

ISSN: 2658-6266 (Print)

ISSN: 2658-6258 (Online)

# БИОТЕХНОЛОГИЯ И СЕЛЕКЦИЯ РАСТЕНИЙ

6(4), 2023



МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО  
ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР  
ВСЕРОССИЙСКИЙ ИНСТИТУТ ГЕНЕТИЧЕСКИХ  
РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ ИМЕНИ Н.И. ВАВИЛОВА (ВИР)



THE MINISTRY OF SCIENCE AND HIGHER  
EDUCATION OF THE RUSSIAN FEDERATION  
FEDERAL RESEARCH CENTER  
THE N.I. VAVILOV ALL-RUSSIAN INSTITUTE OF  
PLANT GENETIC RESOURCES (VIR)

НАУЧНЫЙ РЕЦЕНЗИРУЕМЫЙ ЖУРНАЛ

# БИОТЕХНОЛОГИЯ И СЕЛЕКЦИЯ РАСТЕНИЙ

2023, 6(4)

ОСНОВАН В 2018 ГОДУ  
ПЕРИОДИЧНОСТЬ 4 РАЗА В ГОД

*Для биотехнологов, селекционеров, генетиков,  
преподавателей вузов биологического  
и сельскохозяйственного профиля.*

e-mail: [pbi@vir.nw.ru](mailto:pbi@vir.nw.ru)

190000 Россия, г. Санкт-Петербург,  
ул. Б. Морская, 42, 44

© Федеральный исследовательский центр  
Всероссийский институт генетических ресурсов  
растений имени Н.И. Вавилова (ВИР)

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4  
УДК: 573.6:631.527

ПИ № ФС 77–74475  
ISSN: 2658-6266 (Print)  
ISSN: 2658-6258 (Online)

## На обложке:

**Рисунок.** Сорты пионов отечественной селекции в коллекции ВИР. Слева направо верхний ряд: 'Антарктида', авторы сорта Е.Д. Харченко, И.А. Тыран, 1971 год; 'Аркадий Гайдар', автор сорта Н.С. Краснова, 1958 год; средний ряд: 'Восток', 1957 год; 'Варенька', 1958 год, автор сортов Н.С. Краснова; нижний ряд: '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.

**Материалы к статье:** Иванов А.А., Васильева М.В., Анисимова И.Н., Рахмангулов Р.С. Достижения в мировой и отечественной селекции пионов (*Paeonia* L.).

SCIENTIFIC PEER REVIEWED JOURNAL

# PLANT BIOTECHNOLOGY AND BREEDING

2023, 6(4)

FOUNDED IN 2018  
PUBLISHED 4 TIMES ANNUALLY

*Addressed to biotechnologists, geneticists,  
plant breeders and lecturers of biological  
and agricultural universities and colleges.*

e-mail: [pbi@vir.nw.ru](mailto:pbi@vir.nw.ru)

42, 44 Bolshaya Morskaya Street,  
St. Petersburg 190000, Russia

© Federal Research Center  
the N.I. Vavilov All-Russian Institute  
of Plant Genetic Resources (VIR)

## Cover photo:

**Figure.** Varieties of peonies of domestic breeding in the VIR collection. From left to right, the top: cv. 'Antarctica', authors E.D. Kharchenko, I.A. Tyran, 1971; cv. 'Arkady Gaidar', author N.S. Krasnova, 1958; middle row: cv. 'Vostok', 1957; cv. 'Varenka', 1958, author N.S. Krasnova; bottom row: cv. 'Nezhny', author A.A. Sosnovets, 1961; cv. 'Chervony Oxamyt', authors V.F. Gorobets, I.A. Tyran, 1984. Photos by M.V. Vasilyeva, A.A. Ivanov.

**Materials for the article:** Ivanov A.A., Vasilyeva M.V., Anisimova I.N., Rakhmangulov R.S. Achievements in world and domestic breeding of peonies (*Paeonia* L.).

## Биотехнология и селекция растений

2023 Том 6 № 4

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4  
<https://biosel.elpub.ru>

Научный рецензируемый журнал  
Издается с 2018 г.

Издание зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи,  
информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор)

Свидетельство о регистрации СМИ: ПИ № ФС 77 - 74475 от 30.11.2018

Учредитель: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение

«Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова»

### Главный редактор:

Е. К. Хлесткина – д.б.н., профессор РАН (Россия)

### Заместители главного редактора:

Т. А. Гавриленко – д.б.н. (Россия)

И. Н. Анисимова – д.б.н. (Россия)

Л. Ю. Новикова – д.с.-х.н. (Россия)

### Ответственный секретарь:

Н. А. Оськина

### Редакционный совет:

О. С. Афанасенко – д.б.н., академик РАН (Россия)  
Г. А. Баталова – д.с.-х.н., академик РАН (Россия)  
Р. К. Берсимбаев – д.б.н., академик НАН РК (Казахстан)  
Л. А. Беспалова – д.с.-х.н., академик РАН (Россия)  
А. И. Грабовец – д.с.-х.н., чл.-корр. РАН (Россия)  
С. И. Гриб – д.с.-х.н., академик НАНБ (Беларусь)  
Е. А. Егоров – д.э.н., академик РАН (Россия)  
В. Г. Еремин – д.с.-х.н., профессор РАН (Россия)  
Г. В. Еремин – д.с.-х.н., академик РАН (Россия)  
Г. И. Карлов – д.б.н., чл.-корр. РАН (Россия)  
А. В. Кильчевский – д.б.н., академик НАНБ (Беларусь)  
Н. А. Колчанов – д.б.н., академик РАН (Россия)  
В. Н. Корзун – д-р (Германия)  
А. В. Кочетов – д.б.н., чл.-корр. РАН (Россия)  
Н. В. Кухарчик – д.с.-х.н. (Беларусь)  
В. М. Лукомец – д.с.-х.н., академик РАН (Россия)  
Л. А. Лутова – д.б.н. (Россия)  
С. Мишева – д-р (Болгария)  
А. И. Моргунов – д-р (Турция)  
В. Ройчев – д.с.-х.н. (Болгария)  
А. А. Романенко – д.с.-х.н., академик РАН (Россия)  
А. В. Рындин – д.с.-х.н., академик РАН (Россия)  
Е. Н. Седов – д.с.-х.н., академик РАН (Россия)  
И. А. Тихонович – д.б.н., академик РАН (Россия)  
П. Н. Харченко – д.б.н., академик РАН (Россия)  
Л. В. Хотылева – д.б.н., академик НАНБ (Беларусь)  
В. К. Шумный – д.б.н., академик РАН (Россия)

### Редакционная коллегия:

Е. Е. Андронов – к.б.н. (Россия)  
Д. А. Афонников – к.б.н. (Россия)  
А. Х. Баймиев – д.б.н. (Россия)  
И. А. Белан – к.с.-х.н. (Россия)  
А. Г. Беседин – к.с.-х.н. (Россия)  
М. А. Вишнякова – д.б.н. (Россия)  
В. А. Гаврилова – д.б.н. (Россия)  
С. В. Гаркуша – д.с.-х.н. (Россия)  
Т. А. Гасанова – к.с.-х.н. (Россия)  
С. В. Герасимова – к.б.н. (Россия)  
М. С. Гинс – д.б.н., чл.-корр. РАН (Россия)  
С. В. Гончаров – д.б.н. (Россия)  
Р. О. Давоян – д.б.н. (Россия)  
Я. Н. Демуринов – д.б.н. (Россия)  
М. Г. Дивашук – к.б.н. (Россия)  
С. Н. Еланский – д.б.н. (Россия)  
О. В. Еремина – д.с.-х.н. (Россия)  
А. П. Ермишин – д.б.н. (Беларусь)  
М. В. Ефимова – к.б.н. (Россия)  
Р. Ш. Заремук – д.с.-х.н. (Россия)  
С. В. Зеленцов – д.с.-х.н., чл.-корр. РАН (Россия)  
Е. Т. Ильницкая – к.б.н. (Россия)  
Р. Н. Календарь – к.б.н. (Казахстан)  
Н. Н. Карпун – д.б.н. (Россия)  
В. С. Ковалев – д.с.-х.н. (Россия)  
Н. Н. Коваленко – д.б.н. (Россия)  
Е. З. Кочиева – д.б.н. (Россия)  
Б. Р. Кулуев – д.б.н. (Россия)  
К. У. Куркиев – д.б.н. (Россия)  
С. В. Кушнаренко – к.б.н. (Казахстан)  
И. Н. Леонова – д.б.н. (Россия)  
И. Е. Лихенко – д.с.-х.н. (Россия)  
В. В. Лиховской – д.с.-х.н. (Россия)  
П. Н. Мальчиков – д.с.-х.н. (Россия)  
Т. В. Матвеева – д.б.н. (Россия)  
Н. В. Мироненко – д.б.н. (Россия)  
И. В. Митрофанова – д.б.н. (Россия)  
Е. И. Михайлова – д.б.н. (Россия)  
С. В. Осипова – д.б.н. (Россия)  
В. Н. Подорожный – к.с.-х.н. (Россия)  
Т. Г. Причко – д.с.-х.н. (Россия)  
Т. А. Рожмина – д.б.н. (Россия)  
А. В. Смыков – д.с.-х.н. (Россия)  
А. А. Соловьев – д.б.н., профессор РАН (Россия)  
И. И. Супрун – к.б.н. (Россия)  
Е. К. Турусбеков – к.б.н. (Казахстан)  
Е. В. Ульяновская – д.с.-х.н. (Россия)  
О. Ю. Урбанович – д.б.н. (Беларусь)  
Ю. В. Фотев – к.с.-х.н. (Россия)  
Э. Б. Хатев – д.б.н. (Россия)  
Я. А. Цепилов – к.б.н. (Россия)  
М. Н. Шаптуренко – д.б.н. (Беларусь)  
О. Ю. Шоева – к.б.н. (Россия)  
Л. А. Эльконин – д.б.н. (Россия)  
Г. В. Якуба – к.б.н. (Россия)

## Plant Biotechnology and Breeding

2023 Volume 6 No 4  
DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4  
<https://biosel.elpub.ru>

Scientific Peer Reviewed Journal

Founded in 2018

Founder: Federal Research Center  
the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources

### Editor-in-Chief:

**E. K. Khlestkina** – Dr. Sci. in Biol., Professor. (Russia)

### Deputy Editors-in-Chief:

**T. A. Gavrilenko** – Dr. Sci. in Biol. (Russia)

**I. N. Anisimova** – Dr. Sci. in Biol. (Russia)

**L. Yu. Novikova** – Dr. Sci. in Agricul. (Russia)

### Executive Secretary:

N. A. Oskina

### Editorial council:

O. S. Afanasenko – Dr. Sci. in Biol., Full Member of the RAS (Russia)  
G. A. Batalova – Dr. Sci. in Agricul., Full Member of the RAS (Russia)  
R. K. Bersimbaev – Dr. Sci. in Biol., Full Member of the NAS RK (Kazakhstan)  
L. A. Bespalova – Dr. Sci. in Agricul., Full Member of the RAS (Russia)  
E. A. Egorov – Dr. Sci. in Econ., Full Member of the RAS (Russia)  
G. V. Eremin – Dr. Sci. in Agricul., Full Member of the RAS (Russia)  
V. G. Eremin – Dr. Sci. in Agricul., Professor (Russia)  
A. I. Grabovets – Dr. Sci. in Agricul., Corr. Member of the RAS (Russia)  
S. I. Grib – Dr. Sci. in Agricul., Full Member of the NAS of Belarus (Belarus)  
G. I. Karlov – Dr. Sci. in Biol., Corr. Member of the RAS (Russia)  
P. N. Kharchenko – Dr. Sci. in Biol., Full Member of the RAS (Russia)  
L. V. Khotyleva – Dr. Sci. in Biol., Full Member of the NAS of Belarus (Belarus)  
A. V. Kilchevsky – Dr. Sci. in Biol., Corr. Member of the NAS of Belarus (Belarus)  
A. V. Kochetov – Dr. Sci. in Biol., Corr. Member of the RAS (Russia)  
N. A. Kolchanov – Dr. Sci. in Biol., Full Member of the RAS (Russia)  
V. N. Korzun – Dr. (Germany)  
N. V. Kukharchik – Dr. Sci. in Agricul. (Belarus)  
V. M. Lukomets – Dr. Sci. in Agricul., Full Member of the RAS (Russia)  
L. A. Lutova – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
S. Misheva – Dr. (Bulgaria)  
A. I. Morgunov – Dr. (Turkey)  
A. A. Romanenko – Dr. Sci. in Agricul., Full Member of the RAS (Russia)  
A. V. Ryndin – Dr. Sci. in Agricul., Full Member of the RAS (Russia)  
V. Roychev – Dr. Sci. in Agricul. (Bulgaria)  
E. N. Sedov – Dr. Sci. in Agricul., Full Member of the RAS (Russia)  
V. K. Shumny – Dr. Sci. in Biol., Full Member of the RAS (Russia)  
I. A. Tikhonovich – Dr. Sci. in Biol., Full Member of the RAS (Russia)

### Editorial board:

D. A. Afonnikov – Cand. Sci. in Biol. (Russia)  
E. E. Andronov – Cand. Sci. in Biol. (Russia)  
A. H. Bajmiev – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
I. A. Belan – Cand. Sci. in Agricul. (Russia)  
A. G. Besedin – Cand. Sci. in Agricul. (Russia)  
R. O. Davoyan – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
Ya. N. Demurin – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
M. G. Divashuk – Cand. Sci. in Biol. (Russia)  
M. V. Efimova – Cand. Sci. in Biol. (Russia)  
S. N. Elansky – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
L. A. Elkonin – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
O. V. Eremina – Dr. Sci. in Agricul. (Russia)  
A. P. Ermishin – Dr. Sci. in Biol. (Belarus)  
Yu. V. Fotev – Cand. Sci. in Agricul. (Russia)  
S. V. Garkusha – Dr. Sci. in Agricul. (Russia)  
T. A. Gasanova – Cand. Sci. in Agricul. (Russia)  
V. A. Gavrilova – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
S. V. Gerasimova – Cand. Sci. in Biol. (Russia)  
M. S. Gins – Dr. Sci. in Biol., Corr. Member of the RAS (Russia)  
S. V. Goncharov – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
E. T. Ilnitskaya – Cand. Sci. in Biol. (Russia)  
R. N. Kalendar – Cand. Sci. in Biol. (Kazakhstan)  
N. N. Karpun – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
E. B. Khatefov – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
E. Z. Kochieva – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
N. N. Kovalenko – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
V. S. Kovalev – Dr. Sci. in Agricul. (Russia)  
B. R. Kuluev – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
K. U. Kurkiev – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
S. V. Kushnarenko – Cand. Sci. in Biol. (Kazakhstan)  
I. N. Leonova – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
I. E. Lihenko – Dr. Sci. in Agricul. (Russia)  
V. V. Likhovskoi – Dr. Sci. in Agricul. (Russia)  
P. N. Malchikov – Dr. Sci. in Agricul. (Russia)  
T. V. Matveeva – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
N. V. Mironenko – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
I. V. Mitrofanova – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
E. I. Mikhailova – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
S. V. Osipova – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
V. N. Podorozhniy – Cand. Sci. in Agricul. (Russia)  
T. G. Prichko – Dr. Sci. in Agricul. (Russia)  
T. A. Rozhmina – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
M. N. Shapturenko – Dr. Sci. Biology (Belarus)  
O. Yu. Shoeva – Cand. Sci. in Biol. (Russia)  
A. V. Smykov – Dr. Sci. in Agricul. (Russia)  
A. A. Soloviev – Dr. Sci. in Biol., Professor (Russia)  
I. I. Suprun – Cand. Sci. in Biol. (Russia)  
Ya. A. Tsepilov – Cand. Sci. in Biol. (Russia)  
E. K. Turuspekov – Cand. Sci. in Biol.  
E. V. Ulyanovskaya – Dr. Sci. in Agricul. (Russia)  
O. Yu. Urbanovich – Dr. Sci. in Biol. (Belarus)  
M. A. Vishnyakova – Dr. Sci. in Biol. (Russia)  
G. V. Yakuba – Cand. Sci. in Biol. (Russia)  
R. Sh. Zaremuk – Dr. Sci. in Agricul. (Russia)  
S. V. Zelentsov – Dr. Sci. in Agricul., Full Member of the RAS (Russia)

## СОДЕРЖАНИЕ

### ОТ ГЛАВНОГО РЕДАКТОРА 5

*Е. К. Хлесткина*  
ВСТУПИТЕЛЬНАЯ СТАТЬЯ

### РАЗВИТИЕ СОВРЕМЕННЫХ МЕТОДОВ СЕЛЕКЦИИ 6

*Григорьев С.В., Илларионова К.В.,  
Подольная Л.П., Шеленга Т.В.*  
*Научная статья*

Использование метода главных компонент в ранжировании образцов конопли посевной *Cannabis sativa* L. по жирнокислотному составу масла для ускорения селекции

*Пороховинова Е.А., Брач Н.Б.,  
Слободкина А.А., Павлов А.В.* 14

*Научная статья*  
Линии льна мутантные по хлорофильной окраске в генетической коллекции ВИР

*Пороховинова Е.А., Дубовская А.Г.* 28  
*Научная статья*

Линии льна гибридного происхождения, гомозиготные по генам хлорофильной окраски и других морфологических признаков, в генетической коллекции ВИР

### ИЗУЧЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МЕТОДОВ МОЛЕКУЛЯРНОЙ ГЕНЕТИКИ 40

*Ализаде Ш.А.*  
*Научная статья*

Оценка уровня экспрессии гена *GhMAPK* в условиях солевого стресса у сортов хлопчатника

*Ерастенкова М.В., Тихонова Н.Г.,  
Ухатова Ю.В.* 48

*Обзорная статья*  
Изучение молекулярных механизмов устойчивости винограда (*Vitis vinifera* L.) к низкотемпературному стрессу

*Иванов А.А., Васильева М.В.,  
Анисимова И.Н., Рахмангулов Р.С.* 61

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

## CONTENTS

### FROM THE EDITOR IN CHIEF 5

*E. K. Khlestkina*  
INTRODUCTORY ARTICLE

### DEVELOPMENT OF MODERN BREEDING METHODS 6

*Grigoriev S.V., Illarionova K.V., Podolnaya L.P.,  
Shelenga T.V.*  
*Original article*

The use of the principal component analysis in ranking hemp (*Cannabis sativa* L.) accessions according to the seed oil fatty acid composition for crop improvement

*Porokhovinova E.A., Brutch N.B.,  
Slobodkina A.A., Pavlov A.V.* 14

*Original article*  
Flax lines mutant for chlorophyll coloration in the genetic collection of VIR

*Porokhovinova E.A., Dubovskaya A.G.* 28  
*Original article*

Flax lines of hybrid origin homozygous for genes of chlorophyll coloration and other morphological traits in the VIR flax genetic collection

### STUDY OF PLANT GENETIC RESOURCES USING MOLECULAR GENETICS METHODS 40

*Alizade S.A.*  
*Original article*

Evaluation of the *GhMAPK* gene expression level under salt stress in cotton cultivars

*Erastenkova M.V., Tikhonova N.G.,  
Ukhatova Yu.V.* 48

*Review article*  
Studies of the molecular mechanisms of grape (*Vitis vinifera* L.) resistance to low-temperature stress

*Ivanov A.A., Vasilyeva M.V., Anisimova I.N.,  
Rakhmangulov R.S.* 61

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

## СОДЕРЖАНИЕ

*Рахмангулов Р.С., Барабанов И.В.,  
Иванов А.А.* **82**

*Обзорная статья*

Гены холодоустойчивости плодовых культур

**КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ 93**

*Подольная Л.П., Григорьев С.В., Мягкова Е.Г.*

*Краткое сообщение*

Образцы коллекции хлопчатника ВИР различного происхождения для селекции в условиях Северного Прикаспия

*Лоскутов И.Г., Ковалева О.Н.* **103**

*Краткое сообщение*

К юбилею академика РАН  
Ольги Сильвестровны Афанасенко

## CONTENTS

*Rakhmangulov R.S., Barabanov I.V.,  
Ivanov A.A.* **82**

*Review article*

Cold resistance genes of fruit crops

**BRIEF COMMUNICATIONS 93**

*Podolnaya L.P., Grigoriev S.V., Myagkova E.G.*

*Brief communication*

VIR cotton collection accessions of different origin for breeding in the North Caspian conditions

*Loskutov I.G., Kovaleva O.N.* **103**

*Brief communication*

On the anniversary of Academician of the Russian Academy of Sciences Olga Silvestrovna Afanasenko



### *Уважаемые читатели!*

В текущем выпуске основное внимание уделено техническим культурам – хлопчатнику, льну, конопле – от разработки и усовершенствования методов исследования генетических ресурсов данных культур, до сравнительного исследования сортов на уровне экспрессии генов. Представленные результаты исследований заинтересуют селекционеров, нацеленных на создание сортов, адаптированных к неблагоприятным условиям окружающей среды и отличающихся заданными характеристиками растительного сырья.

Расширение ареалов возделывания многих культур в нашей стране неразрывно связано с селекцией на холодоустойчивость. В выпуске представлены аналитические обзоры, посвященные генам холодоустойчивости плодовых культур и винограда.

Отдельного внимания среди публикаций выпуска заслуживает комплексный обзор, посвященный генетике, селекции и биотехнологии декоративных и лекарственных растений рода *Paeonia* L.

Дорогие друзья, в 2023 году исполнилось 75 лет академику РАН, главному научному сотруднику и руководителю Лаборатории иммунитета растений к болезням Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений, члену Академического совета ВИР, Ольге Сильвестровне Афанащенко. Редакция журнала представляет в текущем выпуске статью, посвященную этому событию, и желает Ольге Сильвестровне долгих и плодотворных лет в науке на благо продовольственной безопасности нашей страны!

*Главный редактор,  
профессор РАН  
Е.К. Хлесткина*

Научная статья

УДК 633.522:631.527

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-02



## Использование метода главных компонент в ранжировании образцов конопли посевной *Cannabis sativa* L. по жирнокислотному составу масла для ускорения селекции

С. В. Григорьев<sup>1</sup>, К. В. Илларионова<sup>2</sup>, Л. П. Подольная<sup>1</sup>, Т. В. Шеленга<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Федеральное исследовательское учреждение Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

<sup>2</sup> Санкт-Петербургский политехнический университет Петра Великого, Санкт-Петербург, Россия

**Автор, ответственный за переписку:** Сергей Владимирович Григорьев, s.grigoryev@vir.nw.ru

Применение современных методов оценки генотипического разнообразия селекционного материала весьма эффективно в селекции сельскохозяйственных растений. Интерпретация результатов изучения биохимического состава масла семян образцов коллекции конопли посевной *Cannabis sativa* L. является одним из важных этапов селекции сортов культуры актуального масличного направления, поскольку конопля обладает уникальным среди масличных культур России набором жирных кислот (ЖК) масла. Исследование закономерностей формирования жирнокислотного состава (ЖКС) масла, факторных нагрузок содержания кислот, в случае сортов масличного направления использования, имеет научную значимость и практическую ценность для решения задач эффективного ускорения современной селекции на повышение качества и биологической активности масла. Применение анализа главных компонент может явиться эффективным инструментом в достижении этой цели. Изучение ЖКС масла семян 25 образцов конопли посевной *Cannabis sativa* L. коллекции ВИР было проведено во Всероссийском институте генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова. Образцы конопли среднерусского экотипа, представленные местными, промышленными сортами и селекционным материалом, были выращены на лугово-черноземных почвах в Пензенской области в зоне Среднего Поволжья России с умеренно-континентальным климатом. ЖКС масла семян изучали с помощью газожидкостной хроматографии с масс-спектрометрией на хроматографе Agilent 6850. Полученные результаты обрабатывали с помощью программного обеспечения UniChrom и AMDIS. Высокое содержание омега-3 стеаридониковой ЖК было обнаружено у образцов: к-205, Украина (1,23%); к-168, Россия (0,87%);  $\alpha$ -линоленовой: к-168, Россия (0,82%); к-224, ГДР (0,39%); линолевой: к-154, Россия (67,29%); к-360, Россия (66,24%); к-150, Россия (64, 58%);  $\gamma$ -линоленовой: к-88, Россия (2,43%); к-211, ГДР (1,92%). Установлено, что формирование ЖКС масла семян конопли – многофакторный процесс. Главный фактор определил 27,8% изменчивости. Было выявлено наличие положительных и отрицательных факторных нагрузок. Наибольшую факторную нагрузку в дисперсии комплекса признаков ЖКС масла, определяемой главным фактором, несёт линолевая кислота (+0,73). Отрицательные по отношению к этой кислоте нагрузки выявлены для миристиновой (-0,81), лауриновой (-0,78), пальмитолеиновой (-0,72) и олеиновой (-0,72) кислотам. Содержание биологически активной омега-6 диненасыщенной линолевой кислоты отрицательно связано с содержанием омега-9 мононенасыщенной олеиновой, а также с содержанием полиненасыщенных омега-6  $\gamma$ -линоленовой, омега-3 стеаридониковой и омега-3  $\alpha$ -линоленовой кислот. Полученная информация может быть использована для подбора образцов с оптимальным ЖКС в селекции сортов конопли посевной масличного направления использования.

**Ключевые слова:** биологически активные вещества растительных масел, исходный селекционный материал, латентные взаимозависимости переменных, критерий «каменитая осыпь», факторные нагрузки

**Благодарности:** Работа проводилась в рамках тематического плана ВИР по проекту № FGEM-2022-0005 «Растительные ресурсы масличных и прядильных культур ВИР как основа теоретических исследований и их практического использования».

**Для цитирования:** Григорьев С.В., Илларионова К.В., Подольная Л.П., Шеленга Т.В. Использование метода главных компонент в ранжировании образцов конопли посевной *Cannabis sativa* L. по жирнокислотному составу масла для ускорения селекции. *Биотехнология и селекция растений*. 2023;6(4):6-13. DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-02

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 местам работы.

© Григорьев С.В., Илларионова К.В., Подольная Л.П., Шеленга Т.В., 2023

## Original article

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-o2

## The use of the principal component analysis in ranking hemp (*Cannabis sativa* L.) accessions according to the seed oil fatty acid composition for crop improvement

Sergei V. Grigoriev<sup>1</sup>, Ksenia V. Illarionova<sup>2</sup>, Larisa P. Podolnaya<sup>1</sup>, Tatiana V. Shelenga<sup>1</sup><sup>1</sup>N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia<sup>2</sup>Peter the Great St. Petersburg Polytechnic University, St. Petersburg, Russia**Corresponding author:** Sergei V. Grigoriev, s.grigoryev@vir.nw.ru

The use of modern methods for assessing the genotypic diversity of breeding material is effective in crop improvement. Interpretation of the results of a study of the fatty acid biochemical composition in seeds of hemp (*Cannabis sativa* L.) accessions is one of important stages in breeding oilseed varieties, since hemp possesses a unique fatty acid composition (FAC) among other oilseed crops in Russia. Studies of regularities in formation of seed oil FAC and the principal component analysis (PCA) of fatty acid contents have scientific significance and practical value for ensuring the acceleration of oilseed variety breeding aimed at improving quality and biological activity of oil. The use of PCA can be an effective in achieving this goal. The fatty acid profile of oil has been evaluated at the N.I. Vavilov Institute of Plant Genetic Resources in 25 hemp accessions from the VIR hemp collection. Local and industrial hemp varieties and breeding material of the Middle Russian ecotype were grown in Penza Province with a temperate continental climate on meadow-black soils of the Middle Volga Region of Russia. The seed oil FAC was studied using gas-liquid chromatography with mass spectrometry on an Agilent 6850 chromatograph. The results were processed using the UniChrom and AMDIS software. High content of omega-3 stearidonic fatty acid was found in accessions k-205 from Ukraine (1.23%) and k-168 from Russia (0.87%); that of  $\alpha$ -linolenic acid in k-168 from Russia (0.82%) and k-224 from GDR (0.39%); of linoleic acid in k-154 (67.29%), k-360 (66.24%), and k-150 (64.58%) (all three from Russia); of  $\gamma$ -linolenic acid in k-88 from Russia (2.43%) and k-211 from GDR (1.92%). It has been established that the formation of hemp seed oil FAC is a multifactorial process. The main factor determined 27.8% of the variability. The presence of both positive and negative factor loadings was revealed. The highest factor loading for the variance of a complex of characters of the oil FAC is on the main factor, i.e. linoleic acid (+0.73). In relation to this acid, negative loadings were detected for myristic acid (−0.81), lauric acid (−0.78), palmitoleic acid (−0.72), and oleic acid (−0.72). The content of bioactive omega-6 diunsaturated linoleic acid was negatively associated with the content of omega-9 monounsaturated oleic acid, as well as with the content of polyunsaturated omega-6  $\gamma$ -linolenic, omega-3 stearidonic, and omega-3  $\alpha$ -linolenic acids. The obtained information can be used for identifying accessions with the optimal FAC for their involvement in breeding oilseed hemp varieties.

**Keywords:** bioactive substances in vegetable oils, source breeding material, latent interdependent variables, scree plot criteria, factor loadings**Acknowledgements:** The work was carried out within the framework of the Thematic Plan of VIR under Project No. FGEM-2022-0005 “Plant resources of oilseed and fiber crops at VIR as the basis for theoretical research and their practical use”.**For citation:** Grigoriev S.V., Illarionova K.V., Podolnaya L.P., Shelenga T.V. The use of the principal component analysis in ranking hemp (*Cannabis sativa* L.) accessions according to the seed oil fatty acid composition for crop improvement. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2023;6(4):6-13. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-o2

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 employer.

© Grigoriev S.V., Illarionova K.V., Podolnaya L.P., Shelenga T.V., 2023

## Введение

Промышленное возделывание технической конопля (*Cannabis sativa* L.) имеет социальную и экономическую значимость, поскольку получаемые из этого растения продукты являются источниками ряда биологически активных веществ, используются для питания, производства текстиля, одежды, биоразлагаемого пластика, бумаги, краски, биотоплива и в качестве кормов для животных (Cerino et al., 2021; Farinon et al., 2020; Grigoriev et al., 2020). Семена, растительное масло, волокно входят в перечень товаров, ныне производимых в России. Нормы показателей качества растительного масла семян конопля регламентируются государственным стандартом РФ (State Standard 8989-73, 2011) и Техническим регламентом на масложировую продукцию ТР ТС 024/2011 (Technical Regulations of the Customs Union TR CU 024/2011). Двадцать три сорта и гибрида промышленной конопля допущены к возделыванию в России (State Register, 2023). Проводится скрининг образцов конопля по биохимическому составу соцветий (Grigoryev, Illarionova, 2020) и содержанию функциональных пищевых ингредиентов семян (Grigoriev et al, 2020). Биологически активные омега-6 и омега-3 жирные кислоты (ЖК) растительных масел являются одним из факторов, определяющих качество функциональных продуктов питания (Aslam et al., 2020; Harwood, 2023). Исследование закономерностей формирования жирнокислотного состава (ЖКС) имеет научную значимость и практическую ценность в решении задач эффективного ускорения селекции масличной культуры на повышение качества и биологической активности масла. Анализ главных компонент (Principal Component Analysis, PCA) – эффективный инструмент в достижении этих целей. PCA используют для выявления латентных взаимосвязей и интерпретации информации о структуре признаков, что позволяет выделить факторы отражающие корреляции переменных и определить те из них, которые могут быть наиболее значимыми для оценки образцов. В ряде работ с различными культурами этот метод анализа был успешно применён для обработки данных, полученных в экспериментах (Brutch, 1989; Podolnaya et al., 1999; Perchuk et al., 2023).

Повышение качества производимых в Российской Федерации продуктов – одна из приоритетных задач обеспечения продовольственной безопасности. Создание биофункциональных продуктов, оптимизация содержания биологически активных веществ в растительных маслах, в частности, ненасыщенных и полиненасыщенных ЖК, которые эффективны в снижении сердечно-сосудистых заболеваний, модулировании ключевых биологических функций энергетического метаболизма человека – актуальное инновационное направление в современных исследованиях.

В работе была поставлена задача изучить ЖКС масла образцов конопля среднерусского экотипа коллекции ВИР и методом анализа главных компонент выделить

ЖК, наиболее значимые для характеристики образцов в селекции конопля масличного направления использования.

## Материал и методы

Изучение ЖКС масла семян двадцати пяти образцов конопля посевной *Cannabis sativa* L. (табл. 1) коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) было проведено в 2023 году. Образцы конопля среднерусского экотипа, представленные местными, промышленными сортами и селекционным материалом, были выращены в Пензенской области в зоне Среднего Поволжья России с умеренно-континентальным климатом на лугово-черноземных почвах. Агрометеорологические условия в период проведения опытов были близки к средним многолетним: среднемесячная температура с мая по август колебалась в пределах от +13,7 до +22,5°C. Самым теплым месяцем являлся июль (+22,8°C). Среднемесячное количество осадков колебалось в пределах среднеемноголетних от 33,8 мм в июне до 63 мм в июне. Семена образцов высевались 20-21 мая на однорядковых делянках длиной пять метров с междурядьями 35 см. Расстояние между растениями на делянке – 10-17 см. В период вегетации минеральные удобрения в почву не вносили. Урожай собирали вручную в момент созревания семян в верхней половине соцветий в третьей декаде августа, высушивали в помещении при температуре +20°C и относительной влажности воздуха 16-18%. ЖКС масла семян изучали с помощью газожидкостной хроматографии с масс-спектрометрией на хроматографе Agilent 6850 (Agilent Technologies, Inc., Wilmington, USA). Подготовку проб проводили по методикам, принятым в ВИР (Ermakov et al., 1972). Метиловые эфиры ЖК разделяли на колонке Omegawax TM 250, 30,0 м, 250,00 мкм, 0,25 мкм (Supelco Solutions Within, Bellefonte, USA), программа нагрева: от +170°C до +220°C, скорость повышения температуры – 3°C/мин, температура детектора +250°C, скорость потока гелия 1,5 мл/мин. При анализе было использовано по три аналитические пробы для каждого образца. Полученные результаты обрабатывали с помощью программ UniChrom (Seachrom Inc., Lynnwood, USA) и AMDIS (NIST Standard Reference Data Program, Gaithersburg, USA). Статистическая обработка данных проведена с применением STATISTICA 10 for Windows (Informer Technologies Inc., USA).

## Результаты и обсуждение

В таблице 1 приведено содержание четырнадцати жирных кислот (ЖК) в масле семян изученных образцов конопля. Представленные образцы различных экотипов различаются по технотипу и включают сорта универсального назначения, масличного направления использования, местные сорта и селекционный материал. Как пока-

зали исследования, образцы различались по содержанию ЖК в масле семян. Так, у ряда образцов было обнаружено высокое содержание биологически активных кислот: тетраненасыщенной омега-3 стеаридониковой ЖК: к-205, Украина (1,23%); к-168, Россия (0,87%); к-360, Россия (0,81%); к-224, ГДР (0,69%);  $\alpha$ -линоленовой: к-168, Россия (0,82%); к-224, ГДР (0,39%); к-152, Россия (0,35%); диненасыщенной линолевой: к-154, Россия (67,29%); к-360, Россия (66,24%); к-150, Россия (64,58%), омега-6 триненасыщенной  $\gamma$ -линоленовой: к-88, Россия (2,43%); к-211, ГДР (1,92%); к-205, Украина (1,79%).

В ранее опубликованных работах (Grigoryev et al., 2019; Popov et al., 2019) было показано, что образцы конопляной коллекции ВИР, для которых было характерно высокое содержание полиненасыщенных ЖК в отжатом из семян масле, содержали линолевую кислоту в пределах 53,4–64,2%,  $\alpha$ -линоленовую (12,6–27,1%), стеаридониковую (0,4–3,0%),  $\gamma$ -линоленовую (0,6–5,1%), олеиновую (5,9–14,0%). В других работах по изучению профиля ЖК в масле из семян возделываемых сортов конопля (Occhiuto et al., 2022) показано, что основной кислотой является линолевая ЖК с содержанием в диапазоне 52,0–54,4%, за которой следовали  $\alpha$ -линоленовая (15,36–18,15%), олеиновая (12,31–16,73%), пальмитиновая (6,95–8,67%), стеариновая (2,68–3,76%) и стеаридониковая (0,56–0,93%) кислоты.

Особый интерес представляют данные о содержании биологически активных полиненасыщенных ЖК масла в контрасте с содержанием насыщенных, поскольку последние не обладают выраженной антиоксидантной активностью. Так, наибольшее содержание насыщенной пальмитиновой ЖК обнаружено у образцов: к-85, Россия (24,04 %); к-152, Украина (21,9%); к-70, Россия (19,45%); к-81, Латвия (18,65%); к-32, Югославия (17,81%); стеариновой: к-70, Россия (6,08%); к-81, Латвия (5,73%); лауриновой у образцов: к-193, Украина (0,21%); к-85, Россия (0,20%); к-81, Латвия (0,71%); к-78, Россия (0,71%); миристиновой у образцов: к-168, Россия (0,62%); к-88, Рос-

сия (0,13%); пальмитолеиновой у образцов: к-99, Россия (0,41%); к-78, Россия (0,39%); к-70, Россия (0,38%).

Для всесторонней оценки образцов конопля по ЖКС масла семян был проведен анализ главных компонент (РСА). По критерию «каменистой осыпи»<sup>1</sup> были выделены три фактора, которые суммарно объяснили 61,1% дисперсии (табл. 2).

С первым фактором, который определил 27,8% изменчивости было тесно связано содержание насыщенных ЖК: миристиновой, лауриновой, пальмитолеиновой и полиненасыщенной линолевой. Второй фактор (20,1% объясненной дисперсии) указал на содержание пальмитиновой, стеариновой насыщенных и полиненасыщенной  $\alpha$ -линоленовой ЖК. Третий фактор с 13,2% объясненной дисперсии не указал какой-либо кислоты. С учетом критерия «каменистой осыпи» были выделены два фактора – первый и второй, как главные, которые суммарно определяли изменчивость и связанность признаков качества масла на 47,9%. В результате исследований установлено, что формирование ЖКС масла семян конопля можно рассматривать как многофакторное явление. Наибольшую положительную факторную нагрузку по фактору 1 несет линолевая кислота (+0,73). Отрицательные нагрузки выявлены для миристиновой (–0,81), лауриновой (–0,78), пальмитолеиновой (–0,73) и олеиновой (–0,72) кислот. Таким образом, содержание биологически активной омега-6 диненасыщенной линолевой ЖК обратно связано с насыщенными кислотами – миристиновой, лауриновой, пальмитолеиновой, которые имели наибольшие отрицательные факторные нагрузки и арахидиновой ЖК. Линолевая кислота обратно связана с омега-9 мононенасыщенной олеиновой ЖК, а также с полиненасыщенными омега-6  $\gamma$ -линоленовой, омега-3 стеаридониковой и омега-3  $\alpha$ -линоленовой ЖК. Наибольшую положительную факторную нагрузку в дисперсии, определяемой фактором 2, несет  $\alpha$ -линоленовая кислота (+0,75), тогда как наибольшую отрицательную – пальмитиновая и стеариновая (для каждой величина составила –0,79).

<sup>1</sup> Примечание редактора: критерий «каменистой осыпи» в факторном анализе подразумевает поиск точки, после которой убывание собственных значений стремится к выходу на плато / Editor's note: The scree criterion in factor analysis suggests a search for the point where the eigenvalue decrease tends to reach a plateau.

Таблица 1. Содержание жирных кислот (средние значения, %) в семенах образцов конопли посевной (*Cannabis sativa* L.) коллекции ВИР

Table 1. Fatty acids content (average values, %) in seeds of hemp (*C. sativa* L.) accessions from the VIR collection

№ п/п/ No.	№ кат./ Cat. No.	Название/ Name	Присхождение/ Origin	Жирные кислоты/ Fatty acids <sup>1</sup>													
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	32	Местная	Югославия	0,14	0,05	17,81	0,30	5,39	7,09	0,60	53,95	12,98	0,56	0,60	0,09	0,02	0,40
2	79	Местная	Белоруссия	0,14	0,05	18,13	0,33	4,56	6,36	0,97	53,64	12,90	1,66	0,60	0,06	0,08	0,50
3	70	Среднерусская	Россия	0,16	0,06	19,45	0,38	6,08	5,68	0,63	52,49	12,63	1,22	0,58	0,10	0,02	0,47
4	78	'Тогучинский 1'	Россия	0,17	0,06	18,10	0,39	4,92	6,18	0,13	53,94	12,98	1,02	0,60	0,09	0,48	0,93
5	81	Местная	Латвия	0,17	0,06	18,65	0,36	5,73	5,78	0,18	53,38	12,84	1,62	0,59	0,18	0,01	0,42
6	85	Местная	Россия	0,20	0,05	24,04	0,33	3,37	5,54	0,23	51,13	12,30	1,02	0,57	0,24	0,04	0,86
7	88	Местная	Россия	0,09	0,13	14,91	0,06	2,63	6,88	0,11	57,59	13,85	2,43	0,77	0,31	0,02	0,16
8	99	'Кыштовская'	Россия	0,10	0,05	10,79	0,41	2,35	6,90	0,41	62,93	15,14	0,09	0,70	0,01	0,02	0,07
9	148	'Алтайская'	Россия	0,11	0,09	17,56	0,08	3,91	5,27	0,54	56,82	13,67	0,88	0,63	0,28	0,06	0,04
10	150	'Кузнецкая'	Украина	0,08	0,02	7,47	0,21	3,18	7,00	1,02	64,58	15,54	0,06	0,72	0,04	0,01	0,06
11	152	'Марийская'	Украина	0,17	0,12	21,90	0,13	3,31	5,78	0,78	53,40	12,85	0,44	0,59	0,35	0,05	0,03
12	154	'Н.-Займская'	Украина	0,02	0,03	3,98	0,04	1,50	8,44	0,12	67,29	16,19	1,38	0,75	0,08	0,11	0,02
13	168	'Кавказская'	Россия	0,41	0,62	13,42	0,99	2,04	16,02	0,81	42,89	18,78	1,68	0,87	0,82	0,57	0,05
14	169	'Сапера 43/17'	Румыния	0,10	0,18	9,31	0,03	2,80	9,24	0,90	54,65	21,69	0,34	0,52	0,04	0,03	0,14
15	171	'Linia 13/16'	Румыния	0,02	0,04	14,97	0,21	5,35	6,50	0,45	55,12	14,74	1,27	0,68	0,10	0,46	0,03
16	193	'Fegalonja'	Украина	0,21	0,11	15,53	0,09	3,69	8,78	0,57	51,04	18,03	0,29	0,55	0,16	0,08	0,13
17	196	Местная	Белоруссия	0,05	0,07	15,34	0,08	2,50	8,02	0,12	53,38	18,18	0,55	0,24	0,06	0,35	0,05
18	205	'Тернопольская'	Украина	0,18	0,10	13,17	0,22	2,27	15,88	0,66	28,14	36,02	1,79	1,23	0,08	0,15	0,07
19	210	'I.C.A.R. 42/11'	Румыния	0,06	0,02	9,16	0,19	1,44	13,05	0,10	44,06	29,81	0,78	0,59	0,24	0,06	0,37
20	211	'Бернбург 781'	ГДР	0,13	0,07	11,81	0,22	3,35	6,38	0,13	60,19	14,48	1,92	0,67	0,20	0,22	0,12
21	224	'Бернбург 159'	ГДР	0,14	0,12	10,00	0,29	3,32	6,54	0,20	62,18	14,96	0,54	0,69	0,39	0,13	0,40
22	226	'Бернбург 191'	ГДР	0,07	0,04	11,28	0,21	2,37	7,30	0,09	61,85	14,88	0,67	0,80	0,14	0,10	0,12
23	228	'Бернбург 455'	ГДР	0,03	0,03	4,75	0,09	2,24	7,76	0,17	66,24	17,58	0,16	0,81	0,07	0,02	0,02
24	351	Местная	Чувашия	0,07	0,10	13,09	0,09	3,51	9,04	0,28	51,18	20,49	1,12	0,54	0,06	0,32	0,06
25	360	Местная	Чувашия	0,03	0,03	4,75	0,09	2,24	7,76	0,17	66,24	17,58	0,16	0,81	0,07	0,02	0,02
		НСР <sub>0,05</sub>		0,03	0,03	1,59	0,08	0,80	1,59	0,08	3,16	1,59	0,08	0,03	0,03	0,03	0,03

<sup>1</sup> – 1 – лауриновая, 2 – миристиновая, 3 – пальмитиновая, 4 – пальмитолеиновая, 5 – стеариновая, 6 – олеиновая, 7 – вакценовая, 8 – линолевая, 9 – α-линоленовая, 10 – γ-линоленовая, 11 – стearидионовая, 12 – арахиновая, 13 – эйкозеновая, 14 – бегеновая; <sup>2</sup> – НСР – наименьшая существенная разность для 5%-ного уровня значимости.

<sup>1</sup> – 1 – lauric, 2 – myristic, 3 – palmitic, 4 – palmitoleic, 5 – stearic, 6 – oleic, 7 – vaccenic, 8 – linoleic, 9 – α-linolenic, 10 – γ-linolenic, 11 – stearidonic, 12 – arachidic, 13 – eicosenoic, 14 – behenic;

<sup>2</sup> – Least Significant Difference for 5% significance level

Таблица 2. Факторные нагрузки содержания жирных кислот масла семян у образцов конопли (*Cannabis sativa* L.) по трем основным факторам

Table 2. Factor loadings of seed oil fatty acid content in hemp (*C. sativa* L.) accessions for three main factors

Номер/ Number	Жирные кислоты/ Fatty acids	Фактор 1/ Factor 1 (27,8%)	Фактор 2/ Factor 2 (20,1%)	Фактор 3/ Factor 3 (13,2%)
		Факторные нагрузки/ Factor loadings		
1	Лауриновая	-0,78	-0,37	-0,20
2	Миристиновая	-0,81	-0,06	-0,45
3	Пальмитиновая	-0,18	-0,79	0,28
4	Пальмитолеиновая	-0,73	-0,40	-0,14
5	Стеариновая	0,12	-0,79	0,38
6	Олеиновая	-0,72	0,60	0,14
7	Вакценовая	-0,01	-0,27	0,23
8	Линолевая	0,73	-0,07	-0,53
9	$\alpha$ -Линоленовая	-0,42	0,75	0,38
10	$\gamma$ -Линоленовая	-0,51	-0,20	0,31
11	Стеаридониковая	-0,44	0,41	0,09
12	Арахидоновая	-0,61	-0,17	-0,67
13	Эйкозеновая	-0,37	-0,27	-0,00
14	Бегеновая	-0,05	-0,58	0,28

Факторный анализ позволил наглядно выявить однородные группы образцов семян коллекции конопли по

содержанию изученных биологически важных ЖК масла конопли (рисунок).

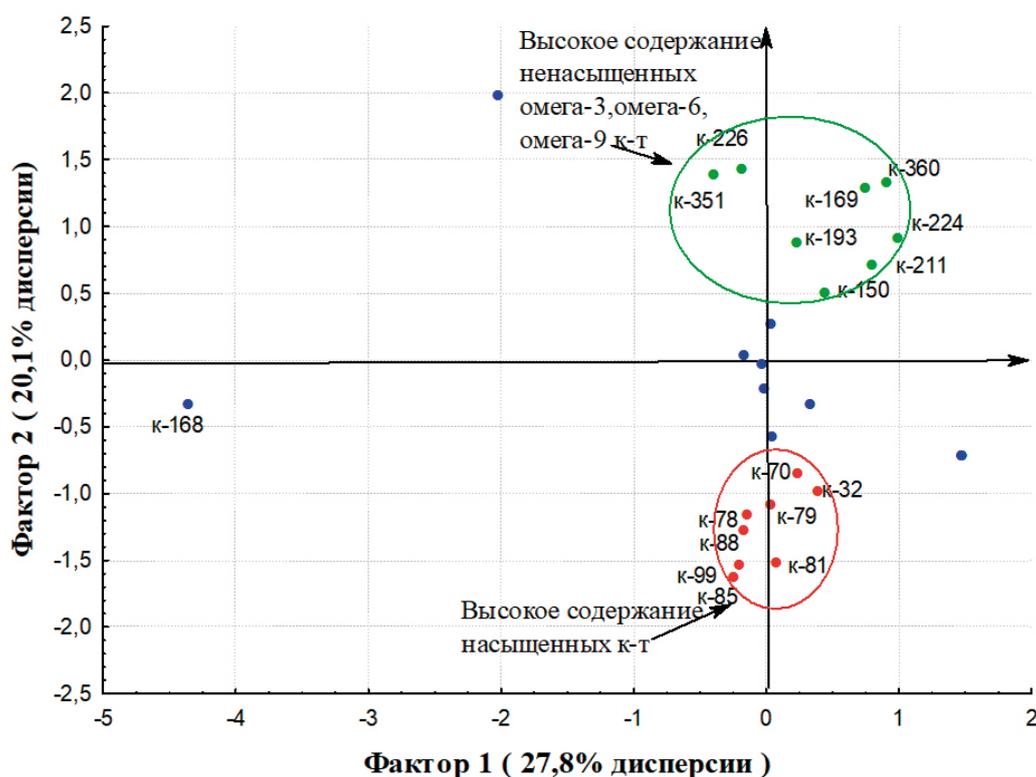


Рисунок. Разделение образцов конопли посевной (*Cannabis sativa* L.) по содержанию жирных кислот в масле семян в системе координат двух первых факторов

Figure. Separation of hemp (*Cannabis sativa* L.) accessions based on the content of fatty acids in seed oil in the coordinate system of the first two factors

Основной фактор 1, который определял 27,8% дисперсии переменных, описывающих ЖКС масла семян, выделил одиночный образец к-168 (сорт 'Кавказская'), находящийся слева на рисунке, контрастный остальным образцам. Сорт 'Кавказская' характеризуется максимальным содержанием лауриновой (0,41%), миристиновой (0,62%), пальмитолеиновой (0,99%), олеиновой (16,02%) и арахидиновой (0,82%) кислот.

Фактор 2 (20,1% дисперсии признаков) выделил группу образцов, обладающих высокими значениями содержания ненасыщенных ЖК – омега-6 линоленовой, омега-3  $\alpha$ -линоленовой, стеаридониковой, омега-9 олеиновой кислот. В этой группе расположились к-360 (Россия), в масле которого содержалось 66,24% линолевой и 0,81% стеаридониковой ЖК; к- 224 (ГДР) – 14,96%  $\alpha$ -линоленовой, 6,54% олеиновой и 0,69% стеаридониковой ЖК; к-150 (Украина) – 64,58% линолевой, 15,54%  $\alpha$ -линоленовой и 0,72% стеаридониковой кислот.

В альтернативной группе разместились образцы с высоким и относительно высоким содержанием насыщенных ЖК: к-78 (Россия) – 18,1% пальмитиновой, 0,39% пальмитолеиновой и 0,17% лауриновой ЖК; к-85 (Россия) – 24,04% пальмитиновой и 0,2% лауриновой кислот; к-88 (Россия) – 0,13% миристиновой кислоты; к-99 (Россия) – 0,41% пальмитолеиновой ЖК.

Следует предположить, что максимальное значение показателя наблюдаемой изменчивости по признакам качества масла (27,8%) у изученных образцов коллекции конопли было связано с разделением образцов с высоким содержанием полиненасыщенной линолевой ЖК с одной стороны, и с высоким содержанием насыщенных ЖК – миристиновой, лауриновой и пальмитолеиновой ЖК – с другой (рисунок).

Очевидно, что омега-6 линолевая кислота является одной из основных и значимых в ЖКС масла семян конопли. Сделанный нами вывод о важности этой кислоты совпадает с мнением других авторов (Alonso-Esteban et al., 2023). Как и эти исследователи, мы указываем на значимость  $\alpha$ -линоленовой и олеиновой ЖК. Кроме того, в нашей работе также показана роль других полиненасыщенных ЖК, стеаридониковой и  $\gamma$ -линоленовой, и насыщенных – миристиновой, лауриновой и пальмитолеиновой жирных кислот.

