



ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР

Сергей Георгиевич Инге-Вечтомов — академик РАН.
Санкт-Петербургский филиал Института общей генетики
им. Н.И. Вавилова РАН (Санкт-Петербург, Россия)

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Людмила Алексеевна Лутова (зам. главного редактора),
профессор. Санкт-Петербургский государственный университет,
(Санкт-Петербург, Россия)

Владислав Сергеевич Баранов (зам. главного редактора), член-
корреспондент РАН. НИИ акушерства, гинекологии и репродук-
тологии им. Д.О. Отта (Санкт-Петербург, Россия)

Игорь Анатольевич Тихонович, академик РАН. Всероссийский
научно-исследовательский институт сельскохозяйственной
микробиологии (Санкт-Петербург, Россия)

Илья Артемьевич Захаров-Гезехус, член-корреспондент РАН.
Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова (Москва, Россия)

Сергей Васильевич Шестаков, академик РАН. Московский
государственный университет им. М.В. Ломоносова
(Москва, Россия)

Владимир Константинович Шумный, академик РАН.
Институт цитологии и генетики СО РАН (Новосибирск,
Россия)

Николай Александрович Колчанов, академик РАН. Институт
цитологии и генетики СО РАН (Новосибирск, Россия)

Николай Казимирович Янковский, академик РАН.
Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова
(Москва, Россия)

EDITOR-IN-CHIEF

Sergey G. Inge-Vechtomov, Full Member of the Russian
Academy of Sciences St. Petersburg branch of N.I. Vavilov
Institute of General Genetics (St. Petersburg, Russia)

EDITORIAL BOARD

Ludmila A. Lutova (Deputy Editors-in-Chief), Professor,
St. Petersburg State University
(St. Petersburg, Russia)

Vladislav S. Baranov (Deputy Editors-in-Chief),
Correspondence Member of Russian Academy of Sciences
D.O. Ott Research Institute (St. Petersburg, Russia)

Igor A. Tikhonovich, Full Member of Russian Academy
of Sciences. Research Institute of Agricultural Microbiology
(St. Petersburg, Russia)

Ilya A. Zakharov-Gezekhus, Correspondence Member of Rus-
sian Academy of Sciences. N.I. Vavilov Institute of General
Genetics (Moscow, Russia)

Sergey V. Shestakov, Full Member of Russian Academy
of Sciences. M.V. Lomonosov Moscow State University
(Moscow, Russia)

Vladimir K. Shumny, Full Member of Russian Academy
of Sciences. Institute of Cytology and Genetics (Novosibirsk,
Russia)

Nikolai A. Kolchanov, Full Member of Russian Academy
of Sciences, Institute of Cytology and Genetics
(Novosibirsk, Russia)

Nikolai K. Yankovskiy, Full Member of Russian Academy
of Sciences. N.I. Vavilov Institute of General Genetics
(Moscow, Russia)

Экологическая генетика /
Ecological genetics

Рецензируемый
научно-практический журнал

Основан в 2003 году
в Санкт-Петербурге

ISSN 1811-0932

Key title: *Ėkologiġeskaâ genetika*
Abbreviated key title: *Ėkol. genet.*

Ежеквартальное издание

Рекомендован ВАК для публикаций
научных работ, отражающих
основное содержание докторских
и кандидатских диссертаций

Индексация: SCOPUS, РИНЦ (eLibrary)
Cyberleninka, DOAJ, Google Scholar,
Ulrich's Periodicals Directory

Проект реализован при финансовой
поддержке Комитета по науке и выс-
шей школе Правительства
Санкт-Петербурга

Журнал реферируется РЖ ВИНТИ

При содействии: Санкт-Петербургского
научного центра РАН; Вавиловского
общества генетиков и селекционеров;
кафедры генетики и биотехнологии Санкт-
Петербургского государственного университета;
НОЦ «Молекулярно-биологические
основы здоровья человека и окружающей
среды Северо-Запада России»

Журнал зарегистрирован Государственным
комитетом РФ по печати
ПИ № 77-65617 от 04 мая 2016 года

Проект-макет: Равдоникас Ф. В.
Издатель, учредитель: ООО «Эко-Вектор»
Наумов П. А. (ген. директор)
Мыльников С. В. (выпускающий редактор)
Еленин В. А. (верстка)
Смирнова И. В. (корректор)

Адрес ООО «Эко-Вектор»: 191186, Санкт-Пете-
бург, Аптекарский пер. д. 3, литера А, пом. 1Н
тел./факс: (812) 648-83-66; 648-83-60.
E-mail: nl@eco-vector.com

Распространяется по подписке:
Печатная версия (бумажная) — индекс издания
25 603 по каталогу агентства «Роспечать»;
Электронная версия — <http://www.elibrary.ru>
<http://journals.eco-vector.com/index.php/ecolgenet>

Формат 60 × 90/8. Усл.-печ. л. 16,5. Тираж 300 экз.
Цена свободная. Оригинал-макет изготовлен
ООО «Эко-Вектор». Отпечатано ООО «АЛЬГИЗ»,
199106, Санкт-Петербург, Московское шоссе, 25.
Заказ 29. Подписано в печать 26.03.2020.

Полное или частичное воспроизведение материалов,
содержащихся в настоящем издании, допускается
только с письменного разрешения редакции. Ссылка
на журнал «Ecological genetics/Экологическая гене-
тика» обязательна

Address for correspondence: Ekologicheskaya
Genetika, Department of Genetics and Biotechno-
logy, St. Petersburg State University, Universitet-
skaya nab., 7/9, St. Petersburg, 199034 Russia.
Tel/Fax: +7(812)363-61-05. E-mail: ecolgenet@list.ru.



