the color is red

В работе Narkhede и Deokar были идентифицированы четыре основных гена, определяющих окраску соцветий сафлора: *Y*, *C*, *O* и *R*. Ген *C* и различные комбинации (*CO*, *CR*, *COR*) давали белый цвет; *YC* – красный; а *YCO* и *YCOR* – желтый цвет (Narkhede, Deokar, 1986). Некоторые исследователи обнаружили, что белая окраска сафло-

ра обусловлена эпистатическим взаимодействием генов, которое может быть как доминантным, так и рецессивным в других случаях проявления признака окраски соцветий. (Narkhede, Deokar, 1990).

В исследованиях с использованием гибридологического метода (Leus, 2016) было показано, что гены, коди-

прующие окраску цветков у сафлора, вступают в разнообразные взаимодействия. По отдельности ген *O* дает желтую окраску, ген *R* – красную, *C* – желтую, ген *Y* не проявляется. Гены *O* и *R* взаимодействуют комплементарно с образованием оранжевой окраски. Взаимодействие гена *C* с генами *O* и *R* происходит по типу доминантного эпистаза, а гена *Y* и генов *C*, *O* и *R* – с по типу рецессивного эпистаза. Рецессивная гомозигота по гену *Y* дает белую окраску цветка. Однако, по мнению авторов работы (Pahlavani, 2004), рецессивный аллель гена *Y* не всегда приводит к подавлению окраски.

Флавоноиды сафлора можно разделить на две группы: специальные, представленные хинохалконами (24 соединения), и общие (43 соединения), включающие флавоноиды, флавонолы и дигидрофлавоноиды. Специальная группа обладает уникальной структурой и фармакологической активностью, используется при лечении сердечно-сосудистых и цереброваскулярных заболеваний. Хинохалконовые соединения, такие как гидрокси-сафлоровый жёлтый А (HSYA), сафлоровый жёлтый А и картамин, присутствуют только в сафлоре и относятся преимущественно к С-гликозидам. Распространенные группы флавоноидов представлены кемпферолом, гиперозидом и наингенином, а продукты гликозилирования флавоноидов относятся к О-гликозидам (Yue et al., 2013).

Был изучен ген флаванон-3-гидроксилазы, содержащий открытую рамку считывания длиной 1086 пн. При стимуляции метилjasмонатом экспрессия была выше, что связано с накоплением хинохалконов и флавонолов (Tu et al., 2016). Анализ ДНК из цветков сафлора позволил идентифицировать ген флавонолсингтазы с открытой рамкой считывания длиной 1011 пн (Yang et al., 2015). Был клонирован полноразмерный ген антицианидинсингтазы длиной 1226 пн. Этот ген кодирует три функциональных домена белка ANS, содержащих сайты связывания 2-оксоглутарата и ионов железа (Liu et al., 2015). Исследование показало, что экспрессия генов *CHS*, *CHI* и *ANS* в разные периоды цветения влияет на синтез и содержание желтого пигмента сафлора. Помимо этого, фермент, называемый картамин-сингтазой (CarS), также определяет окраску цветков сафлора, поскольку CarS может катализировать образование и разложение картамина (Liu et al., 2015).

Гликозилтрансферазы могут переносить гликозильные фрагменты с активированных доноров сахара на определенные акцепторы. Был проведен скрининг сорока пяти генов UDP-гликозилтрансферазы (UGT) сафлора. Для характеристики функций UGT в сафлоре гены *CtUGT3*, *CtUGT16* и *CtUGT25* были клонированы. Изучение субклеточной локализации экспрессии трёх генов показало, что она может происходить как в цитоплазме, так и в хлоропластах клеток. Экспрессия всех трёх UGT была подавлена в двух линиях, чувствительных к индукции метилjasмонатом. Была продемонстрирована положительная связь между характером экспрессии генов и накоплением метаболитов, а именно *CtUGT3*

и *CtUGT25* и кемпферол-3-O-β-D-глюкозида, *tUGT16* и кверцетин-3-O-β-D-глюкозида в желтом сафлоре, а также *CtUGT3* и *CtUGT25* и кверцетин-3-O-β-D-глюкозидина в белом сафлоре (Guo et al., 2016).