## Выводы

Исследование показало, что изученные образцы конопли коллекции ВИР контрастны по содержанию биологически активных ЖК масла. Содержание линолевой кислоты в масле семян варьировало в пределах 28,14–67,29% с максимальными значениями у образцов, представляющих собой местные сорта из России, Украины и селекционный материал из ГДР (к-154, к-228, к-360). Содержание  $\alpha$ -линоленовой кислоты варьировало в пределах 12,30–36,02% при наибольших значениях у сорта из Украины (к-205). Содержание олеиновой ЖК колебалось

от 5,27% (к-148, Россия) до 16,02% (к-168, Россия). Эти образцы могут быть рекомендованы для использования в селекции промышленной конопли масличного направления использования. Содержание насыщенной миристиновой ЖК колебалось от минимальных значений 0,02% у к-150 (Украина) и к-210 (Румыния) до максимального в исследовании 0,62% (к-168, Россия). Содержание лауриновой ЖК варьировало от 0,02% (к-210, Румыния) до 0,2% (к-85, Россия), пальмитолеиновой – от 0,03% (к-169, Румыния) до 0,99% (к-169, Россия).

Установлено, что формирование жирнокислотного состава масла семян конопли – многофакторный процесс. Главные ЖК, дифференцирующие выборку изученных образцов коллекции конопли – содержание омега-6 диненасыщенной линолевой ЖК с максимальной в опыте положительной факторной нагрузкой 0,73, с одной стороны, и содержание насыщенной миристиновой ЖК с факторной нагрузкой –0,81 – с другой.

Очевидно, что данные, полученные в результате исследования набора ЖК масла с выраженной полярностью факторных нагрузок для признаков, следует интерпретировать, опираясь на анализ метаболических путей биосинтеза кислот. Однако, полученная с помощью факторного анализа информация может быть несомненно полезна для подбора образцов коллекции с оптимальным ЖКС для селекции сортов конопли посевной масличного направления использования.

## Литература/References

- Alonso-Esteban J.I., González-Fernández M.J., Fabrikov D., de Cortes Sánchez-Mata M., Torija-Isasa E., Guil-Guerrero J.L. Fatty acids and minor functional compounds of hemp (*Cannabis sativa* L.) seeds and other Cannabaceae species. *Journal of Food Composition and Analysis*. 2023;115:104962. DOI: 10.1016/j.jfca.2022.104962
- Aslam H., Green J., Jacka F.N., Collier F., Berk M., Pasco J., Dawson S.L. Fermented foods, the gut and mental health: a mechanistic overview with implications for depression and anxiety. *Nutritional Neuroscience*. 2020;23(9):659-671. DOI: 10.1080/1028415X.2018.1544332
- Brutch N.B. Correlation and factor analysis of some traits of fiber flax. *Scientific and Technical Bulletin of the N.I. Vavilov All-Union Research Institute of Plant Industry*. 1989;188:45-46. [in Russian] (Брач Н.Б. Корреляционный и факторный анализ некоторых признаков льна-долгунца. *Научно-технический бюллетень Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова*. 1989;188:45-46).
- Ermakov A.I., Arasimovich V.V., Smirnova-Ikonnikova M.I., Yarosh N.P., Lukovnikova G.A. Methods of biochemical research of plants (Metody biokhimičeskikh issledovaniy rasteniy). Leningrad: Kolos Publishers; 1972. [in Russian] (Ермаков А.И., Арасимович В.В., Смирнова-Иконникова М.И., Ярош Н.П., Луковникова Г.А. Методы биохимических исследований растений. Ленинград: Колос; 1972).
- Perchuk I.N., Shelenga T.V., Burlyaeva M.O. The effect of illumination patterns during mung bean seed germination on the metabolite composition of the sprouts. *Plants*. 2023;12(21):3772. DOI: 10.3390/plants12213772
- Cerino P., Buonerba C., Cannazza G, D'Auria J., Ottoni E., Fulgione A., Di Stasio A., Pierri B., Gallo A. A review of hemp as food and nutritional supplement. *Cannabis and Cannabinoid Research*. 2021;6(1):19-27. DOI: 10.1089/can.2020.0001
- Farinon B., Molinari R., Costantini L., Merendino N. The seed of

- industrial hemp (*Cannabis sativa* L.): nutritional quality and potential functionality for human health and nutrition. *Nutrients*. 2020;12(7):1935. DOI: 10.3390/nul2071935
- Grigoryev S.V., Illarionova K.V. Evaluation of factors having an effect on cannabidiol amount in *Cannabis sativa* L. *Agricultural Biology*. 2020;55(1):107-117. DOI: 10.15389/agrobiol.2020.1.107eng
- Grigoriev S., Illarionova K., Shelenga T. Hempseeds (*Cannabis* spp.) as a source of functional food ingredients, prebiotics and phytosterols. *Agricultural and Food Science*. 2020;29(5):460-470. DOI: 10.23986/afsci.95620
- Grigoryev S.V., Shelenga T.V., Illarionova K.V. Hempseed and cottonseed oils in the accessions from the VIR collection as sources of functional food ingredients. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(2):38-43. [in Russian] (Григорьев С.В., Шеленга Т.В., Илларионова К.В. Масла конопли и хлопчатника образцов коллекции ВИР как источник функциональных пищевых ингредиентов. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(2):38-43). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-2-38-43
- Harwood J.L. Polyunsaturated fatty acids: conversion to lipid mediators, roles in inflammatory diseases and dietary sources. *International Journal of Molecular Sciences*. 2023;24(10):8838. DOI: 10.3390/ijms24108838
- Occhiuto C., Aliberto G., Ingegneri M., Trombetta D., Circosta C., Smeriglio A. Comparative evaluation of the nutrients, phytochemicals, and antioxidant activity of two hempseed oils and their byproducts after cold pressing. *Molecules*. 2022;27(11):3431. DOI: 10.3390/molecules27113431
- Podolnaya L.P., Asfandiyarova M.Sh. Correlation and factor analysis of morphological characters in the diploid species of Mexican cotton. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1999;156:70-77. [in Russian] (Подольная Л.П., Асфандиярова М.Ш. Корреляционный и факторный анализ морфологических признаков диплоидных видов хлопчатника Мексики. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1999;156:70-77).
- Popov V.S., Grigoryev S.V., Illarionova K.V., Shelenga T.V. Fatty acid composition of hemp and cotton oils and prospects of their use in the food industries and in functional food. *Agrarnaya Rossiya =Agrarian Russia*. 2019;8:9-15. [in Russian] (Попов В.С., Григорьев С.В., Илларионова К.В., Шеленга Т.В. Жирнокислотный состав масел конопли и хлопчатника и перспективы их использования в пищевой промышленности и функциональном питании. *Аграрная Россия*. 2019;8:9-15). DOI: 10.30906/1999-5636-2019-8-9-15
- State Register for Selection Achievements Admitted for Usage (National List). Vol. 1. "Plant varieties" (official publication). Moscow: Ministry of Agriculture of Russia; Gosortkommissiya; 2023. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. «Сорта растений» (официальное издание). Москва: Министерство сельского хозяйства России; Госорткомиссия; 2023).
- State Standard GOST 8989-73. Hempseed oil. Specifications. Moscow: Standartinform; 2011. [in Russian] (ГОСТ 8989-73. Масло конопляное. Технические условия. Москва: Стандартинформ; 2011).
- Technical Regulations of the Customs Union TR CU 024/2011. Technical regulations for fat and oil products (as amended on April 23, 2015). [in Russian] (Технический регламент Таможенного союза ТР ТС 024/2011. Технический регламент на масложировую продукцию (с изменениями на 23 апреля 2015 года). URL: <https://docs.cntd.ru/document/902320571> [дата обращения: 24.09.2023].

### Информация об авторах

**Сергей Владимирович Григорьев**, Ph.D., кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, s.grigoryev@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7670-4360>

**Ксения Викторовна Илларионова**, кандидат технических наук, доцент, Санкт-Петербургский Политехнический университет Петра Великого, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Политехническая, 29, elkv@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2563-6094>

**Лариса Петровна Подольная**, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, l.podolnaya@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4962-1989>

**Татьяна Васильевна Шеленга**, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, отдел биохимии и молекулярной биологии, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, tatinashelenga@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3992-5353>

### Information about the authors

**Sergei V. Grigoriev**, Ph.D., Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Department of Oil and Fiber Crop Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, s.grigoryev@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7670-4360>

**Ksenia V. Illarionova**, Cand. Sci. (Engineering), Associate Professor, Peter the Great Polytechnic University, 29, Polytechnicheskaya Street, St. Petersburg, 195251 Russia, elkv@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2563-6094>

**Larisa P. Podolnaya**, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Department of Genetic Resources of Oil and Fiber Crop Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, l.podolnaya@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4962-1989>

**Tatyana V. Shelenga**, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Department of Biochemistry and Molecular Biology, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, tatinashelenga@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3992-5353>

**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 02.10.2023; одобрена после рецензирования 24.11.2023; принята к публикации 07.12.2023.

The article was submitted on 02.10.2023; approved after reviewing on 24.11.2023; accepted for publication on 07.12.2023.

Научная статья

УДК 633.521:633.854:575.113.32:575.113.34:575.133

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-04



## Линии льна мутантные по хлорофильной окраске в генетической коллекции ВИР

Е. А. Пороховинова, Н. Б. Брач, А. А. Слободкина, А. В. Павлов

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

**Автор, ответственный за переписку:** Нина Борисовна Брач, n.brutch@vir.nw.ru

Фотосинтез – один из главных биологических процессов, обеспечивающий жизнь на планете. Использование знаний о генетическом контроле биосинтеза хлорофиллов поможет повысить продуктивность льна. В работе были изучены гибриды от скрещивания пяти линий дефектных по хлорофильной окраске и пяти – с зеленой окраской растения, различающихся по другим морфологическим признакам.

Установлено наследование четырёх ядерных генов, контролирующих хлорофильную окраску растения. Независимые гены *ygp1* (*yellow green plant* у линии гк-210) и *ygp2* (у линии гк-473) – контролируют жёлто-зелёную окраску ювенильного растения (*Xanthovirescens*). Показано комплементарное взаимодействие этих генов, проявляющееся как жёлтая окраска ювенильного растения. Доказана аллельность *ygp2* (у гк-473) и *ygp2-2* (у гк-570), но не идентичность, так как мутации получены независимо. Гены *zeb1* и *zeb2* (оба у линии гк-281), взаимодействуя по типу некумулятивной полимерии, обуславливают повышенную светочувствительность, чередование белых и зелёных полос на листьях (*Viridoalbostrata*). Эти гены маскируют работу генов *ygp1* и *ygp2*. Впервые в мире у льна установлен материнский тип наследования хлорофильной окраски растения, контролируемой хлоропластным геном *ygp3*. Носителем этого гена является линия гк-480. Установлено, что линия гк-570, помимо гена *ygp2-2*, гомозиготна по генам *CSB1* (наличие ресничек на ложной перегородке коробочки) и *YSED1* (доминантная жёлтосемянность), а линия гк-480, помимо гена *ygp3*, гомозиготна по генам *CSB1* и *dlb3* (светло голубой венчик). Доказана аллельность, но не равенство генов *dlb3* у линий гк-480 и гк-210. Гены хлорофильной окраски *ygp1* и *ygp2* перспективны для маркирования сортов. Необходимо их более подробное изучение с целью возможного создания пластичных сортов, способных переносить неблагоприятные условия на ранних стадиях развития.

**Ключевые слова:** лен-долгунец, лен-масличный, *Linum usitatissimum* L., генетическая коллекция, гены хлорофильной окраски, хлоропластные гены

**Благодарности:** Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту FGEM-2022-0005 «Коллекция масличных и прядильных культур ВИР: поддержание, изучение, расширение генетического разнообразия».

**Для цитирования:** Пороховинова Е.А., Брач Н.Б., Слободкина А.А., Павлов А.В. Линии льна мутантные по хлорофильной окраске в генетической коллекции ВИР. *Биотехнология и селекция растений*. 2023;6(4):14-27. DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-04

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 местам работы.

© Пороховинова Е.А., Брач Н.Б., Слободкина А.А., Павлов А.В., 2023

## Original article

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-04

## Flax lines mutant for chlorophyll coloration in the genetic collection of VIR

Elizaveta A. Porokhvinova, Nina B. Brutch, Anastasia A. Slobodkina, Andrey V. Pavlov

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

**Corresponding author:** Nina B. Brutch, n.brutch@vir.nw.ru

Photosynthesis is one of the main biological processes that ensure life on the planet. The use of knowledge about the genetic control of chlorophyll biosynthesis will help to increase the productivity of flax. The paper presents a study of hybrids from the crosses of five lines defective in chlorophyll coloration and five with green coloration of the plant, differing in other morphological characteristics.

Inheritance of 4 nuclear genes controlling the chlorophyll coloration of the plant has been established. The independent genes *ygp1* (in the gc-210 line) and *ygp2* (in the gc-473 line) control the yellow-green coloration of a young plant (*Xanthovirescens*). The complementary interaction of these genes, which causes the yellow color of a young plant, has been demonstrated. The genes *ygp2* (in gc-473) and *ygp2-2* (in gc-570) were proved to be allelic but not identical, since mutations were obtained independently. The non-cumulative polymeric gene interaction which has been established in the case of *zeb1* and *zeb2* genes (both in the gc-281 line), cause an increase in photosensitivity and alternation of white and green stripes of leaves (*Viridoalbostrigata*). These genes mask the action of the *ygp1* and *ygp2* genes. For the first time in the world, the maternal type of inheritance of the chlorophyll coloration of the plant, controlled by the chloroplast gene *ygp3* of the gc-480 line, has been established in flax. It was found that the gc-570 line, in addition to the *ygp2-2* gene, is homozygous for the genes *CSB1* (ciliation of the false septa of the boll) and *YSED1* (dominant yellow seeds), while the gc-480 line, in addition to the *ygp3* gene, is homozygous for the *CSB1* and *dlb3* genes (light blue corolla). The allelism but not equality of the *dlb3* genes in the gc-480 and gc-210 lines has been proven. The genes *ygp1* and *ygp2*, which are responsible for chlorophyll coloration may be promising for labeling varieties. It is necessary to study them in more detail for the possible creation of plastic varieties capable to endure unfavorable environmental conditions at early stages of development.

**Keywords:** fiber flax, oilseed flax, *Linum usitatissimum* L., genetic collection, chlorophyll coloration genes, chloroplast genes

**Acknowledgements:** The research was performed within the framework of the State Assignment according to the Thematic Plan of VIR, Project No. FGEM-2022-0005 “The collection of oil and fiber crops at VIR: maintenance, study, and genetic diversity expansion”.

**For citation:** Porokhvinova E.A., Brutch N.B., Slobodkina A.A., Pavlov A.V. Flax lines mutant for chlorophyll coloration in the genetic collection of VIR. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2023;6(4):14-27. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-04

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 employer.

© Porokhvinova E.A., Brutch N.D., Slobodkina A.A., Pavlov A.V., 2023

## Введение

Фотосинтез – один из главных биологических процессов, обеспечивающий жизнь на планете. Фотосинтетический аппарат листьев является единственным поставщиком энергии и органических веществ для метаболизма растений (Lisitsyn et al., 2022). У растений фотосинтез происходит в хлоропластах. В нём принимают участие четыре основных комплекса: фотосистема I (ФС1), фотосистема II (ФС2), цитохромный (b<sub>6</sub>/f) и АТФ-синтазный комплексы, встроенные в липидные мембраны тилакоидов хлоропластов. Хлоропласт имеет собственную ДНК и рибосомы, но только часть белков хлоропласта формируется в нём, другие же синтезируются в цитоплазме, а затем переносятся в хлоропласт (Shestakov, 1998; Sakamoto et al., 2008).

Широко распространено мнение, что органеллы растением были получены путем эндосимбиоза. Считается, что предки эукариот – археи, жившие около 1,8 миллиарда лет назад. Они содержали актиновый цитоскелет, в обеспечении динамической нестабильности и реструктуризации которого участвует актин-связывающий белок профилин. Такой примитивный цитоскелет мог способствовать фагоцитозу аэробных бактерий, которые в процессе эволюции преобразовались в митохондрии, и цианобактерий, которые эволюционировали в хлоропласты. Данные исследований в области молекулярной биологии подтверждают, что эндосимбиоз  $\alpha$ -протеобактерии, прародителя митохондрий, произошел около 1,5 млрд лет назад, а цианобактерии, прародителя хлоропластов, – около 1,2 млрд лет назад (Rose, 2019).

Биогенез хлоропласта контролируется несколькими тысячами ядерных генов и примерно сотней пластидных (Belcher et al., 2015). Каждый из четырёх основных комплексов аппарата фотосинтеза состоит из белков, кодируемых как хлоропластным, так и ядерным геномами. Белки светособирающих и хлорофилл-содержащих комплексов, а также участвующие в переносе электронов от ФС2 к ФС1, кодируются только ядерными генами. Существует и множество других белков, не участвующих в фотосинтезе, но играющих роль в его обслуживании, таких как ферменты биосинтеза хлорофилла, каротиноидов, транспортеры ионов, кофакторов, транслоказы, протеиназы и другие (Shestakov, 1998).

Обычно диплоидная растительная клетка содержит две копии ядерных генов, кодирующих белок, но тысячи копий генов, контролирующих формирование пластид. Количество генов, контролирующих формирование пластид, варьирует от двух до 200 на органеллу, причем копияность определяется, как правило, не количеством повторов в одной хромосоме, называемой нуклеоидом, а именно количеством нуклеоидов. Количество пластидной ДНК в процессе онтогенеза может меняться. Хлоропластная ДНК имеет кольцевую структуру (Danilenko, Davydenko, 2003).

Хлоропластная ДНК состоит из четырех зон: большой

однокопийный район (LSC), малый однокопийный район (SSC) и два инвертированных повторяющихся района (IR), разделяющих LSC и SSC. Как правило, пластом высших растений содержит 60-80 белок-кодирующих генов, 3-5 генов, кодирующих рРНК и 17-35 – тРНК. Есть открытые рамки считывания (англ. Open Reading Frames, ORF) с неизвестной функцией. Пластидные гены условно разделяют на «генетические» и «фотосинтетические». К первым относят гены, связанные с работой генетического аппарата пластид: гены транспортных и рибосомных РНК и гены, кодирующие белки пластидных рибосом, РНК полимеразу. Ко вторым принадлежат гены большой субъединицы рибулозодифосфат карбоксилазы, фотосистем I и II, цитохромного комплекса b/f, АТФ-синтазные гены (Danilenko, Davydenko, 2003).

Пластом льна имеет размер 156721 пн, типичную структуру, и состоит из четырех зон: два района IR длиной в 31990 пн отделяют районы LSC 81767 пн и SSC 10974 пн. В пластоме льна было найдено 109 уникальных генов и два псевдогена. По сравнению с другими видами, у льна произошло два глобальных изменения: перенос генов *rps19/rpl2/rpl23/trnI* из IR в LSC и перенос генов *trnH*, *psbA*, *trnK* (частично) *matK* (частично) из LSC и генов *ycf1* (частично), *rps15*, *ndhH*, *ndhA* (частично), из SSC в IR, на границах этих зон, что привело к сильному изменению их размеров (Lopes et al., 2018).

Генетический контроль хлорофильной окраски хорошо изучен у однодольных – ячменя, кукурузы, пшеницы, овса, риса, и у двудольных – арабидопсиса, гороха, томатов и подсолнечника (Danilenko, Davydenko, 2003).

Как спонтанные, так и индуцированные с помощью химического или радиационного мутагенеза мутанты, не сразу вовлекаются в генетический анализ, а проходят несколько поколений отборов с инбридингом, чтобы убедиться в наследуемости признака и провести отбор на повышенные жизнеспособность и проявление признака. У этих мутантов, несмотря на все преимущества, такие как однородность, стабильность проявления, способность расти *in vivo*, хорошая изученность, есть серьезный недостаток – они получены на разном генетическом материале и сосредоточены в разных коллекциях, что делает невозможным их одновременное комплексное сравнительное изучение. Поэтому изучают мутанты, искусственно созданные путём инсерционного мутагенеза с помощью Т-ДНК или транспозонов на основе одного сорта. Полученные данными способами мутанты хорошо подходят для фундаментальных исследований, но нестабильны и, как правило, не имеют практического применения. У кукурузы получена коллекция из 2200 транспозонных *Mu*-индуцированных мутантов с нарушенным фотосинтезом. Фенотипически они отличаются по окраске листьев (светло-зелёные, белые, жёлтые, зеленеющие, полосатые), с изменённой хлорофильной флуоресценцией, некрозами и летальностью. При подробном генетическом изучении оказалось, что эти фенотипы были обусловлены мутациями в генах, контролирующих разные этапы

биогенеза хлоропластов и отвечающих за импорт белков, их сортировку, синтез пигментов, липидов, протеолитических групп, экспрессию хлоропластных генов, сборку фотосинтетического аппарата и светособирающих комплексов. В этой же работе были выявлены неизвестные ранее гены, кодирующие факторы сборки хлоропласта, факторы узнавания белков (protein targeting factors), рибосомные белки, белки с пентатрикопептидными повторами (PPR – pentatricopeptide repeat proteins), аминоксил-тРНК-синтетазы, шаперонины. Всего было описано 94 гена, кодирующих эти белки (Stern et al., 2004; Belcher et al., 2015). Однако в долгосрочной перспективе, существование полученной коллекции вызывает сомнение, так как транспозоны могут вырезаться из гена, в который встроились.

После такой глобальной работы остается недостаточно оцененной идентификация последовательности и продуктов «менделевских» генов, открытых до эры молекулярной генетики. Так, на кукурузе создана старейшая, хорошо описанная коллекция спонтанных хлорофильных мутантов, практически для каждого из которых известен генетический контроль. Но только примерно для половины генов, названия которых соответствуют общепринятой классификации (Kalam, Orav, 1974), определено положение на молекулярно-генетической карте, а только для десятой части (восьми генов) известны последовательности и продукты генов в базе данных [maizegdb.org](https://www.maizegdb.org/), (Andorf et al., 2016) URL: <https://www.maizegdb.org/> [дата обращения 20.10.2023]. В последнем обзоре по биогенезу хлоропластов показано, что гены, выявленные с помощью *Mu*-мутагенеза, были преимущественно регулятор-

ными, тогда как четыре из пяти генов, ранее выявленных в ходе проведения классического генетического анализа, оказались структурными (Belcher et al., 2015). Последнее увеличивает ценность образцов и позволяет пополнить ими генетическую коллекцию благодаря чёткому фенотипическому проявлению мутаций в идентифицированных структурных генах.

Таким образом, необходимо найти точки соприкосновения современных работ, выполненных, безусловно, на высоком уровне, и классического генетического анализа, не потерявшего своей актуальности. В последнем случае, помимо наследования целевых генов и изучения их фенотипического проявления, у мутантов были изучены и другие признаки, а также была проведена работа по повышению жизнеспособности и стабильности мутантных растений.

У льна до конца XX века было известно два типа хлорофильных мутантов (Comstock et al., 1963; Beard, Comstock, 1965; Keijzer, Metz, 1992), но с начала 2000-х годов получено большое разнообразие по этому признаку. Во многом это связано с проведением радиационного мутагенеза с использованием перспективных сортов льна под руководством В.А. Ляха в Запорожском институте масличных культур и Запорожском университете (Lyakh et al., 2003; Polyakova, 2008; 2009; Polyakova et al., 2013; Vaylo, Lyakh, 2014; Yarantseva, Lyakh, 2015). Уже описано 16 типов мутаций из 44 по классификации, которую предложили Ю. Калам и Т. Орав (Kalam, Orav, 1974). Для 14 мутаций известен характер их наследования, однако тесты на аллелизм между большинством генов, контролирующих сходные признаки, не проводили (табл. 1).

**Таблица 1. Мутации по генам хлорофильной окраски растений льна (Porokhovinova, 2019, с дополнениями)**

**Table 1. Mutations in the chlorophyll color genes of flax plants (Porokhovinova, 2019, with additions)**

Ген/gene	Фенотип/ Phenotype	Авторы/ Authors
<i>yg</i>	<i>yellow-green plants</i> жёлто-зелёный цвет молодых листьев, во время цветения листья зеленые ( <i>xanthovirescens</i> )	Comstock et al., 1963
<i>sl1, sl2</i>	хлорофильная недостаточность, комплементарные гены, летальные на стадии всходов ( <i>albina</i> )	Knowles, 1962, цит. по: Beard, Comstock, 1965
<i>albina</i>	<i>albina</i> . Мутант поддерживается в культуре клеток	Brethagne-Sagnard et al., 1996
<i>б/н.</i>	<i>chlorina</i> – семядоли светло-жёлто-зелёные, растение жёлто-зелёное	Lyakh et al., 2003; Polyakova et al., 2013
<i>wig</i>	<i>xantha</i> – в начале вегетации растения ярко жёлтого цвета, в конце – бледно зелёные	Lyakh et al., 2003; Polyakova, 2009
<i>dyg</i>	<i>dirty yellow-green; xanthoviridis (viridomaculata?)</i> – листья с грязно-жёлтыми пятнами, по мере роста жёлтая пигментация остается в нижней части, а верхняя часть растения становится зелёной	Polyakova, 2009
<i>yg плейотрон.</i>	<i>yellow-green; viridis</i> – листья верхней части растения в стадии бутонизации светло-зелёные с желтоватым оттенком	Polyakova, 2009; Yarantseva, Lyakh, 2015
<i>lg1</i>	<i>light-green; viridis</i> – бледно зелёная окраска растения; угнетенность развития низкая семенная продуктивность	Polyakova, 2008
<i>albina</i>	<i>albina</i> – белые семядоли; летальна на стадии всходов	Vaylo, Lyakh, 2014
-	<i>lutescent</i> – верхняя часть растения светло-зелёная с жёлтым оттенком, остальная часть растения зелёная	Polyakova et al., 2013

Ген/gene	Фенотип/ Phenotype	Авторы/ Authors
-	<i>xanthocorroded</i> – листья деформированы, край листа подсыхает и сворачивается	Polyakova et al., 2013
-	<i>striata</i> – растение зелёное, листья имеют желтоватую жилку и продольные белые полосы	Polyakova et al., 2013
-	<i>albo corroded</i> – растение зелёное, листья бело-зелёные, некротичные, подсыхающие	Polyakova et al., 2013
<i>ygp1</i>	<i>yellow green plant 1; xanthovirescens</i> – жёлто-зелёная окраска растущего растения	Porokhvinova, 2011
<i>ygp2</i>	<i>yellow green plant 2; xanthovirescens</i> – жёлто-зелёная окраска растущего растения	Porokhvinova et al., 2016
<i>ygp1ygp2</i>	<i>xantha</i> – жёлтая окраска растущего растения	Porokhvinova et al., 2016
<i>zeb1, zeb2?</i>	<i>zebrine white-green plant; Viridoalbo striata</i> – при ярком освещении – белая со следами некроза, окраска растущих стебля и листьев, карликовость; при затенении – зелёная окраска стебля, <i>zebrina</i> окраска листьев; цветки деформированные, мелкие	Porokhvinova, 2011
<i>ygp3 (хлоропластный)</i>	<i>yellow green plant 3; Xanthovirescens/ viridoalbo striata</i> жёлто-зелёные семядоли и ювенильные листья, которые затем зеленеют; перед бутонизацией у листьев появляются белые продольные полосы	Пороховинова и др., данная публикация

Помимо изменения окраски, изучали и плейотропное действие этих генов. У мутаций, полностью блокирующих окраску, – это летальность всходов, у других часто встречаются некрозы, задержка цветения (Lyakh et al., 2003; Polyakova et al., 2013; Porokhvinova, 2011). При изучении мутантов *xantha* (линия М81) и *viridis* (линия М28) по сравнению с исходными формами выявили, что в ювенильных листьях *xantha* хлорофилла *a* столько же, сколько у исходной формы, однако хлорофилла *b* в 2 раза меньше, а каротиноидов в 2 раза больше, хлоропласты в 3 раза тоньше и примерно в 3 раза меньше по площади. В дефинитивных листьях хлорофилла *a* и *b* – незначительно, а каротиноидов в 2,5 раза меньше, хлоропласты увеличены в длину, уменьшены по толщине, но остаются в целом той же площади, что и у исходного сорта, подвергнутого мутагенному воздействию. У мутанта *viridis* имеются подобные, но менее существенные изменения (Yarantseva, Lyakh, 2015).

Количество хлоропластов может компенсировать недостаток их размера. Для трёх мутантов *viridis* (линия М80), *xantha* (линия М81) и *xanthaviridis* (линия М84), имеющих на одном растении как несущие хлорофильный дефект ювенильные листья, так и восполнившие недостаток хлорофилла старые листья, было показано, что у молодых листьев мутанта *xantha* площадь поверхности хлоропласта в 4 раза меньше, чем у исходного сорта 'Циан', а у зрелых она превышает 'Циан', но хлоропластов становится меньше. Для мутанта *xanthaviridis* показано, что на первых этапах развития хлоропласты меньше родительских в 2 раза за счет длины, зато их число примерно в 2 раза больше, тогда как у дефинитивных листьев

хлоропласты в 2 раза больше, но их количество меньше. У мутанта *viridis* на раннем этапе площадь хлоропласта меньше в 3, а количество больше в 1,5 раза, тогда как в старых листьях площадь хлоропласта больше в 2 раза, а число то же, что и у родительского сорта 'Циан'. Это использовали создатели высокопродуктивного сорта 'Золотистый', районированного с 2005 года на Украине (Levchuk et al., 2012).

Считается, что небольшая задержка в развитии льна, вызванная несущественной потерей в биосинтезе хлорофилла, позволяет растению пережить неблагоприятные условия в стадии «ёлочки»<sup>1</sup> и начать быстрый рост после прохождения дождей. Таким образом, использование хлорофильных мутантов может быть перспективным для создания пластичных сортов.

Генетическая коллекция льна ВИР создается с 1970-х годов. Она включает в себя линии шестого и большего поколений инбридинга, созданные сотрудниками ВИР, а также линии из коллекций других научных организаций мира: Всероссийского НИИ льна (Россия), AGRITEC (Чехия, Шумперк, Agritec Plant Research Ltd. (APR), Šumperk, Czech Republic), Белорусского НИИ земледелия<sup>2</sup>, Института масличных культур ВУАН (Запорожье, Украина), университета г. Руана и Terre de Lin (Франция) и некоторых других. На данный момент коллекция ВИР содержит более 570 линий, созданных по устойчивости к ржавчине и другим патогенам, по длительности фаз вегетационного периода, по морфологическим признакам, жирнокислотному составу масла и другим признакам.

Примечания редактора: <sup>1</sup>- стадия соответствует ВССН19 и ВССН31 по десятичному коду стадий роста и развития льна *Linum usitatissimum* L.; <sup>2</sup> Название института в 1956–1989 годах. С 2006 – Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по земледелию (Жодино), Республика Беларусь/ Editor's notes: <sup>1</sup>- the stage corresponds to ВССН19 and ВССН31 according to the decimal code for the stages of flax *Linum usitatissimum* L. growth and development (Meier et al., 2009; Heller et al., 2012; Stepanova, 2021); <sup>2</sup> Name of the Institute in 1956–1989. Since 2006 – «Research and Practical Center of the National Academy of Sciences of the Republic of Belarus for Arable Farming» (Zhodino), Republic of Belarus. URL: <https://izis.by/en/> [Accessed Dec. 07, 2023]

В ВИР с 1995 года проводится изучение генетического контроля морфологических признаков льна. Выявлено более 40 генов, контролирующих форму и окраску как всего растения, так и его частей (Porokhvinova et al., 2019).

Первый хлорофильный мутант поступил в коллекцию ВИР в 1996 году от К.Я. Бачялиса (Литовский НИИ Земледелия, ЛитНИИЗ). В 2005 году из мутанта была получена линия шестого поколения инбридинга. Затем в коллекцию было включено ещё несколько мутантов, в том числе один спонтанный, возникший в линии-стандарте ВИР (гк-2, л-1 из к-48, селекции А.Ф. Альтгаузена, Россия).

Эти линии стали активно вовлекаться в скрещивания с линиями, мутантными по другим морфологическим признакам, с целью изучения взаимодействия генов, их контролирующих. На основе полученных гибридов создаются линии, гомозиготные по нескольким маркерным генам, которые после инбридинга пополняют генетическую коллекцию ВИР. На данный момент получена 41 линия, мутантная по хлорофильной окраске.

Таким образом, целью данной работы стало изучение

генетического контроля хлорофильной окраски у линий генетической коллекции ВИР, а также взаимодействия выявленных генов с другими генами морфологических признаков.

## Материал и методы

Работу проводили с 1996 по 2023 год на полях Научно-производственной базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» в Ленинградской области. Для генетического анализа проводили скрещивания между линиями шестого поколения инбридинга из генетической коллекции, созданной в отделе Генетических ресурсов масличных и прядильных культур ВИР (табл. 2). Гибриды  $F_1$  изолировали и обмолачивали индивидуально по растениям. Полученные семьи  $F_2$  выращивали рядом с родительскими линиями и гибридами  $F_1$  на делянках шириной 40 см, междурядья были шириной 20 см, в рядке выращивали ~50 растений. Обработку данных проводили методами классического генетического анализа (Lakin, 1990; Tikhomirova, 1990).

**Таблица 2. Инбредные линии льна генетической коллекции ВИР, вовлечённые в гибридизацию**  
**Table 2. Inbred lines of flax from the VIR genetic collection, involved in hybridization**

Линия/ Line	Происхождение/ Pedigree	Гены/ Genes
<b>Линии с изменённой хлорофильной окраской</b>		
гк-210	л-1 из и-588294, Б-125, Литва, ЛитНИИЗ	<i>ygp1, dlb3</i>
гк-281	л-1-8 из к-48, селекции Л.Ф. Альтгаузена, Россия	<i>zeb1, zeb2</i>
гк-473	л-1 из и-606307, Б-200, Литва, ЛитНИИЗ	<i>ygp2</i>
гк-480	л-1 из и-612950, Agt 907/07, Чехия, AGRITEC	<i>ygp3, dlb3, CSB1</i>
гк-570	л-1 из к-8861, Agt14/c3, Чехия, AGRITEC	<i>ygp2, CSB1, YSED1</i>
гк-526	л-2 (гк-281 × гк-210)	<i>zeb1, zeb2, sfc1, rs1</i>
<b>Линии с изменённой антоциановой окраской</b>		
гк-2	л-1 из к-48, сел. Альтгаузена, Россия	
гк-109	л-3-2 из к-6099 Makovi M. and A.G., Аргентина	<i>wf1</i>
гк-121	л-1-1 из к-6272, L. Dominion, Северная Ирландия	<i>rs1, sfc1</i>
гк-159	л-1-1 из к-7659, Bionda, Германия	<i>CSB1, YSED1</i>
гк-292	л-1 из к-6298, Minerwa, США	<i>sfc6, ysed2</i>

Всего в работе были изучены гибриды от скрещивания пяти линий, дефектных по хлорофильной окраске, и пяти с зелёной окраской растения, различающихся по другим морфологическим признакам.

Растения льна дикого типа имеют венчик голубого цвета, зелёную окраску всего растения, коричневую окраску семян.

В статье приняты следующие сокращения: (Л.) – лепестки; (Раст.) – растение; (Ресн.) – реснички на ложных перегородках коробочки; гол. – голубая; ж. – жёлтая;

ж.-зел. – жёлто-зелёная; зел. – зелёная; кор. – коричневая; св. – светло.

## Результаты и обсуждение

В генетической коллекции ВИР имеются пять линий с изменённой зелёной окраской. Две мутации были получены с помощью химического мутагенеза в 1970-х годах К.П. Бачялисом в ЛитНИИЗ (Bačelis, 1975). Одна из них (и-588294) на первых этапах отбора показывала у некото-

рых потомков реверсию к дикому типу. Две другие мутации получены М. Павелеком в AGRITEC (Чехия, Шумперк), первая – с помощью химического мутагенеза, вторая – как результат дигаплоидизации. Одна линия (гк-281), ведущая своё начало от спонтанного мутанта, выщепившегося в линии гк-2, и насчитывающая более 20-ти поколений инбридинга, отобрана в ВИРе (см. табл. 2). Линии из литовских образцов и одна из чешского (гк-570) обладают жёлто-зеленым цветом растущих вегетативных органов; по мере развития растение становится зеленым, т. е. мутация может быть отнесена к *Xanthovirescens* по классификации, которую предложили Ю. Калам и Т. Орав (Kalam, Orav, 1974). Вторая чешская линия (гк-480) обладает жёлто-зеленым цветом семядолей и молодых листьев, которые потом зеленеют, а перед бутонизацией у листьев появляются белые продольные полосы – *Xanthovirescens/Viridoalbostrata* (Kalam, Orav, 1974). Линия гк-281 имеет повышенную светочувствительность, у листьев чередование продольных белых и зелё-

ных полос – *Viridoalbostrata* (Kalam, Orav, 1974). Цветки деформированные, мелкие, ярко-фиолетовые. Одна линия литовского происхождения (гк-210) и одна чешского (гк-480) имеют также светло-голубой венчик, гк-570 – жёлтосемянная. Линии чешского происхождения имеют реснички на ложной перегородке коробочки, а литовского и российского нет. Все пять линий – позднеспелые, а гк-480 – самая позднеспелая в генетической коллекции ВИР.

**Линия гк-210 (Л-1 из и-588294, Б-125, ЛитНИИЗ)** *Xanthovirescens*, окраска растения контролируется геном *ygp1* (*yellow green plant 1*), действие этого гена аналогично описанному ранее гену *yg* по классификации, которую предложили П. Кайзер и П. Метц (Keijzer, Metz, 1992). Эта линия высокорослая, поздно зацветающая и позднеспелая, имеет светло-голубой венчик, окраска которого контролируется геном *dlb3*; коробочки без ресничек на ложной перегородке. Семена красно-коричневые (см. табл. 2, табл. 3, Porokhvinova, 2011).

**Таблица 3. Генетический контроль жёлто-зелёной окраски растения**  
**Table 3. Genetic control of the yellow-green plant color**

Скрещивание/ Crossing		Фенотипы гибридов второго поколения, соответствующих/ F <sub>2</sub> phenotypes corresponding to				Расщепление по классам, соответствующим /Segregation into classes corresponding to				Σ	χ <sup>2</sup>
линии/ lines	гены/ genes	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	новые/ new	F <sub>1</sub>	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	новые/ new		
гк-2 × гк-210	<i>ygp1</i>	(Раст) зел.		(Раст) ж.-зел.		3 п.402		1 129		4 531	3,84 0,14
гк-2 × гк-473	<i>ygp2</i>	(Раст) зел.		(Раст) ж.-зел.		3 225 222		1 61 85		4 286 307	3,84 2,06 1,18
гк-2 × гк-570	<i>ygp2-2</i>	(Раст) зел.		(Раст) ж.-зел.		3 77 84		1 22 26		4 99 110	3,84 0,41 0,11
гк-159 × гк-570	<i>ygp2-2</i>					3 о.317		1 87		4 204	3,84 2,59
гк-473 × гк-570	<i>ygp2</i> <i>ygp2-2</i>	(Раст) ж.-зел.				единообразие					
гк-210 × гк-473	<i>ygp1</i> <i>ygp2</i>	(Раст) зел.		(Раст) ж.-зел.	(Раст) жёлт.	9 128 213	6 90 142	1 18 15		16 236 370	3,84 0,91 3,05
гк-210 × гк-570	<i>ygp1</i> <i>ygp2-2</i>	(Раст) зел.		(Раст) ж.-зел.	(Раст) жёлт.	9 п.144	6 84	1 9		16 237	3,84 3,41

п. – прямое направление скрещивания, о. – обратное направление скрещивания

У гибридов F<sub>2</sub> от скрещивания гк-2 × гк-210 с использованием t-критерия Стьюдента было установлено плейотропное действие гена *ygp1* на увеличение продолжительности фазы всходы-цветение, число листьев на стебле и длину междоузлия. Жёлто-зеленая окраска кор-

релирует (бисериальный коэффициент корреляции) с большим числом листьев 0,63, укороченным междоузлем 0,58, и более продолжительной фазой всходы-цветение 0,39 (табл. 4)

**Таблица 4. Влияние хлорофильной окраски растения на хозяйственно ценные признаки льна, по результатам расщепления гибридов F<sub>2</sub> от скрещивания гк-2 × гк-210 (Porokhovinova, 2019 с изменениями)**

**Table 4. The effect of chlorophyll coloration in plants on the economically valuable flax traits, according to the results of segregation in F<sub>2</sub> from a gc-2 × gc-210 cross (Porokhovinova, 2019, modified)**

Фенотип гибридов F <sub>2</sub> / F <sub>2</sub> phenotypes		Общая высота, см/ Total height, cm	Техническая длина, см/ technical length, cm	Длина периода всходы-цветение, сутки/ sprouting-flowering stage, days	Число листьев/ number of leaves	Длина междоузлия, см /internode length, cm
Зеленое растение ( <i>YGPI</i> -)	x±Sd	85±11	77±10	44±3	63±6	1,25±0,16
	N	204	204	333	155	155
Жёлто-зеленое растение ( <i>ygp1ygp1</i> )	x±Sd	81±9	74±8	46±2	74±8	1,01±0,12
	N	64	64	108	55	54
t-Стюдента		3,62*	3,25*	12,38*	16,02*	13,62*
r bis		-0,15	-0,13	0,39	0,63	0,58
Достоверность r bis (по t-критерию Стюдента)		2,45	2,17	9,49	14,93	12,79

\* – критическое значение t-Стюдента (n>30, p=0,05) = 1,96

**Линия гк-473 (л-1 из и-606307, Б-200, ЛитНИИЗ) *Xanthovirescens***, окраска растения контролируется геном *ygp2* (*yellow green plant 2*). Действие этого гена аналогично описанному ранее гену *yg* по классификации, которую предложили П. Кайзер и П. Метц (Keijzer, Metz, 1992), и гену *ygp1* по нашей классификации (Porokhovinova, 2011), но в отличие от *ygp1*, *ygp2* имеет немного менее выраженное действие и проявляется не так долго во время онтогенеза растения. Эта линия также высокорослая, поздно зацветающая и позднеспелая, имеет голубой венчик, а также у нее отсутствуют реснички на ложной перегородке коробочки. Семена красно-коричневые (см. табл. 2, 3; Porokhovinova, 2019).

**Линия гк-570, (Agt14/c3, Чехия, AGRITEC) *Xanthovirescens***, окраска растения контролируется геном *ygp2-2* (*yellow green plant 2-2*), действие этого гена аналогично описанному ранее гену *yg* по классификации, которую предложили П. Кайзер и П. Метц (Keijzer, Metz, 1992), и генам *ygp1*, *ygp2* по нашей классификации (Porokhovinova, 2011). Эта линия также высокорослая, поздно зацветающая и позднеспелая, имеет голубой венчик, коробочки с ресничками на ложной перегородке и жёлтые семена. В 2023 году было установлено, что изменённая хлорофильная окраска контролируется аллелем гена *ygp2* – *ygp2-2*. Вероятнее всего, это разные аллели, так как мутации были получены в разное время на разном генетическом материале (см. табл. 2, 3).

Гены *ygp1* и *ygp2* наследуются независимо и обладают кумулятивным взаимодействием, при котором гибриды, гомозиготные по обоим генам, имеют жёлтую окраску

растения и значительное отставание в росте и развитии. Расщепление в F<sub>2</sub>, как в результате скрещивания гк-210 (*ygp1*) × гк-473 (*ygp2*), так и в скрещивании гк-210 (*ygp1*) × гк-570 (*ygp2-2*), соответствовало соотношению 9 «зелёных» : 6 «жёлто-зелёных» : 1 «жёлтых» так, что можно классифицировать выявленное расщепление как результат комплементарного взаимодействия генов (см. табл. 3). Оба гена имеют плейотропный эффект на удлинение периода всходы-цветение; в результате сначала зацветают только «зелёные» гибриды, через 3-5 дней начинают вместе с зелёными зацветать «жёлто-зелёные», и наконец, через неделю и более, когда цветут и отцветают практически все зелёные и цветёт большинство жёлто-зелёных, зацветают «жёлтые». После созревания «зелёные» и «жёлто-зелёные» гибриды не отличаются по продуктивности, тогда как «жёлтые» имеют 1-3 коробочки или не образуют их совсем.

Гк-570 имеет реснички на ложной перегородке коробочки (этот признак контролируется геном *CSBI*) и доминантную жёлтую окраску семян *YSEDI*. Такой характер наследования был доказан в результате скрещиваний линий-стандартов, характеризующихся доминантной и рецессивной жёлтыми окрасками семян, с растениями дикого типа. В F<sub>2</sub> от скрещивания ♀ гк-570 × ♂ гк-2 было показано тригенное расщепление по генам хлорофильной окраски (ген *ygp2-2*), наличия ресничек на ложной перегородке коробочки (ген *CSBI*) и жёлтой окраски семян (ген *YSEDI*). Эти гены наследуются независимо друг от друга (табл. 5).

Таблица 5. Расщепление в F<sub>2</sub> от скрещивания  
♀ гк-570 (*ygp2-2*, *CSBI*, *YSEDI*) × ♂ гк-2

Table 5. Segregation in F<sub>2</sub> from the ♀ I-1 gc-570  
(*ygp2-2*, *CSBI*, *YSEDI*) × ♂ gc-2 cross

Растение/ Plant	Зелёное/ Green				Жёлто-зелёное/ Yellow-green				Σ	χ <sup>2</sup>
	жёлтые/ yellow		коричневые/ brown		жёлтые/ yellow		коричневые/ brown			
Семена/ Seeds	есть <sup>3</sup> / present		нет/ absent		есть <sup>1</sup> / present		нет/ absent		Σ	χ <sup>2</sup>
Реснички/ Cilia	есть <sup>3</sup> / present	нет/ absent	есть <sup>1</sup> / present	нет <sup>2</sup> / absent	есть <sup>1</sup> / present	нет/ absent	есть/ present	нет/ absent		
теоретически ожидаемое расщепление	27	9	9	3	9	3	3	1	64	14,07
практическое расщепление	46	17	14	7	15	6	4	1	110	1,67

1 – фенотип гк-570; 2 – фенотип гк-2; 3 – фенотип F<sub>1</sub> гк-570 × гк-2

В F<sub>2</sub> от скрещивания ♀ гк-570 × ♂ гк-159 (*CSBI*, *YSEDI*) было показано единообразие по наличию ресничек на ложной перегородке коробочки и жёлтой окраски семян, то есть гены, контролирующие эти признаки у гк-570 и гк-159, аллельны. Но с большой вероятностью аллели *YSEDI*<sub>570</sub> и *YSEDI*<sub>159</sub> несут мутации в разных участках гена, так как линия гк-570 получена с помощью химического мутагенеза, а гк-159 – из сорта не мутагенного происхождения. В фирме AGRITEC работают с масличным льном, чаще всего имеющим реснички, вероятней всего, что исходный образец, подвергнутый мутагенезу, изначально имел их. В этом скрещивании было еще раз доказано моногенное расщепление по гену *ygp2-2* хлорофильной окраски растения (см. табл. 3).

В F<sub>2</sub> от скрещивания ♀ гк-570 × ♀ гк-292 наблюда-

ли единообразие по наличию ресничек на ложной перегородке коробочек, а также показано четырёхгенное расщепление по генам хлорофильной окраски (ген *ygp2-2*), синей окраске венчика (ген *sfc6*) и жёлтой окраске семян (гены *YSEDI* и *used2*) (табл. 6). Ген хлорофильной окраски наследуется независимо от генов окраски цветка и семян. Ген *sfc6* наследуется независимо от гена *YSEDI* и сцеплен с геном *used2* и находится от него на расстоянии 9 сМ. Сцепление вышеуказанных генов у гк-292 было описано нами ранее (Pogokhvinova, 2019). Если использовать небольшую выборку (менее 200 растений), то возможно отсутствие рекомбинантных классов в расщеплении. Это могло бы привести к ошибочной интерпретации результатов и предположению о плейотропном эффекте гена *sfc6* на окраску венчика и цвет семян.

Таблица 6. Расщепление в F<sub>2</sub> от скрещивания  
♀ гк-570 (*ygp2-2*, *YSEDI*) × ♂ гк-292 (*sfc6*, *used2*)

Table 6. Segregation in F<sub>2</sub> from the  
♀ gc -570 (*ygp2-2*, *YSEDI*) × ♂ gc-292 (*sfc6*, *used2*) cross

Растение/ Plant	Зеленое/ Green				Ж.-зелёное/ Yellow-green				Σ	Любое/ Any				Σ
	голубой/ blue		синий/ dark blue		голубой/ blue		синий/ dark blue			голубой/ blue		синий/ dark blue		
Цветок/ Flower	голубой/ blue		синий/ dark blue		голубой/ blue		синий/ dark blue		Σ	голубой/ blue		синий/ dark blue		Σ
Семена/ Seeds	жёлт. <sup>3</sup> / yellow	кор./ brown	жёлт. <sup>2</sup> / yellow	кор./ brown	жёлт. <sup>1</sup> / yellow	кор./ brown	жёлт./ yellow	кор./ brown		жёлт./ yellow	кор./ brown	жёлт./ yellow	кор./ brown	
практ. расщ.	350	102	126	5	92	27	47	2	751	442	129	173	7	751
<b>Гены <i>sfc6</i> и <i>used2</i> наследуются независимо</b>														
практ. расщ	117	27	39	9	39	9	13	3	256	39	9	13	3	64
теор. расщ.	343,2	79,2	114,4	26,4	114,4	26,4	38,1	8,8		457,6	105,6	152,5	35,2	
χ <sup>2</sup>	0,13	6,56	1,17	17,35	4,39	0,01	2,06	5,26	36,93*	0,53	5,18	2,74	22,60	31,05*
<b>Гены <i>sfc6</i> и <i>used2</i> сцеплены, расстояние между генами 9сМ</b>														
частоты	110,1	33,9	45,9	2,1	36,7	11,3	15,3	0,7	256	36,7	11,3	15,3	0,7	64
теор. расщ.	323,0	99,4	134,7	6,2	107,7	33,1	44,9	2,1		430,7	132,6	179,5	8,2	
χ <sup>2</sup>	2,26	0,07	0,56	0,22	2,28	1,14	0,10	0,00	6,62	0,30	0,10	0,24	0,18	0,81

<sup>1</sup> – фенотип гк-570; <sup>2</sup> – фенотип гк-292; <sup>3</sup> – фенотип F<sub>1</sub> гк-570 × гк-292;

\* χ<sup>2</sup><sub>пр.</sub> > χ<sup>2</sup><sub>теор.</sub>; χ<sup>2</sup><sub>теор.</sub> = 14,07 (p=0,05; v=7), χ<sup>2</sup><sub>теор.</sub> = 7,81 (p=0,05; v=3)

Линия гк-281 (л-1-8 из к-48, селекции Л.Ф. Альтгаузена, Россия) получена как спонтанный мутант из линии гк-2 (л-1 из к-48). Гк-2 – типичный долгунец, выступающий в качестве линии-стандарта в генетической коллекции ВИР. Эта линия имеет высоту около 90-100 см, зелёный стебель и листья, цветок дикого типа, шаровидные коробочки, в каждой из которых находится по 10 красно-коричневых семян среднего размера. Линия гк-281 с фенотипом *Viridoalbostrata* имеет повышенную светочувствительность, что в полевых условиях приводит к карликовости, белой окраске растущих стебля и листьев со следами некроза, поэтому растения гибнут до цветения. При затенении стебель у мутантов становится зелёным и более длинным, у листьев появляется чередование продольных белых и зелёных полос – окраска *zebrina*. Цветки, в отличие от родительской линии, деформированные, мелкие, ярко-фиолетовые, за счет того, что площадь

пластинки лепестка уменьшена, а число жилок не меняется. Тычиночные нити и столбики остаются синими. Коробочек завязывается мало, они мелкие, сплюснутые. Семена в коробочках мелкие, красно-коричневые, шуплые, 1–3 вместо 10 (см. табл. 2). При сильном затенении растение вырастает нормального размера, остаются только единичные белые полосы на листьях, цветок, коробочки и семена дикого типа. Понадобилось более восьми поколений отбора, чтобы линия смогла расти при небольшом затенении. Эта мутация предположительно контролируется двумя генами: *zeb1* и *zeb2* (*zebrine white green plant*), действие которых аналогично действию генов *sl1* и *sl2* (Knowles, 1962, цит. по Beard, Comstock, 1965). Однако, вызывает сомнение наличие спонтанных мутаций сразу в двух генах, возможно из-за пониженной жизнеспособности мутантных семян расщепление отличается от моногенного (табл. 7).