Любовь Владимировна Хотылева, академик НАН Белоруссии.
Институт генетики и цитологии НАН Беларуси
(Минск, Белоруссия)

Евгений Владиславович Даев, д-р биол. наук, профессор. Санкт-Петербургский государственный университет
(Санкт-Петербург, Россия)

Юрий Иванович Павлов, д-р биол. наук. Медицинский центр университета штата Небраска (США)

Геннадий Ильич Лазюк, член-корреспондент РАН и НАН.
Белорусский государственный медицинский университет
(Минск, Белоруссия)

Александр Владимирович Кильчевский, член-корреспондент НАН Белоруссии. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (Минск, Белоруссия)

Сергей Владимирович Мыльников (ответственный секретарь), канд. биол. наук, доцент. НИИ акушерства, гинекологии и репродуктологии им. Д.О. Отта (Санкт-Петербург, Россия)

Елена Игоревна Степченкова (куратор раздела), канд. биол. наук. Санкт-Петербургский филиал Института общей генетики им. Н.И. Вавилова (Санкт-Петербург, Россия)

Татьяна Валерьевна Матвеева (куратор раздела), д-р биол. наук. Санкт-Петербургский государственный университет (Санкт-Петербург, Россия)

Владимир Александрович Жуков (куратор раздела), канд. биол. наук. Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии (Санкт-Петербург, Россия)

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Андрей Петрович Козлов, профессор. Биомедицинский центр (Санкт-Петербург, Россия)

Валентин Алексеевич Тарасов, Институт аридных зон Южного НЦ РАН, отдел молекулярной биологии (Ростов-на-Дону, Россия)

Марлен Мкртычевич Асланян, профессор. Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия)

Виктория Николаевна Горбунова, профессор. Санкт-Петербургский государственный педиатрический медицинский университет (Санкт-Петербург, Россия)

Lubov' V. Khotyleva, Full Member of Belarus National Academy of Sciences Institute of Genetics and Cytology (Minsk, Belarus)

Eugene V. Daev, St. Petersburg State University (St. Petersburg, Russia)

Yuri I. Pavlov, University of Nebraska Medical Center (USA)

Georgiy I. Lazyuk, Correspondence Member of Russian Academy of Sciences. Belorussian State Medical University (Minsk, Belarus)

Alexandr V. Kilchevskiy, Correspondence Member of National Academy of Sciences of Belarus. Institute of Genetics and Cytology (Minsk, Belarus)

Sergey V. Mylnikov (Managing Editor), D.O. Ott Research Institute (St. Petersburg, Russia)

Elena I. Stepchenkova (Supervisor), St. Petersburg Branch of N.I. Vavilov Institute of General Genetics (St. Petersburg, Russia)

Tatyana V. Matveeva (Supervisor), St. Petersburg State University (St. Petersburg, Russia)

Vladimir A. Zhukov (Supervisor), Research Institute of Agricultural Microbiology (St. Petersburg, Russia)

EDITORIAL COUNCIL

Andrey P. Kozlov, Biomedical Centre (St. Petersburg, Russia)

Valentin A. Tarasov, Institute of Arid Zones (Rostov on Done, Russia)

Marlen M. Aslanyan, M.V. Lomonosov State University (Moscow, Russia)

Viktoria N. Gorbunova, St. Petersburg State Pediatric Medical University (St. Petersburg, Russia)

Материалы для публикации просим подавать в электронном варианте через официальный сайт журнала <http://journals.eco-vector.com/ecolgenet>.

Адрес редакции: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9, кафедра генетики и биотехнологии.

Тел./факс: (812) 363-61-05, e-mail: ecolgenet@list.ru. Электронная версия журнала: <http://journals.eco-vector.com/ecolgenet>

СОДЕРЖАНИЕ / TABLE OF CONTENTS

✿ ИСТОРИЯ И ПЕРСОНАЛИИ, РЕЦЕНЗИИ, ИНФОРМАЦИЯ

С.Г. Инге-Вечтомов

Н.И. Вавилов, ВИР, университет 5

М.А. Вишнякова

Г.Д. Карпеченко — выдающийся генетик, «солнечный человек», легендарный земляк 11

А.А. Синюшин

К 80-летию со дня рождения профессора
Сергея Александровича Гостимского 21

✿ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИИ ЭКОСИСТЕМ

*И.Г. Лоскутов, Т.В. Шеленга,
А.В. Конарев, Ю.И. Варгач,
Е.А. Пороховинова, Е.В. Блинова,
А.А. Гнутиков, А.В. Родионов*

Новый подход к структурированию сортового
разнообразия голозерных и пленчатых форм
культурного овса (*Avena sativa* L.) 27

*Е.А. Крылова, Е.К. Хлесткина, М.О. Бурляева,
М.А. Вишнякова*

Детерминантный характер роста зернобобовых
культур: роль в доместикации и селекции, генетический
контроль 43

*Е.Е. Радченко, Р.А. Абдуллаев,
И.Н. Анисимова*

Генетическое разнообразие зерновых культур
по устойчивости к мучнистой росе 59

*С.В. Бобков, И.А. Бычков,
Т.Н. Селихова, Е.В. Семенова,
М.А. Вишнякова*

Анализ интрогрессивных линий межвидовых гибридов
гороха по компонентному составу белков семян 79

*И.Г. Лоскутов, Л.Ю. Новикова,
О.Н. Ковалёва, Н.Н. Иванова,
Е.В. Блинова, Г.В. Бельская*

Эколого-географические подходы к изучению
генетического разнообразия ячменя и овса
из коллекции ВИР 89

✿ HISTORY, PERSONALITIES, INFORMATION

S.G. Inge-Vectomov

N.I. Vavilov, VIR, University 5

M.A. Vishnyakova

G.D. Karpechenko — an outstanding geneticist, “sunny man”, legendary fellow-compatriot 11

A.A. Sinjushin

Celebrating 80th anniversary of professor Sergey
Gostimsky. 21

✿ GENETIC BASIS OF ECOSYSTEMS EVOLUTION

*I.G. Loskutov, T.V. Shelenga,
A.V. Konarev, Yu.I. Vargach,
E.A. Porokhovinova, E.V. Blinova,
A.A. Gnutikov, A.V. Rodionov*

Modern approach of structuring the variety
diversity of the naked and covered forms of cultural oats
(*Avena sativa* L.) 27