У сафлора были клонированы два гена *CHI*. Один имел полную длину 696 пн, а другой – 1161 пн. Дальнейшие исследования показали, что накопление HSYA и экспрессия гена *CHI* длиной 696 пн имели схожую тенденцию во время цветения (Ren et al., 2019). Временная экспрессия в клетках мезофилла табака показала, что ген *CHI* длиной 1161 пн может влиять на накопление флавоноидов на разных стадиях цветения сафлора (Liu et al., 2019).

Синтез флавоноидов является важным компонентом метаболизма фенилпропаноидов. У *Arabidopsis* халкон-сингтаза, один из ключевых ферментов биосинтеза флавоноидов, катализирует превращение п-кумароил-КоА в тетрагидроксихалкон. В свою очередь, тетрагидроксихалкон преобразуется в наингенин с помощью халконизомеразы. Наингенин может генерировать генистеин под действием изофлавонсингтазы. Флавонсингтаза катализирует преобразование генистеина в апигенин, а также может образовывать дигидрофлавонол под действием флаванон-3-гидроксилазы, флавоноид-3'-гидроксилазы и флавоноид-3'5'-гидроксилазы. Дигидрофлавонол образует кверцетин или лейкоантоксициандины посредством катализа флавонолсингтазой или дигидрофлавонол-4-редуктазой (Wen et al., 2020; Davies et al., 2020).

Многие гены синтеза флавоноидов были успешно клонированы для анализа характера их экспрессии и изучения функций. У сафлора дифференциальная экспрессия гена халкон-сингтазы может влиять на тип и содержание флавоноидов в цветках, а также на окраску этих цветков (Wang et al., 2021).

Процесс цветения и смены окраски соцветий сафлора довольно сложен. При смене окраски с желтой на красную обнаружено 212 метаболитов флавоноидов и 4820 дифференциально экспрессирующихся генов (Ren et al., 2022). Исследования показали, что содержание гидрокси-сафлорового желтого А и картамина существенно меняется в зависимости от стадии развития соцветия: количество желтых пигментов постепенно снижается к концу цветения, а картамин с 0,28 мкг/мг возрастает до 1,60 мкг/мг (Pu et al., 2021). Также были обнаружены антоцианы, предположительно влияющие на окраску соцветий. Содержание четырех антоцианов в цветках изменялось по-разному, из них два антоциана (O-гексозид пеонидина и 3,5-O-диглюкозид цианидина) накапливались во время перехода окраски от желтой к красной (Ren et al., 2022).

Картамин

Картамин, димерный хинохалкон (рис. 3), – флавоноид, умеренно растворимый в воде, получают из оранжевых и красных соцветий сафлора. Пигмент очень неста-

билин и разлагается под воздействием щелочей и кислот, а также света. Предположительно синтез таких вторичных метаболитов, как картамин, может быть важен для выживания растения в условиях стресса или для защиты от микроорганизмов (Singer et al., 2003). Картамин – натуральный красный краситель, который используется во всем мире уже более 4500 лет для окраски текстиля, в косметике и в качестве пищевого красителя. Кроме

того, в определенных условиях, картамин может давать золотисто-зеленый металлический блеск, происхождение и природа которого до сих пор не выяснены, но он активно используется в декоративных целях. В Японии красный пигмент на основе картамина называли «бени» (что означает «красный») и на протяжении более 1400 лет использовали преимущественно для окрашивания тканей, например кимоно (Kosoto, 2007).