Таблица 7. Генетический контроль окраски растения *zebrina*

Table 7. Genetic control of plant coloration *zebrina*

Скращивание/ Crossing	Число растений/ Number of plants			Σ	χ	Число растений Number of plants		Σ	χ
	Зелёное /Green	Ж.-зелёное/ Yellow-green	<i>Zebrina</i>			Not <i>zebrina</i>	<i>Zebrina</i>		
<b>H<sub>0</sub>: Моногенный контроль <i>zebrina</i></b>									
<b>частоты</b>	<b>9</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>16</b>		<b>3</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	
гк-121 × гк-281						282	26	308	45,04*
гк-281 × гк-121						517	36	553	100,83
гк-281 × гк-210	45	17	7	69	5,71	62	7	69	8,12
гк-210 × гк-281	247	91	13	351	28,62	338	13	351	84,90
гк-473 × гк-281	163	43	19	225	35,17	206	19	225	32,89
гк-570 × гк-281	187	51	25	263	35,63	238	25	263	33,67
<b>H<sub>0</sub>: Дигенный контроль (некумулятивная полимерия) <i>zebrina</i></b>									
<b>частоты</b>	<b>45</b>	<b>15</b>	<b>4</b>	<b>64</b>		<b>15</b>	<b>1</b>	<b>16</b>	
гк-121 × гк-281						282	26	308	2,52
гк-281 × гк-121						517	36	553	0,06
гк-281 × гк-210	45	17	7	69	1,97	62	7	69	1,79
гк-210 × гк-281	247	91	13	351	4,57	338	13	351	3,88
гк-473 × гк-281	163	43	19	225	3,68	206	19	225	1,85
гк-570 × гк-281	187	51	25	263	6,32	238	25	263	4,76
<b>H<sub>0</sub>: Дигенный контроль <i>zebrina</i>. Гибель гомозигот по одному из генов</b>									
	<b>27</b>	<b>9</b>	<b>4</b>	<b>40</b>		<b>9</b>	<b>1</b>	<b>10</b>	
гк-121 × гк-281						282	26	308	0,83
гк-281 × гк-121						517	36	553	7,48
гк-281 × гк-210	45	17	7	69	0,19	62	7	69	0,00
гк-210 × гк-281	247	91	13	351	16,17	338	13	351	15,46
гк-473 × гк-281	163	43	19	225	30,20	206	19	225	12,80
гк-570 × гк-281	187	51	25	263	1,70	238	25	263	0,07

\*  $\chi^2_{\text{пр.}} > \chi^2_{\text{теор.}}$ ;  $\chi^2_{\text{теор.}} = 5,99$  ( $p=0,05$ ;  $v=2$ );  $\chi^2_{\text{теор.}} = 3,84$  ( $p=0,05$ ;  $v=1$ )

Во всех проанализированных скрещиваниях моногенные различия наблюдали только в семьях небольшого размера, где недостаток рецессивных гомозигот не мог проявиться в силу стохастических причин. В большинстве скрещиваний расщепление соответствовало дигенному наследованию по типу некумулятивной полимерии (15:1). Интересно, что в скрещиваниях, где одним из родителей была линия гк-473 (*ygp2*) или гк-570 (*ygp2-2*), был показан достоверный избыток рецессивных гомозигот, а все шесть случайно отобранных семей F<sub>3</sub> гк-473 × гк-281, потомков жёлто-зелёных гибридов F<sub>2</sub>, показали расщепление по окраске *zebrina*, хотя по теории вероятности таких семей должно было быть около половины (табл. 8). Теоретическим доказательством количества

генов, контролирующих признак, может служить наличие расщепления в следующих поколениях у доминантных классов. Так при моногенном контроле доля гетерозигот у оминантного класса (*Zeb-*) должна составлять 2/3, а при дигенном (*Zeb1-Zeb2-*, *zeblzeblZeb2-*, *Zeb1-zeb2zeb2*) – 8/15. Из 36 семей F<sub>3</sub>, отобранных случайным образом, 15 были единообразны, а в 21 – наблюдали расщепление. Выявленное соотношение было ближе к дигенному, но статистически достоверными оказались обе гипотезы ( $\chi^2 = 1,13$  и  $0,36$ , соответственно). Из 21 семьи 11 имели расщепление 3 «не *zebrina*»: 1 «*zebrina*», а 10 – 15 «не *zebrina*»:1 «*zebrina*», что соответствовало модели дигенного наследования.

**Таблица 8. Расщепление в семьях F<sub>3</sub> и F<sub>4</sub> по окраске растения *zebrina*. Родительская форма F<sub>2</sub> (F<sub>3</sub>) – «не *zebrina*»**

**Table 8. Segregation for *zebrina* plant color in F<sub>3</sub> and F<sub>4</sub> families. Parent F<sub>2</sub> (F<sub>3</sub>) – "not *zebrina*"**

Число растений/ Number of plants		Σ	χ <sup>2</sup> при расщеплении: χ <sup>2</sup> in case of segregation		Число растений/ Number of plants		Σ	χ <sup>2</sup> при расщеплении: χ <sup>2</sup> in case of segregation:	
Not <i>zebrina</i>	<i>zebrina</i>		3 : 1	15 : 1	Not <i>zebrina</i>	<i>zebrina</i>		3 : 1	15 : 1
F <sub>3</sub> гк-281 × гк-121					F <sub>3</sub> гк-210 × гк-281				
50	12	62	1,05	18,17	48	5	53	6,85	0,92
30	7	37	0,73	10,14	без расщепления – 1 семья				
40	8	48	1,78	8,89	F <sub>3</sub> гк-210 × гк-526				
33	4	37	3,97	1,31	35	2	37	7,58	0,05
без расщепления – 7 семей					без расщепления – 3 семьи				
F <sub>3</sub> гк-121 × гк-281					F <sub>4</sub> гк-210 × гк-526				
60	12	72	2,67	13,33	103	30	133	0,42	60,36
77	5	82	15,63	0,00	148	42	190	0,85	81,52
51	2	53	12,74	0,55	без расщепления – 1 семья				
51	3	54	10,89	0,04	F <sub>3</sub> гк-473 × гк-281				
42	3	45	8,07	0,01	35	12	47	0,01	29,82
29	3	32	4,17	0,53	21	6	27	0,11	11,76
без расщепления – 2 семьи					13	2	15	1,09	1,28
F <sub>3</sub> гк-281 × гк-210					20	2	22	2,97	0,30
16	8	24	0,89	30,04	87	20	107	2,27	28,27
без расщепления – 1 семья					44	1	45	12,45	1,25
<b>Итого семей:</b>		<b>без расщепления</b>		<b>с расщеплением 3 : 1</b>		<b>с расщеплением 15 : 1</b>			
		<b>15</b>		<b>11</b>		<b>10</b>			

Гены *ygp1* и *ygp2* наследуются независимо от генов *zebl* и *zeb2*. Действие генов *zebl* и *zeb2* маскирует проявление генов жёлто-зелёной окраски растения (см. табл. 7).

**гк-480 (л-1 из и-612950, АГТ 907/07, Чехия, AGRITEC).** Исходный образец с хлорофильной мутацией получен в Чехии после дигамплоидизации. Линия, как и исходный образец, имеет жёлто-зелёные семядоли и ювенильные листья, которые потом зеленеют; перед бутонизацией у листьев появляются белые продольные полосы –

*Xanthovirescens/ Viridoalbostrata*. Также эта линия имеет светло голубой венчик, реснички на ложных перегородках коробочки и красно-коричневые семена (см. табл. 2).

У этой линии нами впервые показано цитоплазматическое (хлоропластное) наследование хлорофильной окраски растения (табл. 9). Выявленный ген получил название *ygp3* (*yellow green plant 3*). Во всех скрещиваниях получены реципрокные различия в F<sub>1</sub> и F<sub>2</sub>: там, где гк-480 выступала в качестве материнского родителя, все потомки были жёлто-зелёными, а в качестве отцовского – все зелёные,

если материнским родителем было растение дикого типа (гк-2, гк-109) или наблюдалось моногенное расщепление 3 зелёных : 1 жёлто-зелёное в скрещиваниях с материнскими линиями, несущими ядерные хлорофильные мутации *ygpl* (гк-210) или *ygp2* (гк-473), то есть по генам *ygpl* или *ygp2*, соответственно. Дополнительно установлено,

что линии гк-210 (*ygpl*, *dlb3*) и гк-480 (*ygp3*, *dlb3*, *CSB1*) несут аллельные гены *dlb3* (светло голубой венчик), а также то, что ген *CSB1* наличия ресничек на ложной перегородке коробочек, наследуется независимо от *ygpl* и *ygp3*. В скрещивании гк-480 (*ygp3*, *dlb3*) × гк-473 (*ygp2*), показано, что ген *dlb3* наследуется независимо от *ygp2* и *ygp3*.

**Таблица 9. Расщепление в F<sub>2</sub> от скрещивания гк-480 (*ygp3*, *dlb3*, *CSB1*) с гк-2, гк-109, гк-221 (*ygpl*, *dlb3*) и гк-473 (*ygp2*)**

**Table 9. Segregation in F<sub>2</sub> from crosses of gc-480 (*ygp3*, *dlb3*, *CSB1*) with gc-2, gc-109, gc-221 (*ygpl*, *dlb3*) and gc-473 (*ygp2*)**

Скрещивание/ Crossing		Фенотипы гибридов второго поколения, происходящих от соответствующих родительских форм и гибридов F <sub>1</sub> / Phenotypes of F <sub>2</sub> hybrids originating from corresponding parental forms and F <sub>1</sub>				Расщепление по классам, в соответствующих F <sub>2</sub> / Segregation by classes, in the corresponding F <sub>2</sub>				Σ	χ
линии/ lines	гены/ genes	P <sub>1</sub>	F <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	новые/ new	P <sub>1</sub>	F <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	новые/new		
гк-480 × гк-2	<i>ygp3</i>	(Раст.) ж.-зел.		(Раст.) зел. - в F <sub>2</sub> –нет!		все		Нет			
гк-2 × гк-480	<i>ygp3</i>	(Раст.) зел.		(Раст.) ж.-зел. - в F <sub>2</sub> –нет!		все		Нет			
гк-480 × гк-109	<i>ygp3</i>	(Раст.) ж.-зел.		(Раст.) зел. - в F <sub>2</sub> –нет!		все		Нет			
гк109 × гк-480	<i>ygp3</i>	(Раст.) зел.		(Раст.) ж.-зел. - в F <sub>2</sub> –нет!		все		нет			
гк-480 × гк-210	<i>ygp3</i> <i>CSB1</i> <i>ygpl</i>	(Раст.) ж.-зел., (Л) св.гол.				3 55	9 91	1 27	3 34	4 82	3,84 2,75
		(Ресн.) есть		(Ресн.) нет							
гк-210 × гк-480	<i>ygpl</i> <i>ygp3</i> <i>CSB1</i>	(Л) св.гол.				1 15	9 91	3 34	3 34	16 174	7,81 2,16
		(Раст.) ж.-зел., (Ресн.) нет	(Раст.) зел., (Ресн.) есть	(Раст.) ж.-зел., (Ресн.) есть	(Раст.) зел., (Ресн.) нет						
гк-480 × гк-473	<i>ygp3</i> , <i>dlb3</i> <i>ygp2</i>	(Раст.) ж.-зел.				1 27	3 57	3 34	3 34	4 84	3,84 2,29
		(Л) св.гол.	(Л) гол.								
гк-473 × гк-480	<i>ygp2</i> <i>ygp3</i> , <i>dlb3</i>	(Раст.) ж.-зел., (Л) гол.	(Раст.) зел., (Л) гол.	(Раст.) ж.-зел., (Л) св.гол.	(Раст.) зел., (Л) св.гол.	3 42	9 152	1 18	3 34	16 246	7,81 5,35

Таким образом, идентифицировано четыре ядерных гена, контролирующих хлорофильную окраску растения, а также показано цитоплазматическое (хлоропластное) наследование такой окраски. Последнее выявлено у льна впервые в мире. Показано комплементарное взаимодействие генов *ygpl* и *ygp2*, обуславливающее жёлтую окраску растущего растения. Установлено, что линии гк-210 и гк-480 гомозиготны по гену *dlb3* – светло голубой венчик, а линия гк-570, гомозиготна по гену *YSED1* (доминантная жёлтосемянность). Линии гк-480 и гк-570 гомозиготны по доминантной аллели гена *CSB1* (наличие ресничек на ложной перегородке коробочек), а гк-210, гк-473, гк-281 – гомозиготны по рецессивной аллели этого гена.

## Заключение

В данной работе установлено, что изученные гены, контролирующие пути биосинтеза антоцианов и хлорофиллов, имеют независимое действие. На основе мировой коллекции созданы пять линий независимого происхождения, мутантных по генам хлорофильной окраски, выявлено четыре ядерных гена, контролирующих эти признаки. Для одной из линий впервые в мире у льна показано цитоплазматическое (хлоропластное) наследование хлорофильной окраски растения. Показано независимое наследование генов хлорофильной окраски и некоторых других – антоциановой окраски (*dlb3*, *YSED1*, *used2*, *sfc6*), а также гена *CSB1* (наличие ресничек на ложной перегородке коробочек).

Гены хлорофильной окраски *ygpl* и *ygp2* могут быть

перспективны для маркирования сортов. Необходимо изучение их влияния на другие хозяйственно ценные признаки (высота растения, качество волокна, продуктивность по семенам и волокну) с целью возможного создания пластичных сортов, способных пережить неблагоприятные условия на ранних стадиях развития.

Несмотря на подробное формально-генетическое изучение, ни один продукт генов хлорофильной окраски не был определён, равно как и место генов в биосинтезе хлорофиллов. Нами подготовлен материал, который может служить для дальнейшего сотрудничества с другими лабораториями с целью изучения функций этих генов.

## References/Литература

- Andorf C.M., Cannon E.K., Portwood J.L., Gardiner J.M., Harper L.C., Schaeffer M.L., Braun B.L., Campbell D.A., Vinnakota A.G., Sribalasu V.V., Huerta M., Cho K.T., Wimalanathan K., Richter J.D., Mauch E.D., Rao B.S., Birkett S.M., Sen T.Z., Lawrence-Dill C.J. MaizeGDB update: new tools, data and interface for the maize model organism database. *Nucleic Acids Research*. 2016;44(D1):D1195-D1201. DOI: 10.1093/nar/gkv1007
- Bačelis K.P. Chlorofilinēs mutacijōs linō veislēse, paveiktose cheminiai mutagenais. In: *Mutageniniō faktorio veikimas ir genitiniō metodō taikymas selekcijoje*. Vilnius; 1975. p.33-34. [in Lithuanian]
- Beard B.H., Comstock V.E. Flax genetics and gene symbolism. *Crop Science*. 1965;5(2):151-155. DOI: 10.2135/cropsci1965.0011183X000500020015x
- Belcher S., Williams-Carrier R., Stiffler N., Barkan A. Large-scale genetic analysis of chloroplast biogenesis in maize. *Biochimica et Biophysica Acta*. 2015;1847:1004-1016. DOI: 10.1016/j.bbabi.2015.02.014
- Brethagne-Sagnard B., Fouilloux G., Ghupeau Y. Induced albina mutations as a tool for genetic analysis and cell biology in flax (*Linum usitatissimum*). *Journal of Experimental Botany*. 1996;47(295):189-194. DOI: 10.1093/jxb/47.2.189
- Comstock V.E., Ford J.H., Beard B.H. Association among seed and agronomic characteristics in isogenic lines of flax. *Crop Science*. 1963;3(2):171-172. DOI: 10.2135/cropsci1963.0011183X000300020024x
- Danilenko N.G., Davydenko O.G. Worlds of organelle genomes (Miry genomov organell). Minsk: Technalohija Publishers; 2003. [in Russian] (Даниленко Н.Г., Давыденко О.Г. Миры геномов органелл. Минск: Тэхналогія; 2003).
- Heller K., Baraniecki P., Praczyk M. Fibre flax cultivation in sustainable agriculture. In: *Handbook of Natural Fibres: Volume 1: Types, Properties and Factors Affecting Breeding and Cultivation*. R.M. Kozłowski (ed.). Cambridge, UK: Woodhead Publishing Limited; 2012. p.508-512.
- Kalam Yu., Orav T. Chlorophyll mutation (Khlorofilnaya mutatsiya). Tallinn: Valgus; 1974. [in Russian] (Калам Ю., Орав Т. Хлорофильная мутация. Таллин: Валгус; 1974).
- Keijzer P., Metz P.L.J. Breeding of flax for fibre production in Western Europe. In: H.S. Shekhar Sharma, C.F. van Sumere (eds.). *The Biology and Processing of Flax*. Belfast: M Publications; 1992. p.33-66.
- Lakin G.F. Biometrics (Biometriya). Moscow: High School; 1990. [in Russian] (Лакин Г.Ф. Биометрия. Москва: Высшая Школа; 1990).
- Levchuk N. Polyakova, I. Voitovich N. Lyakh V. Peculiarities of plastid apparatus morphology in chlorophyll mutants of oil flax. *Physiology and Biochemistry of Cultivated Plants*. 2012;44(3):232-239. [in Russian] (Левчук А.Н., Полякова И.А., Войтович Е.Н., Лях В.А. Особенности морфологии пластидного аппарата хлорофильных мутантов льна масличного. *Фізіологія та біохімія культурних рослин*. 2012;44(3):232-239).
- Lisitsyn E.M., Churakova S.A., Batalova G.A. Genotypic variability in the functioning of photosystem II in leaves of covered and naked oats. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(3):17-26. [in Russian] (Лисицын Е.М., Чуракова С.А., Баталова Г.А. Генотипическая вариабельность функционирования фотосистемы II листьев пленчатого и голозерного овса. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(3):17-26). DOI: 10.30901/2227-8834-2022-3-17-26
- Lopes A.S., Pacheco T.G., Santos K.G., Vieira L.N., Guerra M.P., Nodari R.O., Souza E.M., Pedrosa F.O., Rogalski M. The *Linum usitatissimum* L. plastome reveals atypical structural evolution, new editing sites, and the phylogenetic position of Linaceae within Malpighiales. *Plant Cell Reports*. 2018;37(2):307-328. DOI: 10.1007/s00299-017-2231-z
- Lyakh V.A., Mishchenko L.Yu., Polyakova I.A. Genetic collection of the species *Linum usitatissimum* L. Zaporozhye: IMC UAAN; 2003. [in Russian] (Лях В.А., Мищенко Л.Ю., Полякова И.А. Генетическая коллекция вида *Linum usitatissimum* L. Запорожье: ИМК УААН; 2003).
- Meier U., Bleiholder H., Buhr L., Feller C., Hack H., Heß M., Lancashire P.D., Schnock U., Stauß R., van den Boom Th., Weber E., Zwerger P. The BBCH system to coding the phenological growth stages of plants – history and publications -. *Journal für Kulturpflanzen*. 2009;61(2):41–52.
- Polyakova I.A. Mutation of *viridis* type, induced to oilseed flax. *Bulletin of Zaporizhzhia National University*. 2008;2:163-165. [in Russian] (Полякова И.А. Мутация *viridis* индуцированная у льна масличного. *Вісник Запоризького національного університету*. 2008;2:163-165).
- Polyakova I.A. Inheritance of chlorophyll mutation of *xanthoviridis* in oilseed flax. *Scientific and Technical Bulletin of the Institute of Oilseed Crops NAAS*. 2009;14:52-55. [in Russian] (Полякова И.А. Наследование хлорофильной мутации *xanthoviridis* у льна масличного. *Науково-технічний бюлетень Інституту олійних культур УААН*. 2009;14:52-55).
- Polyakova I.A., Yaranceva V.V., Levchuk A.N., Lyakh V.A. Phenotypical appearance of chlorophyll-deficient mutations at early stages of ontogenesis in oil flax. *Current Issues of Biology, Ecology and Chemistry*. 2013;1:49-51. [in Russian] (Полякова И.А. Яранцева В.В. Левчук А.Н., Лях В.А. Фенотипическое проявление мутаций хлорофиллдефицитности на ранних этапах онтогенеза льна масличного. *Актуальні питання біології, екології та хімії*. 2013;5(1):49-51).
- Porokhovinova E.A. Genetic control of morphological characters of flax. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2011;167:159-184. [in Russian] (Пороховинова Е.А. Генетический контроль морфологических признаков льна. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2011;167:159-184).
- Porokhovinova E.A. Genetic collection of flax (*Linum usitatissimum* L.): creation, analysis and prospects of use (Geneticheskaya kolleksiya l'na (*Linum usitatissimum* L.): sozdaniye, analiz i perspektivy ispol'zovaniya) [dissertation] St. Petersburg: VIR; 2019. [in Russian] (Пороховинова Е.А. Генетическая коллекция льна (*Linum usitatissimum* L.): создание, анализ и перспективы использования: дис. ... д-ра биол. наук. Санкт-Петербург: ВИР; 2019).
- Porokhovinova E.A., Pavlov A.V., Kutuzova S.N., Brach N.B. VIR flax genetic collection for theoretical research and breeding (Geneticheskaya kolleksiya l'na VIR dlya teoreticheskix issledovanij i selekcii). In: *Gene pool and plant breeding: Proceeding of the II international conference, dedicated to the 80th anniversary of SRI PCB (Genofond i selekcija rastenij: tezisy` dokladov II mezhdunarodnoj konferencii, posvyashhennoj 80-letiyu SibNIIIRS); 2016 March 29-31; Novosibirsk, Russia*. Novosibirsk: SRI PCB - Branch of IC&G SB RAS; 2016. p.54. [in Russian] (Пороховинова Е.А., Павлов А.В., Кутузова С.Н., Брач Н.Б. Генетическая коллекция льна ВИР для теоретических исследований и селекции. В кн.: *Генофонд и селекция растений: тезисы докладов II международной конференции, посвященной 80-летию СибНИИРС; 29-31 марта 2016 г.; Новосибирск, Россия*. Новосибирск: СибНИИРС – филиал ИЦиГ СО РАН; 2016. С.54). URL: <https://www.elibrary.ru/download/>

- elibrary\_30047216\_57792947.pdf [дата обращения: 24.06.2023].
- Porokhovinova E.A., Pavlov A.V., Kutuzova S.N., Brutch N.B. Interaction of genes controlling some morphological features of flax (*Linum usitatissimum* L.). *Russian Journal of Genetics*. 2019;55(11):1383-1397. DOI: 10.1134/S1022795419110103
- Rose R.J. Sustaining Life: Maintaining chloroplasts and mitochondria and their genomes in plants. *Yale Journal of Biology and Medicine*. 2019;92(3):499-510.
- Sakamoto W., Miyagishima S.Y., Jarvis P. Chloroplast biogenesis: control of plastid development, protein import, division and inheritance. *The Arabidopsis Book*. 2008;6:e0110. DOI: 10.1199/tab.0110
- Shestakov S.V. Molecular genetics of photosynthesis. *Soros Educational Journal*. 1998;8:22-27. [in Russian] (Шестаков С.В. Молекулярная генетика фотосинтеза. *Соросовский образовательный журнал*. 1998;8:22-27).
- Stepanova N.V. The decimal code for the stages of flax growth and development (Desyatchnyy kod stadiy rosta i razvitiya l'na). In: Stepanova N.V. Cultivation of oil flax for seeds and fiber (Vozdelyvaniye l'na maslichnogo na semena i volokno). Minsk: Belaruskaya Navuka; 2021. p.116-118. [in Russian] (Степанова Н.В. Десятичный код стадий роста и развития льна (*Linum usitatissimum* L.). В кн.: Степанова Н.В. Возделывание льна масличного на семена и волокно. Минск: Беларуская навука; 2021. С.116-118).
- Stern D.B., Hanson M.R., Barkan A. Genetics and genomics of chloroplast biogenesis: maize as a model system. *Trends in Plant Science*. 2004;9(6):293-301. DOI: 10.1016/j.tplants.2004.04.001
- Tikhomirova M.M. Genetic analysis (Geneticheskiy analiz). Leningrad: Leningrad University Publishing House; 1990. [in Russian] (Тихомирова М.М. Генетический анализ. Ленинград: Издательство Ленинградского университета; 1990).
- Vaylo V., Lyakh V. Influence of lethal chlorophyll mutation of "albina" type on seedling characters in oil flax and its inheritance. *Current Issues of Biology, Ecology and Chemistry*. 2014;7(1):111-116. [in Ukrainian] (Вайло В.В., Лях В.О. Вплив летальної хлорофільної мутації типу "albina" на ознаки проростків льону олійного та її успадкування. *Актуальні питання біології, екології та хімії*. 2014;7(1):111-116).
- Yarantseva V.V., Lyakh V.A. Morphology of chloroplasts and pigment composition of leaves of different ages of chlorophyll mutants of flax. *Plant Physiology and Genetics*. 2015;47(3):236-243. [in Russian] (Яранцева В.В., Лях В.А. Морфология хлоропластов и пигментный состав листьев разного возраста хлорофильных мутантов льна. *Физиология растений и генетика*. 2015;47(3):236-243).

### Информация об авторах

**Елизавета Александровна Пороховинова**, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, e.porokhovinova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8328-9684>

**Нина Борисовна Брutch**, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, заведующий, Отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, n.brutch@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2253-6263>

**Анастасия Александровна Слободкина**, аспирант, младший научный сотрудник, Отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, Snas1999@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2333-1980>

**Андрей Валерьевич Павлов**, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, avpavlov77@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5098-4904>

### Information about the authors

**Elizaveta A. Porokhovinova**, Dr. Sci (Biology), Leading Researcher, Department of Oil and Fiber Crop Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, e.porokhovinova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8328-9684>

**Nina B. Brutch**, Dr. Sci (Biology), Chief Researcher, Head, Department of Oil and Fiber Crop Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, n.brutch@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2253-6263>

**Anastasia A. Slobodkina**, postgraduate, Department of Oil and Fiber Crop Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, Snas1999@yandex.ru, [orcid.org/0000-0003-2333-1980](https://orcid.org/0000-0003-2333-1980)

**Andrey V. Pavlov**, Cand. Sci (Agriculture), Senior Researcher, Department of Oil and Fiber Crop Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, avpavlov77@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5098-4904>

**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 03.10.2023; одобрена после рецензирования 30.11.2023; принята к публикации 11.12.2023.

The article was submitted on 03.10.2023; approved after reviewing on 30.11.2023; accepted for publication on 11.12.2023.

Научная статья

УДК 633.521:633.854:575.113.32:575.113.34:575.133

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-05



## Линии льна гибридного происхождения, гомозиготные по генам хлорофильной окраски и других морфологических признаков, в генетической коллекции ВИР

Е. А. Пороховинова, А. Г. Дубовская

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

**Автор, ответственный за переписку:** Елизавета Александровна Пороховинова, e.porohovinova@mail.ru

В связи с изменением климата и индустриализацией сельского хозяйства возрастает роль генетических коллекций. В работе охарактеризована 41 линия льна генетической коллекции ВИР, мутантная по хлорофильной окраске – 5 родительских, созданных на основе мировой коллекции ВИР, и 36 рекомбинантных.

Создано 36 рекомбинантных линий, гомозиготных по двум и более генам морфологических признаков, а именно с хлорофильной недостаточностью и различиями по антоциановой окраске, форме стебля и наличию ресничек у перегородок коробочек. Антоциановая окраска и другие морфологические признаки контролировались одним или более из 22 выявленных нами генов. Четыре из рекомбинантных линий были также гомозиготными по двум-трем независимым генам хлорофильной окраски.

Установлено, что гены хлорофильной окраски и 22 гена, контролирующих другие морфологические признаки, имеют независимое действие.

Гены *ugp1* и *ugp2* не оказывают значительного влияния на большинство хозяйственно ценных признаков, кроме раннего зацветания и могут использоваться для маркирования сортов.

Гены *s1*, *YSED1*, *ysed2* и *rs1*, определяющие жёлтосемянность необходимы для создания сортов льна пищевого назначения, что делает полученные на их основе 11 линий востребованными для целей селекции.

У льна не известны продукты ни одного из генов хлорофильной окраски, поэтому созданная генетическая коллекция будет востребована для решения этой проблемы.

**Ключевые слова:** лен-долгунец, лен-масличный, *Linum usitatissimum* L., генетическая коллекция, гены хлорофильной окраски, хлоропластные гены, множественно маркированные линии.

**Благодарности:** работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту FGEM-2022-0005 «Коллекция масличных и прядильных культур ВИР: поддержание, изучение, расширение генетического разнообразия».

**Для цитирования:** Пороховинова Е.А., Дубовская А.Г. Линии льна гибридного происхождения, гомозиготные по генам хлорофильной окраски и других морфологических признаков, в генетической коллекции ВИР. *Биотехнология и селекция растений*. 2023;6(4):28-39. DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-05

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 местам работы.

© Пороховинова Е.А., Дубовская А.Г., 2023

## Original article

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-o5

## Flax lines of hybrid origin homozygous for genes of chlorophyll coloration and other morphological traits in the VIR flax genetic collection

E. A. Porokhvinova, A. G. Dubovskaya

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

**Corresponding author:** Elizaveta A. Porokhvinova, e.porohvinova@mail.ru

Due to climate change and the industrialization of agriculture, the role of genetic collections is increasing. The paper characterizes 41 flax lines with mutations regarding chlorophyll coloration from the VIR genetic collection: 5 parental lines created on the basis of the VIR global flax collection, and 36 recombinant ones.

Among the 36 created recombinant lines, homozygous for two or more genes of morphological traits, there are those with chlorophyll deficiency and differences in anthocyanin color, stem shape and ciliation of the septa of the boll. Anthocyanin coloration and other morphological features were controlled by one or two of the 22 genes identified by us. Four of the recombinant lines were also homozygous for two or three independent chlorophyll coloration genes.

It was established that the genes of chlorophyll coloration and 22 genes controlling other morphological features act independently.

The *ygp1* and *ygp2* genes do not have a significant effect on most economically valuable traits, except for early flowering, and can be used for labeling varieties.

The genes *sl*, *YSEDI*, *ysed2* and *rs1*, which determine the yellow seed color, are necessary for the creation of flax varieties for food purposes, which makes the 11 lines based on these genes in demand for breeding purposes.

In flax, the molecular genetic function of none of the chlorophyll coloration genes is known, so the created genetic collection will be in demand to solve this problem.

**Keywords:** flax linseed, *Linum usitatissimum*, genetic collection, chlorophyll coloration genes, chloroplast genes, multiple marked lines.

**Acknowledgements:** The research was performed within the framework of the State Assignment according to the Thematic Plan of VIR, Project No. FGEM-2022-0005 “The collection of oil and fiber crops at VIR: maintenance, study, and genetic diversity expansion”.

**For citation:** Porokhvinova E.A., Dubovskaya A.G. Flax lines of hybrid origin homozygous for genes of chlorophyll coloration and other morphological features in the VIR flax genetic collection. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2023;6(4):28-39. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-o5

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 employer.

© Porokhvinova E.A., Dubovskaya A.G., 2023

## Введение

Лён (*Linum usitatissimum* L.) – одно из древнейших культивируемых растений многоцелевого использования (Korolev et al., 2023). У льна выделяют три разновидности: лён-долгунец (var. *elongatum* Vav. et Ell.), лён-межеумок (var. *intermedium* Vav. et Ell.) и лен-кудряш (var. *humile* Mill.). Эти разновидности свободно скрещиваются между собой (Kutuzova et al., 2015). Лён-долгунец имеет один стебель от 60 до 120 см длиной, компактное соцветие с небольшим количеством цветков, используется в основном на волокно, а лён-межеумок имеет от одного до трёх стеблей, высоту 50-80 см и разветвлённое соцветие с большим числом цветков, в основном используется на семена и реже на семена и волокно. Лён-кудряш имеет несколько стеблей, высотой 20-60 см и разветвлённое соцветие, используют только семена. Он выращивается только в горных районах в индивидуальных и фермерских хозяйствах. Поэтому под масличным льном обычно подразумевают лён-межеумок. Лён возделывают в 67 странах, в 63 – лён масличный, в 27 – лён долгунец, а в 23-х выращивают обе разновидности. Общемировая площадь посевов составляет у льна-долгунца 0,26 млн га, а у льна масличного – 4,5 млн га (FAOSTAT, 2023). Несмотря на то, что среди культур, производящих волокно, лён-долгунец является наиболее ценным видом (Moysse et al., 2023), площади под ним в России катастрофически уменьшаются и в 2022 году составили около 32 тыс. га (FAOSTAT, 2023).

Глобальное изменение климата, помимо увеличения температуры, повлияло на распределение осадков в России, Канаде, Китае и Индии – четырех важных странах-производителях масличного льна. Однако зимостойкость льна делает его более засухоустойчивым по сравнению с многими другими масличными и продовольственными культурами (Li et al., 2023). Последнее уже сказалось на увеличении площадей под этой культурой в России – до 2,0 млн га и в Казахстане – до 1,4 млн га, мировых лидерах по площадям возделывания, и на снижении этих площадей в Китае, лидере по его потреблению (Li et al., 2023; FAOSTAT, 2023).

В связи с изменением климата и индустриализацией сельского хозяйства возрастает роль биоресурсных коллекций, которые представляют собой «часть биологического разнообразия, особо ценную для человека, общества и природы, сохраняемую и управляемую человеком при помощи высокотехнологичных междисциплинарных подходов» (Khlestkina, 2022, p.11). Основное внимание при создании биоресурсных коллекций уделяется внутривидовому генетическому разнообразию. Одной из наиболее ценных частей таких коллекций являются генетические коллекции. Но, в отличие от чёткой формулировки термина «биоресурсная коллекция», до настоящего времени нет точного определения термина «генетическая коллекция». Её определяют как «совокупность образцов и линий, каждые из которых отличаются от услов-

ного стандарта «дикого типа» изменением одного или нескольких признаков, включая характеристики кариотипа» (Smirnov, 2005, p.783). Другие говорят о ней, как о «совокупности мутантов, линий и сортов с идентифицированными аллелями генов, или комбинациями аллелей, контролирующими морфологические, биохимические, физиологические и другие признаки, формы с измененным кариотипом, библиотеки геномов» (Mitrofanova, 1993, p.40).

При создании генетической коллекции льна ВИР мы придерживаемся определения В.Г. Смирнова (Smirnov, 2005). Генетическую коллекцию льна ВИР начала создавать в 1970-х годах С.Н. Кутузова, включив в её состав образцы, различающиеся по устойчивости к ржавчине. Затем, начиная с 1980-х годов, Н.Б. Брач стала пополнять коллекцию образцами, различающимися по продолжительности фаз вегетационного периода, высоте растения, морфологическим признакам. С 1995 года Е.А. Пороховинова пополняет коллекцию образцами, различающимися по морфологическим и другим признакам. В генетическую коллекцию включены линии шестого поколения инбридинга, созданные сотрудниками ВИР, а также линии, полученные из других учреждений (Porokhovinova et al., 2011). Сейчас генколлекция ВИР насчитывает более 570 высокоинбредных линий. Все линии изучены по основным хозяйственно ценным признакам, большинство из них имеют маркерные признаки.

«К генетическим маркерам относят три основных типа маркеров: морфологические генетические маркеры (признаки, по которым производится описание сортов при оценке их на оригинальность, однородность и стабильность; белковые генетические маркеры (по запасным белкам семян, спектры которых строго наследуются); ДНК-маркеры» (Khlestkina, 2022, p.18). Из них у льна белковые маркеры до недавнего времени практически не использовались (Kutuzova et al., 1999; Egorov, Porokhovinova, 2019; Grib, Bogdan, 2023). К началу эры исследования геномов в ходе генетического анализа у льна выявлено только 80 генов, отвечающих за различные признаки, но тесты на аллелизм между ними не проводились (Porokhovinova, 2019). Эти гены, выявленные в ходе генетического анализа и контролирующие морфологические признаки, по нашему мнению, являются маркерами линий и образцов генетической коллекции льна ВИР.

Сейчас в базе данных NCBI зарегистрированы 133 гена льна и около 380 тыс. нуклеотидных последовательностей, многие из которых включают в себя не только искомые гены, но и их промоторные области, а также участки ДНК после этих генов. Среди нуклеотидных последовательностей есть более 80 тыс. GSS (Genome Survey Sequence), полученных в результате секвенирования генома льна, и более 286 тыс. ESTs (Expressed sequence tags) – комплементарных ДНК, синтезированных с помощью фермента обратной транскриптазы на матрицах зрелых мРНК, полученных на основе транс-

криптомного анализа (URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore>, *Linum usitatissimum* AND *Linum usitatissimum* [porgn\_txid4006] – Nucleotide – NCBI (nih.gov) [accessed Oct. 10, 2023]). Эти последовательности, в отличие от генов не имеют интронов.

При столь богатом накопленном материале всё сильнее возрастает ценность изученных образцов и линий, так как каким бы тщательным ни было изучение признака, оно теряет свою ценность, если не удастся сохранить образцы им обладающие. Генетические коллекции, даже небольшие, но хорошо изученные на данный момент, – единственный способ сохранить это разнообразие.

Сейчас разрабатываются стандарты для создания и сохранения детально и всесторонне изученных коллекций – больших коллекций образцов, которые были в рамках одной программы одновременно исследованы с использованием ДНК и других технологий, а после окончания программы их репродукция оказалась затруднительной или невозможной (Neumann et al., 2023). Эти коллекции фиксируют выявленное разнообразие, но из-за возможной гетерозиготности потомство определённых образцов может быть неоднородным, что значительно уменьшает их ценность.

Геном льна сорта ‘Bethune’ был секвенирован в 2012 году (Wang et al., 2012). Сейчас в NCBI находится вторая сборка этого генома (URL: [https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCA\\_000224295.2/](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCA_000224295.2/) [accessed Oct. 10, 2023]). На основе RIL ‘Bethune’ × G1186/94 разработаны SSR-маркеры, которые перекрывают все 15 хромосом льна и эффективно применяются в генетических исследованиях. С их помощью был секвенирован первый, и пока единственный ген, контролирующий морфологический признак – розовую окраску цветка – *d* или *F3'5'H* (Sudarshan et al., 2017). Мы надеемся, что линия, несущая такую мутантную аллель этого гена, есть у нас в генетической коллекции, так как согласно опубликованным данным (Sudarshan et al., 2017), её предком является имеющийся в нашей коллекции отечественный сорт ‘Авангард’ (Россия, ВНИИМК).

В генетической коллекции ВИР есть линии, контрастные по аллелям более чем 40 генов, контролирующих форму и окраску как всего растения, так и его частей (Porokhovinova, 2019). Среди этих генов пять, в том числе один пластидный, отвечают за хлорофильную окраску растения (Porokhovinova et al., 2023).

Фотосинтетический аппарат, состоящий из фотосистем I и II, цитохромного ( $b_6/f$ ) и АТФ-синтазного комплексов, служит единственным источником органических веществ для роста и развития растений (Lisitsyn et al., 2022). Каждый из этих компонентов состоит из белков, кодируемых как хлоропластным, так и ядерным геномами (Shestakov, 1998). Развитие и работа всего хлоропласта определяется действием около 100 пластидных и более чем 1000 ядерных генов (Belcher et al., 2015). Пластом льна был секвенирован в 2018 году (Lopes et al., 2018), но, несмотря на это, у льна нет подтвержденных на молеку-

лярном уровне мутаций, приводящих к изменённой хлорофильной окраске.

До начала XXI века у льна было известно два типа хлорофильных мутантов (Keijzer, Metz, 1992), но после работ с использованием радиационного мутагенеза под руководством В.А. Ляха на Украине (Запорожский университет, Украинский НИИ масличных культур, Lyakh et al., 2003; Polyakova, 2008; 2009; Vaylo, Lyakh, 2014), а также работ по мутагенезу К.Я. Бачялиса (Литовский НИИ земледелия, ЛитНИИЗ, Литва), работ М. Павелека по получению дигаплоидов и мутагенезу в AGRITEC (Чехия, Шумперк, Agritec Plant Research Ltd (APR), Šumperk, Czech Republic), а также выявления спонтанного мутанта в ВИР, уже охарактеризовано 16 типов мутаций из 44 по классификации, которую предложили Ю. Калам и Т. Орав (Kalam, Orav, 1974). Для 14 мутаций известен характер наследования, однако тесты на аллелизм между большинством генов, контролирующих сходные фенотипы, не проводили (Porokhovinova et al., 2023).

На основе мутантов из Литвы и Чехии, в ВИР были получены линии, гомозиготные по генам хлорофильной окраски, которые в настоящее время включены в генетическую коллекцию ВИР (Porokhovinova et al., 2023). Эти линии скрещивали с другими, мутантными по признакам формы стебля, окраски и формы цветка и семян, бахромчатости перегоронок коробочки с целью изучения взаимодействия контролирующих их генов. В расщепляющихся потомствах гибридов отбирали растения с новыми сочетаниями проявлений признаков, что позволило создать серию из 36 рекомбинантных инбредных линий (РИЛ), гомозиготных по нескольким маркерным генам.

Таким образом, целью данной работы стало изучение рекомбинантных линий генетической коллекции ВИР, мутантных по хлорофильной окраске растения, гомозиготных по двум и более генам морфологических признаков, а также изучение взаимодействия генов, контролирующих хлорофильную и антоциановую окраски и форму стебля.

## Материал и методы

Работу проводили с 2002 по 2023 годы на полях Научно-производственной базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» в Ленинградской области. Для создания линий, гомозиготных по нескольким признакам (множественно маркированных линий), выполняли скрещивания между линиями шестого поколения инбридинга из генетической коллекции, созданной в Отделе генетических ресурсов масличных и прядильных культур ВИР (табл. 1). Гибриды выращивали на делянках шириной 40 см с междурядьями 20 см по 40-60 растений в рядке. Из растений второго гибридного поколения  $F_2$  отбирали растения, мутантные по хлорофильной окраске, с максимальным проявлением признака, а также высокорослые растения с хорошей семенной продуктивностью. На следующий год анализировали расщепление

в семьях третьего гибридного поколения  $F_3$ , выращиваемых при неконтролируемом опылении. В нерасщепляющихся потомствах гибридов отбирали рецессивные гомозиготы по нескольким генам окраски, также проводя отбор по хозяйственно важным признакам. У гомозигот по генам *zeb1* и *zeb2* отбор проводили до  $F_5$ . Выращивание при неконтролируемом опылении помогает отобрать устойчивые к солнечному свету гибриды, обладающие хорошо развитым цветком. Поскольку лён – это самоопылитель, постольку на ранних этапах выведения линий нет необходимости изолировать цветки. Однако, в нормальных условиях может происходить перекрестное опыление насекомыми с частотой от 0,3 до 2% случаев, поэтому далее, в течение шести поколений, у нерасщепляющихся гибридов осуществляли индивидуальную изоляцию. Для этого в маточном питомнике на однорядковых делянках высевали по 40-50 растений, которые изучали по морфологическим и хозяйственно ценным признакам. Среди этих растений на стадии раскрытия первого цветка произ-

водили индивидуальную изоляцию 2-3-х лучших по габитусу. При уборке измеряли неизолированные растения, оценивали однородность по форме и размеру коробочки, наличию у них ресничек на ложной перегородке, по окраске и размеру семян. Такие промеры проводили все шесть лет, и к моменту создания линии растения уже были оценены по основным признакам. Ежегодно в маточном питомнике выращивают около 100 новых линий различного происхождения и уровня инбридинга, селекционируемых по разным признакам. Через каждые 20 делянок в питомнике высаживали стандартный сорт льна-долгунца ‘Призыв 81’ (к-7472, Беларусь) или льна масличного ‘ВИР-1650’ (к-5831, Россия). Таким образом, линии можно было сравнивать как со стандартом, так и с другими линиями. В данной работе представлены не только готовые линии, но и несколько линий первого-пятого поколений инбридинга, стабильных по морфологическим признакам, находящихся в процессе создания.

**Таблица 1. Линии генетической коллекции ВИР, родительские линии гибридов**

**Table 1. Lines from the VIR genetic collection, parent lines of hybrids**

Линия/ Line	Происхождение/ Pedigree	Гены/ Genes
<b>Линии, созданные по хлорофильной окраске</b>		
гк-210	л-1 из и-588294, Б-125, Литва, ЛитНИИЗ	<i>ygp1, dlb3</i>
гк-281	л-1-8 из к-48, сел. Л.Ф. Альтгаузена, Россия	<i>zeb1, zeb2</i>
гк-473	л-1 из и-606307, Б-200, Литва, ЛитНИИЗ	<i>ygp2</i>
гк-480	л-1 из и-612950, Agt 907/07, Чехия, AGRITEC	<i>ygp3, dlb3, CSB1</i>
гк-570	л-1 из к-8861, Agt14/c3, Чехия, AGRITEC	<i>ygp2, CSB1, YSED1</i>
гк-526	л-2 (гк-281 × гк-210), Россия, ВИР	<i>zeb1, zeb2, sfc1, rs1</i>
<b>Линии, созданные по антоциановой окраске</b>		
гк-1	л-1 из к-30, селекции Л.Ф. Альтгаузена, Россия	<i>dlb1, ora2</i>
гк-2	л-1 из к-48, селекции Л.Ф. Альтгаузена, Россия	дикий тип
гк-53	л-1-4 из к-1044, Витебский край, Беларусь	<i>pbc3</i>
гк-65	л-3 из к-3178, Россия, Местный, Тверская губ.	<i>oral</i>
гк-109	л-3-2 из к-6099 Makovi M. A.G., Аргентина	<i>wf1</i>
гк-121	л-1-1 из к-6272, L.Dominion, Северная Ирландия	<i>rs1, sfc1</i>
гк-136	л-1 из к-6634, Mermilloid, Чехословакия	<i>s1</i>
гк-141	л-1 из к-6815, К-6, Россия, Псковский НИИСХ	<i>pf1</i>
гк-159	л-1-1 из к-7659, Bionda, Германия	<i>CSB1, YSED1</i>
гк-162	л-1-1-1-2 из к-7689, Прыгунец, Германия	<i>L.crepitans</i>
гк-448	л-1 из к-3730 Западный Китай	<i>s1, dlb3</i>
гк-173	л-1 из и-548145, 48254, Ottawa 2152, Германия	<i>sfc3-2, YSED1, CSB1</i>
гк-208	л-1 из к-7947, Pale blue crimped, США	<i>pbc1</i>
гк-255	л-3 из (гк-121 × гк-141), Россия, ВИР	<i>pf1, sfc1, rs1</i>
гк-292	л-1 из к-6298, Minerwa, США	<i>sfc6, ysed2</i>
гк-368	л-1 из (гк-65 × гк-124), Россия, ВИР	<i>fe, ora,</i>
гк-391	л-1-2 из и-601679, Еуге, Австралия	<i>sfbs1, CSB1, YSED1</i>
гк-392	л-1 из (гк-132 × гк-103), Россия, ВИР	<i>s1, sfbs1</i>

Линия/ Line	Происхождение/ Pedigree	Гены/ Genes
<b>Линии, созданные по форме стебля</b>		
гк-396	л-1-1 из и-605311, Agt1393/02, Чехия, Шумперк	<i>cs1, sfbs1</i>
гк-411	л-3-3-2 из и-605311, Agt1393/02, Чехия, Шумперк	<i>cs1, dlb11</i>
гк-397	EMS мутант, Руан, Франция	<i>dwl</i>

В качестве дикого типа мы использовали линию льна-долгунца гк-2 (л-1 из к-48, селекции Л.Ф. Альтгаузе-на, Россия), которая имеет фиолетовый гипокотиль, прямой зелёный стебель с длиной междоузлия около 1 см, зелёные однотонные листья, недеформированный голубой венчик (в бутоне синий), синие жилки лепестка, тычиночные нити и столбики, голубые пыльники, красно-коричневые семена, коробочки без ресничек на ложной перегородке. У масличного льна перегородки коробочек чаще имеют реснички.

В нашей коллекции есть пять линий дефектных по хлорофильной окраске. Две из них, гк-210 и гк-473, происходят от EMS-мутантов Б-125 (и-588294) и Б-200 (и-606307), любезно предоставленных К.Я. Бачялисом (ЛитНИИЗ, Литва). Две другие (гк-480 и гк-570) выделены в потомстве дигаплоида AGT 907/07 (и-612950) и EMS-мутанта Agt14/c3 (к-8861), любезно предоставленных М. Павелеком из AGRITEC (Чехия, Шумперк), пятая – линия гк-281 – спонтанный мутант, выщипавшийся в линии-стандарте ВИР (гк-2) (см. табл. 1).

Большинство линий (гк-210, 473, 570) имеют фенотип *Xanthovirescens* – ювенильные вегетативные органы жёлто-зелёные, по мере развития растение становится зелёным (Kalam, Orav, 1974). Линия гк-480 имеет фенотип *Xanthovirescens/ Viridoalbostrata* (Kalam, Orav, 1974) – жёлто-зелёный цвет семядолей и ювенильных листьев, которые в зрелом состоянии становятся зелёными, а перед бутонизацией у листьев появляются белые продольные полосы. Линия гк-281 имеет фенотип *Viridoalbostrata* (Kalam, Orav, 1974) с чувствительностью к солнечному свету. Эта линия выращивается только при затенении. Растение карликовое, у листьев наблюдается чередование продольных белых и зелёных полос, часто со следами некроза по краю – окраска *zebrina*. Линии гк-210 и гк-480 имеют светло-голубой цветок, окраска которого контролируется аллелями гена *dlb3*. Линия гк-570 – гомозигота по доминантному гену жёлтосемянности *YSED1*. Линии гк-480 и гк-570 – гомозиготы по доминантной аллели гена *CSB1*, которая контролирует наличие ресничек на ложной перегородке коробочки, а гк-210, 281 и 473 – гомозиготы по рецессивной аллели того же гена, характеризующиеся отсутствием ресничек на ложной перегородке. Более подробная информация о линиях представлена в работе (Porokhvinova et al, 2023).

Всего в работе изучено 36 линий, дефектных по хлорофильной окраске, и гомозиготных по двум и более генам морфологических признаков. В расщепляющихся инбредных семьях отбор вели не по одному, а сразу по нескольким признакам, в результате чего созданы линии

с хлорофильной недостаточностью и различиями по антоциановой окраске. Антоциановую окраску контролируют один или два из 22 выявленных нами генов. Четыре из рекомбинантных линий были гомозиготными по двум-трём независимым генам хлорофильной окраски.