*E.A. Krylova, E.K. Khlestkina, M.O. Burlyakova,
M.A. Vishnyakova*

Determinate growth habit of grain legumes:
role in domestication and selection, genetic
control 43

*E.E. Radchenko, R.A. Abdullaev,
I.N. Anisimova*

Genetic diversity of cereal crops for powdery mildew
resistance 59

*S.V. Bobkov, I.A. Bychkov,
T.N. Selikhova, E.V. Semenova,
M.A. Vishnyakova*

Analysis of introgressive lines of inter-species pea hybrids
by band composition of seed proteins 79

*I.G. Loskutov, L.Yu. Novikova,
O.N. Kovaleva, N.N. Ivanova,
E.V. Blinova, G.V. Belskaya*

Ecological-geographic approaches
to the study of genetic diversity of barley and oat
from the VIR collection 89

СОДЕРЖАНИЕ / TABLE OF CONTENTS

✿ МЕТОДОЛОГИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ГЕНЕТИКИ

*А.О. Ахметишина, К.В. Стрыгина, Е.К. Хлесткина,
Е.А. Пороховинова, Н.Б. Брач*

Высокопроизводительное секвенирование в генетике
и селекции льна 103

✿ METHODOLOGY IN ECOLOGICAL GENETICS

*A.O. Akhmetshina, K.V. Strygina, E.K. Khlestkina,
E.A. Porokhovinova, N.B. Brutch*

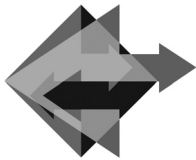
High-throughput sequencing techniques to flax
genetics and breeding 103

✿ ВЫ СПРАШИВАЕТЕ

Правила для авторов 125

✿ YOUR QUESTIONS

Rules for authors 125



Н.И. ВАВИЛОВ, ВИР, УНИВЕРСИТЕТ...

© С.Г. Инге-Вечтомов

ФГБУН «Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова» РАН, Санкт-Петербургский филиал, Санкт-Петербург

Для цитирования: Инге-Вечтомов С.Г. Н.И. Вавилов, ВИР, университет... // Экологическая генетика. — 2020. — Т. 18. — № 1. — С. 5–10. <https://doi.org/10.17816/ecogen19140>.

Поступила: 26.01.2020

Одобрена: 30.01.2020

Принята: 19.03.2020

✿ Контакты Н.И. Вавилова (ВИР) и Ю.А. Филипченко (кафедра генетики Ленинградского ГУ) отражают тесное взаимодействие науки и образования в фундаментальной и прикладной генетике в первой половине XX в. Это сотрудничество заложило основы будущего Института генетики АН СССР, первым директором которого стал Н.И. Вавилов в 1933 г. По его инициативе в университете была организована кафедра генетики растений (1932 г.), которую возглавил Г.Д. Карпеченко. В университете преподавали Г. Мёллер и К. Бриджес, приглашенные Вавиловым в Институт генетики. После лысенковщины возрождение генетики в университете в 50-е гг. XX в. происходило под влиянием идей Вавилова, погибшего в 1943 г. в заключении. В этих событиях несомненны роли Лобашёва и Фёдорова — в прошлом сотрудников Вавилова и Карпеченко.

✿ **Ключевые слова:** Вавилов; Филипченко; Карпеченко; генетика; ВИР; Ленинградский ГУ; Институт генетики; Мёллер; Бриджес; Лобашёв; Фёдоров.

N.I. VAVILOV, VIR, UNIVERSITY

© S.G. Inge-Vechtomov

Vavilov Institute of General Genetics RAS, St. Petersburg branch, St. Petersburg, Russia

Cite this article as: Inge-Vechtomov S.G.

N.I. Vavilov, "VIR", University. *Ecological genetics*. 2020;18(1):5-10. <https://doi.org/10.17816/ecogen19140>.

Received: 26.01.2020

Revised: 30.01.2020

Accepted: 19.03.2020

✿ Contacts between N.I. Vavilov (VIR) and Yu.A. Filipchenko (Dept. of Genetics, Leningrad State University) reflect close interaction of science and education in fundamental and applied genetics at the first half of XX century. This interaction put the basis for the future Institute of Genetics of the USSR Academy of Sciences, the first director of which became N.I. Vavilov at 1933. 1932 by Vavilov's initiative there had been organized Dept. of Plant Genetics in the University under leadership of Karpechenko. Müller and Bridges had been teaching in the University being invited by Vavilov in Institute of Genetics. The revival of genetics in the University at 50-s of XX century, after lysenkoism period, proceeded under the influence of Vavilov even perished 1943 in prison. The role of Lobashev and Feodorov in those events is evident.

✿ **Keywords:** Vavilov; Filipchenko; Karpechenko; genetics; VIR; Leningrad State University; Institute of Genetics; Müller; Bridges; Lobashev; Feodorov.

Поздравляя с юбилеем Всероссийский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова (ВИР), которому в 2019 г. исполнилось 125 лет, младший юбиляр — кафедра генетики и биотехнологии СПбГУ (в 2019 г. — 100 лет) — должен подчеркнуть значительную и глубоко символичную связь этих двух научных учреждений. Эту связь создали два крупнейших биолога первой половины XX столетия — Н.И. Вавилов (рис. 1) и Ю.А. Филипченко (рис. 2), их научные интересы, их вклад в развитие генетики и генетическое образование.