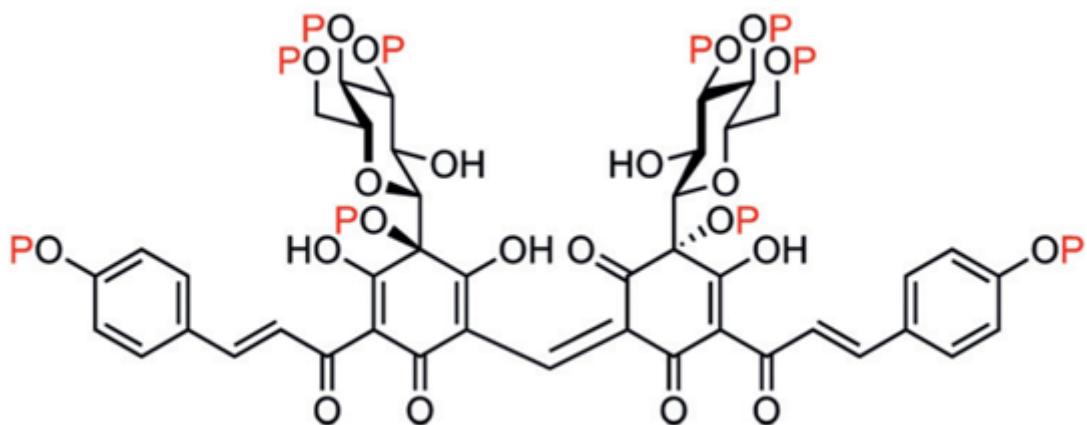


Рис. 3. Структура картамина

Fig. 3. Structure of carthamin

Структура пигmenta вызывала интерес с 1910 года (Kametaka, Perkin, 1910). Seshadri в 1960 году предложил мономерную структуру О-гликозида (Seshadri, Thakur, 1960), которая затем была опровергнута. В 1980 году две независимые группы предположили его структуру, в которой две единицы С-гликозилхиноалкона соединены одним углеродным центром, образуя сопряженную систему с характерной C2-симметричной структурой. В 1996 году Sato с коллегами (Sato et al., 1996) сделали предположения, касающиеся структуры соединения. Молекулярная структура была построена путем объединения двух эквивалентов липтированных мономеров, полученных *in situ*, и триизопропилортоФормиата. В дальнейшем полный синтез подтвердил структуру, предложенную в 1996 году (Azami et al., 2019).

Путь синтеза картамина в растениях сафлора долгое время оставался неясным. Ранее предполагалось, что картамин образуется из прекартамина, водорастворимого хиноалкона, посредством одного ферментативного процесса, катализируемого полифенолоксидазой или пероксидазой (Shimokoriyama, Hattori, 1955). Saito с соавторами (Saito et al., 1998) наблюдали, как окисляют свои субстраты-доноры водорода с образованием H_2O_2 , который, в свою очередь, реагирует с прекартамином с образованием картамина; таким образом, они предположили, что красная пигментация венчика сафлора опосредова-

на оксидазами. Анализ *in vitro* показал, что пероксидаза хрена, способна катализировать образование картамина из прекартамина в присутствии H_2O_2 (Kumazawa et al., 1995) и в её отсутствие (Abe et al., 2020). Однако нативная пероксидазная активность неочищенного экстракта соцветий сафлора разлагает картамин *in vitro* (Kanehira, Saito, 1990). В исследовании, проведенном Waki с соавторами (Waki et al., 2021) были идентифицированы гены, кодирующие фермент картамин-синтазу CarS, ответственную за образование картамина из прекартамина.

Гены картамин-синтазы CarS

В исследовании Waki с соавторами (Waki et al., 2021) из соцветий сафлора был выделен фермент картамин-синтаза CarS. Очищенный фермент CarS катализирует окислительное декарбоксилирование прекартамина с образованием картамина, используя O_2 вместо H_2O_2 в качестве акцептора электронов. Кроме того, фермент CarS также катализирует разложение картамина, однако это ферментативное разложение можно обойти путем адсорбции пигmenta на целлюлозе.