В статье приняты следующие сокращения: (Б.) – бутон; (Г.) – гипокотиль; (Ж.) – жилки; (Л.) – лепестки; (Н.) – ноготок; (П.) – пыльники; (Раст.) – растение; (Ресн.) – реснички на ложных перегородках коробочки; (С.) – семена; (Ст.) – столбики; (Т.) – тычиночные нити; (Ц.) – цветок; бел. – белая; гол. – голубая; гофр. – гофрированные; ж., жёлт. – жёлто(ая); зел. – зелёная; кор. – коричневая; крапч. – крапчатые; кр. – красно; ор. – оранжевая; оч. – очень; пятн. – пятнистые; растр. – растрескиваемые; роз. – розовая; св. – светло; сер. – серая; син. – синяя; складч. – складчатые; сл. – слабо; слож. – сложенные; т. – темная; фиол. – фиолетовая; д. – лён-долгунец (*var. elongatum*), м. – лён-межеумок (*var. intermedium*) и к. – лён-кудряш (*var. humile*)

## Результаты и обсуждение

Одной из основных задач частной генетики каждой культуры является изучение взаимодействия генов с целью выявления путей формирования того или иного признака. Поэтому нами было осуществлено изучение взаимодействия генов, контролирующих хлорофильную и антоциановую окраски, а также формы стебля. Для этого проводили скрещивания хлорофилл-дефектных линий с линиями генетической коллекции с известным генетическим контролем других морфологических признаков. В основном изучали гибриды, где одним из родителей были гк-210 и гк-473. Во всех случаях в F<sub>2</sub> наблюдали независимое действие генов хлорофильной окраски и других морфологических признаков, сцепления между этими генами не было обнаружено (Porokhvinova, 2011, 2019; Porokhvinova et al., 2023). Следующим этапом работы стало самоопыление гибридов и получение линий, гомозиготных по нескольким генам морфологических признаков. Эти линии необходимы для изучения работы генов в различном генетическом окружении. Они безусловно важны для проведения молекулярно-генетических исследований, которые, на основе GWAS-анализа (genome-wide association studies) позволяют выявить связь между вариантами генов и их фенотипическими проявлениями. Дальнейшие исследования позволят картировать гены хлорофильной окраски и гены других морфологических признаков, а также понять функцию белков, кодируемых изучаемыми генами.

Было установлено, что линии с изменённой хлорофильной окраской достоверно зацветают в среднем на пять суток позднее, и незначительно, но достоверно быстрее созревают после цветения (на три дня). Гомозиготы по гену *ygpl* – потомки от скрещивания с гк-221 – оказались на 11-13 см выше других 354 линий, бывших в анализе, зацвели в среднем на шесть суток позднее, но быстрее созревали после цветения (Porokhvinova, 2019).

Всего на данном этапе работы создано 32 линии, которые являются гомозиготными потомками от скрещивания одной из шести линий, дефектных по хлорофильной окраске. Из них 11 – шестого поколения инбридинга, остальные – 1-5 поколений (табл. 2-4). В качестве второго родителя выступала одна из 18 линий. Эти линии отличались от хлорофилл-дефектных по 22 генам, контролирующим морфологические признаки. В основном ими были различные антоциановые окраски: всего растения (*sl*, *f<sup>e</sup>*), только гипокотыля и цветка, (*sfbs1*, *pbcl*, *pbcl3*), только цветка и семян (*pfl*, *oral*), только цветка (*wf1*, *dlb1*, *dlb3*, *dlb11*, *sfcl*, *sfcl3-2*, *ora2*) или только семян (*YSED1*, *ysed2*, *rs1*). К другим признакам относились изменения формы стебля (*dwl*, *cs1*) и наличие ресничек на ложной перегородке коробочек (*CSB1*).

Обе линии – и гк-210, и гк-473 – были скрещены с шестью другими линиями. Линии потомки от этих скрещиваний, помимо соответствующих генов хлорофильной окраски (*ygpl* или *ygp2*), гомозиготны одновременно по одному-двум генам (табл. 2, 3):

- *dwl* – истинная карликовость, выраженная в уменьшении длины междоузлия примерно в два раза;
- *cs1* – кудрявый (*curly*), то есть многократно изогнутый стебель и *sfbs1* – белый слабо звездчатый цветок,

жёлтые пыльники;

- *wf1* – белые венчик, тычиночные нити и столбики, голубые пыльники;

- *dlb1* – очень светло-голубые, почти белые лепестки с тёмно голубыми жилками и *ora2* – светло-оранжевый цвет пыльников, не влияет на другие части цветка и на семена;

- *oral* – светло-оранжевые пыльники и жёлтая крапчатость у красно-коричневых семян;

- *sfcl* сине-фиолетовый венчик и *rs1* – светло-жёлто-коричневая окраска семян.

Линия гк-210 была скрещена ещё с пятью другими линиями, и в результате отбора из гибридов получены линии (табл. 2), гомозиготные по гену *ygpl* и одновременно по генам:

- *cs1* и *dlb11* – светло-голубой с фиолетовым оттенком венчик со светло голубыми жилками;

- *sl* – отсутствие антоцианов на растении, белый звездчатый цветок, жёлтые пыльники и семена; *CSB1* – наличие ресничек на ложной перегородке коробочки;

- *sl* и *csb1* – отсутствие ресничек на ложной перегородке коробочки;

- *sl* и *sfbs1* – отсутствие антоцианов на растении и белый слабо звездчатый цветок, жёлтые пыльники;

- *sfcl*, *rs1* и *dlb3* – светло-голубой венчик с синими жилками;

- *sfcl*, *rs1* и *pfl* – розовые лепестки, светло-оранжевые пыльники, тёмные жёлто-коричневые семена;

- *sfcl3-2* – красно-фиолетовый венчик и *ysed2* – рецессивная жёлтая окраска семян.

Также получена стабильная линия дикого родича культурного льна – *Linum crepitans* (Boenn.) Dumort., гомозиготная по гену *ygpl*.

**Таблица 2. Линии льна с жёлто-зелёной окраской растения, гомозиготные по гену *ygpl*, полученные в результате гибридизации с линией гк-210**

**Table 2. Flax lines with yellow-green coloration of the plant, homozygous for the *ygpl* gene obtained from hybridization with the gc-210 line**

Линия, происхождение/ Line, pedigree	Гены/ Genes	Год создания/Year of creation	Тип льна/форма стебля/Flax type/ stem shape	Окраска/ Colour			Форма/ Shape			(Ресн.)/ Cilia	Окраска семян/ seed color	Размер (П), (С)/ flowers and seed size
				гипокотыль/ hypocotyl	лепестки/ petals	пыльники/ anthers	лепестки/ petals	цветок/ flower	коробочки/ bolls			
I <sub>4</sub> л-1 (гк-448 × гк-210)	<i>ygpl</i> , <i>sl</i> , <i>dlb3</i> , <i>CSB1</i>		д.	зел.	бел., слож., гоф.	жёлт.	удл.-элл.	колок. звездч.	шар.	есть	жёлт.	ср.
I <sub>4</sub> л-2 (гк-210 × гк-448)	<i>ygpl</i> , <i>sl</i> , <i>dlb3</i> , <i>csb1</i>		д.	зел.	бел., сл. слож., сл., гоф.	жёлт.	удл.-элл.	колок. звездч.	шар.	нет	жёлт.	ср.
ГК-554, л-1 (гк-210 × гк-392)	<i>ygpl</i> , <i>sl</i> , <i>sfbs1</i> , <i>csb1</i>	2019	м.	зел.	бел., сл. слож., сл. гоф.	жёлт.	удл.-элл.	откр.-разд., звезд.	цил., шар.	нет	жёлт.	ср.

Линия, происхождение/ Line, pedigree	Гены/ Genes	Год создания/ Year of creation	Тип льна/ форма стебля//Flax type/ stem shape	Окраска/ Colour			Форма/ Shape			(Ресн.)/ Cilia	Окраска семян/ seed color	Размер (П.), (С.)/ flowers and seed size
				гипокотиль/ hypocotyl	лепестки/ petals	пыльники/ anthers	лепестки/ petals	цветок/ flower	коробочки/ bolls			
ГК-555, л-2 (ГК-210 × ГК-392)	<i>ygpl, sl, sfbs1, csb1</i>	2019	м.	зел.	бел., сл.слож., сл.гоф.	жёлт.	удл.-элл.	откр.-разд., звезд.	шар.	нет	жёлт.	ср.
ГК-573, л-1 (ГК-396 × ГК-210)	<i>ygpl, cs1, sfbs1, dlb3, csb1</i>	2022	м., curly	зел.	бел., сл.слож., сл.гоф.	жёлт.	удл.-элл.	откр.-разд., звезд.	спл.	нет	кр.-кор.	ср.
I <sub>2</sub> л-1 (ГК-109 × ГК-210)	<i>ygpl, wfl, csb1</i>		д.	фиол.	бел.	гол.	элл.	колок.	шар.	нет	кр.-кор.	ср.
I <sub>1</sub> л-1 (ГК-1 × ГК-210)	<i>ygpl, dlb1, dlb3, ora2, csb1</i>		д.	фиол.	(Б) оч. оч.св. гол. (Л) бел. (Ж) оч.оч.св.гол.	жёлт.	элл.	колок.	шар.	нет	кр.-кор.	ср.
I <sub>4</sub> л-1 (ГК-210 × ГК-397)	<i>ygpl, dw1, dlb3, csb1</i>		д., dwarf	фиол.	(Л) св.гол., (Н) бел.	гол.	элл.	откр.	спл.	нет	кр.-кор.	ср.
I <sub>2</sub> л-1 (ГК-411 × ГК-210)	<i>ygpl, cs1, dlb11, CSB1</i>		м., curly	фиол.	оч.св.гол. с фиол.отг. (Ж) св.гол., (Н) бел.	сер.	удл.-элл.	откр.-разд.	шар.	есть	кр.-кор.	ср.
I <sub>1</sub> л-1 (ГК-65 × ГК-210)	<i>ygpl, dlb3, oral, csb1</i>		д.	фиол.	оч.св.гол., (Н) бел.	св. ор.	элл.	колок.	шар.	нет	кр.-кор. крапч.	ср.
ГК-543, л-2 (ГК-255 × ГК-210)	<i>ygpl, dlb3, sfc1, rs1, csb1</i>	2018	м.	фиол.	(Л) св.син.-фиол., (Н) бел.	гол.	элл.	откр.	шар.	нет	св.ж.-кор.	ср.
ГК-530, л-4 (ГК-255 × ГК-210)	<i>ygpl, sfc1, rs1, csb1</i>	2017	д.	зел.	син.-фиол.	гол.	элл.	колок.	шар.	нет	св.ж.-кор.	ср.
ГК-542, л-1 (ГК-255 × ГК-210)	<i>ygpl, sfc1, rs1, csb1</i>	2018	м.	зел.	син.-фиол.	гол.	элл.	откр.	спл.	нет	св.ж.-кор.	ср.
ГК-576, л-1 (ГК-210 × ГК-173)	<i>ygpl, sfc3-2, ysed2, csb1</i>	2022	м.	зел.	т.кр.-фиол.	гол.	округл.	откр.	шар./цил.	нет	жёлт.	кр.
ГК-544, л-3 (ГК-210 × ГК-255)	<i>ygpl, pfl, sfc1, rs1, csb1</i>	2018	м.	фиол.	(Л) роз. (Ж) фиол.-роз.	св. ор.	элл.	откр.	шар.	нет	т.ж.-кор.	ср.
ГК-528, л-1 (ГК-210 × ГК-255)	<i>ygpl, pfl, sfc1, rs1, csb1</i>	2018	д.	фиол.	(Л) роз. (Ж) фиол.-роз.	св. ор.	элл.	колок.	шар., спл.	нет	т.ж.-кор.	ср.
I <sub>3</sub> л-1 (ГК-162 × ГК-210)	<i>ygpl, csb1</i>		м.	фиол.	син.-фиол., складки.	гол.	удл.-элл.	колок.	кон., растр.	нет	кр.-кор.	ср.

Линия ГК-473 была скрещена еще с шестью другими линиями, и в результате отбора в потомстве гибридов получены линии (табл. 3), гомозиготные по гену *ygpl* и одновременно гомозиготные по генам:

- *sl* – отсутствие антоцианов на растении, белые звёздчатый цветок, жёлтые пыльники и семена;
- *sfbs1* и *YSED1* – доминантная жёлтая окраска семян;
- *pbcl* – очень светло-голубые гофрированные лепестки, придающие цветку форму «жасмина», жёлтые

пыльники;

- *pbcl* – очень светло-голубые с голубыми жилками, сложенные и гофрированные лепестки, светло-оранжевые пыльники;

- *oral* и *f<sup>e</sup>* – очень светло-голубой венчик, белые тычиночные нити и столбики, серые пыльники, красно-коричневые с жёлтым пятном семена;

- *pfl* – розовые лепестки, светло-оранжевые пыльники, темно-жёлто-коричневые семена.

Таблица 3. Линии льна с жёлто-зеленой окраской растения, гомозиготные по гену *ygp1*, полученные в результате гибридизации с линией гк-473

Table 3. Flax lines with yellow-green coloration of the plant, homozygous for the *ygp1* gene obtained from hybridization with the gc-473 line

Происхождение/ Pedigree	Гены/ Genes	Тип льна/форма стебля// Flax type, stem shape	Окраска/ Colour			Форма/ Shape			(Ресн)/ Cilia	Окраска семян/ seed color	Размер цветка, семян/ flowers and seed size
			гипокогиль/ hypsocotyl	лепестки/ petals	пыльники/ anthers	лепестки/ petals	цветок/ flower	коробочки/ bolls			
I <sub>5</sub> л-1 (гк-136 × гк-473)	<i>ygp2, sl, csb1</i>	д.	зел.	бел., слож., гофр.	жёлт.	удл- элл.укор	п./ сверн.	шар.	нет	желт.	м., ср.
I <sub>3</sub> л-1 (гк-473 × гк-391)	<i>ygp2,sfbs1, YSED1,csb1</i>	м.	зел.	бел.,сл.слож., сл.гоф.	жёлт.	удл- элл.	колок. звёздч.	спл.	нет	желт.	ср.
I <sub>1</sub> л-1 (гк-473 × гк-396)	<i>ygp2, cs1, sfbs1, csb1</i>	м., curly	зел.	бел.,сл.слож., сл.гоф.	жёлт.	удл- элл.	колок. звёздч.	спл.	нет	кр.-кор.	ср.
I <sub>2</sub> л-1 (гк-473 × гк-208)	<i>ygp2, pbc1, csb1</i>	д.	фиол.	бел.,сл. слож., сл.гоф. «жасмин»	жёлт.	элл.	колок. звёздч.	шар.	нет	кр.-кор.	ср.
I <sub>2</sub> л-1 (гк-53 × гк-473)	<i>ygp2, pbc3, csb1</i>	м.	зел.	оч.св.гол., сл. слож.,сл.гоф.	гол.	удл- элл.	колок. звёздч.	шар.	нет	кр.-кор.	ср.
I <sub>1</sub> л-1 (гк-109 × гк-473)	<i>ygp2, wfl, csb1</i>	д.	фиол.	бел.	гол.	элл.	колок.	шар.	нет	кр.-кор.	ср.
I <sub>4</sub> л-1 (гк-368 × гк-473)	<i>ygp2, f<sup>e</sup>, ora1, csb1</i>	д.	св. фиол.	оч.оч. св.гол.	св. ор.	элл.	колок.	спл.	нет	кр.-кор. пятн. крапч.	ср.
I <sub>1</sub> л-1 (гк-1 × гк-473)	<i>ygp2, dlb1, ora2, csb1</i>	д.	св. фиол.	оч.св.гол.	св. ор.	элл.	колок.	шар.	нет	кр.-кор.	ср.
I <sub>2</sub> л-1 (гк-65 × гк-473)	<i>ygp2, ora1, csb1</i>	м.	фиол.	гол., (Н.) бел.	св. ор.	элл.	колок.	шар.	нет	кр.-кор. крапч.	ср.
I <sub>1</sub> л-1 (гк-473 × гк-397)	<i>ygp2, dw1, csb1</i>	д., dwarf	фиол.	гол., (Н.) бел.	гол.	элл.	сверн.	спл.	нет	кр.-кор.	м.
I <sub>3</sub> л-1 (гк-473 × гк-255)	<i>ygp1, sfc1, rs1,csb1</i>	д.	фиол.	син.-фиол.	гол.	элл.	колок.	спл.	нет	св.ж.-кор.	ср.
I <sub>2</sub> л-1 (гк-141 × гк-473)	<i>ygp2, pfl, csb1</i>	д.	фиол.	(Л.) роз., (Ж.) гол.-роз.	св. ор.	элл.	колок.	шар.	нет	т.ж.-кор.	ср.

Линия гк-281 была скрещена с гк-121 и в результате отбора из потомств гибридов получены линии (табл. 4), гомозиготные одновременно как по генам *zeb1* и *zeb2*, так и по генам *sfc1* и *rs1*.

Линия гк-480 была скрещена с гк-109, и в результате отбора из потомств гибридов получена линия (табл. 4), гомозиготная по генам *ygp3* (хлоропластный) и *wfl*.

Также были получены линии, гомозиготные по нескольким генам хлорофильной окраски одновременно (табл. 4): по генам *ygp1* и *ygp2*; *ygp1*, *zeb1* и *zeb2*; *ygp2*, *zeb1* и *zeb2* (см. табл. 3).

Установлено, что линии гк-571 и гк-572, гомозиготные одновременно по обоим генам *ygp1* и *ygp2*, и представ-

ляющие собой растения жёлтого цвета, имеют сильную задержку в росте на ранних стадиях развития, что помогает линиям переждать засуху и начать полноценное развитие в наиболее благоприятных условиях. Растения этих линий достигают нормальной высоты, то есть выявленная у гибридов F<sub>2</sub> недоразвитость жёлтых растений была следствием их угнетения опережавшими их в развитии зелёными и жёлто-зелёными гибридами.

Как ни странно, но линии, гомозиготные одновременно как по генам *zeb1* и *zeb2*, так и по одному из генов *ygp1* или *ygp2*, обладают лучшей жизнеспособностью, чем исходная линия гк-281, и могут расти практически без затенения.

Таблица 4. Линии льна с изменённой хлорофильной окраской растения

Table 4. Flax lines with modified chlorophyll coloration of the plant

Линия, происхождение/ Line, Pedigree	Гены/ Genes	Год создания/ Year of creation	Тип льна/форма стебля// Flax type, stem shape	Окраска/ Coloration				Форма/ Shape					Окраска семян/ seed colour	Размер (Ц), (C)/ flower and seed size
				гипокотиль/ hypocotyl	растение/ plants	лепестки/ petals	пыльники/ anthers	лепестки/ petals	цветок/ flower	коробочки/ bolls	(Ресн)/ Cilia			
<b>Линии, гомозиготные по генам <i>zeb1</i> и <i>zeb2</i>, полученные в ВИРе в результате гибридизации с линией гк-281</b>														
ГК-526, л-2 (ГК-281 × ГК-121)	<i>zeb1, zeb2, sfc1, rs1</i>	2014	м	фиол.	<i>zeb-rina</i>	син.-фиол., оч.сл.слож.	гол.	удл.-элл.	колок.	спл.	нет	св.ж.-кор.	м.	
ГК-537, л-1 (ГК-210 × (ГК-281 × ГК-121))	<i>zeb1, zeb2, sfc1, rs1</i>	2018	м	фиол.	<i>zeb-rina</i>	син.-фиол., оч.сл.слож.	гол.	элл.	откр.	спл.	нет	св.ж.-кор.	м., ср.	
<b>Линия, несущая хлоропластный ген <i>ygp3</i>, полученная в ВИРе в результате гибридизации с линией гк-480</b>														
I <sub>4</sub> л-1 (ГК-480 × ГК-109)	<i>ygp3, wfl, CSB1</i>		м	фиол.	ж.-зел./ <i>zebrina</i>	бел.; бел. с гол. отт.	гол.	элл.	колок.	шар	есть	кр.-кор.	ср.	
<b>Линии гомозиготы по нескольким генам, контролирующим измененную хлорофильную окраску: <i>ygp1</i>, <i>ygp2</i>, <i>zeb1</i> и <i>zeb2</i>, полученные в ВИРе в результате гибридизации гк-210, гк-473 и гк-281</b>														
ГК-571, л-1 (ГК-210 × ГК-473)	<i>ygp1, ygp2, dlb3, csb1</i>	2022	д	фиол.	жёлт.	св.гол., (Н) бел.	гол.	элл.	колок.	спл.	нет	кр.-кор.	ср.	
ГК-572, л-2 (ГК-473 × ГК-210)	<i>ygp1, ygp2, dlb3, csb1</i>	2022	д	фиол.	жёлт.	св.гол., (Н) бел.	гол.	элл.	колок.	спл.	нет	кр.-кор.	ср.	
I <sub>3</sub> л-3 (ГК-473 × ГК-281)	<i>zeb1, zeb2, ygp2, csb1</i>		д	фиол.	<i>zeb-rina</i>	гол.	гол.	округл.	колок.	спл.	нет	кр.-кор.	м., ср.	
I <sub>0</sub> л-1 (ГК-281 × ГК-210)	<i>zeb1, zeb2, ygp1, csb1</i>		д	фиол.	<i>zeb-rina</i>	св.гол., (Н) бел.	гол.	округл.	колок.	спл.	нет	кр.-кор.	м., ср.	

Гены *sl*, *YSED1*, *used2* и *rs1* контролируют жёлто-семянность и являются важными для создания сортов льна пищевого назначения. Это делает полученные на их основе линии л-1 (гк-448 *sl* × гк-210), л-2 (гк-210 × гк-448 *sl*), гк-554 – л-1 (гк-210 × гк-392 *sl*), гк-555 – л-2 (гк-210 × гк-392 *sl*), л-2 (гк-255 *rs1* × гк-210), л-4 (гк-255 *rs1* × гк-210), л-1 (гк-255 *rs1* × гк-210), л-1 (гк-210 × гк-173 *used2*), л-1 (гк-136 *sl* × гк-473), л-1 (гк-473 × гк-391 *sl*), л-1 (гк-473 × гк-255 *rs1*) востребованными для целей селекции, так как ранее было показано, что у жёлтосемянных образцов по сравнению с коричневосемянными выше содержание масла, слизи, фитоэстрогенов, условно незаменимых аминокислот (аргинина, гистидина) (Zare et al., 2023).

Таким образом, создано 36 линий, каждая из которых гомозиготна как минимум по одному из пяти генов хлорофильной недостаточности и по одному и более из 22 генов, контролирующих другой морфологический признак. Количество полученных линий достаточно для изучения генов *ygp1* и *ygp2* на молекулярном уровне с целью определения их нуклеотидной последовательности, бел-

кового продукта, а также положения на молекулярно-генетической карте хромосом.

### Заключение

В данной работе приведены результаты более чем 20-ти летнего изучения взаимодействия генов хлорофильной окраски и других признаков, выраженные в создании 36 линий, гомозиготных по двум и более генам морфологических признаков. Каждая из этих линий представляет собой комбинацию проявлений разных признаков, в результате чего созданы линии с хлорофильной недостаточностью, отличающиеся по антоциановой окраске и другим характеристикам. Антоциановая окраска у этих линий контролируется одним или двумя из 22 выявленных нами генов. Показано, что гены хлорофильной окраски и 22 гена, контролирующие другие морфологические признаки, имеют независимое наследование. Гены *ygp1* и *ygp2* не оказывают значительного влияния на большинство хозяйственно-ценных признаков, кроме раннего зацветания, и могут быть использованы для

маркирования сортов. Гены *s1*, *YSED1*, *used2* и *rs1* контролируют жёлтосемянность и являются важными для создания сортов льна пищевого назначения, что делает полученные на их основе 11 линий востребованными для целей селекции. К настоящему времени ни для одного гена, контролирующего хлорофильную окраску у льна, нет информации о его продукте. В созданной нами генетической коллекции уже есть достаточно линий для проведения молекулярно-генетических исследований, направленных на определение нуклеотидной последовательности генов и их аллелей, молекулярно-генетического картирования, определения продуктов генов и их биохимических функций.

## References/Литература

- Belcher S., Williams-Carrier R., Stiffler N., Barkan A. Large-scale genetic analysis of chloroplast biogenesis in maize. *Biochimica et Biophysica Acta*. 2015;1847(9):1004-1016. DOI: 10.1016/j.bbabi.2015.02.014
- Egorov S.V., Porkhuntsova O.A. Evaluation of oilseed flax genotypes according to internal structure criteria based on molecular markers of seeds (Otsenka genotipov l'na maslichnogo po kriteriyam vnutrenney struktury na osnove molekulyarnykh markerov semyan). *Bulletin of the Belarussian State Agricultural Academy*. 2019;(1):70-75. [in Russian] (Егоров С.В., Порхунцова О.А. Оценка генотипов льна масличного по критериям внутренней структуры на основе молекулярных маркеров семян. *Вестник Белорусской государственной сельскохозяйственной академии*. 2019;(1):70-75).
- FAOSTAT domains: "crops processed", element: "Area harvested" crops: linseed, flax. Available from: <http://www.fao.org/faostat/r/#data/QC> [accessed Oct. 10, 2023].
- Grib S.I., Bogdan V.Z. Optimization of the methodology and results of flax breeding in Belarus. *Taurida Herald of the Agrarian Sciences*. 2023;(33):6-18. [in Russian] (Гриб С.И., Богдан В.З. Оптимизация методологии и результаты селекции льна-долгунца в Беларуси. *Таврический вестник аграрной науки*. 2023;(33):6-18). DOI: 10.5281/zenodo.7896477
- Kalam Yu., Orav T. Chlorophyll mutation (Khlорофильная mutatsiya). Tallinn: Valgus; 1974 [in Russian] (Калам Ю., Орав Т. Хлорофильная мутация. Таллин: Валгус; 1974).
- Keijzer P., Metz P.L.J. Breeding of flax for fibre production in Western Europe. In: H.S. Shekhar Sharma, C.F. van Sumere (eds.). *The Biology and Processing of Flax*. Belfast: M Publications; 1992. p.33-66.
- Khlestkina E.K. Genetic resources in Russia: from collections to bioresource centers. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):9-30. [in Russian] (Хлесткина Е.К. Генетические ресурсы России: от коллекций к биоресурсным центрам. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):9-30). DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-9-30
- Korolev K.P., Bome N.A., Kolokolova N.N. Phenotypic variability of *Linum usitatissimum* L. accessions under the conditions of the Northern Trans-Urals. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 2023;184(1):102-117. [in Russian] (Королев К.П., Боме Н.А., Колоколова Н.Н. Фенотипическая изменчивость образцов *Linum usitatissimum* L. в условиях Северного Завралья. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(1):102-117). DOI: 10.30901/2227-8834-2023-1-102-117
- Kutuzova S.N., Gavrilyuk I.P., Eggi E.E. Perspectives of protein markers used to specify the systematics and evolution of the genus *Linum* L. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 1999;156:29-39. [in Russian] (Кутузова С.Н., Гаврилюк И.П., Эгги Э.Э. Перспективы использования белковых маркеров в уточнении систематики и эволюции рода *Linum* L. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1999;156:29-39).
- Kutuzova S.N., Porokhovinova E.A., Pendinen G.I. Origin and evolution of *Linum usitatissimum* L. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 2015;176(4):436-455. [in Russian] (Кутузова С.Н., Пороховинова Е.А., Пендинен Г.И. Происхождение и эволюция *Linum usitatissimum* L. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2015;176(4):436-455). DOI: 10.30901/2227-8834-2015-4-436-455
- Li Y., Wu B., Gao Y., Wu L., Zhao X., Wu L., Zhou H., Tang J. Combination of organic and inorganic fertilizers to counteract climate change effects on cultivation of oilseed flax (*Linum usitatissimum* L.) using the APSIM model in arid and semiarid environments. *Agronomy* 2023;13:2995. DOI: 10.3390/agronomy13122995
- Lisitsyn E.M., Churakova S.A., Batalova G.A. Genotypic variability in the functioning of photosystem II in leaves of covered and naked oats. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(3):17-26. [in Russian] (Лисицын Е.М., Чуракова С.А., Баталова Г.А. Генотипическая вариабельность функционирования фотосистемы II листьев пленчатого и голозерного овса. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(3):17-26). DOI: 10.30901/2227-8834-2022-3-17-26
- Lopes A.S., Pacheco T.G., Santos K.G., Vieira L.N., Guerra M.P., Nodari R.O., Souza E.M., Pedrosa F.O., Rogalski M. The *Linum usitatissimum* L. plastome reveals atypical structural evolution, new editing sites, and the phylogenetic position of *Linaceae* within *Malpighiales*. *Plant Cell Reports*. 2018;37(2):307-328. DOI: 10.1007/s00299-017-2231-z
- Lyakh V.A., Mishchenko L.Yu., Polyakova I.A. Genetic collection of the species *Linum usitatissimum* L. Zaporozhye: IOC UAAS; 2003. [in Russian] (Лях В.А., Мищенко Л.Ю., Полякова И.А. Генетическая коллекция вида *Linum usitatissimum* L. Запорожье: ИМК УААН; 2003).
- Mitrofanova O.P. Unified genetic collection of *Triticum aestivum* (Principles of creation) (Yedinaya geneticheskaya kolleksiya *Triticum aestivum* (Printsipy sozdaniya)). In: *Genetic collections of plants*. Novosibirsk: IC&G SB RAS; 1993. Iss. 1. p.39-51. [in Russian] (Митрофанова О.П. Единая генетическая коллекция *Triticum aestivum* (Принципы создания). В кн.: *Генетические коллекции растений*. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН; 1993. Вып. 1. С.39-51).
- Moysse J., Lecomte S., Marcou S., Mongelard G., Gutierrez L., Höfte M. Overview and management of the most common eukaryotic diseases of flax (*Linum usitatissimum*). *Plants*. 2023;12(15):2811. DOI: 10.3390/plants12152811
- Neumann K., Schulthess A.W., Bassi F.M., Dhanagond S., Khlestkina E., Börner A., Graner A., Kilian B. Genomic approaches to using diversity for the adaptation of modern varieties of wheat and barley to climate change. In: K. Ghamkhar, W. Williams, A.H.G. Brown (eds.) *Plant Genetic Resources for the 21st Century The OMICS Era*. Ontario: Apple Academic Press; 2023. p.47-78.
- Polyakova I.A. Mutation of *viridis* type, induced to oilseed flax. *Bulletin of Zaporizhzhia National University*. 2008;(2):163-165. [in Russian] (Полякова И.А. Мутация *viridis* индуцированная у льна масличного. *Вісник Запорізького національного університету*. 2008;(2):163-165).
- Polyakova I.A. Inheritance of chlorophyll mutation of *xanthoviridis* in oilseed flax. *Scientific and Technical Bulletin of the Institute of oilseeds of the UAAS*. 2009;14:52-55. [in Russian] (Полякова И.А. Наследование хлорофильной мутации *xanthoviridis* у льна масличного. *Науково-технічний бюлетень Інституту олійних культур УААН*. 2009;14:52-55).
- Porokhovinova E.A. Genetic control of morphological characters of flax. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 2011;167:159-184. [in Russian] (Пороховинова Е.А. Генетический контроль морфологических признаков льна. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2011;167:159-184).
- Porokhovinova E.A. Genetic collection of flax (*Linum usitatissimum* L.): creation, analysis and prospects of use (Geneticheskaya kolleksiya l'na (*Linum usitatissimum* L.): sozdaniye, analiz i perspektivy ispol'zovaniya) [dissertation] St. Petersburg: VIR; 2019. [in Russian] (Пороховинова Е.А. Генетическая

- коллекция льна (*Linum usitatissimum* L.): создание, анализ и перспективы использования: дис. ... д-ра биол. наук. Санкт-Петербург: ВИР; 2019).
- Porokhovinova E.A., Brutch N.B., Slobodkina A.A., Pavlov A.V. Flax lines mutant for chlorophyll coloration in the genetic collection of VIR. *Plant Biotechnology and Breeding*. [preprint] 2023. [in Russian] (Пороховинова Е.А., Брач Н.Б., Слободкина А.А., Павлов А.В. Линии льна мутантные по хлорофильной окраске в генетической коллекции ВИР. *Биотехнология и селекция растений*. [в печати] 2023). DOI: 10.30901/2658-6266-2023-0
- Shestakov S.V. Molecular genetics of photosynthesis. *Soros Educational Journal*. 1998;(8):22-27. [in Russian] (Шестаков С.В. Молекулярная генетика фотосинтеза. *Соросовский образовательный журнал*. 1998;(8):22-27).
- Smirnov V.G. Importance of genetic collections for fundamental research (Znachenie geneticheskikh kollektсий dlya fundamental'nykh issledovaniy). In: B.V. Rigin, E.I. Gayevskaya (eds.) *Identifitsirovannyy genofond rasteniy i selektsiya = Identified plant gene pool*. St. Petersburg: VIR; 2005. p.783-806. [in Russian] (Смирнов В.Г. Значение генетических коллекций для фундаментальных исследований. В кн.: *Идентифицированный генофонд растений и селекция* / под ред. Б.В. Ригина, Е.И. Гаевской. Санкт-Петербург: ВИР; 2005. С.783-806).
- Sudarshan G.P., Kulkarni M., Akhlov L., Ashe P., Shaterian H., Cloutier S., Rowland G., Wei Y., Selvaraj G. QTL mapping and molecular characterization of the classical *D* locus controlling seed and flower color in *Linum usitatissimum* (flax). *Scientific Reports*. 2017;7(1):15751. DOI: 10.1038/s41598-017-11565-7
- Vaylo V., Lyakh V. Influence of lethal chlorophyll mutation of "albina" type on seedling characters in oil flax and its inheritance. *Current Issues of Biology, Ecology and Chemistry*. 2014;7(1):111-116. [in Ukrainian] (Вайло В.В., Лях В.О. Вплив летальної хлорофільної мутації типу "albina" на ознаки проростків льону олійного та її успадкування. *Актуальні питання біології, екології та хімії*. 2014;7(1):111-116).
- Wang Z., Hobson N., Galindo L., Zhu S., Shi D., McDill J., Yang L., Hawkins S., Neutelings G., Datla R., Lambert G., Galbraith D.W., Grassa C.J., Germalde A., Cronk Q.C., Cullis C., Dash P.K., Kumar P.A., Cloutier S., Sharpe A.G., Wong G.K.-S., Wang J., Deyholos M.K. The genome of flax (*Linum usitatissimum*) assembled *de novo* from short shotgun sequence reads. *The Plant Journal*. 2012;72(3):461-473.
- Zare S., Mirlohi A., Sabzalian M.R., Saeidi G., Koçak M.Z., Hano C. Water stress and seed color interacting to impact seed and oil yield, protein, mucilage, and secoisolariciresinol diglucoside content in cultivated flax (*Linum usitatissimum* L.). *Plants*. 2023;12(8):1632. DOI: 10.3390/plants12081632

### Информация об авторах

**Елизавета Александровна Пороховинова**, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, e.porokhovinova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8328-9684>

**Александра Григорьевна Дубовская**, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, a.dubovskaya@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2487-5912>

### Information about the authors

**Elizaveta A. Porokhovinova**, Dr. Sci (Biology), Leading Researcher, Department of Oil and Fiber Crop Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, e.porokhovinova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8328-9684>

**Alexandra G. Dubovskaya**, Cand. Sci (Agriculture), Senior Researcher, Department of Oil and Fiber Crop Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, a.dubovskaya@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2487-5912>

**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 11.10.2023; одобрена после рецензирования 04.12.2023; принята к публикации 11.12.2023.

The article was submitted on 11.10.2023; approved after reviewing on 04.12.2023; accepted for publication on 11.12.2023.

Научная статья

УДК 577.21

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-06



## Оценка уровня экспрессии гена *GhMAPK* в условиях солевого стресса у сортов хлопчатника

Ш. А. Ализаде<sup>1,2</sup><sup>1</sup>Бакинский государственный университет, Баку, Азербайджан<sup>2</sup>Институт генетических ресурсов Министерства науки и образования Азербайджанской Республики, Баку, Азербайджан*Автор, ответственный за переписку:* Шадер Айдын Ализаде, shader622@mail.ru

**Актуальность.** Абиотические стрессовые факторы окружающей среды такие, как солевой стресс, засуха, окислительный стресс, отрицательно влияют на развитие и урожайность растений. Для борьбы с неблагоприятными условиями окружающей среды у растений сформировался ряд защитных механизмов. MAP-киназы – это протеин-киназы, которые в ответ на внеклеточные стимулы регулируют клеточную активность. Учитывая важную роль MAP-киназ в регуляции биологических процессов, изучение их роли в защитных реакциях растений является актуальной задачей, а полученные данные могут быть использованы при создании стрессоустойчивых сортов. Основная цель проведенного исследования – сравнительный анализ экспрессии генов у образцов коллекции хлопчатника в условиях солевого стресса (NaCl), изучение зависимости между увеличением концентрации соли и изменением уровня транскрипции. В данном исследовании были использованы тринадцать сортов из Азербайджана, девять из Турции, четыре из Узбекистана, четыре из Греции и один из Кыргызстана. Изменение уровня экспрессии гена *GhMAPK* в образцах изучали с помощью ПЦР-анализа в реальном времени. В результате оценки тридцати одного образца хлопчатника при различных концентрациях солевого (NaCl) стресса в настоящем исследовании были обнаружены существенные различия в уровне экспрессии генов между сортами одного и того же вида. Сорт ‘Наваи-9’ из Узбекистана превосходил по уровню экспрессии гена *GhMAPK* все сорта как при концентрации соли 100 мМ, так и при концентрации 200 мМ. Среди местных сортов Азербайджана ‘Гянджа-110’, при концентрации соли (100 мМ), и сорт ‘Зафар’ (200 мМ) отличались от других сортов по уровню изменения транскрипции. В группах устойчивых и чувствительных сортов наблюдалось как повышение, так и снижение уровня экспрессии гена *GhMAPK*. Такое разнообразие в экспрессии гена в ответ на воздействие соли у чувствительных и устойчивых сортов показывает, что механизмы, обеспечивающие солеустойчивость изучаемых сортов, различны.

**Ключевые слова:** хлопчатник, солевой стресс, NaCl, фосфорилирование, MAPK

**Для цитирования:** Ализаде Ш.А. Оценка уровня экспрессии гена *GhMAPK* в условиях солевого стресса у сортов хлопчатника. *Биотехнология и селекция растений*. 2023;6(4):40-47. DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-06

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, автору и его месту работы.

© Ализаде Ш.А., 2023

---

Original article

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-o6

## Evaluation of the *GhMAPK* gene expression level under salt stress in cotton cultivars

Shader A. Alizade<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Baku State University, Baku, Azerbaijan

<sup>2</sup>Genetic Resources Institute of Azerbaijan Ministry of Science and Education, Baku, Azerbaijan

**Corresponding author:** Shader Aydin Alizade, shader622@mail.ru

**Background:** Abiotic environmental stress factors such as salt stress, drought, oxidative stress adversely affect the development and productivity of plants. To combat adverse environmental conditions, plants have developed a number of protective mechanisms. MAP kinases are protein kinases that regulate cellular activity in response to extracellular stimuli. Given the significant role of MAP kinase mechanisms in universal biological processes, elucidation of its role and mechanisms can be used to create stress-resistant genotypes. The use of stimulators and blockers of MAP kinase mechanisms is promising as a new direction in the management of plant stress resistance. The main goal of the conducted research is the comparative analysis of expression patterns of cotton accessions under salt stress conditions, the study of the relation between an increase in salt concentration and the change in the level of transcripts. Thirteen cultivars from Azerbaijan, nine from Turkey, four from Uzbekistan, four from Greece and one from Kyrgyzstan were used in the research, and changes in the expression level of the *GhMAPK* gene in cotton accessions was studied with the application of the real-time PCR analysis. In the present study, the evaluation of thirty-one cotton cultivars under different salt stress (NaCl) concentrations revealed significant differences in gene expression levels between cultivars of the same species. The ‘Navai-9’ cultivar from Uzbekistan had the highest expression level at both 100 mM and 200 mM salt concentrations compared to all other cultivars. Among local cultivars, cv. ‘Ganja-110’ (at 100 mM salt concentration), and cv. ‘Zafar’ (at 200 mM) differed from others in the level of changes in transcripts. In addition, there was a wide variation in the expression levels of stress-related genes between groups of accessions identified as resistant and sensitive, and within groups. Thus, both the increase and decrease in the expression level were found within these groups. This diversity in gene expression in sensitive and resistant cultivars in response to the salt stress shows that the mechanisms providing salt tolerance in the studied cultivars are different.

**Keywords:** cotton, salt stress, NaCl, phosphorylation, MAPK

---

**For citation:** Alizade S.A. Evaluation of the *GhMAPK* gene expression level under salt stress in cotton. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2023;6(4):40-47. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-o6

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 employer.

---

© Alizade S.A., 2023

## Введение

Хлопчатник является важной сельскохозяйственной культурой для производства текстильного волокна, а также масличной культурой, второй по объемам производства в мире. На урожайность хлопчатника сильно влияют несколько биотических и абиотических факторов, что приводит к значительным потерям урожайности. Засоление является одной из серьезных угроз для вегетативного роста хлопчатника и его урожайности (Alizade, 2022a; Alizade, Mammadova, 2023). Высокая концентрация натрия в засоленной почве ограничивает поглощение воды и питательных веществ растениями (Gong, 2021). Дефицит воды и дисбаланс питания вызывают первичные стрессы, в том числе осмотический и ионный. Эти первичные стрессы приводят к окислительному стрессу и могут вызвать серию вторичных стрессов (Zhu et al., 2002). Осмотический стресс, вызванный увеличением количества соли в почве, уменьшает количество воды, используемой растениями, и в результате образуется физиологическая засуха. После этих условий в растении возникает ионный стресс с ухудшением ионного баланса растения. Ионы  $\text{Na}^+$  и  $\text{Cl}^-$ , количество которых увеличивается в среде при ионном стрессе, конкурируют с необходимыми питательными веществами такими, как  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ , что приводит к дефициту питательных веществ в растении. В то время, как прямое воздействие засоленности – это осмотические и ионные стрессы, нарушения структуры и синтеза токсических компонентов составляют вторичное действие (Botella et al., 2005). Основными вторичными факторами, вызываемыми  $\text{NaCl}$ , являются затруднение поступления  $\text{K}^+$  в клетки, снижение фотосинтетической активности и запрограммированная гибель клеток (Yildiz et al., 2020).

Во время стресса активируются различные сигнальные пути, в том числе активация сигнального каскада митоген-активируемых протеинкиназ (МАРК). Компоненты МАРК представляют собой набор ферментов, вызывающих реакцию растений на раздражители, вызванные различными стрессами. Соответственно, компоненты МАРК способны запускать различные реакции растений на стресс такие, как активность антиоксидантных ферментов. Компоненты МАРК активируются фосфорилированием петли активации посредством вышестоящих киназ. Такая активация может ингибироваться активностью фосфатаз (Lee et al., 2009).

Молекулы МАРК обнаруживаются в цитозоле и ядре, взаимодействуя с компонентами транскрипции и ферментами фосфатазами (Boudsocq et al., 2010), регулируют поляризацию, деление и морфологию клеток, влияя на микротрубочки, рост и развитие растений, и приводят к различным сигнальным путям при стрессе (Wurzinger et al., 2011). Передача сигналов МАРК от мембраны к ядру или цитозольному пространству определяется локализацией киназ (Benetka et al., 2008; Yang et al., 2012).

В условиях стресса важная задача путей МАРК состо-

ит в том, чтобы сделать внеклеточные стимулы понятными клеткам и, следовательно, привести к соответствующему ответу растения. К такого рода клеточным реакциям относятся экспрессия различных генов, активация ферментов и канальных белков (Morris, 2010). Основными молекулами МАРК, активируемыми при стрессе, являются МРК3, МРК4 и МРК6. Использование ингибитора МАРК2К снижает активность абсцизовой кислоты во время закрытия устьиц (Mehlmer et al., 2010).

В классическом сигнальном каскаде МАРК, МАРКК активируется стимулированными рецепторами плазматической мембраны (Wang et al., 2014; Çakır et al., 2015). МАРКК активирует МАРККК путем фосфорилирования консервативного мотива S/T-XXXXX-S/T (S/T представляет собой серин/треонин, а X – произвольную аминокислоту) в МАРКК. Впоследствии МАРКК активирует МАРК путем фосфорилирования мотива ТХУ (Т представляет собой треонин, У – тирозин и Х – любую аминокислоту) (Taj, 2010). МАРК активирует киназы, ферменты, факторы транскрипции и другие факторы ответа и передает внеклеточные сигналы окружающей среды клеткам. При солевом стрессе каскад МАРК связан с ME2K, который активирует M2K2 и подавляет МРК4 и МРК6 (Teige., 2004). Экспрессия генов МАРК, *ZmMPK3*, *ZmMAPK5* и *ZmSIMK1* в условиях солевого стресса была обнаружена у кукурузы (*Zea mays* L.) (Ding et al., 2009; Wang et al., 2010). При солевом стрессе или при обработке растения этиленом, салициловой кислотой, абсцизовой кислотой в растении накапливается РНК транскрипт *ZmMPK3* (Wang et al., 2010). *ZmMPK5* и *ZmMPK7* можно активировать путем обработки растения абсцизовой кислотой (Lin et al., 2009; Zong et al., 2009).

В ходе исследований, проведенных на трёх видах хлопчатника, было идентифицировано 74 гена МАРК, изучены белки, кодируемые этими генами, и их физические и химические свойства. (Sadau et al., 2022). Стресс-чувствительный ген МАРК группы С *GhMPK2* хлопчатника (*Gossypium hirsutum* L.) индуцировался абсцизовой кислотой и абиотическими стрессами, таким как  $\text{NaCl}$ , и обезвоживанием. Конститутивная сверхэкспрессия *GhMPK2* у табака (*Nicotiana tabacum* L.) приводила к снижению чувствительности к абсцизовой кислоте как во время прорастания семян, так и вегетативного роста. Трансгенные растения имели пониженную скорость потери воды и демонстрировали повышенную устойчивость к засухе и соли, и эти результаты убедительно свидетельствуют о том, что *GhMPK2* положительно регулирует устойчивость к соли и засухе у трансгенных растений (Zhang et al., 2011). В то же время было показано, что *GhMPK4* (Cotton mitogen-activated protein kinase 4) действует как негативный регулятор экспрессии генов, связанных со стрессом, в растениях и участвует в ответе на солевой и осмотический стресс (Wang et al., 2015).

Основная цель проведенных исследований – оценить изменения уровня экспрессии гена *GhMAPK* у хлопчат-

ника при двух разных концентрациях соли NaCl (100 мМ и 200 мМ) и одновременно сравнить экспрессию между устойчивыми и чувствительными сортами.

### Материал и методы

Исследования проводили на базе Отдела технических и кормовых культур Института генетических ресур-

сов Министерства науки и образования Азербайджанской Республики. В качестве материала исследования был использован тридцать один сорт хлопчатника, относящегося к виду *Gossypium hirsutum* L. Из этих сортов, взятых из Национального Генбанка Азербайджана, тринадцать были местными (Азербайджан), а восемнадцать – интродуцированными. Используемые сорта и их происхождение представлены в таблице 1.

Таблица 1. Материал исследования

Table 1. Research material

Генбанк ID/ Genebank ID	Сорт/ Cultivar	Происхождение/ Origin	Генбанк ID/ Genebank ID	Сорт/ Cultivar	Происхождение/ Origin
AzGR-10139	‘Агдаш-3’	Азербайджан	-	‘Селект’	Греция
AzGR-3601	‘АП-317’	Азербайджан	AzGR-3590	‘Кыргызстан-174’	Кыргызстан
AzGR-10202	‘Байрактар’	Азербайджан	AzGR-13638	‘Бейазалтун-440’	Турция
AzGR-11836	‘Баракат’	Азербайджан	AzGR-13637	‘Едесса’	Турция
AzGR-5852	‘Гянджа-110’	Азербайджан	-	‘ЖСН-12’	Турция
AzGR-7733	‘Гянджа-114’	Азербайджан	AzGR-13640	‘Каризма’	Турция
-	‘Гянджа-160’	Азербайджан	AzGR-13636	‘Лима’	Турция
AzGR-11468	‘Гянджа-182’	Азербайджан	-	‘Май-344’	Турция
AzGR-12215	‘Гянджа-195’	Азербайджан	AzGR-13641	‘ПДЖ’	Турция
AzGR-12216	‘Гянджа-200’	Азербайджан	-	‘Сезенер-76’	Турция
AzGR-11839	‘Зафар’	Азербайджан	AzGR-13639	‘Флаш’	Турция
AzGR-835	‘Карабах-11’	Азербайджан	AzGR-3591	‘Наваи-9’	Узбекистан
-	‘Карабах-12’	Азербайджан	AzGR-5396	‘Ташкент-1’	Узбекистан
-	‘Ассос’	Греция	-	‘Ташкент-2’	Узбекистан
-	‘Кристина’	Греция	-	‘Ташкент-3’	Узбекистан
-	‘Прайм’	Греция			

**Схема посадки.** Предварительно фумигированные семена были посажены в пластиковые контейнеры в пяти повторностях по три семени на каждый образец для контрольного и солевого вариантов. Растения поливали до момента наступления стадии первого настоящего листа три раза в неделю, используя 300 мл раствора Хогланда (Hoagland, Arnon, 1950) без NaCl. От фазы перехода к основному листу растения постепенно подвергались солевому стрессу путем добавления соли NaCl к раствору для полива в концентрациях 100 мМ и 200 мМ. Контрольные образцы были политы раствором Хогланда без соли NaCl.

**Молекулярно-генетический анализ.** Для проведения транскриптомного анализа листья трех проростков были собраны через 72 часа после солевого стресса в одну пробирку, чтобы минимизировать эффект гетерогенности транскриптома. Все собранные образцы сразу же были заморожены в жидком азоте и хранились при  $-70^{\circ}\text{C}$  до

экстракции РНК.

Выделение РНК из листьев растений было проведено по протоколу RNX-Plus Solution (SinaClon, Cat/№.EX6101). Для синтеза полноразмерной кДНК был использован набор для синтеза кДНК первой цепи SinaClon (SinaClon, Cat/№RT5201). Определение качества кДНК было проверено с помощью оборудования NanoDrop 2000/2000c (Thermo Fisher Scientific, Cat/№.ND2000CLAPTOP)

Для разработки праймера для гена *GhMAPK*, ассоциированного со стрессом, соответствующая последовательность (FJ966890.1) с известной полной кодирующей последовательностью была выбрана из базы данных NCBI (URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucscore> [дата обращения 18.10.2023]). В качестве эндогенного стабилизирующего фактора был использован ген, кодирующий бета-тубулин AF487511.1 (табл. 2). Дизайн праймеров осуществляли с использованием интернет-ресурса URL: <https://primer3.ut.ee/> [дата обращения 18.10.2023].

**Таблица 2. Характеристика использованных праймеров**  
**Table 2. Characteristics of the primers used**

Ген/ Gene	Праймер/ Primer	Последовательность/ Sequence	nmol	Tm	GC %
<i>GhTUB1</i>	Прямой/ Forward	ATGGATCTGGAACCCGGTAC	17.19	59.35	55
	Обратный/ Reverse	AATCGCAATTCTCGGCTCC	19.16	57.30	50
<i>GhMAPK</i>	Прямой/ Forward	CCAACACCCTTACATGGCAC	16.53	59.35	55
	Обратный/ Reverse	GCAGCTTCGGGATGGTAATG	15.93	59.35	55

Количественная ПЦР-реакция была проведена с использованием оборудования Rotor Gene Q 5plex (Qiagen, Венло, Нидерланды, № по каталогу ID: 9001570) в следующих этапах: начальная денатурация (95°C, 5'), 35 циклов элонгации (95°C, 15"; 58°C, 0,5'; 72°C, 1'), кривая плавления (72°C, 1').

Нормализованный коэффициент экспрессии рассчитывали по методу 2-ΔΔCT, предложенному Пффафлом (Pfaffl, 2001), следующим образом:

Нормализованный коэффициент экспрессии =  $2^{\Delta\Delta CT}$ , целевой ген (контроль- стрессовый вариант) /  $2^{\Delta\Delta CT}$ , эталонный ген (контроль – стрессовый вариант) =  $2^{-[(CT, \text{целевой ген (стрессовый вариант)} - \Delta CT, \text{целевой ген (контроль)}) - [(\Delta CT, \text{эталонный ген (стрессовый вариант)} - \Delta CT, \text{эталонный ген (контроль)} = 2^{-\Delta\Delta CT}$

## Результаты

В результате изучения уровня экспрессии гена *GhMAPK* в концентрациях 100 мМ и 200 мМ соли NaCl выявлено, что экспрессия этого гена снизилась у 13 образцов по сравнению с контролем при обеих концентрациях соли NaCl, а увеличилась у восьми образцов и показана неопределенная динамика у 10 проб. При концентрации соли 100 мМ снижение уровня наработки транскриптов гена *GhMAPK* наблюдалось у 17 образцов по сравнению с контролем, а увеличение – у 14, тогда как при концентрации 200 мМ снижение отмечено у 19 и увеличение – у 12 образцов из всех тридцати одного изученных (табл. 3).