Символично и то, что Первый всесоюзный съезд генетиков и селекционеров 10 января 1929 г. в Ленинграде открывали доклады: Н.И. Вавилова («Проблема происхождения культурных растений и животных в современном понимании») и Ю.А. Филипченко («Проблема гена»). Это было важное событие, не просто отразившее близость и значение интересов этих ученых в области фундаментальной и прикладной биологии. Н.И. Вавилов тесно сотрудничал с Ю.А. Филипченко — основателем и заведующим первой в нашей



Рис. 1. Н.И. Вавилов
(1887–1943)

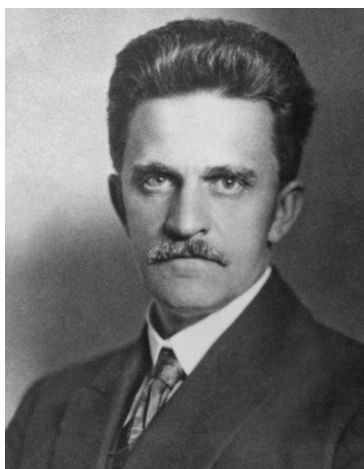


Рис. 2. Ю.А. Филипченко
(1882–1930)



Рис. 3. Ю.А. Филипченко на экспериментальном поле Петергофского естественно-научного института

стране (с 1919 г.) кафедрой генетики (тогда — кафедры генетики и экспериментальной зоологии Ленинградского университета). Широкие интересы Ю.А. Филипченко как в генетике животных, так и в генетике растений послужили основой для подготовки будущих сотрудников Н.И. Вавилова в университете вплоть до кончины Ю.А. Филипченко в 1930 г.

Сам Н.И. Вавилов был связан и с нашим городом (начиная со стажировки у Р.Э. Регеля в 1911 г. в Петроградском Бюро прикладной ботаники и селекции), и с преподаванием генетики и селекции в Саратове, где он был с 1918 г. профессором Саратовского сельскохозяйственного института и заведующим кафедрой частного земледелия и генетики. Этот институт вскоре стал частью Саратовского университета как агрономический факультет. Именно здесь Вавилов представил в 1920 г. свой Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости [1, 2].

Поэтому вполне естественно, что Вавилов, став руководителем Отдела прикладной ботаники и селекции в нашем городе в 1921 г. (с 1924 г. — Всесоюзного института прикладной ботаники и новых культур, а с 1930 г. — ВИР), завязал тесные контакты с Ю.А. Филипченко и организованной им в 1919 г. кафедрой генетики и экспериментальной зоологии в Петроградском университете. Именно с Филипченко Вавилов обсуждал планы создания ВИЖа (по аналогии с ВИР).

Интересен параллелизм научных интересов двух крупнейших ученых к частной генетике растений.

Несмотря на то что кафедра Филипченко была названа «Генетика и экспериментальная зоология», Филипченко активно развивал генетику растений, особенно после 1920 г., когда при университете был организован ПЕНИ (Петергофский естественно-научный институт), где Филипченко стал первым ученым секретарем. Там же он организовал экспериментальные поля, на которых шли работы по генетике растений, в частности — пшеницы (рис. 3). Здесь Филипченко получил известную селекционную форму пшеницы — Петергофку. Еще одним результатом этой работы стала монография «Генетика мягких пшениц» по частной генетике растений, опубликованная в 1934 г. уже после кончины Филипченко в 1930 г., в соавторстве с одним из первых его учеников — Т.К. Лепиным [3].

По сравнению со странами Запада генетика пришла в нашу страну с некоторым запозданием, но быстро набирала темпы. Этому способствовали широкие международные контакты наших генетиков. На фотографии, сделанной в ПЕНИ в 1925 г. в период празднования юбилея АН СССР (рис. 4), запечатлена встреча Вавилова и Филипченко с виднейшими генетиками того времени.

Очень показательно сотрудничество и взаимодействие Вавилова и Филипченко при создании Института генетики АН СССР. Все началось с доклада 14 февраля 1921 г. профессора Петроградского университета Юрия Александровича Филипченко на заседании Совета КЕПС — Комитета по естественным производительным силам

России. В своем докладе он обосновывал необходимость организации Бюро по евгенике в Петрограде. Здесь несомненно и влияние Н.К. Кольцова, распространявшего евгенику в Москве. Совет решил «организовать при КЕПСе Бюро по евгенике и поручить правлению разработать вопрос о вызываемых этим расходах» (цит. по: Конашев, 1994 [4]). Слово «евгеника» у многих вызывает смешанные чувства. На упомянутом заседании это слово и узконаправленная тематика будущего Бюро также вызвали замечания. В частности, в протоколе заседания записано: «желательно расширение тематики в плане изучения наследственности в живой природе вообще, а не только наследственности человека». Это замечание сделал ботаник И.П. Бородин. При этом в качестве примера была сделана ссылка на работы Н.И. Вавилова. Следует отметить здравый подход к решению вопроса: во-первых, организовать генетическое учреждение и, во-вторых, «не заикливаться» только на генетике человека, которая тогда ассоциировалась исключительно с евгеникой. Следует отметить, что дальнейшее развитие Бюро по евгенике пошло именно по этому пути.

За время, прошедшее с организации, Бюро было несколько раз переименовано: первый раз — в 1925 г. и стало называться «Бюро по генетике и евгенике», второй раз — в 1929 г. — «Бюро по генетике». Третий раз — в 1930 г. (в год смерти Филипченко) — оно было выделено как самостоятельное учреждение в связи с реорганизацией АН СССР и получило название «Лаборатория генетики АН СССР».

Очевидно, не без влияния Н.И. Вавилова с 1925 г., теперь уже Бюро по генетике и евгенике все большее внимание уделяет частной генетике животных, в особенности, изучению мелкого и крупного рогатого скота и их диких сородичей. Совместно с кафедрой были организованы несколько животноводческих («животноводственных») экспедиций в Казахстан, Киргизию, Туркмению, Монголию и т. д. Обращает на себя внимание параллелизм с экспедиционной деятельностью Н.И. Вавилова. В последних «животноводственных» экспедициях (1935 г.) принимал участие М.Е. Лобашёв (студент, затем аспирант кафедры генетики) — будущий заведующий кафедрой генетики и селекции ЛГУ (1957–1971) [2].



Рис. 4. Слева направо: верхний ряд — У. Бэтсон, О. Фогт, Х. Федерлей, нижний ряд — Н.И. Вавилов, Ю.А. Филипченко, В.А. Догель, И.И. Соколов (Петергофский Естественно-научный Институт ЛГУ, 1925)

В 1930 г. Лабораторию генетики АН СССР возглавил Н.И. Вавилов, а в 1933 г. он преобразовал Лабораторию в Институт генетики АН СССР, который переехал в Москву в 1934 г. Ныне — это Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН. С переездом Института генетики АН в Москву в 1934 г. в Ленинграде не осталось генетического учреждения в системе Академии наук.