Очищенный фермент был подвергнут обработке трипсином с последующим анализом полученных пептидов методом жидкостной хроматографии с tandemной масс-спектрометрией (ЖХ/МС/МС). На основе частич-

ных аминокислотных последовательностей исследователи клонировали кДНК (англ. complementary, cDNA) трёх изозимов CarS, CtPOD1, CtPOD2 и CtPOD3, и установили, что они гомологичны пероксидазе. Анализ полученных аминокислотных последовательностей показал, что CtPOD1, CtPOD2 и CtPOD3 были на 50%, 38% и 41%, соответственно, идентичны последовательностям пероксидазы хрена и имели общие консервативные последовательности активного сайта пероксидазы. Очищенный CarS (CtPOD1) был способен катализировать образование картамина из прекартамина в отсутствие H_2O_2 при pH 5,0. Было также подтверждено, что пероксидаза хрена катализирует образование картамина в отсутствие H_2O_2 . Однако для пероксидазы хрена и CtPOD1 активность CarS была максимальной в присутствии 0,25–0,5 mM H_2O_2 , составляя соответственно 370 и 570% от активности в отсутствие H_2O_2 .

Гены, кодирующие изоферменты CtPOD, экспрессировались не только в соцветиях оранжевого сафлора, продуцирующего картамин, но также в тканях и органах, которые его не содержат (Waki et al., 2021).

Оранжевые соцветия накапливали небольшое количество прекартамина, включая сафловый желтый, достигая максимальной концентрации на стадии увядания. Напротив, в белых соцветиях пигменты отсутствовали. Исследование венчиков оранжевого сорта под световым микроскопом показало, что желтые пигменты накапливаются исключительно в вакуолях клеток венчика, тогда как красные пигменты, а именно картамин, адсорбируются на нерастворимых внеклеточных веществах (Waki et al., 2021).

Была обнаружена тканеспецифичность экспрессии генов картамин-синтазы. Так, CtPOD1 экспрессировался в бутонах, соцветиях, листьях и венчике оранжевого сорта, у которого бутоны, листья и венчик не накапливают картамина. CtPOD1 также обильно экспрессировался в соцветиях белого сорта, где прекартамин и другие желтые хинохалконы отсутствовали. CtPOD2 экспрессировался в оранжевых и белых соцветиях, тогда как в бутонах, листьях и венчике оранжевого сорта транскрипты не обнаруживались или их содержание находилось на низком уровне, что позволяет предположить, что экспрессия CtPOD2 специфична для соцветий. Транскрипты CtPOD3 наиболее часто обнаруживались в венчике, в сравнении с другими исследованными тканями и органами (Waki et al., 2021).

Среди паралогов генов пероксидазы, экспрессируемых в оранжевых соцветиях, два дополнительных паралога, названные CtPOD4 и CtPOD5, имели более высокий уровень транскрипции, чем у CtPOD1, CtPOD2 и CtPOD3, а экспрессия CtPOD5, по-видимому, была специфичной для соцветия. Однако белки, продукты генов CtPOD4 и CtPOD5, не были идентифицированы в ходе исследований. Предположительно только ограниченное количество паралогов пероксидазы, CtPOD1, CtPOD2 и CtPOD3, участвуют в красной пигментации соцветий сафлора, одна-

ко точных данных относительно этого пока нет. Следует также отметить, что ранее предполагалось, что глюкозооксидаза опосредует образование картамина из прекартамина в сафлоре (Saito, 1993). Однако участие этого фермента в красной пигментации цветков сафлора маловероятно, поскольку у этого растения не обнаружено считывания информации с транскрипта глюкозооксидазы. Результаты транскриптомного анализа показали, что в оранжевых соцветиях сафлора экспрессируется 134 паралога гена пероксидазы (Waki et al. 2021). Это наблюдение, а также тот факт, что пероксидаза хрена способна катализировать образование картамина из прекартамина, позволяет предположить, что другие паралоги генов, кодирующих пероксидазы, экспрессируемые в соцветиях сафлора, также могут участвовать в синтезе картамина.