**Таблица 3. Изменение уровня экспрессии гена *GhMAPK* по сравнению с контролем (в количество раз)**

**Table 3. Change in the *GhMAPK* gene expression level compared to control (number of times)**

Сорт/ Cultivar	Концентрация соли (NaCl)/ Salt concentration	Относительный уровень экспрессии/ Relative expression level	Сорт/ Cultivar	Концентрация соли (NaCl)/ Salt concentration	Относительный уровень экспрессии/ Relative expression level
‘Агдаш-3’	100 mM	↑1,021	‘Селект’	100 mM	↓0,979
	200 mM	↓0,768		200 mM	↑1,986
‘АП-317’	100 mM	↓0,323	‘Кыргызстан -174’	100 mM	↓0,432
	200 mM	↓0,183		200 mM	↓0,001
‘Байрактар’	100 mM	↓0,124	‘Бейазалтун-440’	100 mM	↓0,503
	200 mM	↓0,001		200 mM	↑97,68
‘Баракат’	100 mM	↑1,057	‘Едесса’	100 mM	↑1,892
	200 mM	↓0,01		200 mM	↑7,062
‘Гянджа-110’	100 mM	↑6,105	‘ЖСН-12’	100 mM	↑14,72
	200 mM	↓0,001		200 mM	↑14,83
‘Гянджа-114’	100 mM	↓0,002	‘Каризма’	100 mM	↑1,815
	200 mM	↓0,01		200 mM	↓0,009
‘Гянджа-160’	100 mM	↓0,001	‘Лима’	100 mM	↑54,57
	200 mM	↓0,308		200 mM	↑17,75
‘Гянджа-182’	100 mM	↓0,007	‘Май-344’	100 mM	↓0,014

Сорт/ Cultivar	Концентрация соли (NaCl)/ Salt concentration	Относительный уровень экспрессии/ Relative expression level	Сорт/ Cultivar	Концентрация соли (NaCl)/ Salt concentration	Относительный уровень экспрессии/ Relative expression level
	200 mM	↓0,008		200 mM	↑1,945
‘Гянджа-195’	100 mM	↑4,141	‘ПДЖ’	100 mM	↑5,205
	200 mM	↑1,007		200 mM	↓0,017
‘Гянджа-200’	100 mM	↓0,829	‘Сезенер-76’	100 mM	↓0,033
	200 mM	↓0,012		200 mM	↓0,003
‘Зафар’	100 mM	↑2,639	‘Флаш’	100 mM	↑16,8
	200 mM	↑10,13		200 mM	↓0,02
‘Карабах-11’	100 mM	↑2,928	‘Наваи-9’	100 mM	↑215,3
	200 mM	↑8,515		200 mM	↑1261
‘Карабах-12’	100 mM	↓0,901	‘Ташкент-1’	100 mM	↓0,003
	200 mM	↑3,317		200 mM	↓0,008
‘Ассос’	100 mM	↓0,013	‘Ташкент-2’	100 mM	↓0,031
	200 mM	↓0,206		200 mM	↓0,148
‘Кристина’	100 mM	↑9,646	‘Ташкент-3’	100 mM	↓0,045
	200 mM	↑7,16		200 mM	↓0,002
‘Прайм’	100 mM	↓0,01			
	200 mM	↓0,104			

При концентрации соли NaCl 100 mM, ‘Гянджа-110’ среди местных Азербайджанских сортов, и ‘Наваи-9’ (Узбекистан) среди интродуцированных сортов, показали максимальное повышение уровня экспрессии по сравнению с контролем и превосходили другие образцы. При этой концентрации ‘Агдаш-3’ среди местных сортов, и ‘Каризма’ из интродуцированных сортов, показали наименьшее повышение уровня транскрипции по сравнению с контролем. Среди образцов со сниженной экспрессией, по сравнению с контрольным вариантом, у сортов ‘Карабах-12’ и ‘Селект’ наблюдался наибольший уровень экспрессии, тогда как у ‘Гянджа-160’ и ‘Ташкент-1’ – наименьший.

При концентрации соли NaCl 200 mM уровень экспрессии гена *GhMAPK* был максимальным у местного сорта ‘Зафар’ и у сорта ‘Наваи-9’ из Узбекистана, однако ‘Гянджа-195’ среди местных сортов, и ‘Май-344’ из Тур-

ции показали минимальное повышение уровня экспрессии данного гена среди всех образцов. В случаях сниженной экспрессии по сравнению с контролем, наибольший уровень наблюдался у сорта ‘Агдаш-3’ среди местных сортов и у сорта ‘Ассос’ из Греции среди интродуцированных сортов, тогда как наименьший уровень экспрессии среди местных и интродуцированных сортов наблюдался у ‘Байрагдар’, ‘Гянджа-110’ и ‘Кыргызстан 174’.

### Обсуждение

В наших предыдущих исследованиях (Alizade 2022b; Alizade, Mammadova, 2023; Alizade et al., 2023) были проанализированы различные морфометрические показатели у изученных в данном исследовании образцов в условиях стресса и были выявлены устойчивые и чувствительные сорта (табл. 4).

Таблица 4. Солеустойчивость изучаемых сортов

Table 4. Salt tolerance of the studied cultivars

Устойчивый/ Tolerant	Умеренно устойчивый/ Moderately tolerant	Чувствительный/ Susceptible
‘АП-317’, ‘Кыргызстан-174’, ‘Ташкент-2’, ‘Ташкент-3’, ‘Наваи-9’, ‘Бейзалтун-440’	‘Агдаш-3’, ‘Байрактар’, ‘Баракат’, ‘Гянджа-110’, ‘Гянджа-114’, ‘Гянджа-160’, ‘Гянджа-195’, ‘Гянджа-200’, ‘Зафар’, ‘Карабах-11’, ‘Карабах-12’, ‘Ассос’, ‘Кристина’, ‘Прайм’, ‘Селект’, ‘Едесса’, ‘ЖСН-12’, ‘Лима’, ‘Май-344’, ‘ПДЖ’, ‘Сезенер-76’, ‘Флаш’, ‘Ташкент-1’	‘Гянджа-182’, ‘Каризма’

Сравнительный анализ уровня экспрессии изучаемого гена у устойчивых и чувствительных сортов, отобранных на основе морфофизиологических параметров, показал широкое разнообразие по уровню экспрессии. В результате исследования не было выявлено чётких тенденций в реакции выбранных устойчивых и чувствительных сортов на высокую концентрацию соли. При высокой концентрации соли у устойчивых и чувствительных сортов наблюдали как увеличение, так и уменьшение уровня транскрипции. Например, хотя уровень экспрессии у солеустойчивого сорта 'Навай-9' увеличился при обеих концентрациях соли, он снижался у солеустойчивых сортов 'Ташкент-2' и 'Ташкент-3'. В то же время, хотя у солечувствительного сорта 'Каризма' уровень экспрессии гена *GhMAPK* повышался при концентрации соли 100 мМ, у другого чувствительного сорта 'Гянджа-182' он снижался. Результаты сравнительного анализа уровня экспрессии у солеустойчивых и чувствительных сортов не были похожими на результаты, полученные N. Taghizadeh (Taghizadeh et al., 2018) и её коллегами при оценке уровня экспрессии генов, связанных с солевым стрессом, у сортов хлопчатника. Таким образом, было установлено, что после стресса, вызванного засолением, относительная экспрессия *GhMPK2* была значительно увеличена у толерантного сорта, чем у чувствительного сорта. Также в исследовании, проведенном P. Shi и M. Gu (Shi, Gu, 2020) на растении киноа, было обнаружено, что экспрессия гена, кодирующего МКК, последовательно повышалась в разные временные интервалы у солеустойчивых генотипов.

### Заключение

Таким образом, на основании полученных данных, сходные и разные уровни транскриптов у образцов, принадлежащих к разным географическим группам и различающихся по солеустойчивости, свидетельствуют о том, что солеустойчивость имеет сложный генетический контроль. В то же время различия между восприимчивой и резистентной группами позволяют говорить о том, что устойчивость образцов контролируется отдельными доминантными генами.

### References/Литература

Alizade Sh. Role of miRNAs in cotton salt stress responses. *Advances in Biology & Earth Sciences*. 2022a;7(1):80-84. [In Russian] (Ализаде Ш. Роль миРНК в ответах на солевой стресс хлопчатника. *Advances in Biology & Earth Sciences*. 2022a;7(1):80-84).

Alizade Sh. Comparative study of SPAD values in cotton plant under salt stress. *Proceedings of Genetic Resources Institute of ANAS*. 2022b;11(1):139-145. [In Russian] (Ализаде Ш. Сравнительное исследование SPAD значения у растений хлопчатника в условиях солевого стресса. *Труды Института генетических ресурсов Национальной академии наук Азербайджана*. 2022b;11(1):139-145).

Alizade Sh., Mammadova R. Assessment of salt stress resistance of cotton varieties based on different parameters. *Advances in*

*Biology & Earth Sciences*. 2023;8(1):58-66.

Alizade Sh., Mammadova R., Sirajli N. Evaluation of morphometric traits of upland cotton genotypes under different concentration of NaCl. *Advances in Biology & Earth Sciences*. 2023;8(3):301-307.

Benetka W., Mehlmer N., Maurer-Stroh S., Sammer M., Koranda M., Neumuller R., Betschinger J., Knoblich J.A., Teige M., Eisenhaber F. Experimental testing of predicted myristoylation targets involved in asymmetric cell division and calcium-dependent signalling. *Cell Cycle*. 2008;7(23):3709-3719. DOI: 10.4161/cc.7.23.7176

Botella M.A., Rosado A., Bressan R., Hasegawa P.M. Plant adaptive responses to salinity stress. In: M.A. Jenks, P.M. Hasegawa (eds). *Plant Abiotic Stress*. Blackwell Publishing Ltd; 2005. p.37-70. DOI: 10.1002/9780470988503.ch3

Boudsocq M., Willmann M.R., McCormack M., Lee H., Shan L., He P., Bush J., Cheng S.-H., Sheen J. Differential innate immune signalling via Ca<sup>2+</sup> sensor protein kinases. *Nature*. 2010;464:418-422. DOI: 10.1038/nature08794

Çakır B., Kılıçkaya O. Mitogen-activated protein kinase cascades in *Vitis vinifera*. *Frontiers in Plant Science*; 2015;6:1-18. DOI: 10.3389/fpls.2015.00952-5

Ding H.-D., Zhang X.-H., Xu S.-C., Sun L.-L., Jiang M.-Y., Zhang A.-Y., Jin Y.-G. Induction of protection against paraquat-induced oxidative damage by abscisic acid in maize leaves is mediated through mitogen-activated protein kinase. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2009;51(10):961-972. DOI: 10.1111/j.1744-7909.2009.00868.x

Gong Z. Plant abiotic stress: new insights into the factors that activate and modulate plant responses. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2021;63(3):429-430. DOI: 10.1111/jipb.13079

Hoagland D.R., Arnon D.I. The Water-Culture Method for Growing Plants without Soil. Circular 347. Revised January 1950. Berkeley: The College of Agriculture, University of California; 1950.

Lee J.S., Wang S., Sritubtim S., Chen J.-G., Ellis B.E. Arabidopsis mitogen-activated protein kinase MPK12 interacts with the MAPK phosphatase IBR5 and regulates auxin signaling. *The Plant Journal*. 2009;57(6):975-985. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2008.03741.x

Lin F., Ding H., Wang J., Zhang H., Zhang A., Zhang Y., Tan M., Dong W., Jiang M. Positive feedback regulation of maize NADPH oxidase by mitogen-activated protein kinase cascade in abscisic acid signalling. *Journal of Experimental Botany*. 2009;60(11):3221-3238. DOI: 10.1093/jxb/erp157

Mehlmer N., Wurzing B., Stael S., Hofmann-Rodrigues D., Csaszar E., Pfister B., Bayer R., Teige M. The Ca<sup>2+</sup>-dependent protein kinase CPK3 is required for MAPK-independent salt-stress acclimation in Arabidopsis. *The Plant Journal*. 2010;63(3):484-498. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2010.04257.x

Morris P.C. Integrating lipid signalling, mitogen-activated protein kinase cascades and salt tolerance. *New Phytologist*. 2010;188(3):640-643. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2010.03507.x

Pfaffl M.W. A new mathematical model for relative quantification in real-time RT-PCR. *Nucleic Acids Research*. 2001;29(9):1-6. DOI: 10.1093/nar/29.9.e45

Sadav S.B., Mehari T.G., Ahmad A., Tajo S.M., Ibrahim S., Iqbal M.Sh., Elasad M., Zhang J., Wei H., Yu Sh. Genome wide identification and characterization of MAPK genes reveals their potential in enhancing drought and salt stress tolerance in *Gossypium hirsutum*. *Journal of Cotton Research*. 2022;5:1-17. DOI: 10.1186/s42397-022-00131-w

Shi P., Gu M. Transcriptome analysis and differential gene expression profiling of two contrasting quinoa genotypes in response to salt stress. *BMC Plant Biology*. 2020;20:568. DOI: 10.1186/s12870-020-02753-1

Taghizadeh N., Ranjbar G., Nematzadeh G., Ramazani-Moghaddam R.M. Salt-related genes expression pattern in salt-tolerant and salt-sensitive cultivars of cotton (*Gossypium* sp.) under NaCl stress. *Journal of Plant Molecular Breeding*. 2018;6(1):1-15. DOI: 10.22058/JPMB.2018.75866.1151

Taj G., Agarwal P., Grant M., Kumar A. MAPK machinery in plants, *Plant Signaling & Behavior*. 2010;5(11):1370-1378. DOI: 10.4161/psb.5.11.13020

Teige M., Scheikl E., Eulgem T., Dóczi R., Ichimura K., Shinozaki K.,

- Dangl J.L., Hirt H. The MKK2 pathway mediates cold and salt stress signaling in *Arabidopsis*. *Molecular Cell*. 2004;15(1):141-152. DOI: 10.1016/j.molcel.2004.06.023
- Wang G., Lovato A., Polverari A., Wang M., Liang Y.-H., Ma Y.-C., Cheng Z.-M. Genome-wide identification and analysis of mitogen activated protein kinase kinase kinase gene family in grapevine (*Vitis vinifera*). *BMC Plant Biology*. 2014;14(1):219. DOI: 10.1186/s12870-014-0219-1
- Wang N.-N., Zhao L.-L., Lu R., Li Y., Li X.-B. Cotton mitogen-activated protein kinase4 (GhMPK4) confers the transgenic *Arabidopsis* hypersensitivity to salt and osmotic stresses. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 2015;123(3):619-632. DOI: 10.1007/s11240-015-0865-5
- Wang X.-J., Zhu S.-Y., Lu Y.-F., Zhao R., Xin Q., Wang X.-F., Zhang D.-P. Two coupled components of the mitogen-activated protein kinase cascade MdMPK1 and MdMKK1 from apple function in ABA signal transduction. *Plant Cell Physiology*. 2010;51(5):754-766. DOI: 10.1093/pcp/pcq037
- Wurzinger B., Mair A., Pfister B., Teige M. Cross-talk of calcium-dependent protein kinase and MAP kinase signaling. *Plant Signaling and Behavior*. 2011;6(1):8-12. DOI: 10.4161/psb.6.1.14012
- Yang D.H., Hettenhausen C., Baldwin I.T., Wu J. Silencing *Nicotiana attenuate* calcium-dependent protein kinases, *CDPK4* and *CDPK5*, strongly up-regulates wound- and herbivory-induced jasmonic acid accumulations. *Plant Physiology*. 2012;159(4):1591-1607. DOI: 10.1104/pp.112.199018
- Yildiz M., Poyraz İ., Zavidar A., Tszgen Y., Beyaz R. Plant responses to salt stress. In: I.Y. Abdurakhmonov (ed.) *Plant Breeding – Current and Future Views*. London: IntechOpen Limited; 2020. p.1-18. DOI: 10.5772/intechopen.93920
- Zhang L., Xi D., Li S., Gao Z., Zhao S., Shi J., Wu C., Guo X. A cotton group C MAP kinase gene, *GhMPK2*, positively regulates salt and drought tolerance in tobacco *Plant Molecular Biology*. 2011;77(1-2):17-31. DOI: 10.1007/s11103-011-9788-7
- Zhu J.K. Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology*. 2002;53:247-273. DOI: 10.1146/annurev.arplant.53.091401.143329
- Zong X.J., Li D.P., Gu L.K., Li D.Q., Liu L.X., Hu X.L. Abscisic acid and hydrogen peroxide induce a novel maize group C MAP kinase gene, *ZmMPK7*, which is responsible for the removal of reactive oxygen species. *Planta*. 2009;229(3):485-495. DOI: 10.1007/s00425-008-0848-4

### ***Информация об авторе***

**Шадер Айдын Ализаде**, Аспирант (генетика), Факультет биологии, Бакинский государственный университет, АЗ1148 Азербайджан, Баку, ул. Академика Захида Халилова, 23; научный сотрудник, Отдел технических и кормовых культур, Институт генетических ресурсов Министерства науки и образования Азербайджанской Республики, АЗ1106 Азербайджан, Баку, Азадлыг пр., 155, shader622@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6059-2330>

### ***Information about the author***

**Shader A. Alizade**, PhD student (Genetics), Faculty of Biology, Baku State University, 23, Academician Zahid Khalilov Street, Baku AZ1148, Azerbaijan; Researcher, Department of Industrial and Forage Crops, Genetic Resources Institute of Ministry of Science and Education of Azerbaijan Republic, 155, Azadlig Avenue, Baku, AZ1106 Azerbaijan, shader622@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6059-2330>

**Вклад автора:** автор сделал самостоятельный вклад в подготовку публикации.

**Contribution of the author:** the author contributed to this article all alone.

**Конфликт интересов:** автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

**Conflict of interests:** the author declares no conflict of interests.

Статья поступила в редакцию 25.10.2023; одобрена после рецензирования 23.11.2023; принята к публикации 15.12.2023.

The article was submitted on 25.10.2023; approved after reviewing on 23.11.2023; accepted for publication on 15.12.2023.

Обзорная статья  
УДК 634.8:577.21:581.1:631.52  
DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-07



## Изучение молекулярных механизмов устойчивости винограда (*Vitis vinifera* L.) к низкотемпературному стрессу

М. В. Ерастенкова<sup>1</sup>, Н. Г. Тихонова<sup>1</sup>, Ю. В. Ухатова<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

<sup>2</sup> Научно-технологический университет «Сириус», Сочи, Россия

**Автор, ответственный за переписку:** Мария Викторовна Ерастенкова, erastenkova@vir.nw.ru

Абиотические стрессоры являются основными факторами, ограничивающими расширение территории виноградных насаждений. Промышленное виноградарство сконцентрировано на юге России и лимитируется климатическими факторами, которые не позволяют масштабировать производство в других регионах страны.

В данном обзоре рассмотрены молекулярные механизмы резистентности к низкотемпературному стрессу, а также обсуждается роль основных генов, оказывающих влияние на способность выживать и акклиматизироваться во время критического понижения температуры.

Одним из наиболее изученных путей ответа на холодовой стресс является взаимодействие генов каскада *ICE*, *CBF*, *COR*, однако для более точного понимания требуются дополнительные исследования генов, ответственных за устойчивость к абиотическим факторам среды непосредственно у винограда. На основании анализа факторов транскрипции и связанных с ними генов ответа на низкотемпературный стресс у разных видов растений (арабидопсис, чай, апельсин, голубика и виноград) было идентифицировано четыре основных регулона: 1) *CBF/DREB*; 2) *NAC/ZF-HD*; 3) *AREB/ABF*; 4) *MYC/MYB*. Функции транскрипционных факторов и родственных им генов изучены у различных видов (арабидопсис, чай, апельсин, черника, виноград). Исследования продемонстрировали функцию гена *HOS1*, который негативно регулирует работу *ICE1* (ключевого гена резистентности). В обзоре рассмотрены ключевые гены-кандидаты, включающие защитные механизмы растений в ответ на понижение температуры у однолетних растений: *ICE1*, *HOS1*, *SIZ1*, *MPK3*, *MPK6*, семейства генов *CBF*, *COR*, *RD29A*, *LTI78*, *ERD*, *LEA*, *DREB1*, *ADREB1B*, *WRKY10*, а также у многолетних культур: *ICE1*, *CBF1*, *HSP70*, *SUS1*, *GST*, *DHN1*, *VMY5*, *BHLH102*, *GR-RBP3*, *ICE1*, *GOLS1*, *GOLS3*; *CBF*; *COR27*, *RD29B*, *NCED1*, *ERF105*, *ZAT10*, *SAP15*, *WRKY3*, *LEA*.

До недавнего времени, для винограда ведущим методом получения холодоустойчивых сортов являлась межвидовая гибридизация. Основной донор устойчивости – *Vitis amurensis* Rupr. В последнее время активно развиваются исследования, направленные на разработку генетических основ устойчивости винограда к низким температурам. Так, проведенный сравнительный анализ транскриптомов двух контрастных по этому признаку видов: *V. amurensis*, устойчивого к низким температурам, и *V. vinifera* L. с низкой холодоустойчивостью, позволил выявить три дополнительных гена-кандидата с повышенной экспрессией в ответ на воздействие низких температур – *CBF3*, *ERF105* и *ZAT10*. Вместе с тем, для практического применения методов современной ускоренной селекции, необходимо выявить дополнительные ключевые гены, ответственные за устойчивость к низкотемпературному стрессу. В качестве генов-кандидатов выбраны компоненты каскада последовательно экспрессирующихся генов *ICE* – *CBF* – *COR* (*ICE1*, *ICE2*, *CBF1*, *CBF2*, *CBF3*, *HOS1*).

**Ключевые слова:** низкотемпературный стресс, *ICE*, *CBF*, *COR*, транскрипционные факторы.

**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:** Ерастенкова М.В., Тихонова Н.Г., Ухатова Ю.В. Изучение молекулярных механизмов устойчивости винограда (*Vitis vinifera* L.) к низкотемпературному стрессу. *Биотехнология и селекция растений*. 2023;6(4):48-60.

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-07

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 местам работы.

© Ерастенкова М.В., Тихонова Н.Г., Ухатова Ю.В., 2023

## Review article

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-07

## Studies of the molecular mechanisms of grape (*Vitis vinifera* L.) resistance to low-temperature stress

Maria V. Erastenkova<sup>1</sup>, Nadezhda G. Tikhonova<sup>1</sup>, Yuliya V. Ukhatova<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia

<sup>2</sup>Sirius University of Science and Technology, Sochi, Russia

**Corresponding author:** Maria V. Erastenkova, merastenkova@gmail.com

Abiotic stressors are the main factors limiting the expansion of territories occupied by grape plantations. Industrial viticulture is concentrated in the south of Russia and is limited by climatic factors that do not allow large-scale production in other regions of the country.

The present review considers the molecular mechanisms of resistance to low-temperature stress and discusses the role of the main genes determining the ability of plants to survive and acclimatize during a critical temperature drop.

One of the most studied ways of responding to cold stress is the interaction of genes in the *ICE-CBF-COR* cascade, however, a more accurate understanding of the genes responsible for resistance to abiotic environments specifically in grapes requires additional studies. A series of studies of functions of transcription factors and related genes of response to low-temperature stress in various species (*Arabidopsis*, tea, orange, blueberry, and grape) have identified four main regulons: 1) CBF/DREB, 2) NAC/ZF-HD, 3) AREB/ABF, and 4) MYC/MYB. Studies have demonstrated the function of the *HOS1* gene, which negatively regulates the work of *ICE1* (a key resistance factor). The review considers candidate genes in various species of annual plants: *ICE1*, *HOS1*, *SIZ1*, *MPK3*, *MPK6*, in families of genes: *CBF*, *COR*, *RD 29A*, *LTI78*, *ERD*, *LEA*; *DREB1*, *ADREB1B*; *WRKY10*, and in perennial crops: *ICE1*, *CBF1*, *HSP70*, *SUS1*, *GST*, *DHNI*, *BMV5*, *BHLH102*, *GR-RBP3*, *ICE1*, *GOLSI*, *GOLS3*; *CBF*; *COR27*, *RD29B*, *NCED1*, *ERF105*, *ZAT10*, *SAP15*, *WRKY3*, and *LEA*.

Until recently, interspecific hybridization was the leading method for obtaining cold-resistant grape varieties. The main donor of resistance is *V. amurensis* Rupr. Recently, the research focused on the genetic basis of grape resistance to low temperatures is actively developing. For instance, a comparative analysis of the transcriptomes of two species contrasting in this trait, i.e. *V. amurensis*, resistant to low temperatures, and *V. vinifera* L. with low cold resistance, made it possible to identify three additional candidate genes with an increased expression in response to exposure to low temperatures, namely *CBF3*, *ERF105* and *ZAT10*. At the same time, the practical application of modern accelerated breeding methods requires the identification of all additional key genes responsible for resistance to low-temperature stress. The components from the cascade of sequentially expressing *ICE-CBF-COR* genes (*ICE1*, *ICE2*, *CBF1*, *CBF2*, *CBF3*, and *HOS1*) have been selected as candidate genes.

**Keywords:** low-temperature stress, *ICE*, *CBF*, *COR*, transcription factors

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

**For citation:** Erastenkova M.V., Tikhonova N.G., Ukhatova Yu.V. Studies of the molecular mechanisms of grapes (*Vitis vinifera* L.) resistance to low-temperature stress. *Plant biotechnology and breeding*. 2023;6(4):48-60. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-07

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 employer.

© Erastenkova M.V., Tikhonova N.G., Ukhatova Yu.V., 2023

## Введение

Виноград (род *Vitis* L.) относится к группе многолетних вегетативно размножаемых культур и является одним из наиболее популярных растений в мире, занимая пятое место по объёмам производства. Число научных публикаций, посвященных изучению культуры винограда, с каждым годом увеличивается, что свидетельствует о востребованности исследований, направленных на улучшение хозяйственно-ценных признаков, расширение ареалов возделывания, повышение устойчивости к различным патогенам, улучшение органолептических свойств. Реализация генетического потенциала винограда, выяс-

нение генетических механизмов и особенностей проявления ответных реакций на абиотический стресс у разных видов и сортов представляют несомненный практический интерес.

По данным FAOSTAT (FAOSTAT, 2023) индекс валового производства винограда в мире в 2021 году составил 73,5 млн тонн, из которых в Российской Федерации произведено 761 тыс. тонн. Лидерами в производстве винограда являются Китай, Италия и Испания (рис. 1), тогда как Россия занимает лишь 22-е место. По данным Росстат, площадь виноградников в России в 2021 году составила 99,3 тыс. га. (Rosstat, 2023).

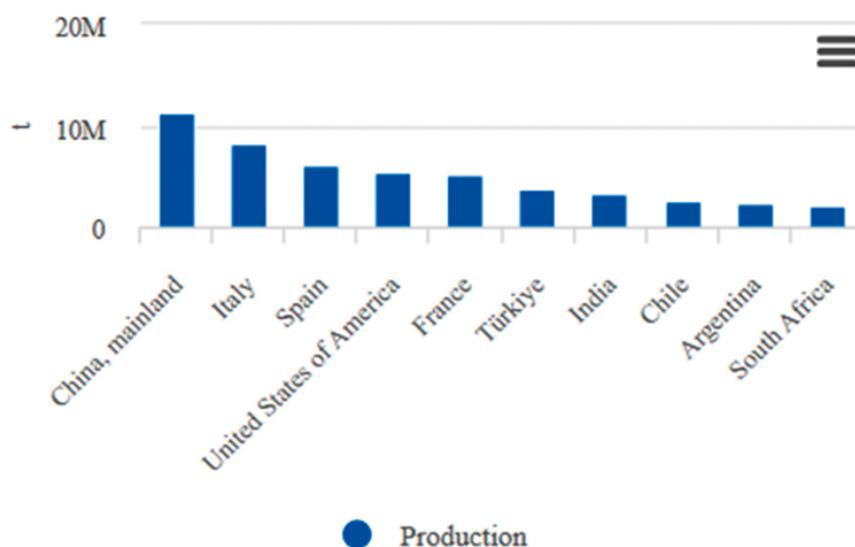


Рис. 1. Страны-лидеры в производстве винограда в мире по данным FAOSTAT. 10М – 10.000.000 тонн, 20М – 20.000.000 тонн

Fig. 1. The leading countries in grape production in the world according to FAOSTAT. 10M – 10,000,000 tons, 20M – 20,000,000 tons

### Эколого-ботаническая характеристика групп винограда

Род *Vitis* L. насчитывает 70 видов, составляющих два подрода: *Muscadinia* Planch. ( $2n=40$ ) и *Euvinis* Planch. ( $2n=38$ ) (рис. 2). Первый включает в себя два вида – *Vitis rotundifolia* Michx. и *Vitis munsouiana* Simps; большинство видов (68) относятся ко второму подроду.

Род *Vitis* можно разделить на три географические группы в зависимости от места произрастания. Наибольшее промышленное значение имеет европейско-азиатский вид *V. vinifera* L. Его плоды отличаются высокими технологическими качествами, большая часть сортов винограда относится именно к этому виду. *V. vinifera* насчитывает тысячи сортов, адаптированных к различ-

ным климатическим условиям (Walker et al., 2019). Кроме того, большое практическое значение имеет вид *V. amurensis* Rupr. из группы восточноазиатских видов, который обладает высокой морозоустойчивостью и выдерживает температуры до  $-40^{\circ}\text{C}$ . Этот вид традиционно используется в селекционных программах, которые включают гибридизацию с образцами *V. vinifera* с целью получения морозоустойчивых сортов, характеризующихся высокими технологическими и вкусовыми характеристиками ягод.

Наиболее благоприятный климат для промышленного возделывания винограда – умеренный субтропический. Суровый северный климат, а также тропический мало-пригодны для виноградников (Negrul et al., 1979). Расширение площадей промышленного возделывания виногра-

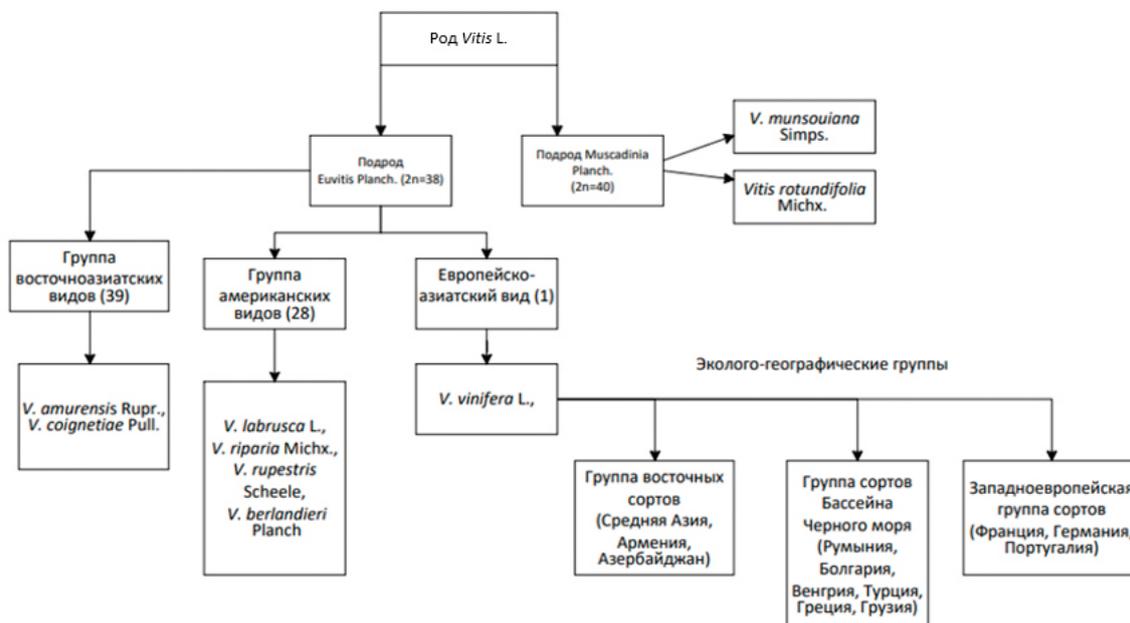


Рис. 2. Система рода *Vitis* L. согласно таксономии А.М. Негруля (Negrul et al., 1979)

Fig. 2. System of the genus *Vitis* L. according to classification of A.M. Negrul (Negrul et al., 1979)

да ограничивается климатическими факторами, как резко отрицательными зимними температурами, так и слишком высокими положительными летними. Для производства высококачественных продуктов переработки винограда средняя температура в период вегетации лозы должна составлять 13–21°C (Jones et al., 2012).

В России промышленное производство винограда сконцентрировано на юге: в Краснодарском крае, Дагестане, Крыму, Севастополе, Ставропольском крае, Ростовской области и Кабардино-Балкарской Республике. Волгоградская область является самым северным регионом России, где в настоящее время возможно развитие промышленного виноградарства (Dryagin et al., 2017). В современных условиях промышленное виноградарство может развиваться и в северных регионах, например, в Калининградской области (г. Балтийск). Прогнозируется также, что к 2050 году можно будет вести промышленное виноградарство в условиях Ленинградской области и Санкт-Петербурга (Novikova, Ozerski, 2022).

Оценку пригодности климата для промышленного возделывания винограда проводят по нескольким основным климатическим показателям (Davitaуa, 1948; Naumova, Novikova, 2015; Hewer, Brunette, 2020):

-температурные показатели: температура начала и конца вегетации (вегетация винограда и его активный рост наступает при  $t > 10^{\circ}\text{C}$ ), экстремально высокие тем-

пературы, тормозящие развитие растения ( $t > 30^{\circ}\text{C}$ ), длительность безморозного периода;

- уровень освещенности солнечным светом;
- длина дня;
- режим увлажнения (гидротермический коэффициент).

Зона распространения винограда ограничивается диапазоном изменчивости таких агроклиматических факторов как сумма активных температур 2100-4000°C, температура января от -8 до +4°C, гидротермический коэффициент от 0,5 до 2,7 (Chistyakov, Novikova, 2020).

До последнего времени основным методом селекции винограда на устойчивость к биотическим и абиотическим стрессовым факторам была межвидовая гибридизация, в частности, с североамериканскими видами и *V. amurensis*. Североамериканские виды вовлекают в селекцию на протяжении 100 лет, при их гибридизации с сортами *V. vinifera* получают устойчивые сорта, однако проблема улучшения качества плодов у гибридов всё ещё остаётся нерешённой. Полученные в результате этих скрещиваний межвидовые гибриды характеризовались низким качеством ягод, что препятствовало их широкому использованию в технических целях. Для выведения холодоустойчивых сортов используют в качестве доноров образцы вида *V. amurensis* (Kravchenko, 2008). В настоящее время селекционная работа с виноградом направле-

на на расширение ареала выращивания (Wang Z. et al., 2021), повышение устойчивости к патогенам (Olivares et al., 2021, Giacomelli et al., 2022), увеличение урожайности и улучшение органолептических показателей ягод (Ren et al., 2016). Расширение ареала выращивания винограда напрямую связано с устойчивостью его генотипов к низким температурам.

Выделяют два вида устойчивости растений к низким температурам: холодоустойчивость – устойчивость к положительным температурам в пределах от 0 до +20°C и морозоустойчивость – устойчивость к температурам <0°C (Guo X. et al., 2018).

Селекционные работы, направленные на продвижение культуры винограда на север, являются перспективными, а выявление генетических механизмов и ключевых генов ответа на низкотемпературный стресс важно для получения новых сортов с помощью методов ускоренной селекции.

Целью настоящего обзора является анализ современных достижений в расшифровке молекулярных механизмов, определяющих холодоустойчивость и зимостойкость винограда и других растений, а также в выявлении потенциальных генов-мишеней для применения в ускоренной селекции.

### Молекулярно-генетические механизмы устойчивости растений к низким температурам

Физиология процессов холодоустойчивости и морозостойкости изучена у многих видов высших растений; накоплена обширная информация о биологических процессах, протекающих в клетках при воздействии низких температур (Tumanov, 1940; Medvedev, 2012). Установлено, что ответ на воздействие низких температур у растений формируется на клеточном уровне, включаются гены и факторы транскрипции (ФТ), ответственные за устойчивость к холоду, которые обеспечивают выживание растения.

У растений в процессе эволюции появились разнообразные механизмы адаптации, позволяющие выдерживать стресс путем распознавания и передачи сигналов для регулирования экспрессии генов в ответ на неблагоприятные условия (Huang et al., 2012; Samarina et al., 2020; Hwarari et al., 2022).

При рассмотрении молекулярных механизмов устойчивости к низкотемпературному стрессу у винограда стоит сначала обратить внимание на исследование модельных организмов, геном которых уже секвенирован и определены функции большинства генов. Молекулярно-генетические исследования модельных растений (арабидопсис, табак), а также растений с однолетним циклом развития (пшеница, ячмень, рис) дают возможность поиска гомологичных генов со схожими функциями у немодельных объектов исследования, в том числе многолетних вегетативно размножаемых культур (чай,

голубика, виноград). Показано, что одним из наиболее известных путей ответа на холодовой стресс у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. является взаимодействие системы генов: *ICE* (Inducer of *CBF* expression, индуктор экспрессии *CBF*), *CBF* (C-repeat binding factor, фактор, связывающийся с C-повторами) и *COR* (cold responsive/cold regulated, чувствительные к холоду/регулируемые холодом) (Wang et al., 2017; Hwarari et al., 2022). Путь *ICE-CBF-COR* индуцируется низкотемпературным стрессом и затем активирует соответствующую экспрессию нижестоящих генов, которые кодируют осморегулирующие вещества (например, белки LEA – Late Embryogenesis Abundant, преобладающие белки позднего эмбриогенеза) и способствуют выживанию клеток и целого растения.

У *A. thaliana* были изучены регуляторы транскрипционного фактора (ТФ) *ICE1*. Установлено, что работа гена *ICE1* регулируется высоким уровнем экспрессии чувствительного к осмотическому стрессу гена *HOS1* (high expression of osmotically responsive gene 1, экспрессия гена 1 высокой чувствительности к осмотическому стрессу) и белком *SIZ1* (SUMO E3 лигаза). Негативный регулятор реакции на низкотемпературный стресс – ген *HOS1* – кодирует чувствительную к осмотическому давлению E3 убиквитин лигазу, необходимую для убиквитинирования и деградации белка *ICE1* (Dong et al., 2006). Гены *MPK3* и *MPK6* (mitogen activated protein kinase, митоген активируемые протеинкиназы) *A. thaliana* также дестабилизируют *ICE1* посредством фосфорилирования, что снижает транскрипционную активность *ICE1* и как следствие уменьшает холодоустойчивость растений (Li et al., 2017). Напротив, *SIZ1* стабилизирует *ICE1* путем присоединения белка SUMO и, таким образом, стимулирует экспрессию гена *CBF3*, что приводит к повышению устойчивости растения к холоду (рис. 3) (Miura et al., 2007).

*CBF* является представителем семейства факторов транскрипции AP2/ERF (APETALA2/Ethylene Responsive Factor, белок, связывающийся с *apetala2*/этилен-реактивным фактором) и регулирует экспрессию гена *COR*, индуцированную холодом. Семейство AP2/ERF является одним из крупнейших семейств ТФ у растений, играющих важную роль в адаптации растений к холоду и засухе (Mizoi et al., 2012). В недавнем исследовании роли ТФ *ICE1* у миссенс-мутанта *icel-1 A. thaliana* с нефункционирующим геном *DREB1A/CBF3* (Dehydration Responsive Element Binding 1/ CBF3) показано, что репрессия гена *CBF3* у трансгенного *A. thaliana* является результатом замолкания, а не мутации в гене *ICE1*, что ставит под сомнение роль *ICE1*, как регулятора генов *CBF* (Kidokoro et al., 2020). Можно предположить, что *ICE1* отвечает за консервативную способность растений выдерживать низкие положительные температуры (акклиматизацию растений), тогда как путь *CBF* отвечает за способность растений реагировать на внезапное снижение температуры.

У *A. thaliana* идентифицировано шесть генов *CBF*. Гены *CBF1* и *CBF3* положительно влияют на адаптацию к низким температурам, но не связаны с консервативны-

ми механизмами устойчивости к низким положительным температурам. Гены *CBF1* и *CBF3* могут иметь одинаковую функцию, отличную от *CBF2*, который отрицательно влияет на их транскрипцию. Во время адаптации к холоду активация экспрессии гена *CBF2* происходит позже, чем в случае *CBF1* и *CBF3*. *CBF4* был обозначен как ген ответственный за устойчивость к засухе у *A. thaliana* (Haake et al., 2002; Novillo et al., 2007; Zaikina et al., 2019). Для подтверждения роли *CBF1*, *CBF2* и *CBF3* в ответе на абиотический стресс, у *A. thaliana* с использованием технологии CRISPR/Cas9 были получены нокаут-линии с выключенными генами. При анализе полученных линий и контрольных растений была доказана роль этих генов в формировании ответа на низкотемпературный стресс (Zhao et al., 2016).

Уровень экспрессии группы генов *CBF* увеличивается в первые 15 минут после воздействия отрицательных температур, далее активируются гены *COR*, и далее, в течение 2-4 часов, происходит накопление продуктов генов *COR*. Гены семейства *COR* могут также играть важную роль в ответе на осмотический стресс, например, при засухе, поскольку обезвоживание клеток также является результатом низкотемпературного стресса (Thomashow et al., 2001).

Гены *COR/KIN* (cold-regulated/cold-induced, гены чувствительности к низким температурам/индуцируемые холодом): *COR15a* (Liu et al., 2014), *cor6.6* (Wang et al., 1995), *RD29A* (responsive to dehydration; чувствительные к обезвоживанию) (Jia et al., 2012), *LTI78* (low-temperature-induced; индуцируемые низкой температурой) или *ERD* (early responsive to dehydration; раннего распознавания дегидратации) (Henriksson, Trewavas, 2003) кодируют гидрофильные, богатые глицином водорастворимые белки, индуцируемые в ответ на холодовой стресс, которые играют роль в защите клеток от низкой температуры. Эти белки принадлежат к группе дегидринов, относящихся к семейству LEA-белков. В геноме *A. thaliana* идентифицирован 51 ген, кодирующий белки LEA (Hundertmark, Hincha, 2008).

В ряде исследований показано, что во многих физиологических процессах, таких как рост, развитие, старение, а также реакция на биотический и абиотический стресс, участвует ТФ NAC. Трансформированные растения арабидопсиса со сверхэкспрессией гена *VvNAC1* винограда проявляют повышенную толерантность к осмотическому, солевому и холодовому стрессам, а также к патогенам (Le Hénanff et al., 2013). Сверхэкспрессия другого гена – *VvNAC17* – у трансформированного растения арабидопсиса повышает устойчивость к солевому и низкотемпературному стрессу. После воздействия низких температур (4°C) ген *VvNAC17* включался в работу через 12-48 часов (Ju et al., 2020b). Растение *A. thaliana* со сверхэкспрессией *VvNAC08* характеризовалось более высокой устойчивостью к засухе, повышенным уровнем пролина в клетках, а также возрастанием уровня экспрессии генов, связанных с реакцией на стресс (*RD22*, *RD29A*,

*P5CS*, *COR15A* и *COR47*) (Ju et al., 2020a).

Сигнальный путь *ICE-CBF-COR* был обнаружен у ряда других однолетних растений. У пшеницы было идентифицировано 53 гена *ICE*, 37 генов *CBF* и 11 генов *COR*, что почти в 2,5 раза больше, чем у кукурузы, риса и сорго (Guo et al., 2019).

Гомологи гена *CBF* были обнаружены у риса. Трансгенные растения риса со сверхэкспрессией генов *OsDREB1A* и *OsDREB1B*, равно как и генов *DREB1A* и *DREB1B* арабидопсиса, характеризовались повышенной устойчивостью к засухе, холоду и высокому содержанию соли. Эти результаты показывают, что сигнальный путь реакции на холод DREB1/CBF консервативен, а биологические функции белков риса и арабидопсиса, *OsDREB1A* и DREB1, соответственно, схожи (Ito et al., 2006).

Трансгенные растения ярового ячменя с привнесённым от озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) геном *TaCBF14* характеризовались повышенной устойчивостью к низкотемпературному стрессу по сравнению с диким типом (Soltész et al., 2013). Гомологи гена *CBF* были обнаружены у сои. Исследование экспрессии *GmDREB1A;2* и *GmDREB1B;1* (гомологи *CBF*) в трансгенных растениях арабидопсиса показало, что гены включаются в работу при низкотемпературном стрессе. (Yamasaki, Randall, 2016).

У *Nicotiana tabacum* L. были также идентифицированы гены CBF, один из которых, *NtDREB2A*, был активен при действии низких температур (Xiang et al., 2023).

У мягкой пшеницы *T. aestivum* идентифицировано 10 генов, кодирующих ТФ WRKY – тип белков, содержащих «цинковые пальцы», сходных с этилен-зависимыми факторами транскрипции и названных так по наличию WRKY-доменов на N-конце. Экспрессия этих генов повышалась при воздействии полиэтиленгликоля, NaCl, холода и H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>. Сверхэкспрессия индуцируемого при различных видах стресса гена *TaWRKY10* пшеницы в тканях трансгенного табака *N. tabacum* обеспечивала повышенную устойчивость к солевому стрессу и засухе, в тканях этих растений повышалось содержание пролина и растворимых сахаров, тогда как содержание реактивных форм кислорода и малонового альдегида оказалось пониженным (Wang et al., 2013).

Таким образом, согласно данным литературы, у однолетних растений был идентифицирован ряд ТФ, которые могут регулировать передачу сигналов в ответ на низкотемпературный стресс (таблица).

При рассмотрении реакции растений на низкотемпературный стресс можно выделить четыре основных регулона: 1) CBF/DREB; 2) NAC/ZF-HD; 3) AREB/ABF; 4) A/ MYB.

У многолетних культур, в том числе у чая *Camellia sinensis* (L.) Kuntze (Samarina et al., 2020), винограда (Guo R. et al., 2018), цитрусовых (Huang et al., 2013; He et al., 2020), голубики (Walworth et al., 2012) также были идентифицированы гены, определяющие холодостойкость (см. таблицу).

У чая определены гены из каскада *ICE-CBF-COR*: *CsICE1* и *CsCBF1*, которые участвуют в ответе на низкотемпературный стресс. С помощью ПЦР в реальном времени изучали экспрессию генов *CsICE1* и *CsCBF1* при +20°C и +4°C и не выявили изменений в уровне экспрессии *CsICE1*, в то время как *CsCBF1* при +20°C не был активен и включался в работу только при +4°C. Полученные результаты свидетельствовали о том, что путь *ICE1-CBF* ответа на холодостресс консервативен, а роли его компонентов у чая – ТФ *CsICE1* и *CsCBF1* – различаются (Wang et al., 2012). Л.С. Самарина с соавторами (Samarina et al., 2020) с помощью количественной ПЦР сравнили экспрессию 45 генов-кандидатов, индуцируемых низкотемпературным стрессом и засухой. Было показано значительное повышение уровня экспрессии *HSP70*, *SUS1*, *GST*, *DHN1*, *BMY5*, *BHLH102*, *GR-RBP3*, *ICE1*, *GOLS1* и *GOLS3* как при засухе, так и при холоде, что указывает на их важную роль в обоих типах реакций растений на стресс.

В исследовании трансгенных растений голубики показано, что сверхэкспрессия гена *BB-CBF* приводит к повышению устойчивости к низкотемпературному стрессу. Кодирующая последовательность гена *BB-CBF* у устойчивого к холоду сорта голубики ‘Bluecrop’ была привнесена в геном из чувствительного к холоду сорта ‘Legacy’. Трансгенные растения показали повышенную холодоустойчивость, сопоставимую с холодоустойчивым контролем, а уровень экспрессии нижестоящих компонентов регулона CBF у трансгенных растений и устойчивого контроля не различались (Walworth et al., 2012).

У *V. amurensis* выявлена роль этилена в ответе на стресс. Синтез этилена резко усиливается в ответ на различные виды стресса; чем выше чувствительность к этилену у растений, тем выше устойчивость к стрессу. Сверхэкспрессия этилен-зависимого фактора *VaERF057* (ethylene responsive factor, фактор чувствительности к этилену) может регулировать работу других генов, участвующих в ответе на биотический и абиотический стресс, таких как *CBF1*, *CBF2*, *CBF3*, *NCED3*, а также регулировать в нормальных условиях работу генов *WRKY33* и *WRKY70* (Sun et al., 2016).

Известно, что у винограда существует несколько путей ответа на действие низкотемпературного стресса (Saibo et al., 2009, Guo R. et al., 2018). Кроме регуляторной цепи *ICE-CBF-COR*, в ряде работ была показана роль факторов транскрипции WRKY, которые представляют собой большое семейство регуляторных белков, в формировании ответа на абиотические и биотические стрессовые факторы. Сверхэкспрессия гена *WRKY3* винограда

в трансгенных растениях *A. thaliana* приводила к изменению уровней экспрессии других генов ответа на абиотический стресс, что говорит о позитивной роли гена в формировании ответа на неблагоприятные условия окружающей среды (Guo R. et al., 2018).

Огромное семейство генов *LEA*, также определяющее устойчивость к разным видам стресса у растений, отличается значительным разнообразием. У *V. vinifera* выявили 60 членов этого семейства, которые разделили на девять подсемейств *DHN*, *LEA1*, *LEA2*, *LEA3*, *LEA4*, *LEA5*, *LEA6*, *WHY* и *SMP*. Самое большое подсемейство *LEA2* насчитывает 35 генов (Ibrahime et al., 2019). В другом исследовании было обнаружено 52 гена, предположительно принадлежащих к семейству *LEA*. С помощью количественной ПЦР было показано, что 16 из них подвергались активации при холодострессе. На основе филогенетического анализа были выявлены группы генов *LEA1*, *LEA2*, *LEA3*, *LEA5*, *LEA6*, *DHN* и *SMP*, а группа *LEA4* отсутствовала в геноме *V. vinifera*, в связи с чем авторами было выдвинуто предположение, что группа генов *LEA4* была утрачена в ходе эволюции винограда (Xu et al., 2020). Изучение у винограда гена *VvNAC08*, относящегося к семейству *NAC*, показало увеличение экспрессии гена во время воздействия стрессоров, таких как засуха и обезвоживание (Ju et al., 2020a). Кроме того, в геноме *V. vinifera* были идентифицированы АВК-зависимые гены, *VvAREB2* и *VvABF1*, которые участвуют в передаче сигналов при действии абиотических стрессоров (Zandkarimi et al., 2015).

Изучение самого зимостойкого вида винограда *V. amurensis*, геном которого был секвенирован в 2020 году и составил 604,56 Мб, позволило идентифицировать 6850 генов, ответственных за акклиматизацию, в том числе 3676 генов, индуцируемых холодом, и 3174 гена, репрессированных низкими температурами (Xu et al., 2014). Сравнительный анализ геномов *V. amurensis* и *V. vinifera* поможет определить гены, которые участвуют в механизме холодоустойчивости (Wang Y et al., 2021). Чтобы идентифицировать гены-кандидаты, ответственные за устойчивость к низким температурам у *V. amurensis*, Ванг с соавторами (Wang Y et al., 2021) сравнили транскриптомы высокоустойчивого к холоду сорта ‘Shanputao’ (*V. amurensis*) и ‘Muscat Hamburg’ (*V. vinifera*) с низкой холодоустойчивостью после воздействия низких температур. Всего было идентифицировано 7192 гена с дифференциальной экспрессией. Экспрессия генов *CBF3*, *ERF105* и *ZAT10* была выше у *V. amurensis* по сравнению с *V. vinifera* (Wang Yet al., 2021).