Вавилов оставался директором Института генетики в Москве, руководя одновременно ВИР в Ленинграде, до 1940 г., когда он был арестован. Напомним, что в Институт генетики (еще в Ленинграде) был принят М.Е. Лобашёв — выпускник кафедры, которой теперь заведовал А.П. Владимирский после смерти Филипченко.

Попутно отметим, что Владимирский был сторонником наследования приобретенных признаков. Это, по-видимому, повлияло на дальнейшее развитие событий вокруг генетики в университете. В 1932 г. Вавилов проявил инициативу по организации еще одной кафедры генетики в Ленинградском университете — кафедры генетики растений. На должность заведующего этой кафедрой он рекомендовал своего молодого (33 года), но уже известного своими работами по отдаленной гибридизации растений сотрудника — Г.Д. Карпеченко [5] (рис. 5), который заведовал кафедрой до своего ареста в 1941 г. Карпеченко был вскоре расстрелян, а Вавилов скончался в саратовской тюрьме в 1943 г.



Рис. 5. Г.Д. Карпеченко
(1899–1942)



Рис. 6. К. Бриджес
(1889–1938)

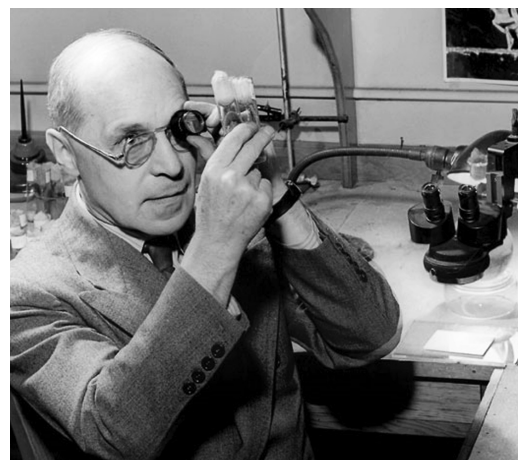


Рис. 7. Г.Дж. Мёллер
(1890–1967)

Но вернемся в 1930-е гг. Это был короткий, но очень яркий период взаимодействия Н.И. Вавилова с обеими кафедрами генетики ЛГУ. По его приглашению в Институте генетики работали К. Бриджес (рис. 6) и будущий Нобелевский лауреат (1946) Г.Дж. Мёллер (рис. 7) [6]. Мёллер наряду с экспериментальной работой в Институте генетики читал в университете курс генетического анализа дрозофилы, который слушали студенты обеих кафедр генетики. В исследовательскую группу Мёллера входили и сотрудники покойного Филипченко: М.Л. Бельговский, Ю.Я. Керкис, Н.Н. Медведев, А.А. Прокофьева, Р.Л. Берг и др.

О роли Г.Дж. Мёллера во всей этой истории нужно сказать отдельно. В 1933 г. он стал член-корреспондентом АН СССР, в 1948 г. — отказался от членства в Академии в знак протеста против преследования генетики в СССР, в 1949 г. был исключен из АН СССР, а в 1990 г. звание ему восстановлено.

В 1932 г. кафедру генетики животных окончил М.Е. Лобашёв (рис. 8) и был зачислен в аспирантуру ЛГУ, будучи уже младшим научным сотрудником Института генетики. Там М.Е. Лобашёв познакомился с Н.И. Вавиловым, которым был совершенно покорен, и «лучшими дрозофилистами мира», как он их называл, — Г.Дж. Мёллером и К. Бриджесом.

Влияние Н.И. Вавилова на события в университете не прервалось даже после его трагической смерти. После сессии Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук имени Ленина (ВАСХНИЛ) 1948 г. обе университетские кафедры генетики были объединены в кафедру генетики и селекции,

которую возглавил Н.В. Турбин. К личности этого человека, написавшего в 1950 г. учебник мичуринской генетики, можно относиться по-разному. Упомяну только один факт. Будучи заведующим кафедрой генетики и селекции, Н.В. Турбин имел обыкновение, приглядываясь к своим студентам, подзывать кого-либо из них и давать список литературы, которую рекомендовал читать в библиотеке Горького (в университете). В этот список входили труды Менделя, Моргана, Иоганнсена и других «реакционных» генетиков (Личное сообщение Л.А. Алексеевич) [2].

И еще один факт. В процессе насаждения «мичуринской» (лысенковской) биологии на кафедре генетики и селекции в 1948 г. появился новый преподаватель — В.С. Фёдоров (рис. 9), ранее работавший в Ленинградском сельскохозяйственном институте. Власти предрешающие, видимо, недоглядели. В.С. Фёдоров ранее был сотрудником Н.И. Вавилова и Г.Д. Карпеченко, преподавал генетику аспирантам ВИР и на Всесоюзных курсах повышения квалификации, организованных Н.И. Вавиловым. В.С. Фёдоров читал в ЛГУ курс «критики» хромосомной теории наследственности. Исходя из посылки, что «чтобы спорить, надо знать», В.С. читал подробный курс хромосомной теории, а на критику этой теории ему обычно не хватало времени. В итоге Фёдоров подготовил целый ряд исследователей, успешно работавших в период возрождения генетики в нашей стране: И.А. Захарова (ныне — чл.-корр. РАН), проф. К.В. Квитко (1933–2014), проф. И.Б. Сурикова (1930–2016),



Рис. 8. Г.Дж. Мёллер (второй слева в первом ряду) и А.П. Владимирский (четвертый слева в первом ряду) с сотрудниками кафедры генетики и экспериментальной зоологии. Третий справа во втором ряду — М.Е. Лобашёв (1930-е гг.)