Заключение

Результаты проведенных исследований позволяют предположить следующий возможный сценарий красной пигментации соцветий сафлора. Гены CarS – CtPOD1, CtPOD2 и CtPOD3 – экспрессируются в соцветиях и других тканях растения сафлора, что не обязательно определяет окраску цветка. У сортов, продуцирующих картамин, прекартамин, вероятно, накапливается в клеточных структурах венчика, которые физически отделены от клеточного компартмента, содержащего CarS. В ходе старения цветков структурная целостность клеток венчика, вероятно, нарушается, что позволяет CarS колокализоваться с прекартамином для продукции картамина. Полученный таким образом картамин адсорбируется клеточной стенкой венчика и нерастворимым внеклеточным матриксом и, тем самым, достигается стабилизация красной пигментации. Синтез хинохалконов в сафлоре все еще слабо изучен и для полного использования потенциала вторичных метаболитов этого растения необходимы дальнейшие исследования.

References/Литература

- Azami K., Hayashi T., Kusumi T., Ohmori K., Suzuki K. Total synthesis of carthamin, a traditional natural red pigment. *Angewandte Chemie International Edition*. 2019;58: 5321–5326. DOI: 10.1002/anie.201900454.
- Davies K.M., Jibran R., Zhou Y., Albert N.W., Brummell D.A., Jordan B.R., Bowman J.L., Schwinn K.E. The evolution of flavonoid biosynthesis: a bryophyte perspective. *Frontiers in Plant Science*. 2020;11:7. DOI: 10.3389/fpls.2020.00007
- Guo D-D., Liu F., Tu Y-H., He B-X., Gao Y., Guo M-L. Expression patterns of three UGT genes in different chemotype safflower lines and under MeJA stimulus revealed their potential role in flavonoid biosynthesis. *PLoS One*. 2016;11(7):e0158159. DOI: 10.1371/journal.pone.0158159
- Gupta R.K., Singh S.B. Diallel analysis for seed yield, oil content and other economic traits in safflower (*Carthamus tinctorius* L.). *Genetika-Yugoslavia*. 1988;20:161–173.
- Hartman A. Inheritance of corolla color in safflower (*Carthamus tinctorius* L.). *Davis: University of California*. 1967;76:2.
- Kametaka T., Perkin A.G. CXXX. – Carthamine. Part I. *Journal of the Chemical Society, Transactions*. 1910;97:1415–1427. DOI: 10.1039/CT9109701415