Таблица. Гены, участвующие в ответе на стресс у растений  
Table. Genes involved in the stress response in plants

Семейство белков/ Protein family	Гены, участвующие в ответе на стресс/ Genes involved in the stress response	Объект, на котором изучен ген/ The plant on which the gene was studied	Функциональная роль в ответе на стресс/ Functional role in stress response	Литература/ References
AREB/ABF (ABRE-binding protein/ ABRE-binding factor)	<i>AREB1</i>	<i>Vitis vinifera</i> L.	передача сигнала абсцизовой кислоты	Zandkarimi et al., 2015
	<i>ABF2</i>			
ICE	<i>ICE1</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	транскрипционный фактор, запускающий работу <i>CBF</i>	Kurbidaeva et al., 2014
	<i>ICE2</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	повышение устойчивости к низким температурам	
	<i>ICE1</i>	<i>Camellia sinensis</i> (L.) Kuntze	активен в ответ как на холод, так и на засуху	Samarina et al., 2020
CBF/DREB (CBF/DREB (C-repeated Binding Factor/ Dehydration Responsive Elements-Binding proteins)	<i>CBF1</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	адаптация к холоду и засухе	Karimi et al., 2015
	<i>CBF2</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.		
	<i>CBF3</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.		
	<i>CBF4</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	устойчивость к засухе	Novillo et al., 2007, Haake et al., 2002
	<i>CBF14</i>	<i>Triticum aestivum</i> L.	повышение холодоустойчивости	Soltész et al., 2013
	<i>CBF15</i>		повышение холодоустойчивости	
	<i>CBF1/DREB1</i>	<i>Vitis amurensis</i> Rupr.	повышение устойчивости к засухе, холоду и засоленности	Zong et al., 2016
DHN (Dehydrin)	<i>VcDHN14</i>	<i>Vaccinium spp.</i>	повышение холодоустойчивости	Walworth et al., 2012
	<i>VcDHN60</i>			
COR/KIN (cold induced)	<i>COR15a</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	повышение холодоустойчивости	Wang et al., 2009
	<i>cor6.6</i> гомологичен <i>KIN1</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	повышение холодоустойчивости, устойчивости к засухе и осмотическому стрессу	Wang et al., 1995
	<i>LTI78</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	повышение холодоустойчивости	Henriksson, Trewavas, 2003
	<i>VamDHN3</i>	<i>Vitis vinifera</i> L.	участвует в осмотической регуляции, адаптация к абиотическому стрессу	Xu et al., 2020

Семейство белков/ Protein family	Гены, участвующие в ответе на стресс/ Genes involved in the stress response	Объект, на котором изучен ген/ The plant on which the gene was studied	Функциональная роль в ответе на стресс/ Functional role in stress response	Литература/ References
RD (Responsive to Desiccation)	<i>RD29A</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	устойчивость к холоду	Msanne et al., 2011
	<i>RD29A</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	повышение холодоустойчивости	Jia et al., 2012
NAC [No apical meristem (NAM)] transcription factors	<i>NAC1</i>	<i>Vitis vinifera</i> L.	устойчивость к осмотическому, солевому и холодовому стрессам, а также к патогену <i>Vitruis cinerea</i> , включается в ответ на биотические и абиотические стрессы	Le Hénaiff et al., 2013
	<i>NAC17</i>	<i>Vitis vinifera</i> L.	устойчивость к засухе и холоду	Ju et al., 2020b
	<i>VvNAC08</i>	<i>Vitis vinifera</i> L.	устойчивость к засухе, повышает экспрессию генов, связанных со стрессом	Ju et al., 2020a
WRKY	<i>VaWRKY12</i>	<i>Vitis amurensis</i> Rupr. <i>Vitis vinifera</i> L.	повышение холодоустойчивости, устойчивость к абиотическому стрессу	Zhang et al., 2019
	<i>WRKY3</i>	<i>Vitis amurensis</i> Rupr. <i>Vitis vinifera</i> L.	повышение холодоустойчивости, устойчивость к абиотическому стрессу	Guo R. et al., 2018
	<i>VaERF080</i>	<i>Vitis amurensis</i> Rupr.	устойчивость к холоду	Sun et al., 2019
ERF (Ethylene responsive factors)	<i>VaERF087</i>			Sun et al., 2016
	<i>VaERF057</i>	<i>Vitis amurensis</i> Rupr.	передача сигнала гормона стресса (этилен)	Yang et al., 2012
	<i>OsMYB2</i>	<i>Oryza sativa</i> L.	устойчивость к абиотическому стрессу	
MYB (myeloblastosis oncogene transcription factors)	<i>MdMYB23</i>	<i>Malus domestica</i> Borkh.	устойчивость к холоду	An et al., 2018
	<i>MbMYB4</i>	<i>Malus baccata</i> (L.) Borkh.	устойчивость к холоду и засухе	Yao et al., 2022
	<i>VaSAP15</i>	<i>Vitis amurensis</i> Rupr.	устойчивость к холоду	Shu et al., 2021
SAP (stress associated protein)				
PIF (phytochrome interacting factors)	<i>CsPIF8</i>	<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck	устойчивость к холоду	He et al., 2020

Экспрессия генов семейства *SAP* (stress-associated proteins), кодирующих стресс-ассоциированные белки, происходит в ответ на различные биотические и абиотические стрессы и играет важную роль в процессе повышения устойчивости растений. Ген *VaSAP15*, источником которого был *V. amurensis*, проявлял специфическую тканевую экспрессию у различных образцов винограда и сильно экспрессировался в корнях холодоустойчивого *V. amurensis* и в стеблях чувствительного к холоду сорта 'Red Globe' *V. vinifera*. При помощи агробактери-

альной трансформации были получены формы винограда со сверхэкспрессией *VaSAP15*, которые при воздействии низких температур демонстрировали меньшую степень повреждения и повышенную активность ферментов. Кроме того, уровень экспрессии генов *CBF1*, *CBF2*, *CBF3*, *COR27*, *RD29B* и *NCED1*, связанных с устойчивостью к низким температурам, также повышался (Shu et al., 2021).

Принципиальная схема запуска ответа на холододовый стресс представлена на рисунке 3.

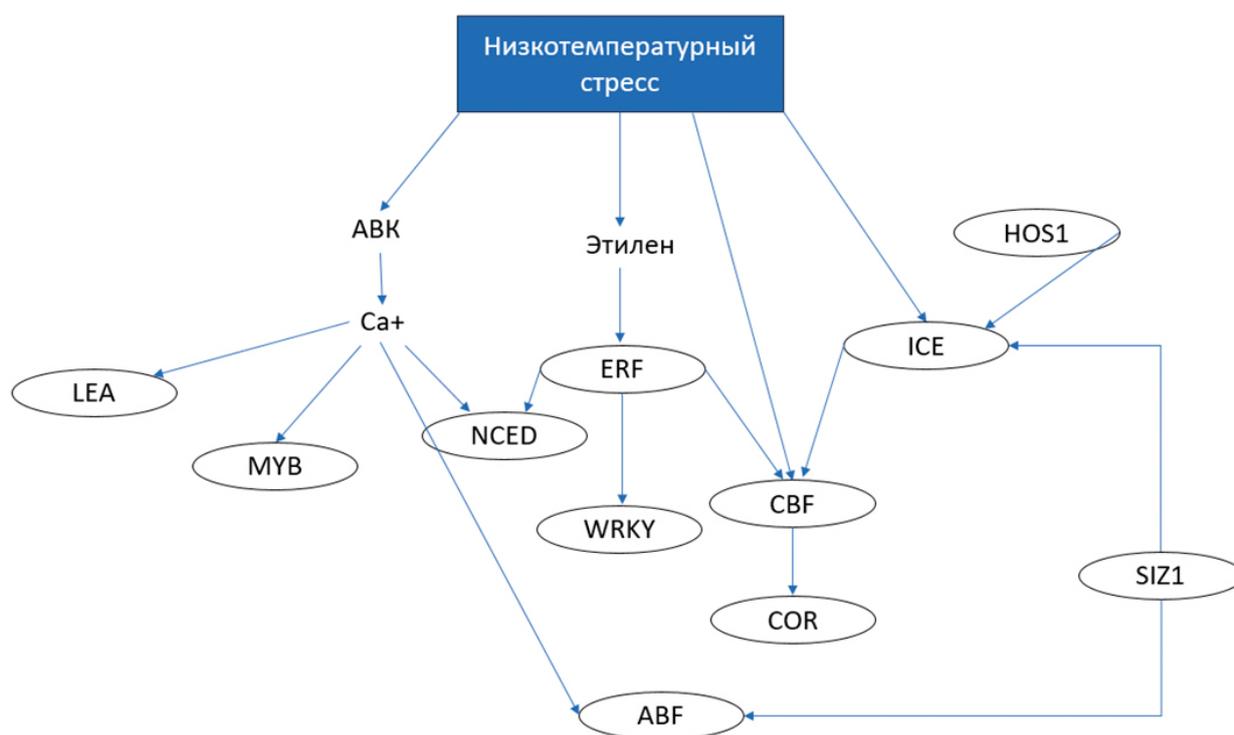


Рис. 3. Взаимодействие генов, отвечающих за устойчивость к низким температурам

Fig. 3. The interaction of genes responsible for resistance to low temperatures

Таким образом, к настоящему времени идентифицировано несколько генов, ответственных за устойчивость растений винограда к холододовому стрессу, и осуществляется исследование путей их взаимодействия.

### Заключение

К настоящему времени проведены исследования на различных объектах (от модельного растения арабидопсис до однолетних и многолетних немодельных видов) и выявлены механизмы адаптации к холододовому стрессу у растений. Установлено, что основной сигнальный путь, регулирующий адаптацию и способность растений выживать при низкотемпературном стрессе, находится под контролем каскада генов *ICE-CBF-COR*. В

этот механизм включены и другие гены, например, *HOS1* и *SIZ*, которые регулируют уровень экспрессии генов *ICE-CBF-COR*. У винограда по данным литературы выделено несколько генов, ответственных за холододостойкость, и экспериментально установлено несколько путей ответа на воздействие низких температур. Остаётся открытым вопрос о работе и вкладе отдельных генов в приобретение холододостойкости у винограда, а также об их взаимодействии. Изучение аллельного разнообразия генов *ICE-CBF-COR* у различных образцов винограда из коллекции ВИР сможет дать понимание, какие формы винограда потенциально могут стать источниками высокой устойчивости к низкотемпературному стрессу. Понимание молекулярных механизмов устойчивости к холододовому стрессу в перспективе даст возможность расширения ареала

возделывания винограда, получения новых холодостойких сортов с помощью методов ускоренной селекции.

## References/Литература

- An J.-P., Li R., Qu F.-J., You C.-X., Wang X.-F., Hao Y.-J. R2R3-MYB transcription factor MdMYB23 is involved in the cold tolerance and proanthocyanidin accumulation in apple. *The Plant Journal*. 2018;96:562-577. DOI: 10.1111/tj.14050
- Chistyakov P.N., Novikova L.Yu. Assessment of the climate needs of grapes on the ETR using GIS technologies. *Viticulture and winemaking*. 2020;49:201-203. [in Russian] (Чистяков П.Н., Новикова Л.Ю. Оценка климатических потребностей винограда на ЕТР с использованием ГИС-технологий. *Виноградарство и виноделие*. 2020;49:201-203).
- Davitaya F.F. Climatic zones of grapes in the USSR (Klimaticheskie zony vinograda v SSSR). Moscow: Pishchepromizdat; 1948. [in Russian] (Давитая Ф.Ф. Климатические зоны винограда в СССР. 2-е изд. Москва: Пищепромиздат; 1948).
- Dong C.H., Agarwal M., Zhang Y., Xie Q., Zhu J.K. The negative regulator of plant cold responses, HOS1, is a RING E3 ligase that mediates the ubiquitination and degradation of ICE1. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2006;103(21):8281-8286. DOI: 10.1073/pnas.0602874103
- Dryagin V.B., Nikolenko A.A. The current state of winemaking in the Russian Federation. *Magarach. Viticulture and winemaking*. 2017;(1):28-30. [in Russian] (Дрягин В. Б., Николенько А. А. Состояние виноградарства Российской Федерации. *Магарач. Виноградарство и виноделие*. 2017;1:28-30).
- FAOSTAT. The Food and Agriculture Organization (FAO) of the United Nations. Available from: URL: <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL/visualize> [accessed Oct. 20, 2023].
- Giacomelli L., Zeilmaker T., Scintilla S., Salvagnin U., van der Voort J.R., Moser C. *Vitis vinifera* plants edited in *DMR6* genes show improved resistance to downy mildew. *bioRxiv. The Preprint Server for Biology*. 2022. DOI: 10.1101/2022.04.19.488768
- Guo J., Ren Y., Tang Z., Shi W., Zhou M. Characterization and expression profiling of the *ICE-CBF-COR* genes in wheat. *PeerJ. Life and Environment*. 2019;7:e8190. DOI: 10.7717/peerj.8190
- Guo R., Qiao H., Zhao J., Wang X., Tu M., Guo C., Wan R., Li Z., Wang X. The grape *VIWRKY3* gene promotes abiotic and biotic stress tolerance in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *Frontiers in Plant Science*. 2018;9:545. DOI: 10.3389/fpls.2018.00545
- Guo X., Liu D., Chong K. Cold signaling in plants: insights into mechanisms and regulation. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2018;60(9):745-756. DOI: 10.1111/jipb.12706
- Haake V., Cook D., Riechmann J., Pineda O., Thomashow M.F., Zhang J.Z. Transcription factor CBF4 is a regulator of drought adaptation in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*. 2002;130(2):639-648. DOI: 10.1104/pp.006478
- He Z., Zhao T., Yin Z., Liu J., Cheng Y., Xu J. The phytochrome-interacting transcription factor CsPIF8 contributes to cold tolerance in citrus by regulating superoxide dismutase expression. *Plant Science*. 2020;298:110584. DOI: 10.1016/j.plantsci.2020.110584
- Henriksson K.N., Trewavas A.J. The effect of short-term low-temperature treatments on gene expression in *Arabidopsis* correlates with changes in intracellular Ca<sup>2+</sup> levels. *Plant, Cell & Environment*. 2003;26(4):485-496. DOI: 10.1046/j.1365-3040.2003.00979.x
- Hewer M.J., Brunette M. Climate change impact assessment on grape and wine for Ontario, Canada's appellations of origin. *Regional Environmental Change*. 2020;20(3):86. DOI: 10.1007/s10113-020-01673-y
- Huang G.T., Ma S.L., Bai L.P., Zhang L., Ma H., Jia P., Liu J., Zhong M., Guo Z.F. Signal transduction during cold, salt, and drought stresses in plants. *Molecular Biology Reports*. 2012;39(2):969-987. DOI: 10.1007/s11033-011-0823-1
- Huang X.S., Wang W., Zhang Q., Liu J.H. A basic helix-loop-helix transcription factor, *PvrbHLH*, of *Poncirus trifoliata* confers cold tolerance and modulates peroxidase-mediated scavenging of hydrogen peroxide. *Plant Physiology*. 2013;162(2):1178-1194. DOI: 10.1104/pp.112.210740
- Hundertmark M., Hinch D.K. LEA (Late Embryogenesis Abundant) proteins and their encoding genes in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Genomics*. 2008;9:118. DOI: 10.1186/1471-2164-9-118
- Hwarari D., Guan Y., Ahmad B., Movahedi A., Min T., Hao Z., Lu Y., Chen J., Yang L. ICE-CBF-COR signaling cascade and its regulation in plants responding to cold stress. *International Journal of Molecular Sciences*. 2022;23(3):1549. DOI: 10.3390/ijms23031549
- Ibrahime M., Kibar U., Kazan K., Özmen C.Y., Mutaf F., Aşçı S.D., Aydemir B.Ç., Ergül A. Genome-wide identification of the LEA protein gene family in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Tree Genetics & Genomes*. 2019;15:1-14. DOI: 10.1007/s11295-019-1364-3
- Ito Y., Katsura K., Maruyama K., Taji T., Kobayashi M., Seki M., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. Functional analysis of rice DREB1/CBF-type transcription factors involved in cold-responsive gene expression in transgenic rice. *Plant and Cell Physiology*. 2006;47(1):141-153. DOI: 10.1093/pcp/pci230
- Jia H., Zhang S., Ruan M., Wang Y., Wang C. Analysis and application of *RD29* genes in abiotic stress response. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2012;34:1239-1250. DOI: 10.1007/s11738-012-0969-z
- Jones G.V., Reid R., Vilks A. Climate, grapes, and wine: structure and suitability in a variable and changing climate. In: P.H. Dougherty (ed.). *The Geography of Wine: Regions, Terroir and Techniques*. Dordrecht: Springer; 2012. p.109-133. DOI: 10.1007/978-94-007-0464-0\_7
- Ju Y.L., Min Z., Yue X.F., Zhang Y.L., Zhang J. X., Zhang Z.Q., Fang Y.L. Overexpression of grapevine *VvNAC08* enhances drought tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2020a;151:214-222. DOI: 10.1016/j.plaphy.2020.03.028
- Ju Y.L., Yue X.F., Min Z., Wang X.H., Fang Y.L., Zhang J.X. *VvNAC17*, a novel stress-responsive grapevine (*Vitis vinifera* L.) NAC transcription factor, increases sensitivity to abscisic acid and enhances salinity, freezing, and drought tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2020b;146:98-111. DOI: 10.1016/j.plaphy.2019.11.002
- Karimi M., Ebadi A., Mousavi S.A., Salami S.A., Zarei A. Comparison of CBF1, CBF2, CBF3 and CBF4 expression in some grapevine cultivars and species under cold stress. *Scientia Horticulturae*. 2015;197:521-526. DOI: 10.1016/j.scienta.2015.10.011
- Kidokoro S., Kim J.S., Ishikawa T., Suzuki T., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. *DREB1A/CBF3* is repressed by transgene-induced DNA methylation in the *Arabidopsis icel1* mutant. *The Plant Cell*. 2020;32(4):1035-1048. DOI: 10.1105/tpc.19.00532
- Kravchenko L.V. Genetic resources of grapes, their reaction to changing environmental conditions (Geneticheskie resursy vinograda, ikh reaktsiya na izmenenie usloviy sredy). In: *Mobilization and conservation of genetic resources of grapes, improvement of methods of the breeding process; 2008 August 13-14; Novocherkassk, Russia (Mobilizatsiya i sokhraneniye geneticheskikh resursov vinograda, sovershenstvovaniye metodov selektsionnogo processa: materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii; 13-14 avgusta 2008 g.; Novocherkassk, Rossiya)*. Novocherkassk; 2008. p.3-10. [in Russian] (Кравченко Л.В. Генетические ресурсы винограда, их реакция на изменение условий среды. В кн.: *Мобилизация и сохранение генетических ресурсов винограда, совершенствование методов селекционного процесса: материалы международной научно-практической конференции; 13-14 августа 2008 г.; Новочеркасск, Россия*. Новочеркасск; 2008. С.3-10).
- Kurbidaeva A., Ezhova T., Novokreshchenova M. *Arabidopsis thaliana* ICE2 gene: phylogeny, structural evolution and functional diversification from ICE1. *Plant science*. 2014;229:10-22. DOI: 10.1016/j.plantsci.2014.08.011
- Le Héaniff G., Profizi C., Courteaux B., Rabenoelina F., Gérard C., Clément C., Baillieux F., Cordelier S., Dhondt-Cordelier S. Grapevine NAC1 transcription factor as a convergent node in developmental processes, abiotic stresses, and necrotrophic/biotrophic pathogen tolerance. *Journal of Experimental Botany*. 2013;64(16):4877-4893. DOI: 10.1093/jxb/ert277
- Li H., Ding Y., Shi Y., Zhang X., Zhang S., Gong Z., Yang S. MPK3-

- and MPK6-mediated ICE1 phosphorylation negatively regulates ICE1 stability and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Developmental cell*. 2017;43(5):630-642. DOI: 10.1016/j.devcel.2017.09.025
- Liu D., Li W., Cheng J., Hou L. Expression analysis and functional characterization of a cold-responsive gene *COR15A* from *Arabidopsis thaliana*. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2014;36(9):2421-2432. DOI: 10.1007/s11738-014-1615-8
- Medvedev S.S. Plant physiology: textbook (Fiziologiya rasteniy: uchebnik). St. Petersburg: BHV-Petersburg; 2012. [in Russian] (Медведев С.С. Физиология растений: учебник. Санкт-Петербург: БХВ-Петербург; 2012).
- Miura K., Jin J.B., Lee J., Yoo C.Y., Stirn V., Miura T., Ashworth E.N., Bressan R.A., Yun D.J., Hasegawa P.M. SIZ1-mediated sumoylation of ICE1 controls *CBF3/DREB1A* expression and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*. 2007;19(4):1403-1414. DOI: 10.1105/tpc.106.048397
- Mizoi J., Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K. AP2/ERF family transcription factors in plant abiotic stress responses. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Gene Regulatory Mechanisms*. 2012;1819(2):86-96. DOI: 10.1016/j.bbagr.2011.08.004
- Msanne J., Lin J., Stone J.M., Awada T. Characterization of abiotic stress-responsive *Arabidopsis thaliana* *RD29A* and *RD29B* genes and evaluation of transgenes. *Planta*. 2011;234(1):97-107. DOI: 10.1007/s00425-011-1387-y
- Naumova L.G., Novikova L.Y. Diversity on temperature demands of grapes varieties collection of Ya.I. Potapenko All-Russian Research Institute of Viticulture and Winemaking. *Fruit Growing and Viticulture of South Russia*. 2015;36(6):86-99. [in Russian] (Наумова Л.Г. Новикова Л.Ю. Разнообразие сортов винограда коллекции Всероссийского НИИВиВ им. Я.И. Потапенко по температурным потребностям. *Плодоводство и виноградарство Юга России*. 2015;36(6):86-99).
- Negrul A.M., Gordeeva L.N., Kalmykova T.I. Ampelography with the basics of viticulture (Ампелография с основами виноградарства). Moscow: Vysshaya shkola Publishers; 1979. [in Russian] (Негрюль А.М., Гордеева Л.Н., Калмыкова Т.И. Ампелография с основами виноградарства. Москва: Высшая школа; 1979).
- Novikova L.Y., Ozerski P.V. Forecast for the zone of viticulture in European Russia under climate change. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;26(3):264-271. [in Russian] (Новикова Л.Ю., Озерский П.В. Прогноз зоны возделывания винограда на европейской территории России в условиях изменения климата. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2022;26(3):264-271). DOI: 10.18699/VJGB-22-33
- Novillo F., Medina J., Salinas J. *Arabidopsis* CBF1 and CBF3 have a different function than CBF2 in cold acclimation and define different gene classes in the CBF regulon. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2007;104(52):21002-7. DOI: 10.1073/pnas.0705639105
- Olivares F., Loyola R., Olmedo B., de los Angeles Miccono M., Aguirre C., Vergara R., Riquelme D., Madrid G., Plantat P., Mora R., Espinoza D., Prieto H. CRISPR/Cas9 targeted editing of genes associated with fungal susceptibility in *Vitis vinifera* L. cv. Thompson seedless using geminivirus-derived replicons. *Frontiers in Plant Science*. 2021;12:791030. DOI: 10.3389/fpls.2021.791030
- Ren C., Liu X., Zhang Z., Wang Y., Duan W., Li S., Liang Z. CRISPR/Cas9-mediated efficient targeted mutagenesis in Chardonnay (*Vitis vinifera* L.). *Scientific Reports*. 2016;6(1):32289. DOI: 10.1038/srep32289
- Rosstat. Federal State Statistics Service. Available from: [https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/pl\\_m\\_xls](https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/pl_m_xls) [accessed Oct. 20, 2023]. [in Russian] (Росстат. Федеральная служба государственной статистики). URL: [https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/pl\\_m\\_xls](https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/pl_m_xls) [дата обращения: 20.10.2023].
- Saibo N.J., Lourenço T., Oliveira M.M. Transcription factors and regulation of photosynthetic and related metabolism under environmental stresses. *Annals of botany*. 2009;103(4):609-623. DOI: 10.1093/aob/mcn227
- Samarina L.S., Bobrovskikh A.V., Doroshkov A.V., Malyukova L.S., Matskiv A.O., Rakhmangulov R.S., Koninskaya N.G. Malyarovskaya V.I., Tong W., Xia E., Manakhova K.A., Ryndin A.V., Orlov Y.L. Comparative expression analysis of stress-inducible candidate genes in response to cold and drought in tea plant [*Camellia sinensis* (L.) Kuntze]. *Frontiers in Genetics*. 2020;11:611283. DOI: 10.3389/fgene.2020.611283
- Shu X., Ding L., Gu B., Zhang H., Guan P., Zhang J. A stress associated protein from Chinese wild *Vitis amurensis*, VaSAP15, enhances the cold tolerance of transgenic grapes. *Scientia Horticulturae*. 2021;285:110147. DOI: 10.1016/j.scienta.2021.110147
- Soltész A., Smedley M., Vashegyi I., Galiba G., Harwood W., Vágújfalvi A. Transgenic barley lines prove the involvement of *TaCBF14* and *TaCBF15* in the cold acclimation process and in frost tolerance. *Journal of Experimental Botany*. 2013;64(7):1849-1862. DOI: 10.1093/jxb/ert050
- Sun X., Zhao T., Gan S., Ren X., Fang L., Karungo S.K., Wang Y., Chen L., Li S., Xin H. Ethylene positively regulates cold tolerance in grapevine by modulating the expression of ETHYLENE RESPONSE FACTOR 057. *Scientific reports*. 2016;6(1):24066. DOI: 10.1038/srep24066
- Sun X., Zhu Z., Zhang L., Fang L., Zhang J., Wang Q., Li S., Liang Z., Xin H. Overexpression of ethylene response factors *VaERF080* and *VaERF087* from *Vitis amurensis* enhances cold tolerance in *Arabidopsis*. *Scientia Horticulturae*. 2019;243:320-326. DOI: 10.1016/j.scienta.2018.08.055
- Thomashow M.F., Gilmour S.J., Stockinger E.J., Jaglo-Ottosen K.R., Zarka D.G. Role of the *Arabidopsis* CBF transcriptional activators in cold acclimation. *Physiologia Plantarum*. 2001;112(2):171-175. DOI: 10.1034/j.1399-3054.2001.1120204.x
- Tumanov I.I. Physiological foundations of winter hardiness of cultivated plants (Fiziologicheskie osnovy zimostoykosti kul'turnykh rasteniy). Moscow; Leningrad: Selkhozizdat; 1940. [in Russian] (Туманов И.И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. Москва; Ленинград: Сельхозиздат; 1940).
- Walker M.A., Heinitz C., Riaz S., Uretsky J. Grape Taxonomy and Germplasm. In: D. Cantu, M.A. Walker (eds). *The Grape Genome. Ser. Compendium of Plant Genomes (CPG)*. Springer, Cham; 2019. p.25-38. DOI: 10.1007/978-3-030-18601-2\_2
- Walworth A.E., Rowland L.J., Polashock J.J., Hancock J.F., Song G.Q. Overexpression of a blueberry-derived *CBF* gene enhances cold tolerance in a southern highbush blueberry cultivar. *Molecular Breeding*. 2012;30:1313-1323. DOI: 10.1007/s11032-012-9718-7
- Wang C., Deng P., Chen L., Wang X., Ma H., Hu W., Yao N., Feng Y., Chai R., Yang G., He G. A wheat WRKY transcription factor TaWRKY10 confers tolerance to multiple abiotic stresses in transgenic tobacco. *PLoS ONE*. 2013;8(6):e65120. DOI: 10.1371/journal.pone.0065120
- Wang D.Z., Jin Y.N., Ding X.H., Wang W.J., Zhai S.S., Bai L.P., Guo Z.F. Gene regulation and signal transduction in the ICE-CBF-COR signaling pathway during cold stress in plants. *Biochemistry (Moscow)*. 2017;82:1103-1117. DOI: 10.1134/S0006297917100030
- Wang H., Datla R., Georges F., Loewen M., Cutler A.J. Promoters from *kin1* and *cor6.6*, two homologous *Arabidopsis thaliana* genes: transcriptional regulation and gene expression induced by low temperature, ABA, osmoticum and dehydration. *Plant Molecular Biology*. 1995;28:605-617. DOI: 10.1007/BF00021187
- Wang Y., Hua J. A moderate decrease in temperature induces *COR15a* expression through the CBF signaling cascade and enhances freezing tolerance. *The Plant Journal*. 2009;60(2):340-349. DOI: 10.1111/j.1365-3113.2009.03959.x
- Wang Y., Jiang C.J., Li Y.Y., Wei C.L., Deng W.W. *CsICE1* and *CsCBF1*: two transcription factors involved in cold responses in *Camellia sinensis*. *Plant Cell Reports*. 2012;31(1):27-34. DOI: 10.1007/s00299-011-1136-5
- Wang Y., Xin H., Fan P., Zhang J., Liu Y., Dong Y., Wang Z., Yang Y., Zhang Q., Ming R., Zhong G.Y., Li S., Liang Z. The genome of Shanputao (*Vitis amurensis*) provides a new insight into cold tolerance of grapevine. *The Plant Journal*. 2021;105(6):1495-1506. DOI: 10.1111/tpj.15127
- Wang Z., Darren D.C.J., Wang Y., Xu G., Ren C., Liu Y., Kuang Y., Fan P., Li S., Xin H., Liang Z. GRAS-domain transcription factor PAT1 regulates jasmonic acid biosynthesis in grape cold stress response. *Plant Physiology*. 2021;186(3):1660-1678. DOI: 10.1093/plphys/kiab142
- Xiang Y., Wu C., Sheng S., Huang P., Zhang M., Fang M., Yang J.,

- Huang Y., Cao F., Liu B., Li H., Zhou Y., Duan S., Pu W., Liu L.H. Molecular identification of twenty *NtDREB* homologs and overexpression of *NtDREB\_A2* improved plant growth in response to cold-stress and P-nutrition limitation. *Environmental and Experimental Botany*. 2023. URL: <https://www.x-mol.net/paper/article/1728425211986726912> [accessed 21.11.2023]
- Xu M., Tong Q., Wang Y., Wang Z., Xu G., Elias G.K., Li S., Liang Z. Transcriptomic analysis of the grapevine *LEA* gene family in response to osmotic and cold stress reveals a key role for *VamDHN3*. *Plant and Cell Physiology*. 2020;61(4):775-786. DOI: 10.1093/pcp/pcaa004
- Xu W., Li R., Zhang N., Ma F., Jiao Y., Wang Z. Transcriptome profiling of *Vitis amurensis*, an extremely cold-tolerant Chinese wild *Vitis* species, reveals candidate genes and events that potentially connected to cold stress. *Plant Molecular Biology*. 2014;86:527-541. DOI: 10.1007/s11103-014-0245-2
- Yamasaki Y., Randall S.K. Functionality of soybean CBF/DREB1 transcription factors. *Plant Science*. 2016;246:80-90. DOI: 10.1016/j.plantsci.2016.02.007
- Yang A., Dai X., Zhang W. A R2R3-type MYB gene, *OsMYB2*, is involved in salt, cold, and dehydration tolerance in rice. *Journal of Experimental Botany*. 2012;63(7):2541-2556. DOI: 10.1093/jxb/ert431
- Yao C., Li X., Li Y., Yang G., Liu W., Shao B., Zhong J., Huang P., Han D. Overexpression of a *Malus baccata* MYB transcription factor gene *MbMYB4* increases cold and drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *International Journal of Molecular Sciences*. 2022;23(3):1794. DOI: 10.3390/ijms23031794
- Zaikina E.A., Rumyantsev S.D., Sarvarova E.R., Kuluev B.R. Transcription factor genes involved in plant response to abiotic stress factors. *Ecological Genetics*. 2019;17(3):47-58. DOI: 10.17816/ecogen17347-58
- Zandkarimi H., Ebadi A., Salami S.A., Alizade H., Baisakh N. Analyzing the expression profile of *AREB/ABF* and *DREB/CBF* genes under drought and salinity stresses in grape (*Vitis vinifera* L.). *PLoS ONE*. 2015;10(7):e0134288. DOI: 10.1371/journal.pone.0134288
- Zhang L., Zhao T., Sun X., Wang Y., Du C., Zhu Z., Gichuki D.K., Wang Q., Li S., Xin H. Overexpression of *VaWRKY12*, a transcription factor from *Vitis amurensis* with increased nuclear localization under low temperature, enhances cold tolerance of plants. *Plant Molecular Biology*. 2019;100:95-110. DOI: 10.1007/s11103-019-00846-6
- Zhao C., Zhang Z., Xie S., Si T., Li Y., Zhu J.K. Mutational evidence for the critical role of CBF transcription factors in cold acclimation in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*. 2016;171(4):2744-2759. DOI: 10.1104/pp.16.00533
- Zong J.M., Li X.W., Zhou Y.H., Wang F.W., Wang N., Dong Y.Y., Yuan Y.X., Chen H., Liu X.M., Yao N., Li H.Y. The *AaDREB1* transcription factor from the cold-tolerant plant *Adonis amurensis* enhances abiotic stress tolerance in transgenic plant. *International Journal of Molecular Sciences*. 2016;17(4):611. DOI: 10.3390/ijms17040611

### Информация об авторах

**Мария Викторовна Ерастенкова**, аспирант, младший научный сотрудник, Лаборатория генетики, селекции и биотехнологии ягодных и декоративных культур, Отдел 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, [m.erastenkova@vir.nw.ru](mailto:m.erastenkova@vir.nw.ru), <https://orcid.org/0000-0002-7328-437X>

**Надежда Геннадьевна Тихонова**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Отдел 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, [n.g.tikhonova@vir.nw.ru](mailto:n.g.tikhonova@vir.nw.ru), <https://orcid.org/0000-0001-7098-7662>

**Юлия Васильевна Ухатова**, кандидат биологических наук, заместитель директора института по научно-организационной работе, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44; старший научный сотрудник, Научно-технологический университет «Сириус» (Университет «Сириус»), 354340 Россия, Краснодарский край, федеральная территория Сириус, поселок городского типа Сириус, Олимпийский пр., 1, [y.ukhatova@vir.nw.ru](mailto:y.ukhatova@vir.nw.ru), <https://orcid.org/0000-0001-9366-0216>

### Information about the authors

**Maria V. Erastenkova**, Postgraduate Student, Associate Researcher, Laboratory of Genetics, Breeding and Biotechnology of Berry and Ornamental Crops, Department of Fruit Crops Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, [m.erastenkova@vir.nw.ru](mailto:m.erastenkova@vir.nw.ru), <https://orcid.org/0000-0002-7328-437X>

**Nadezhda G. Tikhonova**, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Department of Fruit Crops Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, [n.g.tikhonova@vir.nw.ru](mailto:n.g.tikhonova@vir.nw.ru), <https://orcid.org/0000-0001-7098-7662>

**Yulia V. Ukhatova**, Cand. Sci. (Biology), Deputy Director for Scientific and Organizational Work, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia; Senior Researcher, Sirius University, 1, Olympic avenue, Sirius urban-type settlement, Sirius Federal Territory, Krasnodar region, 354340 Russia, [y.ukhatova@vir.nw.ru](mailto:y.ukhatova@vir.nw.ru), <https://orcid.org/0000-0001-9366-0216>

**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 20.11.2023; одобрена после рецензирования 08.12.2023; принята к публикации 22.12.2023.

The article was submitted on 20.11.2023; approved after reviewing on 08.12.2023; accepted for publication on 22.12.2023.

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 позволяют 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 молочнокветкового *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 древовидно-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 позволяет 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. Кемудария-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 внутривидовая 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>mlokosewitschii</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
	<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 Делаваея *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'  $M24 \times P. \times suffruticosa$  '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. \times 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, закупают 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 сортовых пионов состоит на 39% из сортов, выведенных в США, 32% – сорта Франции и 20% – сорта советской селекции (рисунок; 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 Okamyt', 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 *Paeonia*: *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 межсортовых 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 Алтай», 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 кариоти-па 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 межсекцион-ные скрещивания, постоянно увеличивается, что созда-ет предпосылки для получения еще большего разнообра-зия 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 гибри-дизации ограничены нескрещиваемостью видов, низкой всхожестью гибридных семян, стерильностью гибридных растений. Одной из задач в настоящее время является получение фертильного гибрида второго поколения, спо-собного завязывать семена (Cheng et al. 2007; Tokareva, 2018; Yang et al., 2020).

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

### Потенциал использования биотехнологических методов в селекционном процессе

Традиционная селекция пионов является трудоем-ким процессом, который охватывает большой временной период ввиду длительного вступления сеянцев в генера-тивную фазу, низкого процента всхожести гибридных семян, расщепления по целевому признаку в потомстве. Получение форм с интересующими селекционера при-знаками может занимать временной интервал до 10 лет. Вследствие этого, как и у многих других декоративных растений, в селекции пионов используют методы био-технологии, которые позволяют ускорить этот процесс за счет существенного облегчения процесса размноже-ния 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* ста-ло ключевым этапом работ по трансформации растений. Культивирование *in vitro* считается эффективным спосо-бом сохранения гермоплазмы за счет массового клональ-ного размножения. Создание универсальной и эффек-тивной 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 длитель-ный и сложный период покоя семян (до 2-3 лет) и мед-ленный рост самого растения: для получения взрослого

растения из семян древовидного пиона потребует около 10 лет (Shen et al., 2014). Этот процесс может быть значи-тельно ускорен за счет сокращения периода прорастания при культивировании эмбрионов *in vitro*. Так 5-6-месяч-ные растения, выращенные из эмбрионов, получен-ных от скрещивания сортов *P. × suffruticosa* и введенных в культуру *in vitro*, не отличались по степени развития от двухлетних сеянцев, полученных из проросших в есте-ственных условиях семян (Cheng, 2007). Для *P. lactiflora* были разработаны протоколы культивирования зрелых зиготических зародышей; лучшие результаты были полу-чены 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 прорасти через 20 дней, а зародыши с удаленным эндоспермом прорастали уже через 5 дней. Всхожесть семян с удалённым эндоспермом составляла 89%, а доля растений, полученных из проростков – 61% (Shen et al., 2014). Некоторые авторы полагают, что куль-тивирование 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 изуче-ния микроклонального размножения *P. × suffruticosa*: при использовании в качестве первичных эксплантов лепест-ков цветка был успешно индуцирован каллус, из кото-рого получены регенеранты (Chen et al., 2022). Авто-ры 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-дихлор-феноксиуксусная кислота), и 0,3 мг/л НУК (1-нафтилук-сусная кислота) – была определена оптимальной средой индукции каллуса. Были также подобраны серии доба-вок, эффективных для успешной пролиферации, диф-ференциации и индукции корней. Полученные растения после акклиматизации и пересадки успешно развивались. В исследовании с помощью сканирующего электронно-го микроскопа на поверхности каллуса выявлены раз-личные структуры, очевидно, оказывающие влияние на эффективность дифференцировки почек. Предложенная эффективная и быстрая система регенерации каллусов, образованных из лепестков пионов, открывает новые воз-можности 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 исследо-ваниях культуры тканей травянистого пиона. С ноября по март почки материнских растений хорошо развиты, диф-ференциация и пролиферация в культуре *in vitro* высо-ки, поэтому отбор эксплантов рекомендуется проводить именно в этот период. Оптимальной средой для индукции спящих почек *P. lactiflora* является среда MS половин-ной концентрации, включающая 1 мг/л ГК<sub>3</sub> (гиббереллин GA3 от англ. Gibberellic Acid 3) и 1 мг/л БАП. Подходя-щей средой для размножения побегов является MS поло-винной 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 ГК<sub>3</sub>; 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 ГК<sub>3</sub> (Shen et al., 2012).

Были разработаны эффективные протоколы соматического эмбриогенеза с использованием эксплантов из семян *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 семена, 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 (тидазурон), 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 CaCl<sub>2</sub> и MgSO<sub>4</sub> 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* (Mehbub 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 семян 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* фенилаланинаммониолиаза, *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* (миелобластоза), регулирующих транскрипцию структурных генов, участвующих в биосинтезе антоцианов: *PqMYB4*, *PsMYB114L*, *PsMYB12L*, *PrMYB5*, *PsMYB11*, *PsMYB58*, *PsMYB57*, *PsMYB30*, *PsMYB44*, *PqMYBFL*. Так *PrMYB5* и *PsMYB111*, 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 *PIP19L* и *PIMYB108*, участвующие в контроле засухоустойчивости у *P. lactiflora*. Ген *PIP19L* участвует в контроле синтеза абсцизовой кислоты (АВА) и индуцирует участие сигнального пути АВА в реакции на засуху. Стресс от засухи индуцирует экспрессию гена *PIP19L*, способствуя увеличению содержания АВА в клетках растений, а затем активировать 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 (GISH 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](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 (Genofond i selektsiya pionov v Ukraine). 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](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](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/peoniesofworldta0000hong/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 qini*. *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
- Mehub 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 *PIP19L* 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-institutu 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: 10.30901/2658-6266-2022-3-01
- 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: 10.30901/2658-6266-2021-4-04
- 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., Wanga 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 to the Botanical Garden Peter the Great. *Proceedings of Gorky 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: travyanistyte, drevovidnye, gibridy Ito: polnyi spravochnik). Moscow: Phytun 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 of 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 qiu* 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.

Обзорная статья

УДК 581.1:577.21:631.52:635.9

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-09



## Гены холодоустойчивости плодовых культур

Р. С. Рахмангулов, И. В. Барабанов, А. А. Иванов

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

**Автор, ответственный за переписку:** Руслан Султанович Рахмангулов, r.rakhmangulov@vir.nw.ru

Плодовые культуры – незаменимый источник необходимых нутриентов, макро- и микроэлементов, витаминов, органических кислот, антиоксидантов. Сегодня подавляющая часть предложения на рынке плодов обеспечивается зарубежными производителями. Замещение импорта и удовлетворение запроса населения Российской Федерации на потребление плодов силами отечественного агропромышленного комплекса невозможно без расширения географии посевных площадей, в том числе и в зоны рискованного земледелия, что требует выведения морозостойких (холодоустойчивых) сортов плодовых культур. Применение в селекционной работе современных биотехнологических и молекулярно-генетических методов позволит повысить рентабельность плодоводства за счет снижения сроков получения растений с требуемыми признаками и возможности комплексной оценки перспективности генотипов родительских форм.

В обзоре рассмотрены современные данные по генам устойчивости плодовых и ягодных культур к низким температурам, в том числе охарактеризованы гены, кодирующие ключевые рецепторы, сигнальные, эффекторные белки, факторы транскрипции у яблони, груши, персика, ананаса, земляники. Приведены известные механизмы их работы, активации, регуляции, описаны сигнальные каскады.

**Ключевые слова:** гены устойчивости к низкотемпературному стрессу, плодовые культуры, транскрипционные факторы, криопротекторы, морозостойкость, холодоустойчивость, зимостойкость

**Благодарности:** Статья подготовлена в рамках государственного задания (№ FGEM-2022-0011 «Разработка подходов ускоренной селекции для улучшения хозяйственно ценных признаков декоративных и ягодных культур»).

**Для цитирования:** Рахмангулов Р.С., Барабанов И.В., Иванов А.А. Гены холодоустойчивости плодовых культур. *Биотехнология и селекция растений*. 2023;6(4):82-92. DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-09

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.

© Рахмангулов Р.С., Барабанов И.В., Иванов А.А., 2023

---

Review article

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-09

## Cold resistance genes of fruit crops

Ruslan S. Rakhmangulov, Ivan V. Barabanov, Aleksandr A. Ivanov

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

**Corresponding author:** Ruslan S. Rakhmangulov, r.rakhmangulov@vir.nw.ru

Fruit crops are an irreplaceable source of essential nutrients, macro- and microelements, vitamins, organic acids, and antioxidants. Today, the overwhelming part of fruit supply in the market is provided by foreign producers. Import substitution and meeting the demand of the Russian Federation population for fruit consumption by the domestic agro-industrial complex is impossible without expanding the geography of cultivation areas, including those in zones of risky agriculture, which requires breeding of frost-resistant (cold-resistant) cultivars (fruit crops). Application of modern biotechnological and molecular genetic methods in breeding work will increase the profitability of fruit growing by reducing the time required for obtaining plants with the desired traits and by complex evaluation of the prospects of genotypes of parental forms. The present review considers modern data on cold tolerance genes of various fruit and berry crops, summarizes the known mechanisms of their action, activation, and regulation. The review considers modern data on genes of fruit and berry crops resistance to low temperatures, including characterization of genes encoding key receptors, signaling, effector proteins, and transcription factors in apple, pear, peach, pineapple, and strawberry. The known mechanisms of their operation, activation, regulation are given, and signaling cascades are described.

**Keywords:** cold resistance genes, fruit crops, transcription factors, cryoprotectants, frost resistance, cold tolerance, winter hardiness

---

**Acknowledgments:** The article was prepared as part of the State Assignment to VIR in accordance with the R&D Thematic Plan Topic No. FGEM-2022-0011 “Development of accelerated breeding approaches to the improvement of economically important traits of ornamental and berry crops”.

**For citation:** Rakhmangulov R.S., Barabanov I.V., Ivanov A.A. Cold resistance genes of fruit crops. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2023;6(4):82-92. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-09

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.

---

© Rakhmangulov R.S., Barabanov I.V., Ivanov A.A., 2023

## Введение

Фруктовые культуры, наиболее перспективными среди которых являются яблоня, груша, фундук, алыча, вишня, боярышник, вишня войлочная, рябина черноплодная, рябина красная, черешня, черемуха, персик, абрикос, земляника, имеют важное значение в развитии сельского хозяйства и обеспечении продовольственной безопасности страны. Они являются незаменимым источником полезных нутриентов, обладающих высокой пищевой ценностью и способствующих профилактике ряда заболеваний (Akimov et al., 2019).

По данным FAOSTAT (FAOSTAT, 2023), общемировой валовой сбор плодов и ягод за 2020 год составил свыше 780 млн. т. Лидерами среди стран производителей являются Китай, на долю которого приходится 20% от всего мирового объема производства, Индия (13%), Бразилия (6%), США (4%) и Индонезия (3%). На долю России приходится около 0,4% производства. Доля импорта продукции при этом составила порядка 70%. Учитывая природно-климатические условия Российской Федерации, основное промышленное производство фруктовых культур сконцентрировано в Южном, Центральном, Северо-Кавказском и Приволжском федеральных округах, где лидерами являются Краснодарский край, Ростовская, Волгоградская, Московская, и Нижегородская области, Кабардино-Балкарская Республика, Республика Дагестан, Республика Крым. В других регионах выращивание фруктовых культур не демонстрирует выдающихся показателей, в основном сосредоточено на личных приусадебных участках.

Для увеличения доли отечественной продукции в народном потреблении необходима интенсификация процессов производства и расширение площадей возделывания, что неизбежно повлечет за собой необходимость продвижения фруктовых культур в северные регионы страны. В этой связи актуальной задачей является выведение сортов, устойчивых к суровым условиям зон рискованного земледелия (западная и северная части европейского Нечерноземья, Сибирь, Дальний Восток), в особенности сортов зимо- и морозостойких (Kulikov et al., 2016; Nikolaev, 2022).

Устойчивость сорта к низкотемпературному стрессу является одним из основных факторов, определяющих его географическое распространение, а также ключевым хозяйственно ценным признаком при селекции растений в зоне рискованного земледелия. Данный тип устойчивости описывается тремя характеристиками: холодостойкостью, морозостойкостью и зимостойкостью. Холодостойкость – способность растения переносить низкие положительные температуры (от +10°C до 0°C), морозостойкостью называют способность растения переносить отрицательные температуры, зимостойкость характеризует выживаемость растения при неустойчивой температуре воздуха, с многочисленными оттепелями и похолоданиями (Tumanov, 1979; Chirkova, 2002).

Низкотемпературный стресс провоцирует снижение содержания хлорофилла в листьях растений, понижает эффективность работы фотосистемы 2, приводит к снижению уровня синтеза белков, изменению текучести и нарушению проницаемости мембран. Образование в апопласте кристаллов льда приводит к изменению осмотического потенциала, выходу воды из клеток, стрессу, вызванному обезвоживанием, и образованию внутриклеточных кристаллов льда, способных в конечном итоге повредить липидный бислой цитоплазматической мембраны, привести к вытеканию цитозоля и некротической гибели клеток. Некроз тканей или частей растений может быть вызван также избыточным производством в клетке активных форм кислорода (англ. Reactive oxygen species, ROS). Повышенный уровень перекиси водорода (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) в растениях при стрессе, ассоциированном с холодом, является результатом усиления реакции окисления в хлоропластах. Активное окисление приводит к увеличению содержания гликолевой кислоты, преобразующейся затем в глиоксильную под действием пероксиомной гликолат оксидазы. Процесс сопровождается накоплением H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, что провоцирует некротическую гибель клеток.

Морозоустойчивость определяется способностью растения поддерживать достаточную проницаемость мембран, адаптивным уровнем биосинтеза высокомолекулярных соединений криопротекторного типа (гидрофильных белков, моно- и олигосахаридов), способностью накапливать запасные вещества, необходимые для возобновления роста (крахмал, сахара, образующиеся в результате гидролиза крахмала, белки) и переходить в состояние анабиоза. Криопротекторами также являются молекулы гемицеллюлоз, выделяемые в клеточную стенку (Usmanov et al., 2001). Нормальная текучесть мембран в условиях низких температур поддерживается благодаря процессу десатурации фосфолипидов – замене насыщенных жирных кислот ненасыщенными в результате активности ферментов-десатураз. Активность ферментов, а равно экспрессия генов, их кодирующих, происходит в ответ на холодостресс (Chudinova, Orlova, 2006). Понимание молекулярных механизмов адаптации растений к низким температурам позволит в дальнейшем получать сорта с повышенной устойчивостью к низкотемпературному стрессу и расширять ареал возделывания фруктовых культур.

Изучение молекулярных механизмов адаптивности к низким температурам выращивания на модельном растительном объекте – резуховидке Таля (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) – позволило установить основные гены-регуляторы устойчивости: *COR* (cold-responsive), *KIN* (cold-induced), *LTI* (low temperature induced), *RD* (responsive to dehydration), *ICE* (inducer of CBF expression), *CBF* (C-repeat-binding factor). У растений выявлены, помимо приведенных выше, также гены семейств *WRKY*, *BAM*, *SWEET*, *LOX*, *CAS* (Samarina et al., 2020).

Гены, контролирующие устойчивость к холоду, мож-

но разделить на 3 группы: 1) контролирующие синтез белков и структурных компонентов в ответ на воздействие стрессовых факторов – засухи, холода, засоления; 2) гены транскрипционных факторов и регуляторных белков; 3) гены, участвующие в сигнальных каскадах восприятия низкой температуры. Рассмотрим их более детально.

### Гены, кодирующие синтез ферментов и структурных компонентов для защиты от заморозания в ответ на дефицит влаги вследствие засухи, холодого или осмотического стресса

В этой группе наибольший интерес представляют гены, кодирующие белки теплового шока – HSPs (Heat Shock Proteins) и белки LEA (Late Embryogenesis Abundant), в том числе LEA-II или дегидрины (DHN), отвечающие за защиту ферментов от заморозания, а также гены, отвечающие за накопление осмолитов – пролина и растворимых сахаров. Важно отметить, что с повышением зимостойкости прямо коррелирует накопление в цитозоле галактозы и галактозосодержащих олигосахаридов (стахиозы, рафинозы). Содержание глюкозы и фруктозы, напротив, не оказывает значимого влияния на устойчивость к низкой температуре (García Bañuelos et al., 2008).