Рис. 9. В.С. Фёдоров (1903–1976)

проф. А.Л. Юдина (1932–2017), проф. Ю.Б. Вахтина (1932–2006) и др. [7].

Доцент В.С. Фёдоров уже на Лобашёвской кафедре генетики после 1957 г. читал основательный курс генетического анализа, который повезло слушать и мне. Вот так школа Вавилова влияла на события в ЛГУ в драматический период нашей истории. Не говоря уже о том, что с именем В.С. Фёдорова связана огромная работа по частной генетике растений, в особенности ржи [8], которую он успешно проводил на кафедре генетики и селекции, создав первый отечественный сорт тетраплоидной ржи Ленинградская тетра.

В заключение следует еще раз подчеркнуть значение научной школы, в частности, отечественной школы генетиков, в фундамент которой внес огромный вклад Н.И. Вавилов, понимавший значение университетского образования и единства науки и образования в этом деле. Традиции, заложенные Н.И. Вавиловым, живут и сегодня. Кафедра генетики СПбГУ готовит специалистов, которые работают в ВИР, Институте общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, других генетико-селекционных учреждениях нашей страны и за рубежом.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости: Доклад на 3-м Всероссийском селекционном съезде в г. Саратове 4 июня 1920 г. — Саратов: Губполиграфотдел, 3-е отделение, 1920. — 15 с. [Vavilov NI. Zakon gomologicheskikh ryadov v nasledstvennoy izmenchivosti: Doklad na 3-m Vserossiyskom selektsionnom s'yezde v g. Saratove 4 iyunya 1920 g. Saratov: Gubpoligrafotdel, 3-e otdeleniye; 1920. 15 p. (In Russ.)]
2. Инге-Вечтомов С.Г. Ретроспектива генетики. Курс лекций / Под ред. Л.А. Титовой. — СПб.: Изд-во Н-Л, 2015. — 335 с. [Inge-Vechtomov SG. Genetics in retrospect. Ed. by L.A. Titova. Saint Petersburg: Izd-vo N-L; 2015. 335 p. (In Russ.)]
3. Филиппенко Ю.А., Лепин Т.К. Генетика мягких пшениц. — М.: Сельхозгиз, 1934. — 262 с. [Filipchenko YuA, Lepin TK. Genetika myagkikh pshenits. Moscow: Sel'khozgiz; 1934. 262 p. (In Russ.)]
4. Конашев М.Б. Бюро по евгенике (1922–1930) // Исследования по генетике. — 1994. — № 11. — С. 22–28. [Konashev MB. Byuro po evgenike (1922–1930). *Issledovaniya po genetike*. 1994;(11):22-28. (In Russ.)]
5. Вишнякова М.А. Г.Д. Карпеченко — выдающийся генетик, «солнечный человек», легендарный земляк // Экологическая генетика. — 2020. — Т. 18. — № 1. — С. 11–20. [Vishnyakova MA. G.D. Karpechenko — an outstanding geneticist, “sunny man”, legendary fellow-compatriot. *Ecological genetics*. 2020;18(1):11-20. (In Russ.)]. <https://doi.org/10.17816/ecogen18969>.
6. Инге-Вечтомов С.Г. История о том, как Филиппенко дружил с Морганом и послал к нему Добржанского, как Кольцов отправил в Германию Тимофеева-Ресовского, а тот посоветовал Мёллеру ехать в Ленинград к Вавилову, и что из этого вышло // Экологическая генетика. — 2004. — Т. 2. — № 4. — С. 5–11. [Inge-Vechtomov SG. Story about how Filipchenko got along with Morgan and sent to him Dobzhansky, how Koltsov directed to Germany Timofeev-Ressovsky, who advised Muller to go to Vavilov in Leningrad and what

- came out of it. *Ecological genetics*. 2004;2(4):5-11. (In Russ.)). <https://doi.org/10.17816/ecogen245-11>.
7. Захаров-Гезехус И.А. Выдвиженец по курсу общей генетики. Василий Сергеевич Фёдоров и его школа. — М., 2018. — 70 с. [Zakharov-Gezekhus IA. Vydvizhenets po kursu obshchey genetiki. Vasiliy Sergeyevich Fedorov i ego shkola. Moscow; 2018. 70 p. (In Russ.)]
8. Фёдоров В.С., Смирнов В.Г., Соснихина С.П. Некоторые итоги исследования по частной генетике ржи // Исследования по генетике. — 1971. — № 4. — С. 117—133. [Fedorov VS, Smirnov VG, Sosnikhina SP. Nekotoryye itogi issledovaniya po chastnoy genetike rzhi. *Issledovaniya po genetike*. 1971;(4):117-133. (In Russ.)]

✿ Информация об авторе

Сергей Георгиевич Инге-Вечтомов — канд. биол. наук, профессор, академик РАН, директор. ФГБУН «Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова» РАН, Санкт-Петербургский филиал, Санкт-Петербург. SPIN: 3743-7626. E-mail: ingevechtomov@gmail.com.

✿ Author and affiliations

Sergey G. Inge-Vechtomov — Candidate of Biological Sciences, PhD, Professor, Academician of RAS. St.-Petersburg Branch of Vavilov Institute of General Genetics. St. Petersburg, Russia. SPIN: 3743-7626. E-mail: ingevechtomov@gmail.com.

Г.Д. КАРПЕЧЕНКО — ВЫДАЮЩИЙСЯ ГЕНЕТИК, «СОЛНЕЧНЫЙ ЧЕЛОВЕК», ЛЕГЕНДАРНЫЙ ЗЕМЛЯК

© М.А. Вишнякова

ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург

Для цитирования: Вишнякова М.А. Г.Д. Карпеченко — выдающийся генетик, «солнечный человек», легендарный земляк // Экологическая генетика. — 2020. — Т. 18. — № 1. — С. 11–20. <https://doi.org/10.17816/ecogen18969>.