- Kanehira T., Saito K. Decomposition of carthamin by peroxidases from *Carthamus tinctorius*. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*. 1990;186(3):179-187. DOI: 10.1016/S0015-3796(96)80006-0
- Knowles P.F. Variability in oleic and linoleic acid contents of safflower oil. *Economic Botany*. 1965;19:53-62. DOI: 10.1007/BF02971186
- Kosoto H. The history of Chinese drugs recorded in the “Japanese Pharmacopoeia. Fifteenth Edition”. *Japanese Society of Pharmacognosy*. 2007;61:68-78. [in Japanese]
- Kotecha A. Inheritance and association of six traits in safflower. *Crop Science*. 1979;19(4):523-527. DOI: 10.2135/cropsci1979.0011183X001900040022x
- Kumazawa T., Amano Y., Haga T., Matsuba S., Sato S., Kawamoto K., Onodera J. Synthesis of model compounds of the precursor of carthamin, a colouring matter of safflower, and their conversion into carthamin-type compounds. *Chemistry Letters*. 1995;24(8):625-626.
- Leus T.V. Interallelic interactions genes' types in inheritance of corolla colour of safflower. *Bulletin of St. Petersburg University*. 2016;3(4):108-116. [in Russian] (Леус Т.В. Типы взаимодействия генов при наследовании окраски цветков у сафлора красильного. *Вестник Санкт-Петербургского университета*. 2016;3(4):108-116). DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.408
- Liu X.M., Ahmad N., Yang L.Y., Fu T.Y., Kong J., Yao N., Dong Y.Y., Wang N., Li X.W., Wang F.W., Liu X., Liu W.C., Li H.Y. Molecular cloning and functional characterization of chalcone isomerase from *Carthamus tinctorius*. *AMB Express*. 2019;9(1):132. DOI: 10.1186/s13568-019-0854-x
- Liu X.M., Dong Y.Y., Yao N., Zhang Y., Wang N., Cui X.Y., Li X.W., Wang Y.F., Wang F.W., Yang J., Guan L.L., Du L.N., Li H.Y., Li X.K. De novo sequencing and analysis of the safflower transcriptome to discover putative genes associated with safflower yellow in *Carthamus tinctorius* L. *International Journal of Molecular Science*. 2015;16(10):25657-25677. DOI: 10.3390/ijms16102567
- Narkhede B.N., Deokar A.B. Inheritance of corolla color in safflower. *Journal of the Maharashtra Agricultural Universities* 1986;11:278-281.
- Narkhede B.N., Deokar A.B. Inheritance of spininess and pericarp types in safflower. *Journal of the Maharashtra Agricultural Universities* 1990;15:279-281.
- Pahlavani M.H., Saeidi G., Mirlohi A.F. Inheritance of flower color and spininess in safflower (*Carthamus tinctorius* L.). *Journal of Heredity*. 2004;95:265-267. DOI: 10.1093/jhered/esh030.
- Pu Z., Zhang S., Tang Y., Shi X., Tao H., Yan H., Chen J., Yue S., Chen Y., Zhu Z., Zhou G., Su S., Duan J. Study on changes in pigment composition during the blooming period of safflower based on plant metabolomics and semi-quantitative analysis. *Journal of Separation Science*. 2021;44(22):4082-4091. DOI: 10.1002/jssc.202100439.
- 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: 10.30901/2658-6266-2022-3-01
- 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-o4
- Ren C., Chen C., Dong S., Wang R., Xian B., Liu T., Xi Z., Pei J., Chen J. Integrated metabolomics and transcriptome analysis on flavonoid biosynthesis in flowers of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) during colour-transition. *PeerJ*. 2022;10:e13591. DOI: 10.7717/peerj.13591
- Ren C.X., Tang X.H., Chen C.P., Chen J., Pei J., Wu Y.Y., Wu Q.H. Cloning and expression analysis of a new chalcone isomerase gene during flowering in safflower. *Turkish Journal of Botany*. 2019;43(2):143-150. DOI: 10.3906/bot-1809-25
- Saito K. Glucose oxidase, a potential contributor towards flower colour modification in the capitula of *Carthamus tinctorius* L. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*. 1993;188:405-417.
- Saito K., Miyakawa K.-I., Murata T., Enomoto Y. Phytohormone-mediated induction of red colour in the flower florets of a cultivar of dyer's saffron (*Carthamus tinctorius*). *Zeitschrift für Naturforschung C*. 1998;53(9-10):828-832. DOI: 10.1515/znc-1998-9-1008
- Saito S., Obara H., Kumazawa T., Onodera J., Furuhata K. Synthesis of (+), (-)-Model compounds and absolute configuration of carthamin; a red pigment in the flower petals of safflower. *Chemistry Letters*. 1996;25:833-834.