В результате исследований генетических механизмов, обеспечивающих успешную адаптацию к холоду плодовых культур, выявлены группы генов, экспрессия которых изменялась в ответ на холодостресс. Так, в экспериментах по разработке методов низкотемпературного хранения генетических ресурсов *Pyrus* sp. в условиях *in vitro*, наблюдали увеличение экспрессии восьми дегидрин-подобных белков при холодострессе акклиматизации пяти сортов груши обыкновенной (*Pyrus communis* L.) (Baniulis et al., 2012). У сорта ‘Golden Delicious’ яблони домашней (*Malus domestica* Borkh.) изучали характер экспрессии нового гена *MdDhn*, кодирующего дегидрин. Идентифицированный белок DHN, участвующий в процессах акклиматизации к холоду и зимнего покоя, классифицирован как Y2SK4. Он состоит из двух консенсусных Y-сегментов – последовательности из сериновых повторов и четырёх богатых лизинем повторов, и характеризуется сходством с гомологичными белками персика и миндаля. Наибольший уровень экспрессии гена *MdDhn* приходился на глубокий период покоя в зимнее время (García-Bañuelos et al., 2009).

Наличие дегидрин-подобных белков отмечено также у холодостойкого сорта ‘Jonsok’ и менее холодостойкого ‘Frida’ земляники садовой *Fragaria × ananassa* (Duchesne ex Weston). При низких отрицательных температурах у сорта ‘Frida’ уровни накопления транскриптов дегидрин-кодирующих генов класса SK2 (*COR47*-подобный) и класса Y2SK2 (*XERO2*-подобный) увеличились в 6 и 477 раз соответственно. Уровни транскриптов тех же генов у сорта ‘Jonsok’ возросли в 18 и 2500 раз, что отчасти объясняет повышенную зимостойкость сорта. В результа-

те сравнительного анализа протеома тех же сортов был выявлен ряд белков, уровень накопления которых в розетках листьев (crowns) существенно различался у анализируемых сортов после экспозиции при +2°C в течение от 2 до 48 дней. Ассоциированные с холодостойкостью белки классифицированы как молекулярные шапероны, антиоксиданты, ферменты системы детоксикации, метаболизма, связанные с патогенезом, а также белки биосинтетического пути флавоноидов. Уровни накопления некоторых из них различались у сортов, контрастных по чувствительности к холоду. Так, у сорта ‘Frida’ более интенсивно синтезировались белки, связанные с биосинтезом флавоноидов, тогда как зимостойкий сорт ‘Jonsok’ характеризовался повышенным уровнем накопления белков, связанных с реакцией на стресс – антиоксидантов, белков, принимающих участие в процессах детоксикации, а также тех, что обеспечивают устойчивость к болезням (Koehler et al., 2007; 2012). Проведена идентификация дифференциально-экспрессируемых генов у морозостойкого сорта ‘Soomee’ и менее морозостойкого сорта ‘Odoroki’ персика обыкновенного (*Prunus persica* (L.) Batsch), вовлеченных в процесс адаптации к зимнему периоду. В число 20-ти потенциальных генов-кандидатов, детерминирующих признак холодостойкости, вошли гены, кодирующие рано индуцируемый светом белок 1 хлоропластов, богатый пролином белок DC2.15 с молекулярной массой 14 кД, глутамат дегидрогеназу 2, триацилглицерол липазу 2. Уровень их экспрессии возрастал по мере акклиматизации к холоду, а затем снижался в ходе реакклиматизации. Относительные уровни экспрессии дифференциально экспрессируемых генов, отобранных в качестве кандидатов, оказались выше у морозостойкого сорта персика ‘Soomee’ по сравнению с менее морозостойким ‘Odoroki’, при этом независимо от сорта наивысший уровень экспрессии генов холодостойкости в условиях Республики Корея, провинции Чолло-Пукто, уезд Ванджу, наблюдался в ранний период акклиматизации (конец октября), затем постепенно снижался к периоду поздней акклиматизации (середина января) и деакклиматизации (середина марта) (Yu et al., 2020).

И. Залунскайте с соавторами (Zalunskaitė et al., 2008) изучали особенности транскрипции гомолога гена *COR47* арабидопсиса в процессе акклиматизации при низких температурах (4°C) у контрастных по зимостойкости сортов травянистых и древесных плодовых растений: земляники ананасной *Fragaria ananassa* Duch. (сортов, устойчивого к холоду ‘Melody’ и чувствительного ‘Holiday’), черешни *Prunus avium* L. (чувствительного ‘Kordija’ и устойчивого ‘Jurgita’), вишни *Prunus cerasus* L. (чувствительного ‘Erdi Jubileum’ и устойчивого ‘Molodiozhnaja’), а также дюка M323 (*Prunus avium* × *P. cerasus*). У всех изученных видов наблюдали транскрипцию гомолога гена *COR47* в течение всего процесса акклиматизации (не менее 30 дней), однако специфические особенности, связанные с уровнем устойчивости, не были обнаружены, что указывало на роль других генети-

ческих факторов в сложном процессе детерминации признака устойчивости к холоду (Zaluskaitė et al., 2008).

Установлена ключевая роль гена *SiDHN*, обнаруженного у Соссюреи обёрнутой *Saussurea involucreata* (Kar. & Kir.) Sch. Bip., в ответе на стресс, вызванный низкими температурами. После выращивания в условиях низкотемпературной обработки в течение 24 часов уровень экспрессии *SiDHN* в трансгенных растениях табака увеличился в три раза (Guo et al., 2017). У груши среднеазиатской (*Prunus bretschneideri* Rehder) идентифицировано 17 генов, отвечающих за синтез и накопление β-амилазы (BAM), среди которых *PbBAM1a*, *PbBAM1b*, *PbBAM1c* и *PbBAM3* в наибольшей степени связаны с абиотическим, в том числе и с холодовым стрессом (Zhao et al., 2019).

Таким образом, участвующие в механизме ответа на низкотемпературный стресс гены, которые кодируют ключевые ферменты и структурные компоненты для защиты от низких температур, изучены к настоящему времени не только у модельного растения арабидопсис, но также у ряда плодовых и ягодных культур (груши, яблока, персика, земляники и других). Показано, что уровень экспрессии описанных генов определяет степень устойчивости растения к холоду и морозу.

### Гены, кодирующие факторы транскрипции и регуляторные белки

Транскрипция генов устойчивости к холоду находится под контролем небольшого семейства С-повтор-связывающих факторов CBF (C-Repeat Binding Factors). Транскрипционная активность генов, кодирующих белки семейства CBF, повышается под воздействием низких температур (Zaikina et al., 2019).

Указанное семейство включает три гена: *CBF/DREB1b* и *CBF3/DREB1a*, которые обеспечивают повышение уровня экспрессии генов устойчивости к холоду, засухе и высокой солености, а также *CBF2/DREB1c*, который осуществляет негативную регуляцию транскрипционной активности указанных выше транскрипционных факторов. Факторы CBF связываются с С-повтором (*CRT*) мотивов *DRE* (Dehydration Responsive Element) или *LTRE* (Low Temperature Responsive Element), расположенными в промоторной области нижестоящих генов-мишеней, кодирующих факторы устойчивости к холоду и засухе (García Vañuelos et al., 2008). Сигнальные пути CBF/DREB обнаружены у множества культур, в частности у *Arabidopsis*. CBF1 повышает уровень экспрессии гена *COR15a*, который кодирует целевой полипептид хлоропластов, повышающий их устойчивость к замораживанию, а также оказывает общее действие, обеспечивая нормальную работу биологических мембран (Artus et al., 1996). Кроме того, у *A. thaliana* показана роль фактора транскрипции ERF105 (Ethylene Response Factor 105) в регуляции экспрессии и сверхэкспрессии генов *CBF1*, *CBF2* и *CBF3*, *COR* (Bolt et al., 2016).

На основе биоинформатического анализа в геноме ананаса *Ananas comosus* (L.) Merr. идентифицировано 20 генов *DREB*, в каждом из которых выявлен по меньшей мере один *cis*-регуляторный элемент транскрипционного ответа на стресс. Установлен уровень экспрессии этих генов в ответ на абиотические стрессоры: засоление, засуха, повышенная (+45°C) и низкая (+4°C) температуры (Chai et al., 2020). Высокий уровень экспрессии в ответ на пониженную температуру продемонстрирован для генов *AcoDREB01*, *AcoDREB03*, *AcoDREB09*, *AcoDREB18*, и *AcoDREB19* у ананаса (Chai et al., 2020). Предполагаемые ортологи гена *CBF A. thaliana* обнаружены также у вишни обыкновенной (*P. cerasus*) – *PcCBF1* и земляники ананасной (*F. × ananassa*) – *FaCBF1*. Степень сходства их последовательностей с референсной составила 48%. Уровни транскриптов обоих генов возрастали в листьях в ответ на воздействие на растения низких температур (+4°C) от 15 минут до 24 часов, но в пестиках мРНК обоих генов не были обнаружены. Ген *CBF1 A. thaliana* слабо экспрессировался как в листьях, так и в тканях цветоложа в двух трансгенных линиях *F. × ananassa* (сорт 'Honeoye'). Цветоложа трансгенных растений не отличались по показателям устойчивости к холоду от таковых у растений дикого типа, однако при определении показателей выхода электролитов в опытах с листовыми дисками трансгенные растения характеризовались лучшими показателями устойчивости к низким температурам по сравнению с диким типом (Owens et al., 2002).

Получены данные о том, что сверхэкспрессия гена *PpCBF1* персика *P. persica* в трансгенной линии T166 яблони (*M. × domestica*) повышает устойчивость к холоду, снижает при этом интенсивность деления клеток, подавляя рост камбия (Artlip et al., 2019). Сверхэкспрессия того же гена в трансгенном привое яблони M 26 оказывала влияние на экспрессию некоторых регулируемых холодом генов, ответственных за состояние покоя (*MdDAM*), раннее распускание почек (*MdEBB*), а также генов *MdRGL*, контролирующих синтез DELLA-белков – негативных регуляторов гиббереллинового сигналинга. При увеличении морозоустойчивости трансгенного привоя отмечалось большее накопление антоцианов и уменьшение габитуса растений по сравнению с нетрансформированными растениями (Wisniewski et al., 2015; 2016).

До недавнего времени в геноме яблони не были известны гены транскрипционных факторов, регулирующих экспрессию генов устойчивости к холоду. Для выяснения механизмов регуляции и характера экспрессии генов в ответ на холодостресс у двух сортов *M. domestica* – чувствительного к холоду 'Golden Delicious' и устойчивого 'Jinhong' – И. Лианг с соавторами (Liang et al., 2020) провели сравнительный анализ транскриптов, синтезируемых в клетках коры однолетних ветвей в период покоя при разных температурных режимах (от +4 до –29°C). Показана тесная связь морозостойкости и уровня экспрессии генов факторов транскрипции *CBF* (*MdCBF2*, *MdCBF4*) и *MYB* (*MdNAC0293*),

а также *MdKINI*, *MdCOR47*, *MdSOC1* и *MdSAG21*, активируемых через CBF-зависимые и CBF-независимые пути. Активатором транскрипции генов указанных факторов, как и в случае с другими культурами, выступала стресс-реакция, ассоциированная с понижением температуры и морозом. Установлено, что при активации ответа на переохлаждение подавляется транскрипционная активность генов, продукты которых участвуют в синтезе АТФ, гликолитических процессах, глюконеогенезе. Другие гены, не играющие значительной роли в выживании растения, также подвергались супрессии, что позволяло клеткам сохранить энергию для перестройки метаболизма в ответ на промораживание. Наибольшая интенсивность указанных процессов – повышение экспрессии генов, задействованных в адаптации клеток к морозу и сопутствующего подавления других, выявлена у более толерантного к низким температурам сорта ‘Jinhong’, причём наиболее явные различия отмечены при температуре –24 и –29°C. В исследовании И. Лианг с соавторами не учитывалось влияние освещенности и циркадных ритмов растения на формирование устойчивости, однако показано, что ген *MDP0000193097* (кодирующий транскрипционный фактор семейства MYB), задействованный на поздних стадиях ответа, гомологичен гену циркадных ритмов арабидопсиса *AtCCA1* (Circadian Clock Associated 1), что указывает на зависимость между циркадным фенотипом растения и его сопротивляемостью замораживанию (Liang et al., 2020).

В другой работе было определено число генов *COR* с мотивом *DREB* у двух видов яблони – *M. baccata* и *M. domestica*. Установлено, что процент генов *COR*, включающих мотив *DREB* у *M. baccata* выше, чем у *M. domestica* (50,25% и 42,84% соответственно), что предполагает большую устойчивость данного вида к холоду (Chen et al., 2019).

Изучено влияние генов *CBF* у яблони Сиверса (*M. sieversii* (Ledeb.) M. Roem.), широко используемого в садоводстве в качестве морозостойкого подвоя. Отме-

чен различный уровень экспрессии *MsCBF1*, *MsCBF2*, *MsCBF3* и *MsCBF4* в различные моменты времени. Раньше прочих экспрессируется ген *MsCBF1*, являясь, таким образом, первой линией защиты растения при низкотемпературном стрессе. В течение 4-8 часов с момента экспозиции при +4°C наблюдается избыточная экспрессия гена *MsCBF2*, затем начинается сверхэкспрессия гена *MsCBF1*. Первая группа транскрипционных факторов не обеспечивает необходимого уровня адаптации к значительному воздействию низких температур, затем активируются гены второй группы. Экспрессия *MsCBF3* значительно увеличивалась после воздействия холода в течение 4 часов и значительно увеличивалась в ответ на вызванные морозом повреждения растения. Позже других наблюдалось возрастание уровня экспрессии гена *MsCBF4* (Wang et al., 2017). Ранее было показано, что ген *CBF2* способен опосредованно активировать другие гены ответа на холодовой стресс у *A. thaliana* (Novillo et al., 2007).

Гомологи генов *CBF* охарактеризованы у абрикоса японского *Prunus mume* (Siebold) Siebold & Zucc. (Guo et al., 2014). Для выяснения взаимодействия транскрипционных факторов CBF/DREB1 и генов перехода в состояние покоя (DAM) у *P. mume*, К. Жао с соавторами клонировали ген *PmDAM6* и шесть генов *PmCBF*. Авторы показали, что PmCBF осуществляет негативный контроль экспрессии *PmDAM6* при переходе в состояние покоя. Кроме того, PmCBF5 может образовывать гетеромерные комплексы с PmDAM1 и PmDAM6. PmCBF1, PmCBF3 и PmDAM4 распознают промотор *PmDAM6* через альтернативные сайты связывания (Zhao et al., 2018).

У папайи (*Carica papaya* L.) клонирован и охарактеризован ген-кандидат *CpCBF2*, предположительно участвующий в ответе на низкотемпературный стресс. Его экспрессия не изменялась при высокой температуре (+35°C), но заметно снижалась при действии холода (+7°C). Результаты исследования указывали на то, что роль гена *CpCBF2* отлична от роли гомологичных ему генов других растений (Zhu et al., 2013).

**Таблица. Гены, участвующие в ответе на низкотемпературный стресс у плодовых культур**

**Table. Genes involved in the low-temperature stress response in fruit crops**

Семейство белков/ Protein family	Ген/ Gene	Виды растений, у которых изучен ген/ Plant species with the studied gene	Ссылка/ Reference
Гены, контролирующие синтез белков и структурных компонентов в ответ на воздействие стрессовых факторов/ Genes controlling synthesis of proteins and structural components in response to stress factors			
DHN	<i>MdDhn</i>	<i>Malus domestica</i> Borkh.	Garcia-Bañuelos et al., 2009
	<i>SK2</i>	<i>Fragaria</i> × <i>ananassa</i> Duch.	Koehler et al., 2012
	<i>Y2SK2</i>	<i>Fragaria</i> × <i>ananassa</i> Duch.	Koehler et al., 2012
	<i>SiDHN</i>	<i>Saussurea involucrata</i> (Kar. & Kir.) Sch. Bip.	Guo et al., 2017

Семейство белков/ Protein family	Ген/ Gene	Виды растений, у которых изучен ген/ Plant species with the studied gene	Ссылка/ Reference
COR/KIN	<i>COR47</i>	<i>Fragaria × ananassa</i> Duch., <i>Prunus cerasus</i> L., <i>Prunus avium</i> L.	Zalunskaitė et al., 2008
	<i>COR15a</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh	Artus et al., 1996
	<i>VcCOR</i>	<i>Vaccinium corymbosum</i> L.	Song, Gao, 2017
BAM	<i>PbBAM1a</i> , <i>PbBAM1b</i> , <i>PbBAM1c</i> , <i>PbBAM3</i>	<i>Prunus bretschneideri</i> Rehder	Zhao et al., 2019
Гены транскрипционных факторов и регуляторных белков/ Genes of transcription factors and regulatory proteins			
CBF/DREB	<i>CBF1</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	García Bañuelos et al., 2008; Artus et al., 1996
	<i>AcoDREB01</i> , <i>AcoDREB03</i> , <i>AcoDREB09</i> , <i>AcoDREB18</i> , <i>AcoDREB19</i>	<i>Ananas comosus</i> L.	Chai et al., 2020
	<i>PcCBF1</i> , <i>FaCBF1</i>	<i>Prunus cerasus</i> L., <i>Fragaria × ananassa</i> Duch.	Owens et al., 2002
	<i>PpCBF1</i>	<i>Prunus persica</i> (L.) Batsch <i>Malus domestica</i> Borkh.	Artlip et al., 2019
	<i>MdCBF2</i> , <i>MdCBF4</i> , <i>MdNAC0293</i> , <i>MdKIN1</i> , <i>MdCOR47</i> , <i>MdSOC1</i> , <i>MdSAG21</i>	<i>Malus domestica</i> Borkh.	Liang et al., 2020
	<i>MsCBF1</i> , <i>MsCBF2</i> , <i>MsCBF3</i> , <i>MsCBF4</i>	<i>Malus sieversii</i> (Ledeb.) M. Roem.	Wang et al., 2017; Buskirk et al., 2006
	<i>PmCBF</i>	<i>Prunus mume</i> (Siebold) Siebold & Zucc.	Guo et al., 2014; Zhao et al., 2019
	<i>CpCBF2</i>	<i>Carica papaya</i> L.	Zhu et al., 2013
Гены, участвующие в сигнальных каскадах восприятия низкой температуры/ Genes involved in low temperature signaling cascades			
ICE	<i>PuICE1</i>	<i>Prunus ussuriensis</i> Maxim. ex Rupr.	Huang et al., 2015
	<i>DIICE1</i>	<i>Dimocarpus longan</i> Lour.	Yang et al., 2019
MYB	<i>MdMYB88</i> , <i>MdMYB124</i>	<i>Malus domestica</i> Borkh.	Zhao et al., 2021
bHLH	<i>PtrbHLH</i>	<i>Poncirus trifoliata</i> (L.) Raf., <i>Citrus grandis</i> (Burm.) Merr.	Geng et al., 2019
	<i>PubHLH1</i>	<i>Prunus ussuriensis</i> Maxim. ex Rupr., <i>Nicotiana tabacum</i> L.	Jin et al., 2016

### Гены, участвующие в сигнальных каскадах восприятия низкой температуры

Транскрипционные факторы CBF/DREB не являются первоначальным звеном ответа на холод, но представляют собой часть общей каскадной реакции. Первичные механизмы чувствительности к холоду – рецепторы COLD1-like, ассоциированные преимущественно с цито-

плазматической мембраной клеток или мембраной хлоропластов, представляют собой высокомолекулярные комплексы, через каскады киназ и фосфатаз активирующие транскрипцию генов *COR*. Приоритетным механизмом активации ответа на стресс является сигнальный каскад ICE-CBF-COR (Hwarari et al., 2022, Erastenkova et al., 2023).

Влияние генов *ICE* на формирование устойчиво-

сти растения к холоду доказано, в частности, на растениях груши уссурийской (*P. ussuriensis* Maxim. ex Rupr.). ICE1 (PuICE1) участвует в ответе растений на холодовой стресс, обезвоживание и засоление путем повышения экспрессии *PuDREBA* (Huang et al., 2015). Сверхэкспрессия гена *DIICE1* лонгана *Dimocarpus longan* Lour. в растениях арабидопсиса приводила к повышению холодоустойчивости и сопровождалась увеличением содержания пролина, снижением выхода ионов, а также уменьшением накопления малонового диальдегида и ROS (Yang et al., 2019).

Как было сказано выше, ответ на холодовой стресс начинается с восприятия пониженной температуры цитоплазматической мембраной и мембранными рецепторами, а также повышения уровня кальция в цитоплазме, воспринимаемого киназами CRLK1/2 (Calcium/calmodulin-regulated receptor-like kinase). Указанные ферменты запускают каскад митоген-активируемых протеинкиназ MEKK1-ММК2-МПК4. Последний препятствует фосфорилированию, убиквитинированию и последующей деградации белка ICE. Активность ICE дополнительно регулируется низкими температурами через OST1 (open stomata 1)-индуцированное фосфорилирование (Ding et al., 2015), и SIZ1-индуцированное сумоилирование (Miura et al., 2007). Образовавшийся активный продукт гена *ICE* направляет экспрессию *CBF*. Фотопериод регулирует экспрессию *CBF* через фоторецептор красного света фитохром В (продукт гена *PhyB*) и последующую деградацию взаимодействующего с фитохромом В фактора PIF3 (Phytochrome-Interacting Factor 3), тем самым ослабляя ингибирование экспрессии *CBF* (Jiang et al., 2017), в то время как циркадные ритмы регулируют активность *CCA1* и *LHY* (Late elongated hypocotyl) (Dong et al., 2011). Надо отметить, что стабильность PIF3 повышается под действием низких температур, предположительно, в более позднее время, чтобы снизить экспрессию *CBF* (Jiang et al., 2017). PIF4/7 и EIN3 (Ethylene Insensitive 3) понижают, а транскрипционные факторы brassinостероидного сигнального пути BZR (Brassinazole-Resistant 1), и CESTA (CES) повышают экспрессию *CBF* (Eremina et al., 2016; Liu et al., 2019).

Помимо классической, «кальциевой», передачи сигнала в реакциях ответа на стресс, этот процесс может быть опосредован такими медиаторами, как оксид азота, абсцизовая кислота (АБК). Кроме того, после обработки растений персика (*P. persica*) салициловой кислотой, в лепестках, рыльце пестика и завязи цветков, подвергнутых холодовому стрессу, отмечено повышение экспрессии гена *CBF* (Zhang et al., 2017). Такие варианты воздействия на растения как обработка их гиббереллиновой кислотой, brassinостероидами, жасмонатами, ауксинами, цитокининами, мелатонином также влияют на уровень экспрессии генов *CBF*. Помимо участия в каскаде ICE-CBF-COR указанные медиаторы участвуют также и в CBF-независимых путях. Например, АБК активирует транскрипцию гена *RAB18*, кодирующего глицин-богатый гидрофильный белок из семейства дегидринов (DHN).

Экспрессия *RAB18* в растениях *A. thaliana* возрастает в ответ на воздействие как эндогенной, так и экзогенной АБК (Lång, Palva, 1992).

Существуют также и CBF-независимые пути запуска ответа на холодовой стресс, ассоциированные с генами семейства *R2R3-MYB*. Например, у яблони *M. domestica* ген *MdMYB88* и его паралог *MdMYB124* прямо влияют на транскрипцию генов, ассоциированных с циркадным ритмом (*MdCCA1*) и ответом на холодовой шок (*MdCSP3*) (Xie et al., 2018). В других исследованиях установлено, что *MdMYB88* и *MdMYB124* помимо вышеуказанного регулируют также экспрессию и другого гена циркадного ритма (*Time for coffee – MdTIC*) в ответ на холодовой стресс (Zhao et al., 2021).

Сверхэкспрессия гена *PtrbHLH* из понцируса трехлисточкового (*Poncirus trifoliata* (L.) Raf.) – зимостойкого представителя подтрибы *Citrinea* Engl., семейства Rutaceae Juss. – в трансгенных растениях помело (*Citrus grandis* (Burm.) Merr.) привела к повышению устойчивости к холоду за счет способности кодируемого этим геном транскрипционного фактора связываться и активировать участок P1 промотора гена *PtrCAT*, кодирующего фермент каталазу, необходимую для нейтрализации ROS (Geng et al., 2019). Повышение устойчивости к холоду в результате сверхэкспрессии гена *PubHLLH1* груши уссурийской (*P. ussuriensis* Maxim. ex Rupr.) наблюдали и у трансгенных линий табака обыкновенного (*Nicotiana tabacum* L.) (Jin et al., 2016).

В ряде работ показана связь повышенной экспрессии генов, контролирующих фенологические особенности растения с повышением морозостойкости. Так, повышенная устойчивость к заморозкам у древесных растений в результате конститутивной экспрессии *CBF/DREB1* часто сопровождается другими фенотипическими изменениями, такими как карликовость и задержка цветения. К подобным фенотипическим изменениям может приводить сверхэкспрессия гена *DDF1* (*Dwarf and Delayed Flowering 1*) арабидопсиса. Роль ортолога гена *DDF1* в контроле морозостойкости растений-кустарников впервые была изучена на примере голубики *Vaccinium corymbosum* L. В результате сверхэкспрессии гена *VcDDF1* в трансгенных растениях сорта 'Legacy' значительно возросли показатели их выживаемости при экспозиции на морозе (–12°C) по сравнению с исходным генотипом (83,3% и 41,7%, соответственно). Кроме того, при сравнении трансгенных и контрольных растений был обнаружен ряд дифференциально экспрессируемых генов, вовлеченных в контроль холодового ответа и времени (или сроков) начала цветения, а также генов, контролирующих DELLA-белки и фитогормоны. Установлено влияние *VcDDF1* на гены холодоустойчивости *VcCOR* и гены этиленового сигнального пути *ERF* (Song, Gao, 2017).

У груши среднеазиатской *Pyrus × bretschneideri* Reder идентифицированы 155 членов семейства *ERF* и при анализе экспрессии подтверждена возможная роль одного из

них в реакции на абиотический стресс (Li et al., 2018).

## Заключение

Устойчивость растений к холодовому стрессу зависит от множества факторов – нормальной текучести цитоплазматических мембран, уровня накопления криопротекторов, способности клетки выводить воду, повышая концентрацию ионов. Эти свойства обеспечиваются ферментами и иными белками – белками COR, дегидринами и другими. Экспрессия генов, кодирующих указанные белки, находится под контролем транскрипционных факторов CBF, MYB, bHLH, которые в свою очередь синтезируются в составе сложных сигнальных каскадов. Ключевым каскадом устойчивости растений к низким температурам является кальций-зависимый каскад ICE-CBF-COR, однако существуют также и CBF-независимые каскады, а также каскады, активируемые абсцизовой кислотой, меланином и иными медиаторами. Плодовые и ягодные культуры (яблоня, персик, груша, земляника и другие) характеризуются большим разнообразием механизмов адаптации к низким температурам, включающим рассмотренные в настоящем обзоре регуляторные и функциональные компоненты в различных сочетаниях. Изучение механизмов адаптации к холодовому стрессу позволит в дальнейшем разработать методики ускоренного повышения зимо-, холодо- и морозостойкости важнейших плодовых и ягодных культур на молекулярно-генетическом уровне, что в конечном итоге поспособствует формированию продовольственного суверенитета Российской Федерации.

## References/Литература

- Akimov M.Yu., Makarov V.N., Zhanbana E.V. Role of fruits and berries in providing human with vital biologically active substances. *Achievements of Science and Technology of the Agro-Industrial Complex*. 2019;33(2):56-60. [in Russian] (Акимов М.Ю., Макаров М.Н., Жбанова Е.В. Роль плодов и ягод в обеспечении человека жизненно важными биологически активными веществами. *Достижения науки и техники АПК*. 2019;33(2):56-60). DOI: 10.24411/0235-2451-2019-10214
- Artus N.N., Uemura M., Steponkus P.L., Gilmour S.J., Lin C., Thomashow M.F. Constitutive expression of the cold-regulated *Arabidopsis thaliana* *COR15a* gene affects both chloroplast and protoplast freezing tolerance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1996;93(23):13404-13409. DOI: 10.1073/pnas.93.23.13404
- Artlip T., McDermaid A., Ma Q., Wisniewski M. Differential gene expression in nontransgenic and transgenic “M.26” apple overexpressing a peach *CBF* gene during the transition from eco-dormancy to bud break. *Horticulture Research*. 2019;6:86. DOI: 10.1038/s41438-019-0168-9
- Baniulis D., Stepulaitiene I., Lukoseviciute V., Blazyte A., Stanys V., Rugienius R., Sasnauskas A. Accumulation of dehydrin-like proteins in pear (*Pyrus communis* L.) microshoots during cold acclimation. *Zemdirbyste=Agriculture*. 2012;99(3):293-298. Available from: [https://zemdirbyste-agriculture.lt/99\(3\)tomas/99\\_3\\_tomas\\_str9.pdf](https://zemdirbyste-agriculture.lt/99(3)tomas/99_3_tomas_str9.pdf) [accessed Jun. 23, 2023].
- Bolt S., Zuther E., Zintl S., Hinch D.K., Schmülling T. *ERF105* is a transcription factor gene of *Arabidopsis thaliana* required for freezing tolerance and cold acclimation. *Plant, Cell and Environment*. 2016;40(1):108-120. DOI: 10.1111/pce.12838
- Chai M., Cheng H., Yan M., Priyadarshani S.V.G.N., Zhang M., He Q., Huang Y., Chen F., Liu L., Huang X., Lai L., Chen H., Cai H., Qin Y. Identification and expression analysis of the DREB transcription factor family in pineapple (*Ananas comosus* (L.) Merr.). *PeerJ*. 2020;8:e9006. DOI: 10.7717/peerj.9006
- Chen X., Li S., Zhang D., Han M., Jin X., Zhao C., Wang S., Xing L., Ma J., Ji J., An N. Sequencing of a wild apple (*Malus baccata*) genome unravels the differences between cultivated and wild apple species regarding disease resistance and cold tolerance. *G3: Genes, Genomes, Genetics*. 2019;9(7):2051-2060. DOI: 10.1534/g3.119.400245
- Chirkova T.V. Physiological basis of plant resistance (Fiziologicheskie osnovy ustoichivosti rastenii. St. Petersburg: SPbGU; 2002. (Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений. Санкт-Петербург: СПбГУ; 2002).
- Chudinova L.A., Orlova N.V. Physiology of plant resistance: special course manual (Fiziologiya ustoichivosti rastenii: uchebnoye posobie k spetskursu). Perm; 2006. [in Russian] (Чудинова Л.А., Орлова Н.В. Физиология устойчивости растений: учебное пособие к спецкурсу. Пермь; 2006).
- Ding Y., Li H., Zhang X., Xie Q., Gong Z., Yang S. OST1 kinase modulates freezing tolerance by enhancing ICE1 stability in *Arabidopsis*. *Developmental Cell*. 2015;32(3):278-289. DOI: 10.1016/j.devcel.2014.12.023
- Dong M.A., Farre E.M., Thomashow M.F. Circadian CLOCK-ASSOCIATED 1 and late elongated hypocotyl regulate expression of the C-repeat binding factor (CBF) pathway in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2011;108(17):7241-7246. DOI: 10.1073/pnas.1103741108
- Erastenkova M.V., Tikhonova N.G., Ukhatova Yu.V. Studies of the molecular mechanisms of grape (*Vitis vinifera* L.) resistance to low-temperature stress. *Plant Biotechnology and Breeding*. [preprint] 2023. [in Russian] (Ерастенкова М.В., Тихонова Н.Г., Ухатова Ю.В. Изучение молекулярных механизмов устойчивости винограда (*Vitis vinifera* L.) к низкотемпературному стрессу. *Биотехнология и селекция растений*. [в печати] 2023). DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-07
- Eremina M., Unterholzner S.J., Rathnayake A.I., Castellanos M., Khan M., Kugler K.G., May S.T., Mayer K.F., Rozhon W., Poppenberger B. Brassinosteroids participate in the control of basal and acquired freezing tolerance of plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2016;113(40):E5982-E5991. DOI: 10.1073/pnas.1611477113
- FAOSTAT. The Food and Agriculture Organization (FAO) of the United Nations. Domains: Production. Items: Aggregated. Fruit primary. Available from: <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL/visualize> [accessed Sept. 11, 2023].
- García Bañuelos M.L., Moreno L.V., Winzerling J., Orozco J.A., Gardea A.A. Winter metabolism in deciduous trees: mechanisms, genes and associated proteins. *Revista Fitotecnia Mexicana*. 2008;31(4):295-308. DOI: 10.35196/rfm.2008.4.295
- García-Bañuelos M.L., Gardea A.A., Winzerling J.J., Vazquez-Moreno L. Characterization of a Midwinter-expressed dehydrin (*DHN*) gene from apple trees (*Malus domestica*). *Plant Molecular Biology Reporter*. 2009;(27):476-487. DOI: 10.1007/s11105-009-0110-7
- Geng J., Wei T., Wang Y., Huang X., Liu J.-H. Overexpression of *PttrbHLH*, a basic helix-loop-helix transcription factor from *Poncirus trifoliata*, confers enhanced cold tolerance in pummelo (*Citrus grandis*) by modulation of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> level via regulating a *CAT* gene. *Tree Physiology*. 2019;39(12):2045-2054. DOI: 10.1093/treephys/tpz081
- Guo C., Zhang J.Q., Peng T., Bao M.Z., Zhang J.W. Structural and expression analyses of three *PmCBFs* from *Prunus mume*. *Biologia plantarum*. 2014;58(2):247-255. DOI: 10.1007/s10535-014-0393-x
- Guo X., Zhang L., Zhu J., Liu H., Wang A. Cloning and characterization of *SidHN*, a novel dehydrin gene from *Saussurea involucreta* Kar. et Kir. that enhances cold and drought tolerance in tobacco. *Plant Science*. 2017;256:160-169. DOI: 10.1016/j.plantsci.2016.12.007

- Huang X., Li K., Jin C., Zhang S. *ICE1* of *Pyrus ussuriensis* functions in cold tolerance by enhancing *PuDREBa* transcriptional levels through interacting with *PuHHP1*. *Scientific Reports*. 2015;5:17620. DOI: 10.1038/srep17620
- Hwarari D., Guan Y., Ahmad B., Movahedi A., Min T., Hao Z., Lu Y., Chen J., Yang L. ICE-CBF-COR signaling cascade and its regulation in plants responding to cold stress. *International Journal of Molecular Sciences*. 2022;23(3):1549. DOI: 10.3390/ijms23031549
- Jiang B., Shi Y., Zhang X., Xin X., Qi L., Guo H., Li J., Yang S. PIF3 is a negative regulator of the CBF pathway and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2017;114(32):E6695-E6702. DOI: 10.1073/pnas.1706226114
- Jin C., Huang X.-S., Li K.-Q., Yin H., Li L.-T., Yao Z.-H., Zhang S.-L. Overexpression of a *bHLHI* transcription factor of *Pyrus ussuriensis* confers enhanced cold tolerance and increases expression of stress-responsive genes. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7:441. DOI: 10.3389/fpls.2016.00441
- Koehler G., Weisel TJ, Randall S. Transcript expression analysis indicates distinct roles for dehydrin subclasses. *Current Topics in Phytochemistry*. 2007;8:73-83.
- Koehler G., Wilson R., Goodpaster J.V., Sonstebly A., Lai X., Witzmann F.A., You J.-S., Rohloff J., Randall S.K., Alsheikh-Yousef M. Proteomic study of low temperature responses in strawberry cultivars (*Fragaria* × *ananassa*) that differ in cold tolerance. *Plant Physiology*. 2012;159(4):1787-1805. DOI: 10.1104/pp.112.198267
- Kulikov I.M., Marchenko L.A., Vysotskiy V.A. The role of genetic collections in the innovative development of Russian horticulture. *Horticulture and Viticulture*. 2016;(5):15-19. [in Russian] (Куликов И.М., Марченко Л.А., Высоккий В.А. Роль генетических коллекций в инновационном развитии садоводства России. *Садоводство и виноградарство*. 2016;(5):15-19). DOI: 10.18454/VSTISP.2016.5.3442
- Lång V.; Palva E.T. The expression of a rab-related gene, *rab18*, is induced by abscisic acid during the cold acclimation process of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Plant Molecular Biology*. 1992;20:951-962. DOI: 10.1007/BF00027165
- Li X., Tao S., Wei S., Ming M., Huang X., Zhang S., Wu J. The mining and evolutionary investigation of *AP2/ERF* genes in pear (*Pyrus*). *BMC Plant Biology*. 2018;18:46. DOI: 10.1186/s12870-018-1265-x
- Liang Y., Wang S., Zhao C., Ma X., Zhao Y., Shao J., Li Y., Li H., Song H., Ma H., Li H., Zhang B., Zhang L. Transcriptional regulation of bark freezing tolerance in apple (*Malus domestica* Borkh.). *Horticulture Research*. 2020;7:205. DOI: 10.1038/s41438-020-00432-8
- Liu Y., Dang P., Liu L. He C. Cold acclimation by the CBF-COR pathway in a changing climate: lessons from *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Reports*. 2019;38:511-519. DOI: 10.1007/s00299-019-02376-3
- Miura K., Jin J.B., Lee J., Yoo C.Y., Stirn V., Miura T., Ashworth E.N., Bressan R.A., Yun D.J., Hasegawa P.M. SIZ1-mediated sumoylation of ICE1 controls *CBF3/DREB1A* expression and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*. 2007;19(4):1403-1414. DOI: 10.1105/tpc.106.048397
- Nikolaev M.V. Response of risk farming to anomalous weather-climatic situations under changing climate. *Proceedings of the Russian Geographical Society*. 2022;154(3):11-27. [in Russian] (Николаев М.В. Отклик рискованного земледелия на проявление аномальных погодно-климатических ситуаций в изменяющемся климате. *Известия Русского географического общества*. 2022;154(3):11-27). DOI: 10.31857/S0869607122030065
- Novillo F., Medina J., Salinas J. *Arabidopsis* CBF1 and CBF3 have different function than CBF2 in cold acclimation and define different gene classes in the CBF regulon. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007;104(52):21002-21007. DOI: 10.1073/pnas.0705639105
- Owens L.C., Thomashow M.F., Hancock J.F., Iezzoni A.F. *CBF1* orthologs in sour cherry and strawberry and the heterologous expression of *CBF1* in strawberry. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 2002;127(4):489-494. DOI: 10.21273/JASHS.127.4.489
- Samarina L.S., Malyukova L.S., Efremov A.M., Simonyan T.A., Matskiv A.O., Koninskaya N.G., Rakhmangulov R.S., Gvasaliya M.V., Malyarovskaya V.I., Ryndin A.V., Orlov Y.L., Tong W., Hanke M.-V. Physiological, biochemical and genetic responses of Caucasian tea (*Camellia sinensis* (L.) Kuntze) genotypes under cold and frost stress. *PeerJ*. 2020;8:e9787. DOI: 10.7717/peerj.9787
- Song G.-q., Gao X. Transcriptomic changes reveal gene networks responding to the overexpression of a blueberry *DWARF AND DELAYED FLOWERING 1* gene in transgenic blueberry plants. *BMC Plant Biology*. 2017;17:106. DOI: 10.1186/s12870-017-1053-z
- Tumanov I.I. Physiology of tempering and frost resistance. Moscow: Nauka; 1979. [in Russian] (Туманов И.И. Физиология закаливания и морозостойкости. Москва: Наука; 1979).
- Usmanov I.Yu., Rakhmankulova Z.F., Kulagin A.Yu. Ecological physiology of plants: textbook (Ekologicheskaya fiziologiya rastenii: uchebnik). Moscow: Logos; 2001. [in Russian] (Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф., Кулагин А.Ю. Экологическая физиология растений: учебник. Москва: Логос; 2001).
- Wang Z.-H., Tian J., Geng W.-J., Qin W., Turdi M. Characterization of *CBF1*, *CBF2*, *CBF3*, and *CBF4* genes of *Malus sieversii* and analysis of their expression in different habitats. *European Journal of Horticultural Science*. 2017;82(2):81-89. DOI: 10.17660/eJHS.2017/82.2.3
- Wisniewski M., Artlip T., Norelli J. Dealing with frost damage and climate change in tree fruit crops. *New-York Fruit Quarterly*. 2016;24(3):25-28.
- Wisniewski M, Norelli J, Artlip T. Overexpression of a peach CBF gene in apple: a model for understanding the integration of growth, dormancy, and cold hardiness in woody plants. *Frontiers in Plant Science*. 2015;6:85. DOI: 10.3389/fpls.2015.00085
- Xie Y., Chen P., Yan Y., Bao C., Li X., Wang L., Shen X., Li H., Liu X., Niu C., Zhu C., Fang N., Shao Y., Zhao T., Yu J., Zhu J., Xu L., Nocker S., Ma F., Guan Q. An atypical *R2R3 MYB* transcription factor increases cold hardiness by CBF-dependent and CBF-independent pathways in apple. *New Phytologist*. 2018;218:201-218. DOI: 10.1111/nph.14952
- Xiong L., Schumaker K.S., Zhu J.K. Cell signaling during cold, drought, and salt stress. *Plant Cell*. 2002;14 Suppl 1:S165-S183. DOI: 10.1105/tpc.000596
- Yang X., Wang R., Hu Q., Li S., Mao X., Jing H., Zhao J., Hu G., Fu J., Liu C. *DIICE1*, a stress-responsive gene from *Dimocarpus longan*, enhances cold tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2019;142:490-499. DOI: 10.1016/j.plaphy.2019.08.007
- Yu D.J., Jun S.H., Park J., Kwon J.H., Lee H.J. Transcriptome analysis of genes involved in cold hardiness of peach tree (*Prunus persica*) shoots during cold acclimation and deacclimation. *Genes*. 2020;11(6):611. DOI: 10.3390/genes11060611
- Zaikina E.A., Rumyantsev S.D., Sarvarova E.R., Kuluev B.R. Transcription factor genes involved in plant response to abiotic stress factors. *Ecological Genetics*. 2019;17(3):47-58. DOI: 10.17816/ecogen17347-58
- Zalunskaitė I., Rugienius R., Vinskienė J., Bendokas V., Gelvonauskienė D., Stanys V. Expression of *COR* gene homologues in different plants during cold acclimation. *Biologija*. 2008;54(1):33-35. DOI: 10.2478/v10054-008-0007-7
- Zhang B., Ma R., Guo L., Song Z., Yu M. Effects of exogenous salicylic acid on physiological traits and *CBF* gene expression in peach floral organs under freezing stress. *Archives of Biological Sciences*. 2017;69(4):585-592. DOI: 10.2298/ABS160816002Z
- Zhao K., Zhou Y., Ahmad S., Yong X., Xie X., Han Y., Li Y., Sun L., Zhang Q. *PmCBFs* synthetically affect *PmDAM6* by alternative promoter binding and protein complexes towards the dormancy of bud for *Prunus mume*. *Scientific Reports*. 2018;8:4527. DOI: 10.1038/s41598-018-22537-w
- Zhao L., Gong X., Gao J., Dong H., Zhang S., Tao S., Huang X. Transcriptomic and evolutionary analyses of white pear (*Pyrus bretschneideri*) β-amylase genes reveal their importance for cold and drought stress responses. *Gene*. 2019;689:102-113. DOI: 10.1016/j.gene.2018.11.092

Zhao C., Liu X., He J., Xie Y., Xu Y., Ma F., Guan Q. Apple TIME FOR COFFEE contributes to freezing tolerance by promoting unsaturation of fatty acids. *Plant Science*. 2021;302:110695. DOI: 10.1016/j.plantsci.2020.110695  
Zhu X., Li X., Chen W., Lu W., Mao J., Liu T. Molecular cloning,

characterization and expression analysis of *CpCBF2* gene in harvested papaya fruit under temperature stresses. *Electronic Journal of Biotechnology*. 2013;16(4):1-1. DOI: 10.2225/vol16-issue4-fulltext-1

---

### ***Информация об авторах***

**Руслан Султанович Рахмангулов**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, заведующий, Лаборатория генетики, селекции и биотехнологии ягодных и декоративных культур, Отдел 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, r.rakhmangulov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1200-3113>

**Иван Владимирович Барабанов**, младший научный сотрудник, Лаборатория генетики, селекции и биотехнологии ягодных и декоративных культур, Отдел 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, i.barabanov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7793-9823>

**Александр Александрович Иванов**, младший научный сотрудник, Лаборатория генетики, селекции и биотехнологии ягодных и декоративных культур, Отдел 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, a.ivanov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9055-0986>

### ***Information about the authors***

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

**Ivan V. Barabanov**, Junior Researcher, Laboratory of Genetics, Breeding and Biotechnology of Berry and Ornamental Crops, Department of Fruit Crops Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, i.barabanov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7793-9823>

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

**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 21.11.2023; одобрена после рецензирования 09.12.2023; принята к публикации 22.12.2023.

The article was submitted on 21.11.2023; approved after reviewing on 09.12.2023; accepted for publication on 22.12.2023.

Краткое сообщение

УДК 633.511

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-03



## Образцы коллекции хлопчатника ВИР различного происхождения для селекции в условиях Северного Прикаспия

Л. П. Подольная<sup>1</sup>, С. В. Григорьев<sup>1</sup>, Е. Г. Мягкова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

<sup>2</sup> Прикаспийский аграрный федеральный научный центр Российской академии наук, Астраханская область, с. Соленое Займище, Россия

*Автор, ответственный за переписку:* Лариса Петровна Подольная, l.podolnaya@vir.nw.ru

**Актуальность.** Изменение климата на планете требует создания сортов, адаптированных к новым условиям, для чего необходим постоянный поиск источников требуемых признаков, и коллекция хлопчатника ВИР предоставляет неограниченные возможности для селекции. Также жесткие условия северо-запада Астраханской области позволяют выявить потенциальные возможности образцов. **Материалы и методы.** 25 образцов коллекции хлопчатника ВИР были изучены на северо-западе Астраханской области на базе Прикаспийского аграрного федерального научного центра Российской академии наук (ПАФНЦ РАН) в 2021 году на фоне неблагоприятных погодных условий. Сравнительную оценку по морфологическим и хозяйственно ценным признакам проводили согласно методике ВИР. Сделан факторный анализ по методу главных компонент. Используются программы Excel 2016 и STATISTICA 7.0. **Результаты и обсуждение.** В результате изучения были выявлены образцы, превышающие стандарт 'АС 5' по урожайности. Китайские образцы показали очень хороший выход волокна и могут служить источниками данного признака, хотя они не слишком скороспелы и отличаются средней коробочкой. Неблагоприятные погодные условия в период формирования волокна не позволили получить волокно очень хорошего качества, но некоторые образцы имели длину 32-33 мм. Эти образцы могут в дальнейшем быть использованы при создании новых сортов. **Заключение.** Факторный анализ показал, что наименее подходящими для условий севера Астраханской области являются американские образцы из-за своей позднеспелости и высокорослости. Среди образцов из других регионов поиск источников перспективен.

**Ключевые слова:** изменчивость, продуктивность, качество волокна, скороспелость, адаптация.

**Благодарности:** Исследования проведены в рамках выполнения государственного задания FGEM-2022-0005 согласно тематическому плану ВИР № 0481-2022-0004 «Растительные ресурсы масличных и прядильных культур ВИР как основа теоретических исследований и их практического использования».

**Для цитирования:** Подольная Л.П., Григорьев С.В., Мягкова Е.Г. Образцы коллекции хлопчатника различного происхождения для селекции в условиях Северного Прикаспия. *Биотехнология и селекция растений*. 2023;6(4):93-102. DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-03

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 местам работы.

© Подольная Л.П., Григорьев С.В., Мягкова Е.Г., 2023

## Brief communication

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-03

## VIR cotton collection accessions of different origin for breeding in the North Caspian conditions

Larisa P. Podolnaya<sup>1</sup>, Sergey V. Grigoriev<sup>1</sup>, Elena G. Myagkova<sup>2</sup><sup>1</sup>N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia<sup>2</sup>Caspian Agrarian Federal Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Astrakhan Region, Solenoe Zaimishche, Russia*Corresponding author:* Larisa P. Podolnaya, l.podolnaya@vir.nw.ru

**Background.** Climate change on the planet requires the creation of cultivars adapted to new conditions, which suggests a constant search for sources of the required traits, and the VIR cotton collection provides unlimited opportunities for breeding. Also, the harsh conditions of the northwestern Astrakhan region make it possible to identify the potential capabilities of the accessions. **Materials and methods.** 25 accessions of the VIR cotton collection were studied at the Caspian Agrarian Federal Scientific Center of the Russian Academy of Sciences (PAFSC RAS) in 2021 against the backdrop of adverse weather conditions. Comparative assessment of morphological and economically important features was carried out according to the VIR methodology. Factor analysis based on the principal component method has been performed. Excel 2016 and STATISTICA 7.0 were used. **Results and discussion.** The study resulted in the identification of accessions exceeding the 'AC 5' standard in terms of the yield. The Chinese accessions had a very good fiber yield and can serve as sources of this trait, although they are not too precocious and are characterized by a medium-size capsule. Unfavorable weather conditions during the period of fiber formation did not facilitate obtaining a very good quality fiber, but some accessions yielded fiber with a length of 32-33 mm. **Conclusions.** Factor analysis showed that American accessions are the least suitable for the conditions of the northern Astrakhan Region due to their late maturity and tall stature. The search for appropriate sources is promising among accessions originating from other regions.

**Keywords:** variability, productivity, fiber quality, early maturity, adaptation.

**Acknowledgements:** the research was performed within the framework of the State Assignment according to the Theme Plan of VIR, Project No. FGEM-2022-0005 "Plant resources of oil and fiber crops at VIR as the basis for theoretical research and their practical utilization".

**For citation:** Podolnaya L.P., Grigoriev S.V., Myagkova E.G. VIR cotton collection accessions of different origin for breeding in the North Caspian conditions. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2023;6(4):93-102. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-03

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 employer.

© Podolnaya L.P., Grigoriev S.V., Myagkova E.G., 2023

## Введение

Хлопчатник (*Gossypium* L., сем. Malvaceae) – ценная прядильная культура, в разных масштабах возделываемая в 85 странах тропической и субтропической зон. Главное значение хлопчатник имеет как прядильная культура, однако и его семена также находят различное применение, особенно в качестве сырья для производства масла пищевого и технического назначения. Также хлопчатник используют при производстве пороха (Kelly et al., 2015).

Еще в XIX веке делались успешные попытки культивировать хлопчатник в европейской части России и в Закавказье. В 20-50-е годы XX века в южных районах европейской части СССР были промышленные посевы хлопчатника, существовала целая сеть селекционных учреждений, в том числе НИИ хлопководства новых районов (НовНИХИ) в г. Буденновске Ставропольского края. Имелись определенные достижения селекционеров в этой области: лучшие сорта давали по 25 ц/га хлопка-сырца. Однако неразвитость технологической базы не позволила создать в европейской части СССР рентабельное производство хлопчатника, и в 1954 году все работы с культурой там были прекращены, а посевы сосредоточены в Средней Азии и Азербайджане, что на тот момент было более выгодным. Вся инфраструктура была ликвидирована, хлопкоочистительные заводы перевезены в Среднюю Азию. Прекратилась также работа по селекции и возделыванию хлопчатника в большинстве районов Закавказья, таких как Армения, Грузия, Абхазия. Все образцы из этих районов, как местные, так и селекционные сохранились лишь в коллекции ВИР (Podolnaya et al., 2015).

Работы по возобновлению хлопководства в южных районах России были начаты в 1992 году в трех учреждениях РАСХН, в том числе в Прикаспийском НИИ Аридного земледелия (ПНИИАЗ), ныне Прикаспийском Аграрном Федеральном научном Центре (ПАФНЦ), расположенном в селе Соленое Займище на северной границе зоны возделывания хлопчатника (48°с.ш.). На этой территории основным лимитирующим фактором для хлопчатника является недостаток положительных температур (Zvolinski, 1991). Однако за последние десятилетия температура на планете повышается, что меняет условия развития культурных растений (Novikova et al., 2009; Kucek et al., 2019; Besedina et al., 2021) и отражается на возможности выращивания хлопчатника в основных хлопкосеющих странах (Williams et al., 2018). Изменение климата сказывается на выращивании хлопчатника и в Астраханской области (Kolchin et al., 2017). Это определяет необходимость оценки адаптированности образцов этой культуры к новым климатическим условиям.