Поступила: 26.12.2019

Одобрена: 19.01.2020

Принята: 19.03.2020

✿ Георгий Дмитриевич Карпеченко был организатором и первым заведующим отделом генетики ВИР (1925–1940), первым заведующим кафедрой генетики растений Ленинградского университета (1932–1940). Обаяние личности великого ученого очевидно не только из его писем коллегам и родным, оно видно и в его выступлениях на научных форумах, оно сохранилось в генетической памяти земляков с его малой родины в г. Вельске. Радужие, жизнерадостность, доброта, чувство юмора уживались в нем с негибаемой твердостью, принципиальностью, нетерпимостью к поправлению научной истины, к неправде, к лженауке. В статье приведены ряд ранее не опубликованных архивных данных, отрывков из его личной переписки, а также свидетельства подвижничества жителей г. Вельска в деле увековечения имени Г.Д. Карпеченко.

✿ **Ключевые слова:** Г.Д. Карпеченко; ВИР; Н.И. Вавилов; отдел генетики; отдаленные скрещивания; г. Вельск.

G.D. KARPECHENKO — AN OUTSTANDING GENETICIST, “SUNNY MAN”, LEGENDARY FELLOW-COMPATRIOT

© M.A. Vishnyakova

Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, St. Petersburg, Russia

Cite this article as: Vishnyakova M.A. G.D. Karpechenko — an outstanding geneticist, “sunny man”, legendary fellow-compatriot. *Ecological genetics*. 2020;18(1):11–20. <https://doi.org/10.17816/ecogen18969>.

Received: 26.12.2019

Revised: 19.01.2020

Accepted: 19.03.2020

✿ Georgy Dmitrievich Karpechenko was the organizer and the first head of VIR's Genetics Department (1925–1940) and the first head of the Chair of Plant Genetics at Leningrad University (1932–1940). The charm of the personality of the great scientist is evident not only from his letters to colleagues and relatives: it is seen in his reports at scientific forums, it is preserved in the genetic memory of fellow countrymen from his small homeland in the town of Velsk. Cordiality, love of life, openness, kindness, sense of humor coexisted in him with unbending firmness, integrity, intolerance towards trampling on the scientific truth, towards any untruth, towards pseudoscience. The article presents a series of previously unpublished archival facts, excerpts from his personal correspondence, as well as evidence of the zeal of the inhabitants of Velsk in perpetuating the name of G.D. Karpechenko.

✿ **Keywords:** G.D. Karpechenko; VIR; N.I. Vavilov; department of genetics; distant crosses; Velsk.

К 120-летию Г.Д. Карпеченко

ВВЕДЕНИЕ

Прошедший 2019 г. был ознаменован двумя значимыми для ВИР юбилеями — 125-летием института и 120-летием со дня рождения Г.Д. Карпеченко — первого заведующего генетическим подразделением института, который рука об руку с Н.И. Вавиловым создал в ВИР крупнейший центр отечественной генетики и селекции. Отдел генетики ВИР стал по существу центром подготовки кадров генетиков-растениеводов для всей страны. А первые в СССР дипломированные генетики

растений вышли из Ленинградского университета, где в 1932 г. Г.Д. Карпеченко возглавил вновь созданную кафедру генетики растений.

Г.Д. Карпеченко вошел в историю генетики как талантливый ученый, известный своими работами по формированию у растений. Основу этих работ составили исследования по отдаленной гибридизации, изучению цитогенетических процессов и преодолению несовместимости при межвидовых скрещиваниях, пионерные опыты по экспериментальной полиплоидии, мутагенезу.

В воспоминаниях современников он предстает тонким, тактичным, остроумным, очень светлым человеком, любимым коллегами, соратниками, родными, студентами. На своей родине в районном центре Архангельской области г. Вельске он и поныне воспринимается как легенда, как великая личность, любимая и почитаемая жителями этого небольшого города, трогательно и вместе с тем последовательно и зримо уже многие годы отдающего дань памяти этому выдающемуся ученому — сыну земли вельской.

В данной статье сделана попытка обозначить личные качества этого удивительного человека, который, несмотря на кажущуюся мягкость характера, проявлял нестигаемую твердость, принципиальность по отношению к делу своей жизни, нетерпимость к манипуляторам от науки, к неправде, лженаучным построениям, и погиб за свои научные убеждения. Автор этой статьи постарался избежать пересказа биографических данных и анализа научной деятельности Г.Д. Карпеченко, опубликованных ранее [1–8]. Некоторые периоды жизни ученого обозначены лишь пунктирно в объеме, необходимом для данной статьи. В ней приведены отрывки из не публиковавшихся ранее личных писем Г.Д. Карпеченко, хранящихся в семейном архиве, и оказавшиеся у автора благодаря вельчанам. Впервые публикуется ряд документальных архивных данных.

ВЕЛЬСК. ИСТОКИ

Георгий Дмитриевич Карпеченко родился 21 апреля (3 мая по новому стилю) 1899 г. в уездном городе Вельске Вологодской губернии (ныне центр Вельского района Архангельской области). Расположен город в живописном месте — на высоком берегу р. Ваги при впадении в нее р. Вель.

Отец Дмитрий Тимофеевич служил землемером, мать Александра Александровна вела дом. В семье кроме Георгия было еще шесть детей. Он был предпоследним ребенком. Семья была дружной, интеллигентной. Детей обучали музыке, давали домашнее начальное образование. В саду каждый ребенок имел свою собственную цветочную клумбу и овощную грядку. Осенью традиционно устраивали веселый праздник урожая, с гостями, подарками за успехи в труде [9].