- Seshadri T.R., Thakur R.S. The coloring matter of the flowers of *Carthamus tinctorius*. *Current Science*. 1960;29:54-55.
- Shimokoriyama M., Hattori S. On the formation of carthamin in the flowers of *Carthamus tinctorius*. *Archives of Biochemistry and Biophysics*. 1955;54:93-101.
- Singer A.C., Crowley D.E., Thompson I.P. Secondary plant metabolites in phytoremediation and biotransformation. *Trends in Biotechnology*. 2003;21(3):123-130. DOI: 10.1016/S0167-7799(02)00041-0
- Tamburini D., Dyer J., David P., Aceto M., Turina V., Borla M., Vandenbeusch M., Gulmini M. Compositional and micro-morphological characterisation of red colourants in archaeological textiles from Pharaonic Egypt. *Molecules*. 2019;24(20):3761. DOI: 10.3390/molecules24203761
- Tu YH, Liu F., Guo DD., Fan LJ., Zhu ZX., Xue YR., Gao Y., Guo ML. Molecular characterization of flavanone 3-hydroxylase gene and flavonoid accumulation in two chemotyped safflower lines in response to methyl jasmonate stimulation. *BMC Plant Biology*. 2016;16:132. DOI: 10.1186/s12870-016-0813-5
- Urage E., Weyessa B. Genetic diversity of Ethiopian safflower collections. In: V. Ranga Rao, M. Ramachandran, (eds) *Proceedings Second International Safflower Conference; 1989 Jan 9-13; Hyderabad, India*. Indian Society of Oilseeds Research, Directorate of Oilseeds Research; 1991. p. 175-178.
- Vakhrusheva T.E., Ivanenko E.N. Descriptor list for the species *Carthamus tinctorius* L. (safflower) (Klassifikator vida *Carthamus tinctorius* L. (saflor krasil'nyi)). V.A. Korneichuk (ed.). Leningrad: VIR; 1985. [in Russian] (Вахрушева Т.Е., Иваненко Е.Н. Классификатор вида *Carthamus tinctorius* L. (сафлор красильный)/ под ред. В.А. Корнейчука. Ленинград: ВИР; 1985).
- Waki T., Terashita M., Fujita N., Fukuda K., Kato M., Negishi T., Uchida H., Aoki Y., Takahashi S., Nakayama T. Identification of the genes coding for carthamin synthase, peroxidase homologs that catalyze the final enzymatic step of red pigmentation in safflower (*Carthamus tinctorius* L.). *Plant Cell Physiology*. 2021;62(10):1528-1541. DOI: 10.1093/pcp/pcab122
- Wang R., Ren C.X., Dong S., Chen C., Xian B., Wu Q.H., Wang J., Pei J., Chen J. Integrated metabolomics and transcriptome analysis of flavonoid biosynthesis in safflower (*Carthamus tinctorius* L.) with different colors. *Frontiers in Plant Science*. 2021;12:712038. DOI: 10.3389/fpls.2021.712038
- Watanabe S. Cultivation, introduction, and historical note of the Benibana (safflower: *Carthamus tinctorius* L.) in Yamagata Prefecture. *Journal of the Yamagata Agriculture and Forestry Society*. 1977;34:73-76.
- Wen W.W., Alseekh S., Fernie A.R. Conservation and diversification of flavonoid metabolism in the plant kingdom. *Current Opinion in Plant Biology*. 2020;55:100-108. DOI: 10.1016/j.pbi.2020.04.004
- Yang W.T., Liu X.M., Wan Q., Yao N., Wang N., Zhang X.M., Jiao Z.D., Li H.Y., Li X.K. Full-length cDNA cloning of flavonol synthase genes of *Carthamus tinctorius* and construction plant expression vector. *Zhongguo Zhong Yao Za Zhi*. 2015;40(4):634-638. [in Chinese]
- Yue S., Tang Y., Li S., Duan J.A. Chemical and biological properties of quinochalcone C-glycosides from the florets of *Carthamus tinctorius*. *Molecules*. 2013;18(12):15220-15254. DOI: 10.3390/molecules181215220

Информация об авторе

Виктория Дмитриевна Бемова, младший научный сотрудник, лаборатория генетики, селекции и биотехнологии декоративных и ягодных культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, viktoria.bemova@yandex.ru, <http://orcid.org/0000-0002-9574-0356>

Information about the author

Viktoria D. Bemova, 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, viktoria.bemova@yandex.ru, <http://orcid.org/0000-0002-9574-0356>

Вклад автора: автор сделал самостоятельный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the author: the author contributed independently to this article.

Конфликт интересов: автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the author declares no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 23.09.2025; одобрена после рецензирования 28.10.2025; принятая к публикации 28.11.2025.
The article was submitted on 23.09.2025; approved after reviewing on 28.10.2025; accepted for publication on 28.11.2025.