За прошедшие 30 лет в Соленом Займище были изучены около 1000 наиболее скороспелых образцов хлопчатника коллекции ВИР (Asfandiarova, Shakhmedova, 1999; Podolnaya et al., 2006; 2015). На основе лучших из этих образцов в 90-е годы в ПНИИАЗ (ныне ПАФНЦ РАН)

были созданы четыре раннеспелых сорта, а в настоящее время на базе этого института созданы еще два сорта, в том числе сорт 'Браун' со светло-коричневым волокном (Asfandiarova, Doubovskaya, Podolnaya, Tuz, 2019). Эти сорта характеризуются не только раннеспелостью, но и хорошим качеством волокна и урожайностью. Однако селекция – процесс непрерывный, и для создания новых сортов требуются новые источники требуемых признаков. Тем более, что в изменившихся условиях могут вызревать образцы, не вызревавшие в прежние годы, поэтому мы продолжаем оценивать коллекцию хлопчатника ВИР и пытаемся определить регионы мира, образцы из которых могут служить источниками важных признаков, адаптивных в условиях северного Прикаспия.

## Материалы и методы

Прикаспийский Аграрный Федеральный научный Центр Российской академии наук (ПАФНЦ РАН) находится на северо-западе Астраханской области в Черноярском районе, в селе Соленое Займище. Это зона полупустынь, характеризующаяся резко континентальным, засушливым климатом. Среднесуточная температура воздуха за период вегетации хлопчатника составляет 20,1°C, среднегодовая сумма активных температур, выше 10°C, составляет 3400-3450°C. Количество осадков за теплый период апрель-октябрь составляет 155-160 мм, при этом максимум осадков, около трети годовой суммы, приходится на апрель-июнь. Почвы – светло-каштановые. Данные за 2021 год приведены в таблице 1. Среднепогодные показатели рассчитаны за период с 1978 по 2022 год. Расчет произведен по данным с официально зарегистрированной метеостанции с синоптическим индексом 34578, координаты 48,07 с.ш. и 46,07 в.д., высота над уровнем моря – 5 м.

Сравнение данных за 2021-й год со среднепогодными показывает значительное потепление климата на севере Астраханской области за последние годы. В 2021 году были оценены 25 образцов хлопчатника (*Gossypium hirsutum* L.) различного происхождения с белым волокном (табл. 2). В качестве стандарта использовали сорт 'АС 5' – один из 4-х сортов, созданных в середине 90-х годов в ПНИИАЗ (ныне ПАФНЦ РАН) – до сих пор остающийся одним из лучших для района изучения.

Образцы высевали в трех повторностях на 5-метровых однорядковых делянках с расстоянием 70 см между рядами. Посев производили вручную (из расчета 100 000 растений на га). Растения выращивали с использованием капельного орошения. Норма полива за сезон составила 2600 м<sup>3</sup>.

Учитывали продолжительность вегетационного периода, высоту растения, количество моноподиев, симподиев и коробочек на растении, номер узла первой симподиальной ветви у 10 растений с делянки,

**Таблица 1. Погодные условия вегетационного периода (ПАФНЦ РАН, Астраханская область, с. Солёное Займище, 2021г.)**

**Table 1. The weather conditions of the growing season (Caspian Agrarian Federal Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Astrakhan region, Solenoe Zaimishche, 2021)**

Период/ period	Сумма положительных температур, °C/ Sum of positive temperatures, °C		Среднемесячная температура воздуха, °C/ Average monthly air temperature, °C		Осадки, мм/ Rainfall, mm		Сумма эффективных температур, °C/ Sum of effective temperatures, °C	
	2021	ср. мн./ long-term. av.*	2021	ср. мн./ long-term. av.	2021	ср. мн./ long-term. av.	2021	ср. мн./ long-term. av.
Май/ May	611,4	527,00	19,7	16,70	25,6	31,00	192,2	196,90
Июнь/ June	741,9	645,00	24,7	21,50	36,7	26,00	441,9	357,30
Июль/ July	864,0	737,00	27,9	24,30	24,9	23,00	554,0	459,10
Август/ August	870,5	685,50	28,1	22,80	5,7	18,00	510,5	357,50
Сентябрь/ September	460,5	468,50	15,4	16,30	47,5	23,00	113,1	148,40
Итого/ Total	3548,3	3320,50	-	-	140,4	121,00	1811,7	1557,30

\* – среднееголетние показатели – ср. мн./ long-term averages – long-term. av.

**Таблица 2. Список изученных образцов (ПАФНЦ РАН Астраханская область, с. Солёное Займище, 2021 год)**

**Table 2. List of studied accessions (Caspian Agrarian Federal Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Astrakhan region, Solenoe Zaimishche, 2021)**

№/ No.	Номер по Каталогу ВИР/ VIR Catalogue number	Название образца/ Accession name	Происхождение образца/ Accession origin
1	к-3505	C-1264	Узбекистан
2	к-3543	Western prolific	США
3	к-3557	Empire Wilt	США
4	к-3815	8517	Узбекистан
5	к-4233	LB x Сборен прашец	Болгария
6	к-5021	Stoneville 3202	США
7	к-5314	C-4790	Узбекистан
8	к-5568	Stoneville 702	США
9	к-8012	‘АС 5’	Россия, Астраханская область
10	к-8044	‘Голиот’	Россия, Ставропольский край
11	к-8120	110610	Китай
12	к-8126	113821	Китай
13	к-8129	Varamin G	Иран
14	к-8137	‘Феникс’	Россия, Ставропольский край
15	к-8139	111973	Китай
16	к-8154	Гибрид 304	Италия
17	к-8142	110044	Китай
18	к-8155	Гибрид 305	Италия
19	к-8156	Гибрид 306	Италия
20	к-8157	111775	Китай
21	к-8158	112151	Китай
22	к-8159	‘ПГСХА-1’	Россия, Волгоградская обл.
23	к-8160	‘АС 3’	Россия, Астраханская область
24		Отбор из к-7148	Россия, Астраханская область
25		Отбор из к-171	Россия, Астраханская область

а также хозяйственно ценные признаки, такие как масса хлопка-сырца одной коробочки, продуктивность одного растения, урожайность с единицы площади, длина и выход волокна. Длину волокна определяли по 10 лутучкам от 10 разных коробочек, остальные хозяйственно ценные признаки оценивали для делянки в целом. Изучение проводили по методике ВИР (Davidian et al., 1978).

Проведен факторный анализ по методу главных компонент. Использованы программы Excel 2016 и STATISTICA 7.0.

### Результаты и обсуждение

Год 2021-ый был неблагоприятным для роста и развития хлопчатника: прохладный дождливый июнь, очень жаркие июль и первая половина августа, холодный дождливый сентябрь – сумма положительных температур в этом месяце была ниже среднеголетней, что не позволило получить репродукцию от всех высеванных 34-х образцов, вследствие этого в изучение были взяты только 25. Поэтому особо ценной является информация об образцах, имевших раскрытые коробочки в этих условиях.

Продолжительность периода «всходы-созревание»

колебалась от 98 дней у болгарского образца к-4233 до 148 дней у образца из Ирана к-8129, но большинство образцов показали 110-120 дней, больше, чем у стандарта, у которого этот период составил 103 дня. Образцы не были очень высокими, 64-98 см, но многие сформировали по 1-4 моноподиальных вегетативных побегов, что, как правило, характеризует позднеспелые, более высокорослые образцы (Podolnaya et al., 2015). Образцов без моноподиальных побегов в данном году не выявлено даже среди скороспелых сортов российской селекции. Число симподиальных (генеративных) побегов варьировало от 4 до 10 на растение. Самое большое число коробочек – 10-11 – наблюдалось у коллекционных образцов к-3543, к-5314, к-5568, и сорта ‘ПГСХА-1’ Волгоградской селекции. Сорта ‘Феникс’ и ‘Голиот’ селекции Прикумской опытной станции (Прикумской ОС) в 2021 году, дали мало коробочек – 5-6. У китайских образцов были средние показатели – 6-8 коробочек на растение, причем большее число коробочек соответствовало большему числу симподиев. Данные по структуре растения и хозяйственно ценным признакам приведены в таблицах 3 и 4. Очередность образцов в таблицах соответствует таблице 2.

**Таблица 3. Характеристика сортов хлопчатника по структуре растения (ПАФНЦ РАН, Астраханская область, с. Соленое Займище, 2021 год)**

**Table 3. Data on plant structure traits of cotton cultivars (Caspian Agrarian Federal Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Astrakhan region, Solenoe Zaimishche, 2021)**

№/ No.	Высота растения, см/ Plant height, cm	Число моноподиев на растение/ Number of monopodia per plant	Число симподиев на растение/ Number of simpodia per plant	Число коробочек на растение/ Number of capsules per plant	№ узла 1-го симподия/ First simpodium node No.
1	80,8±2,3	2,2±0,5	5,8±0,4	4,4±0,7	6,8±0,7
2	90,4±3,1	4,4±0,2	6,6±0,6	10,2±1,3	6,8±0,5
3	98,0±1,3	1,2±0,2	7,8±0,8	7,6±1,6	6,0±0,4
4	87,2±4,7	3,2±0,6	6,6±0,7	7,4±0,7	6,4±0,6
5	90,0±4,1	0,4±0,2	8,6±0,7	7,6±1,3	5,2±0,5
6	77,8±2,4	2,8±0,4	7,2±1,3	8,8±2,3	6,2±0,6
7	95,4±3,6	1,4±0,7	9,2±0,7	10,8±1,0	6,0±0,3
8	84,2±3,5	2,2±0,7	8,8±1,2	11,2±2,1	6,8±0,5
9	76,2±4,9	0,6±0,2	9,4±1,3	8,4±2,9	4,6±0,2
10	75,8±4,9	1,8±0,2	6,2±0,7	5,8±1,1	6,0±0,3
11	74,6±1,5	0,8±0,4	6,6±0,4	8,4±0,8	6,0±0,3
12	78,0±3,0	1,2±0,4	6,2±0,4	8,0±1,9	6,4±0,6
13	72,8±1,2	0,8±0,4	8,0±0,7	9,2±1,7	6,4±0,4
14	64,2±1,7	1,4±0,2	5,4±0,5	5,8±0,9	5,6±0,2
15	71,0±3,1	0,8±0,4	5,6±0,5	6,0±0,7	5,6±0,2

№/ No.	Высота растения, см/ Plant height, cm	Число моноподиев на растении/ Number of monopodia per plant	Число симподиев на растении/ Number of sympodia per plant	Число коробочек на растении/ Number of capsules per plant	№ узла 1-го симподия/ First sympodium node No.
16	68,2±1,0	1,0±0,3	5,6±0,2	7,8±0,8	5,6±0,4
17	64,6±1,9	1,0±0,6	5,8±0,4	5,2±0,5	6,2±0,5
18	72,6±2,0	2,0±0,8	5,8±0,6	6,6±1,3	6,2±0,6
19	80,4±3,7	1,0±0,4	6,4±0,6	8,0±1,3	5,8±0,4
20	68,8±1,7	1,6±0,4	8,4±0,5	7,6±0,7	6,0±0,4
21	79,0±4,3	0,4±0,2	7,4±0,5	7,6±0,5	7,2±0,6
22	98,6±2,9	1,8±0,7	7,8±0,2	11,4±3,0	6,4±0,5
23	67,8±6,7	3,2±0,6	4,2±0,9	4,8±1,1	7,2±0,7
24	70,4±2,3	1,6±0,2	6,4±0,4	9,6±1,4	5,8±0,4
25	88,0±3,5	2,2±0,7	8,0±0,8	9,6±2,1	6,0±0,9
<i>HCP<sub>05</sub></i>	1,41	0,20	0,29	0,70	0,17

Таблица 4. Характеристика сортов хлопчатника по хозяйственно ценным признакам (ПАФНЦ РАН, Астраханская область, с. Солёное Займище, 2021 год)

Table 4. Data on agronomical traits of cotton cultivars (Caspian Agrarian Federal Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Astrakhan region, Solenoe Zaimishche, 2021)

№/ No.	Продолжительность периода «всходы-созревание», дн./ Sprouting-maturity period, days	Масса хлопчатника-сырца одной коробочки, г/ Seed cotton per capsule, g	Продуктивность, г/ Productivity, g	Длина волокна, мм/ Fiber length, mm	Выход волокна, %/ Ginning Outturn, %	Урожайность хлопчатника-сырца, т/га/ Seed cotton yield, t/ha
1	112±1,3	4,8±0,3	15,7±2,1	25,8±0,3	45,5±0,3	1,7±2,3
2	132±0,9	5,8±0,2	18,0±0,5	26,0±0,3	42,2±0,3	2,0±0,5
3	132±1,4	5,6±0,5	22,1±0,4	29,4±0,4	31,7±0,4	2,4±0,6
4	132±0,5	4,0±0,6	30,6±1,6	29,0±0,3	33,1±0,3	3,4±1,6
5	98±1,3	5,0±0,2	39,0±0,6	32,8±0,3	31,8±0,5	4,3±1,5
6	142±1,6	6,8±0,4	15,2±1,2	31,0±0,4	35,9±0,4	1,7±1,2
7	103±1,1	5,4±0,7	57,5±0,5	33,0±0,3	31,9±0,3	6,3±1,2
8	132±1,3	6,5±0,7	12,7±1,3	30,8±0,2	31,2±0,2	1,4±0,2
9	103±0,9	4,3±0,2	28,5±1,2	34,0±0,2	30,4±0,3	3,1±1,3
10	109±1,1	5,2±0,2	34,9±1,2	30,8±0,3	36,1±0,2	3,8±1,0
11	115±1,5	5,1±0,4	30,4±2,1	33,2±0,2	38,6±0,3	3,3±2,2
12	120±1,3	4,9±0,5	12,7±0,7	32,4±0,6	41,8±0,9	1,4±0,7
13	148±2,1	6,3±0,6	14,0±1,9	36,0±0,4	33,3±0,3	1,5±2,1
14	119±1,4	4,4±0,2	18,9±0,9	32,8±0,5	34,7±0,6	2,1±1,2
15	119±2,1	5,2±0,4	27,6±1,3	32,0±0,6	39,9±0,3	3,0±1,5
16	119±0,5	5,3±0,3	25,8±3,1	28,4±0,3	36,7±0,3	2,8±3,2
17	139±0,4	4,2±0,6	6,5±0,3	30,9±0,4	39,8±0,6	0,7±0,3
18	109±1,1	4,7±0,8	33,0±0,9	29,8±0,2	32,5±0,4	3,6±0,8
19	112±1,0	4,8±0,5	33,8±1,2	30,0±0,5	33,8±0,6	3,7±1,3
20	109±1,2	5,0±0,4	26,5±0,9	33,8±0,4	35,6±0,6	2,9±0,9
21	115±0,9	5,6±0,2	30,8±3,1	31,8±0,3	36,6±0,4	3,4±3,0
22	115±1,8	4,9±0,7	37,5±1,3	32,0±0,3	34,8±0,3	4,1±1,5
23	110±1,0	4,8±0,6	17,0±0,9	30,8±0,4	35,2±0,4	1,9±0,9
24	115±1,5	4,2±0,2	35,5±0,8	31,2±0,4	29,9±0,3	3,9±0,9
25	98±0,7	4,4±0,3	44,8±2,5	29,2±0,4	36,4±0,6	4,9±2,7
<i>HCP<sub>05</sub></i>	1,19	0,43	1,30	0,36	0,39	0,80

Масса хлопка-сырца одной коробочки колебалась от 4 до 6,8 граммов, максимальное значение было у американского образца к-5021. Скороспелые и среднеспелые образцы (с периодом вегетации до 120 дней) характеризовались мелкими и средними коробочками – 4-5 г (в том числе и стандарт). Продуктивность варьировала от 6,5 г у китайского образца (к-8142) до 57,5 у узбекского образца С-4790 (к-5314), что вдвое превышает стандарт. Данные по урожайности соответствуют показателям продуктивности и колеблются от 0,7 до 6,3 т/га. 'АС 5' дал 3,1 т/га. Длина волокна колебалась от 25,8 мм у старого узбекского образца (к-3505) до 36 мм у позднеспелого образца из Ирана. Стандарт имел длину волокна 34 мм, что соответствует волокну 4-го типа и является очень хорошим показателем для скороспелого образца. Выход волокна варьировал от 29,9% (отбор из к-7148) до 45,5% (к-3505).

По комплексу признаков – длина волокна свыше 32 мм и выход волокна свыше 39% – выделились китайские образцы последних лет поступления. Необходимо отметить, что если у старых сортов при большом выходе длина волокна была малой (к-3505, 3543, см. табл. 4), то ряд современных сортов характеризуются одновременно длинным волокном и высоким выходом волокна (к-8126, к-8139).

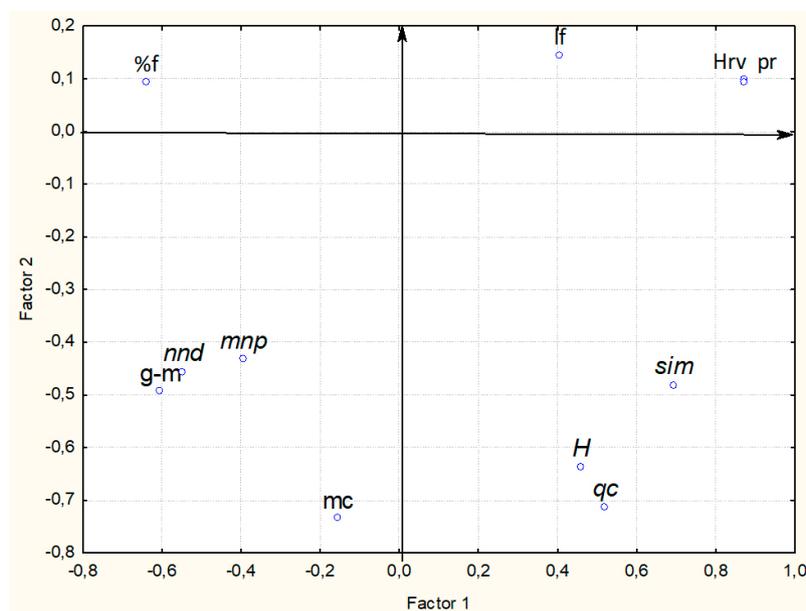
Факторный анализ дал общую картину поведения

образцов разного происхождения. Первые факторы характеризуют большую часть изменчивости признаков, поэтому мы ограничились рассмотрением этих двух факторов (F1 и F2), на долю которых приходится около 60% изменчивости.

Высокую положительную корреляцию с первым фактором показали продуктивность одного растения и тесно связанная с ней урожайность с единицы площади, следовательно, первый фактор можно назвать фактором продуктивности.

Со вторым фактором значимую отрицательную корреляцию показали, как масса хлопка-сырца одной коробочки, так и число коробочек на растение, то есть у одних образцов коробочек много, и они крупные, а у других их мало, и они мелкие (этот фактор можно назвать фактором коробочки).

В правой верхней четверти факторного пространства располагаются продуктивность и длина волокна, в левой верхней – выход волокна, то есть у продуктивных образцов будет более длинное волокно, но меньший выход волокна (рис. 1). В правой нижней четверти находятся такие признаки, как высота растения, число симподиев и число коробочек на растение, то есть урожайные образцы будут высокими с большим числом симподиев и коробочек, поскольку урожайность определяется в большей степени числом коробочек, чем их массой.



**Рис.1. Расположение признаков в факторном пространстве (ПАФНЦ РАН, Астраханская область, с. Соленое Займище, 2021 год).**

**Fig. 1. Projection of the traits on the factor plane (Caspian Agrarian Federal Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Astrakhan region, Solenoe Zaimishche, 2021).**

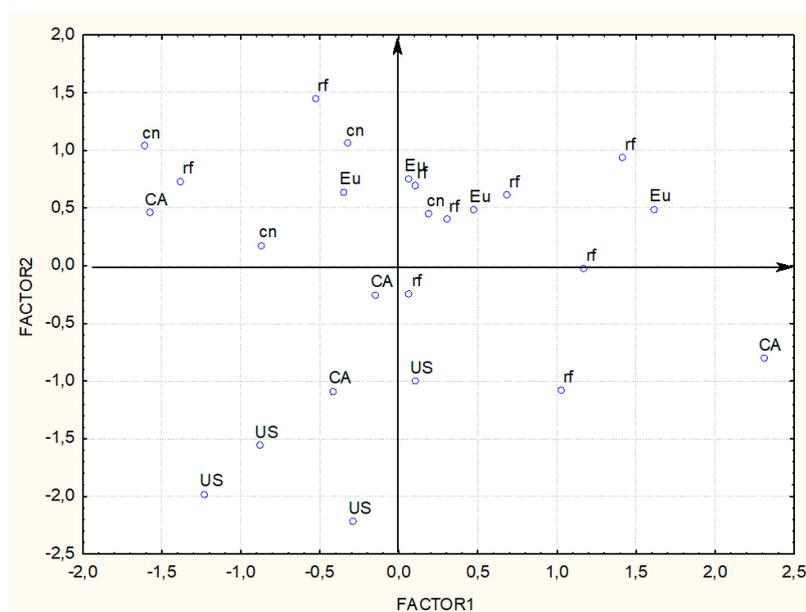
Условные обозначения: g-m – период «всходы-созревание», H – высота растения, mnp – число моноподиев на растение, sim – число симподиев на растение, qc – число коробочек на растение, nnd – № узла первого симподия, mc – масса хлопка-сырца одной коробочки, pr – продуктивность одного растения, If – длина волокна, %f – выход волокна, hrv – урожайность хлопка-сырца.

Symbols: g-m – “sprouting-maturity” period, H – plant height, mnp – monopodia per plant, sim – simpodia per plant, qc – capsules per plant, nnd – No. of the first simpodium node, mc – seed cotton weight per capsule, pr – plant productivity, If – fiber length, %f – ginning outturn, hrv – yield.

В левой нижней четверти факторного пространства располагаются период «всходы-созревание», число моноподиев и № узла первого симподия, что говорит о том, что позднеспелые образцы характеризуются значительным числом моноподиев и более поздним переходом

в генеративную фазу, меньшей длиной и большим выходом волокна.

По значениям факторов для каждого образца мы можем судить об их относительном взаиморасположении. Эта картина отражена на рисунке 2.



**Рис. 2. Расположение образцов в факторном пространстве (ПАФНЦ РАН, Астраханская область, с. Соленое Займище, 2021 г.).**

**Fig. 2. Projection of the accessions on the factor plane (Caspian Agrarian Federal Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Astrakhan region, Solenoe Zaimishche, 2021).**

Условные обозначения. Регионы происхождения образцов: rf – Россия, CA – Центральная Азия, UA – США, Eu – Европа, cn – Китай  
 Symbols. The regions of accessions origin: rf – Russia, CA – Central Asia, UA – USA, Eu – Europe, cn – China

Наиболее компактно в левой нижней четверти факторного пространства располагаются американские образцы, они высокие, позднеспелые, с крупными коробочками, но в условиях севера Астраханской области не дают хорошего урожая, зато могут служить источниками выхода волокна, при этом волокно у них короткое. Китайские образцы тяготеют к левой верхней четверти, то есть они также характеризуются высоким выходом волокна, позднеспелы, но, в отличие от американских образцов, имеют мелкие коробочки и лучшую длину волокна. Европейские образцы также располагаются в верхней половине факторного пространства, но, в основном, в правой части, что свидетельствует о скороспелости, урожайности и большей длине волокна, поэтому такие образцы наиболее перспективны для дальнейшей селекции в данной зоне. Российские сорта присутствуют почти во всех четвертях, кроме левой нижней, следовательно, они не отличаются крупной коробочкой, зато, как правило, скороспелы и достаточно продуктивны. Азиатские образцы также

располагаются в трех четвертях, кроме правой верхней, что говорит о наличии среди них и скороспелых, урожайных, и с хорошей длиной волокна. В коллекции ВИР много образцов из этого региона, и в дальнейшем необходимо продолжать изучать возможность их продуктивного культивирования в северной части Астраханской области.

### Заключение

В 2021 году в Прикаспийском Аграрном Федеральном научном Центре Российской академии наук (ПАФНЦ РАН) было изучено 25 образцов средневолокнистого хлопчатника (*G. hirsutum*) по 11 признакам. В неблагоприятных погодных условиях этого года выделены образцы, превышающие стандарт ‘АС 5’ по продуктивности. Отдельные китайские образцы значительно превысили стандарт по выходу волокна и рекомендованы в качестве источника этого признака. Факторный анализ показал, что в данных условиях хуже всего проявили себя аме-

риканские образцы. Образцы из Центральной Азии оказались весьма разнообразными по всем изученным признакам. Результаты нашего исследования показывают, что необходимо расширять изучение коллекции, и старые образцы могут проявить себя в современных условиях не только как источники ценных признаков, но и как почти готовые сорта. Образец С4790, к-5314 хоть и был создан в середине 60-х годов прошлого века, значительно превзошел стандарт по урожайности, по выходу волокна, и лишь немного уступил ему по длине волокна.

## References/Литература

- Asfandiarova M.Sh., Shakhmedova G.S. Cotton culture in the Astrakhan region (Kul'tura khlopchatnika v Astrahanskoy oblasti). In: V.P. Zvolinskiy, D.M. Nomyakov. *Increasing productivity and protecting arid landscapes (Povysheniye produktivnosti i okhrana aridnykh landshaftov)*. Moscow; 1999. p.191-194. [in Russian] (Асфандиярова М.Ш., Шахмедова Г.С. Культура хлопчатника в Астраханской области. В кн.: В.П. Зволинский, Д.М. Хомяков. *Повышение продуктивности и охрана аридных ландшафтов*. Москва; 1999. С.191-194).
- Asfandiarova M.Sh., Doubovskaya A.G., Podolnaya L.P., Tuz R.K., Cotton (*Gossypium hirsutum* L.). 'Brown' variety. (Khlopok (*Gossypium hirsutum* L.). Sort Brown). Russian Federation; breeding achievement patent number: 10638; 2019. [in Russian] (Асфандиярова М.Ш., Дубовская А.Г., Подольная Л.П., Туз Р.К. Хлопчатник (*Gossypium hirsutum* L.). Сорт Браун. Российская Федерация; патент на селекционное достижение № 10638; 2019).
- Besedina T.D., Boyko A.P., Tutberidze Ts.V., Kiseleva N.S. Specific nature of the integrative (complex) effect of environmental factors on hazelnut cultivars in the Russian humid subtropics. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(1):22-32. [in Russian] (Беседина Т.Д., Бойко А.П., Тутберидзе Ц.В., Киселева Н.С. Специфика интегративного (комплексного) действия факторов внешней среды влажных субтропиков России на сорта культуры фундука. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(1):22-32). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-1-22-32
- Davidian G.G., Rykova R.P., Kutuzova S.N., Vakhrusheva T.E., Drugova I. F., Rumyantseva L.T. Study of fiber crop collections (cotton, flax, hemp): methodological guidelines (Izucheniye kollektsey pryadilnykh kul'tur (khlopchatnik, len, konoplya): metodicheskiye ukazaniya). Leningrad: VIR; 1978. [in Russian] (Давидян Г.Г., Рыкова Р.П., Кутузова С.Н., Вахрушева Т.Е., Другова И.Ф., Румянцева Л.Т. Изучение коллекций прядильных культур (хлопчатник, лен, конопля): методические указания. Ленинград: ВИР; 1978).
- Kelly B., Abidi N., Ethridge D., Hequet E.F. Fiber to fabric. In: D.D. Fang, R.G. Percy (eds.). *Agronomy Monographs. Vol. 57. Cotton*. 2<sup>nd</sup> ed. Madison, WI; 2015. p.665-744. DOI: 10.2134/agronmonogr57.2013.0031
- Kolchin E.A., Barmin A.N., Kryzhanovskaya G.V., Valov M.V. Peculiarities of climatic changes in arid territory of the Russian Federation. *Geology, Geography and Global Energy*. 2017;4(67):113-122. [in Russian] (Колчин Е.А., Бармин А.Н., Крыжановская Г.В., Валов М.В. Особенности климатических изменений аридной территории Российской Федерации. *Геология, география и глобальная энергия*. 2017;4(67):113-122).
- Kucek L.K., Riday H., Ehlke N., Reberg-Horton C., Maul J., Mirsky S.B., Pelzer C.J., Poskaitis M., Ryan M.R., Seehaver S., Wayman S., Wiering N. Environmental influences on the relationship between fall and spring vigor in hairy vetch. *Crop Science*. 2019;59(6):2443-2454. DOI: 10.2135/cropsci2018.09.0569
- Novikova L.Yu., Loskutov I.G., Dubin V.N. The analysis of economically valuable characters of Borrus oat variety under condition of North-West of Russia from 1980 to 2008 in connection with climate changes. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2009;166:551-558. [in Russian] (Новикова Л.Ю., Лоскутов И.Г., Дюбин В.Н. Анализ динамики хозяйственно ценных признаков овса сорта Боррус в условиях Северо-Запада РФ с 1980 по 2008 г. в связи с изменениями климата. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2009;166:551-558).
- Podolnaya L.P., Zvolinski V.P., Asfandiarova M.Sh., Tuz R.K., Sonnino A., Piscioneri I. Ecological and geographical study of cotton samples from VIR collection in contrasting conditions of the South of Italy and North of the Astrakhan region (Ekologo-geograficheskoye izucheniye obraztsov khlopchatnika kolleksii VIR v kontrastnykh usloviyakh yuga Italii i severa Astrahanskoy oblasti). In: *Adaptive principles of stabilization of arid ecosystems and the social sphere : [materials of the International Scientific and Practical Conference; 2006 May 16-17; Caspian Research Institute of Arid Agriculture; Astrakhan region, Russia] (Adaptivnyye printsipy stabilizatsii aridnykh ekosistem i sotsial'noy sfery: [materialy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii; 16-17 maya 2006 g.; Prikaspiyskiy NII aridnogo zemledeliya, s. Solenoye Zaymishche, Astrakhanskaya oblast']*). Moscow: Sovremennyye tetradi; 2006. Pt. 1. p.195-205. [in Russian] (Подольная Л.П., Зволинский В.П., Асфандиярова М.Ш., Туз Р.К., Sonnino A., Piscioneri I. Эколого-географическое изучение образцов хлопчатника коллекции ВИР в контрастных условиях юга Италии и севера Астраханской области. В кн.: *Адаптивные принципы стабилизации аридных экосистем и социальной сферы: [материалы Международной научно-практической конференции; 16-17 мая 2006 г.; Прикаспийский НИИ аридного земледелия, с. Солоное Займище, Астраханская область]*. Москва: Современные тетради; 2006. Ч. 1. С.195-205).
- Podolnaya L.P., Grigoryev S.V., Illarionova K.V., Asfandiarova M.Sh., Tuz R.K., Khodjaeva N.A., Miroshnichenko E.V. Cotton in Russia. Topicality and perspectives. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2015;29(7):56-58. [in Russian] (Подольная Л.П., Григорьев С.В., Илларионова К.В., Асфандиярова М.Ш., Туз Р.К., Ходжаева Н.А., Мирошниченко Е.В. Хлопчатник в России. Актуальность и перспективы. *Достижения науки и техники АПК*. 2015;29(7):56-58).
- Williams A.A.J., McRae D., Kouadio L., Mushtaq Sh., Davis P. Cotton and climate change in agroclimatology. In: J.L. Hatfield, M.V.K. Sivakumar, J.H. Prueger (eds). *Agronomy Monographs. Vol. 60. Agroclimatology: Linking Agriculture to Climate*. Madison, WI: American Society of Agronomy; 2018. p.343-368. DOI: 10.2134/agronmonogr60.2016.0009
- Zvolinski V.P. Integrated development of multisectoral agricultural production in the Lower Volga Agroindustrial system (Kompleksnoye razvitiye mnogoотраслевого selskokhozyaystvennogo proizvodstva v sisteme APK Nizhney Volgi). Moscow: RUDN; 1991. [in Russian] (Зволинский В.П. Комплексное развитие многоотраслевого сельскохозяйственного производства в системе АПК Нижней Волги. Москва: РУДН; 1991).

## Информация об авторах

**Лариса Петровна Подольная**, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, l.podolnaya@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4962-1989>

---

**Сергей Владимирович Григорьев**, Ph.D., кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, отдел генетических ресурсов масличных и прядильных культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, s.grigoryev@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7670-4360>

**Елена Георгиевна Мягкова**, научный сотрудник, врио заведующего, лаборатория технических и масличных культур, Прикаспийский аграрный федеральный научный центр Российской академии наук, 416251 Россия, Астраханская обл., Черноярский р-н, с. Соленое Займище, Квартал Северный, 8, govсан29@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0631-9253>

### ***Information about the authors***

**Larisa P. Podolnaya**, Ph.D., Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Department of Oil and Fiber Crop Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, l.podolnaya@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4962-1989>

**Sergey V. Grigoriev**, Ph.D., Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Department of Oil and Fiber Crop Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, s.grigoryev@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7670-4360>

**Elena G. Myagkova**, Researcher, Acting Head, Industrial and Oil Crop Laboratory, Caspian Agrarian Federal Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, 8, Severniy Quarter, s. Solenoe Zaimishche, Chernoyarskii District, Astrakhan Region, 416251 Russia, govсан29@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0631-9253>

**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 26.10.2023; одобрена после рецензирования 24.11.2023; принята к публикации 19.12.2023.

The article was submitted on 26.10.2023; approved after reviewing on 24.11.2023; accepted for publication on 19.12.2023.

Краткое сообщение

УДК 632:633.16:577.21:60(470+571)(092)

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-01



## К юбилею академика РАН Ольги Сильвестровны Афанасенко

И. Г. Лоскутов, О. Н. Ковалева

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

*Автор, ответственный за переписку:* Игорь Градиславович Лоскутов, i.loskutov@vir.nw.ru

В декабре 2023 года ведущий миколог-фитопатолог Российской Федерации, заведующая лабораторией иммунитета растений к болезням Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений (ВИЗР), доктор биологических наук, профессор, академик РАН Ольга Сильвестровна Афанасенко отмечает свой юбилей. Основным направлением работ О.С. Афанасенко является комплексное исследование механизмов изменчивости популяций фитопатогенных грибов, расообразовательных процессов и межорганизменной генетики в патосистемах «злаковые культуры – гембиотрофные патогены». В кооперации с коллегами из Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), а также из профильных учреждений РФ и зарубежных стран проводятся исследования по идентификации генов устойчивости зерновых культур к наиболее вредоносным патогенам.

**Ключевые слова:** ячмень, болезни, иммунитет, защита растений, дигаплоидные линии, молекулярные маркеры, GWAS

**Благодарности:** работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту FGEM-2022-0009 «Структурирование и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

**Для цитирования:** Лоскутов И.Г., Ковалева О.Н. К юбилею академика РАН Ольги Сильвестровны Афанасенко. *Биотехнология и селекция растений*. 2023;6(4):103-106. DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-01

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.

© Лоскутов И.Г., Ковалева О.Н., 2023

## Brief communication

DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-01

## On the anniversary of Academician of the Russian Academy of Sciences Olga Silvestrovna Afanasenko

Igor G. Loskutov, Olga N. Kovaleva

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

*Corresponding author:* Igor G. Loskutov, i.loskutov@vir.nw.ru

In December 2023, the leading mycologist-phytopathologist of the Russian Federation, head of the laboratory of Plant Immunity to Diseases of the All-Russian Research Institute of Plant Protection (VIZR), Doctor of Biological Sciences, Professor, Academician of the Russian Academy of Sciences Olga Silvestrovna Afanasenko celebrates her anniversary. The main direction of O.S. Afanasenko's work is a comprehensive study of the mechanisms of variability in populations of phytopathogenic fungi, race-forming processes and interorganismal genetics in the pathosystems "cereal crops – hemibiotrophic pathogens". In cooperation with the colleagues from N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), as well as from specialized institutions of the Russian Federation and foreign countries, research is being carried out to identify genes for resistance of grain crops to the most harmful pathogens.

**Keywords:** barley, diseases, immunity, plant protection, dihaploid lines, molecular markers, GWAS

**Acknowledgements:** the work was performed within the framework of the state task according to the theme plan of VIR, Project No. FGEM-2022-0009 "Structuring and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production".

**For citation:** Loskutov I.G., Kovaleva O.N. On the anniversary of Academician of the Russian Academy of Sciences Olga Silvestrovna Afanasenko. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2023;6(4):103-106. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-6266-2023-4-01

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.

© Loskutov I.G., Kovaleva O.N., 2023

13 декабря 2023 года ведущий миколог-фитопатолог Российской Федерации, заведующая лабораторией иммунитета растений к болезням Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений (ВИЗР), доктор биологических наук, профессор, академик РАН Ольга Сильвестровна Афанасенко (рисунок) отмечает свой юбилей.

Вся жизнь Ольги Сильвестровны связана с работой в ВИЗР, куда в 1975 году она поступила в аспирантуру после окончания Ленинградского Сельскохозяйственного института (СХИ). Под руководством академика РАН М.М. Левитина в 1978 году она успешно защитила кандидатскую диссертацию на тему «Изучение структуры популяций возбудителя сетчатой пятнистости ячменя по признаку вирулентности в связи с селекцией устойчивых сортов», а в 1996 году блестяще защитила докторскую диссертацию на тему «Закономерности изменчивости популяций возбудителей гельминтоспориозных пятнистостей ячменя и генетический контроль устойчивости к *Pyrenophora teres* Drechs.».

Основным направлением работ О.С. Афанасенко является, начатое еще в аспирантуре, комплексное исследование механизмов изменчивости популяций фитопатогенных грибов, расообразовательных процессов и межорганизменной генетики в патосистемах «злаковые культуры – гембиотрофные патогены».

Изучение генетической изменчивости по устойчивости к листовым болезням важнейшей зерновой культуры – ячменя, Ольга Сильвестровна начала проводить в содружестве с ведущим специалистом ВИР А.Я. Трофимовской. На протяжении длительного периода кооперации со специалистами ВИР О.С. Афанасенко изучено на инфекционном фоне и в полевых условиях более 5 000 образцов коллекции из основных эколого-географических групп ячменя со всех континентов мира на устойчивость к листовым пятнистостям. В результате проведенной огромной работы были выделены источники устойчивости, идентифицированы различные аллели генов устойчивости к ряду заболеваний и определены молекулярные маркеры для их идентификации.

В настоящее время в кооперации с коллегами из ВИР, а также из профильных учреждений РФ и зарубежных стран проводятся исследования по идентификации генов устойчивости зерновых культур и картофеля к наиболее вредоносным патогенам (Riaz et al., 2017; Afanasenko et al., 2019; Dinglasan et al., 2019; Matsushita et al., 2019; Yanagisawa et al., 2019).

Неоценим вклад Ольги Сильвестровны в изучение генетического разнообразия устойчивости ячменя к гембиотрофным патогенам. Ею впервые была показана расо-специфичность малых генов, контролирующих устойчивость ячменя к возбудителю сетчатой пятнистости. Путем ассоциативного картирования (англ. genome-wide association study – GWAS) в обширной коллекции генетических ресурсов ячменя ВИР и в созданных дигаплоидных популяциях выявлено генетическое разнообразие



**Рисунок. Афанасенко Ольга Сильвестровна**  
(URL: <https://new.ras.ru/staff/akademiki/afanasenkolga-silvestrovna/> [дата обращения: 24.11.2023]).

**Figure. Afanasyenko Olga Silvestrovna**  
(URL: <https://new.ras.ru/staff/akademiki/afanasenkolga-silvestrovna/> [accessed Nov. 24, 2023]).

устойчивости ячменя к возбудителям гельминтоспориозных пятнистостей (Afanasenko et al., 2014; Novakazi et al., 2019; 2020).

Идентифицированы гены качественной и количественной устойчивости ячменя к возбудителям сетчатой и темно-бурой пятнистостям на всех хромосомах ячменя, в том числе и новые для науки, определены их молекулярные маркеры (Lashina, Afanasyenko, 2019). Созданная коллекция генетически охарактеризованных доноров устойчивости ячменя и молекулярных маркеров генов устойчивости является необходимой составляющей селекции ячменя на устойчивость к вредоносным болезням (Rozanova et al., 2019). С использованием новых доноров созданы перспективные устойчивые к гельминтоспориозным пятнистостям линии ячменя, которые переданы селекционерам России.

Ольга Сильвестровна активно участвует в организации совместных исследований, образовательных курсов, программ и конференций в кооперации ВИЗР–ВИР. О.С. Афанасенко опубликовано около 300 печатных работ как в российских, так и зарубежных журналах. Она является активным автором, рецензентом и членом редакционного совета журналов «Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции» и «Биотехнология и селекция растений»

Ольга Сильвестровна пользуется большим уважением и авторитетом среди отечественных ученых и зару-

бежных коллег. Мы сердечно поздравляем Ольгу Сильвестровну с юбилеем и желаем ей крепкого здоровья, творческого долголетия и плодотворного сотрудничества со специалистами ВИР!

## References/Литература

- Afanasenko O.S., Kozyakov A.V., Hadley P., Lashina N.M., Anisimova A.V., Manninen O., Yalli M., Potokina E.K. Mapping of loci controlling barley resistance to *Pyrenophora teres* f. *teres* and *Cochliobolus sativus* in two dihaploid populations. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2014;18(4/1):751-764. [in Russian] (Афанасенко О.С., Козьяков А.В., Хедлэй П., Лашина Н.М., Анисимова А.В., Маннинен О., Ялли М., Потокина Е.К. Картирование локусов, контролируемых устойчивостью ячменя к *Pyrenophora teres* f. *teres* и *Cochliobolus sativus*. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2014;18(4/1):751-764). URL: <https://vavilov.elpub.ru/jour/article/view/303/305> [дата обращения: 24.11.2023].
- Afanasenko O.S., Mironenko N.V., Bepalova L.A., Ablova I.B., Lashina N.M. *Ramularia* spot blotch in Russian Federation: distribution and diagnosis. *Mycology and phytopathology*. 2019;53(4):236-245. [in Russian] (Афанасенко О.С., Мironenko Н.В., Беспалова Л.А., Аблова И.Б., Лашина Н.М. Рамуляриоз ячменя в Российской Федерации: диагностика и распространение. *Микология и фитопатология*. 2019;53(4):236-245). DOI: 10.1134/S0026364819040032
- Dinglasan E.G., Singh D., Shankar M., Afanasenko O., Platz G., Godwin I.D., Voss-Fels K.P., Hickey L.T. Discovering new alleles for yellow spot resistance in the Vavilov wheat collection. *Theoretical and Applied Genetics*. 2019;132(1):149-162. DOI: 10.1007/s00122-018-3204-5
- Lashina N.M., Afanasenko O.S. Susceptibility to leaf blights of commercial barley cultivars in North-Western region of Russia. *Bulletin of Plant Protection*. 2019;2(100):23-28. [in Russian] (Лашина Н.М., Афанасенко О.С. Поражаемость пятнистостями сортов ячменя, включенных в Государственный реестр селекционных достижений и находящихся на сортоиспытаниях в условиях Северо-Запада Российской Федерации. *Вестник защиты растений*. 2019;2(100):23-28). DOI: 10.31993/2308-6459-2019-2(100)-23-28
- Matsushita Y., Yanagisawa H., Khiutti A., Mironenko N., Ohto Y., Afanasenko O. First report of chrysanthemum stunt viroid isolated from potato (*Solanum tuberosum*) plants in Russia. *Journal of General Plant Pathology*. 2019;85(4):311-313. DOI: 10.1007/s10327-019-00851-z
- Novakazi F., Afanasenko O., Anisimova A., Platz G.J., Snowdon R., Kovaleva O., Zubkovich A., Ordon F. Genetic analysis of a worldwide barley collection for resistance to net form of net blotch disease (*Pyrenophora teres* f. *teres*). *Theoretical and Applied Genetics*. 2019;132:2633-2650. DOI: 10.1007/s00122-019-03378-1
- Novakazi F., Afanasenko O., Lashina N., Platz G.J., Snowdon R., Loskutov I., Ordon F. Genome-wide association studies in a barley (*Hordeum vulgare*) diversity set reveal a limited number of loci for resistance to spot blotch (*Bipolaris sorokiniana*). *Plant Breeding*. 2020;139:521-535. DOI: 10.1111/pbr.12792
- Riaz A., Athiyannan N., Periyannan S., Afanasenko O., Mitrofanova O., Aitken E., Lagudah E., Hickey L. Mining Vavilov's treasure chest of wheat diversity for adult plant resistance to *Puccinia triticina*. *Plant Disease*. 2017;101(2):317-323. DOI: 10.1094/PDIS-05-16-0614-RE
- Rozanova I.V., Lashina N.M., Mustafin Z.S., Gorobets S.A., Efimov V.M., Afanasenko O.S., Khlestkina E.K. SNPs associated with barley resistance to isolates of *Pyrenophora teres* f. *teres*. *BMC Genomics*. 2019;20(3):292. DOI: 10.1186/s12864-019-5623-3
- Yanagisawa H., Matsushita Y., Khiutti A., Mironenko N., Ohto Y., Afanasenko O. Complete genome sequence of a divergent strain of potato virus P isolated from *Solanum tuberosum* in Russia. *Archives of Virology*. 2019;164(11):2891-2894. DOI: 10.1007/s00705-019-04397-5

## Информация об авторах

**Игорь Градиславович Лоскутов**, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, заведующий отделом, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44; профессор, Санкт-Петербургский государственный университет, 199034 Россия, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7-9, i.loskutov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-9250-7225>

**Ольга Николаевна Ковалева**, кандидат 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, o.kovaleva@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3990-6526>

## Information about the authors

**Igor G. Loskutov**, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, Head of the Department, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia; Professor, St. Petersburg State University, 7-9 Universitetskaya Embankment, St. Petersburg, 199034 Russia, i.loskutov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-9250-7225>

**Olga N. Kovaleva**, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg, 190000 Russia, o.kovaleva@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3990-6526>

**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 08.12.2023; принята к публикации 13.12.2023.

The article was submitted on 01.12.2023; approved after reviewing on 08.12.2023; accepted for publication on 13.12.2023.

**Plant Biotechnology and Breeding** is a scientific periodical publishing on its pages original research results, review articles, protocols and methods in the field of applied crop biotechnology; works on conventional breeding of food, forage, industrial and other crops combined with in vitro technologies and methods of genomic and marker-oriented breeding, genome editing, distant hybridization, cell and chromosome engineering, as well as brief communications on the results of the work of leading biotechnological and plant breeding conferences and congresses. The journal is published four times a year. The languages of publications: Russian and English. The publications in the journal are free of charge.

<https://biosel.elpub.ru>

«Биотехнология и селекция растений» - это периодический научный журнал, на страницах которого публикуются оригинальные результаты исследований, обзорные статьи, протоколы и методы в области прикладной биотехнологии культурных растений; работы по традиционной селекции продовольственных, кормовых, технических и других культур в сочетании с технологиями *in vitro*, методами геномной и маркер-ориентированной селекции, геномного редактирования, отдаленной гибридизации, клеточной и хромосомной инженерии, а также публикуются краткие сообщения о результатах работы ведущих биотехнологических и селекционных конференций и конгрессов. Журнал выходит четыре раза в год. Языки публикации: русский, английский. Публикации в журнале бесплатные.

The screenshot displays the website for the journal "Биотехнология и селекция растений". At the top, there is a search bar and a navigation menu with links: ГЛАВНАЯ, О НАС, ТЕКУЩИЙ ВЫПУСК, АРХИВЫ, ОБЪЯВЛЕНИЯ, and ПРИНЯТО В ПЕЧАТЬ. Below the navigation, there is a featured article section with a thumbnail image of a plant and a blue DNA helix. The article title is "«Биотехнология и селекция растений» - это периодический научный журнал...". To the right of the article, there is a sidebar with a list of links: Отправить статью, Правила для авторов, Редакционная коллегия, Редакционный совет, Рецензирование, and Этика публикаций. Below the article, there is a section for the current issue: "ТЕКУЩИЙ ВЫПУСК" with the title "Том 6, № 3 (2023)" and a "Скачать выпуск PDF" button. Further down, there is a section "ОТ ГЛАВНОГО РЕДАКТОРА" with a link to "Вступительная статья" by E. K. Хлесткина, showing 4-4 views and 84 annotations. At the bottom, there is a section "РАЗВИТИЕ СОВРЕМЕННЫХ МЕТОДОВ СЕЛЕКЦИИ" with a link to "Агроэкологическая адаптированность коллекционных образцов льна-долгунца". On the right side, there are logos for OPEN ACCESS, We are Crossref Member, ANTIPLAGIAT, and a list of indexing services including DOAJ, AGRIS, СОЦИОНЕТ, research4life, LENS.ORG, LIBRARY.RU, Google, Science Index, WorldCat, and Mendeley.

<https://biosel.elpub.ru>

ISSN 2658-6266 (Print); ISSN 2658-6258 (Online)

4 номера в год (ежеквартально) / Publication frequency: Quarterly

<https://biosel.elpub.ru>; e-mail: [pbi@vir.nw.ru](mailto:pbi@vir.nw.ru)

Языки: русский, английский / Languages: Russian, English

Индексируется в РИНЦ (НЭБ), DOAJ, AGRIS, входит в перечень изданий, публикации которых учитываются Высшей аттестационной комиссией России (ВАК РФ) при защите диссертаций на соискание ученых степеней кандидата и доктора наук / Indexed/abstracted by the Russian Science Citation Index on eLIBRARY.RU platform, DOAJ, AGRIS, included in the list of publications recognized by the Russian Higher Attestation Commission (VAK RF) when candidate and doctoral dissertations are defended.

Открытый доступ к полным текстам / Open access to full texts:

<https://biosel.elpub.ru>

<http://www.vir.nw.ru/pbi/>

[https://www.elibrary.ru/title\\_about\\_new.asp?id=69575](https://www.elibrary.ru/title_about_new.asp?id=69575)

Требования к статьям и правила рецензирования, электронный архив в открытом доступе и иная дополнительная информация размещены на сайте журнала <https://biosel.elpub.ru> / Full information for authors, reviewers, and readers (open access to electronic versions and subscription to print editions) can be found at <https://biosel.elpub.ru>

Прием статей через электронную редакцию на сайте журнала <https://biosel.elpub.ru>. Предварительно необходимо зарегистрироваться как автору, затем в правом верхнем углу страницы выбрать «Отправить рукопись». После завершения загрузки материалов обязательно выбрать опцию «Отправить письмо», в этом случае редакция автоматически будет уведомлена о получении новой рукописи / Manuscripts are accepted via the online editing resource at the Journal's website <https://biosel.elpub.ru>. The sender needs to register as the author and select in the upper righthand corner "Send a manuscript". After the loading of the materials, the option "Send a letter" is to be chosen, so that the editors would be automatically informed that a new manuscript has been received.

---

Научный редактор: *д.б.н. Е.И. Михайлова*

Редактор: *д.б.н. И.Н. Анисимова*

Переводчик: *С.В. Шувалов*

Корректор: *С.В. Шувалов, Е.И. Михайлова*

Компьютерная верстка: *Г.К. Чухин*

**Адрес редакции:**

Россия, 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42

Тел.: (812) 314-49-14; e-mail: [pbi@vir.nw.ru](mailto:pbi@vir.nw.ru); [i.kotielkina@vir.nw.ru](mailto:i.kotielkina@vir.nw.ru)

**Почтовый адрес редакции**

Россия, 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42, 44

Подписано в печать 29.12.2023. Формат 70×100<sup>1</sup>/<sub>8</sub>.

Бумага офсетная. Печать офсетная.

Усл. печ. л. 13.5. Тираж 30 экз. Заказ № 381/2.

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение

«Федеральный исследовательский центр

Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова» (ВИР),

редакционно-издательский сектор ВИР

Россия, 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42

Отпечатано в типографии ООО «Р-ПРИНТ»

Россия, 190000, Санкт-Петербург, пер. Гривцова, д. 6, лит. Б,  
офис 2-2

БИОТЕХНОЛОГИЯ  
И СЕЛЕКЦИЯ  
РАСТЕНИЙ

6(4), 2023