В 1909 г. Георгий Карпеченко держал экзамены в Вологодскую губернскую гимназию и был принят в первый класс (сдавших испытания с меньшим баллом, принимали в подготовительный). С 10 лет он жил в отрыве от любимой семьи, поэтому благословенным временем для него, его сестер и братьев были каникулы. Считаю уместным привести отрывок из воспоминаний о Георгии (Гоше, как его звали в семье) его сестры Елены Салтыковской-Карпеченко: «Я страстно любила каникулы. Было шумно, весело. Гоша играл на кларнете, потом на виолончели, старший брат — на скрипке, сестры — на пианино, устраивали концерты и спектакли. Играл и Гоша, и часто пел. <...> Я помню наши с ним игры в саду — там было хорошо, деревья, кусты крыжовника, клумба, гамак, стол... На деревьях скворешни. Каждую весну Гоша с папой вешали их, а потом прилетали скворцы и где-то в кустах пела малиновка. ...помню ощущение прохлады влажной глинистой дорожки среди высокой луговой травы, когда, сбросив сандалии, мы бежали купаться к реке. А там чистый желтый песок и полосы от ракушек, и чистая голубая вода, и в ней отражаются кусты ивы. А за рекой лес, и солнце, и голубое небо. Вполне понятно, что Гоша стал биологом, ведь и братья любили охоту и рыбную ловлю, и все, что связано с красотой природы, и папа понимал и приучал нас к ней. Все, что наберем, несли домой и распределяли по банкам и коробочкам — и все это трещало и квакало по вечерам, а днем пела папина канарейка. У Гоши были две черепахи — Афанасий Иванович и Пульхерия Ивановна...» [10].

После окончания гимназии с серебряной медалью в 1917 г. Г. Карпеченко поступил на естественное отделение физико-математического факультета Пермского университета. Поступление в этот «Уральский Кембридж», основанный только годом ранее, по нашему предположению [6] было связано с тем, что там работал муж сестры его отца Ю.А. Орлов, в будущем — крупный палеонтолог, академик АН СССР, лауреат Ленинской премии, директор Палеонтологического института АН СССР (Москва) [11]. Однако через год, в 1918 г., Георгий Дмитриевич перевелся на сельскохозяйственное отделение Петровской сельскохозяйственной академии. О причинах этого перевода можно только догадываться. Вполне возможно, это было связано с житейскими проблемами.

МОСКВА, «ПЕТРОВКА».**«ПОМЕСИ РЕДЬКИ С КАПУСТОЙ»**

Годы студенчества Г.Д. Карпеченко пришлось на эпоху кризиса политического устройства страны и годы гражданской войны, последствием которых стали хозяйственная разруха и голод. «Голод и отсутствие средств заставили в 1919 и 1920 гг. учиться в Академии только урывками; большую часть времени я работал то в Вельске — техникум сельского хозяйства, преподавателем естествознания в сельской школе, то в Вологде — санинструктором по коммунальным хозяйствам, лектором ботаники Пролетарского университета, прерывая работу раза три в год для поездок в Академию — для сдачи экзаменов и проведения практических занятий. С 1920 г., после декрета о возвращении студентов в ВУЗы¹, поселился в Академии безвыездно и нормально окончил ее в 1922 году», — напишет он позднее в своей автобиографии².

В делах фонда Вельского городского управления имеется информация, что 8 июля 1919 г. 20-летний студент Петровской сельскохозяйственной академии Г.Д. Карпеченко был зарегистрирован на Вельской бирже труда в качестве безработного. Почти сразу же он подал прошение в Вельский уездный исполком о принятии на службу в качестве техника по сельскому хозяйству. Его ходатайство было удовлетворено, и с 12 июля 1919 г. он был зачислен на работу в подотдел сельского хозяйства в качестве техника с окладом 1290 р. С 1 сентября 1919 г. Г.Д. Карпеченко перешел на службу в отдел просвещения [9].

Вот как вспоминает годы студенчества брата Елена Салтыковская-Карпеченко: «Он жил тогда в Лихоборах, учился в Петровской академии, снимал комнату с товарищем Мишей Павловским. Жили трудно, голодно. Мигалка едва светит, в углах комнаты иней, мальчишки ложатся в постели, я наваливаю на них все, что можно, а сама бегу к хозяйке на печь. По утрам Гоша заваривал из самовара муку — этот клей мы ели. Иногда получали посылки из дома с настоящим

хлебом, резали на тоненькие ломтики и наслаждались...» [10].

После окончания академии в 1922 г. Карпеченко был «оставлен на три года при кафедре генетики и селекции для подготовки к учено-учебной деятельности»³. Как известно, уже на студенческой скамье он начал осваивать азы цитологических исследований под руководством Александры Гавриловны Николаевой — первой русской женщины-цитолога. Позднее под руководством Сергея Ивановича Жегалова он займется отдаленными скрещиваниями, сопровождая их цитологическим контролем.

Именно на делянках Селекционной станции «Петровки» высмотрел пытливого студента, скрещивавшего растения из разных родов, скромного и застенчивого юношу сам еще достаточно молодой профессор Саратовского университета Н.И. Вавилов [12].

Изучая число хромосом у растений, рассматривая под микроскопом их поведение в мейозе у гибридов, Г. Карпеченко овладевал наукой, название которой «цитогенетика» в то время еще только входило в научный обиход. Эти работы он проводил в специально обустроенной лаборатории, называемой «микроскопической». Г. Карпеченко очень ценил А.Г. Николаеву, называя ее в письме к Н.И. Вавилову от 7 ноября 1925 г.⁴. «своим единственным верным другом». Трепетное отношение к рано ушедшей из жизни Александре Гавриловне⁵ прослеживается и в другом его письме к Николаю Ивановичу: «Пишите же... Ваши письма доставляют мне большое удовольствие, напоминающее то, какое я, бывало, имел всегда от длинных посланий Александры Гавриловны»⁶. Многие вечерние и ночные часы проводил он в «микроскопической» лаборатории, днями осуществляя скрещивания на делянках селекционной станции Петровской академии. Чувства, овладевавшие им в это время, изложены в его письме к матери, посланном по случаю Пасхи 25 апреля 1923 г.: «...сейчас мне вследствие отъезда совсем

¹ В марте 1920 г. Совет народных комиссаров издал декрет о демобилизации студентов из Красной Армии, которые служили в ней на основе всеобщей воинской повинности.

² Автобиография Г.Д. Карпеченко (Архив ВНИИР им. Н.И. Вавилова, оп. 2-1. Д. 77. Л. 44).

³ *Curriculum vitae* Г.Д. Карпеченко (Архив ВНИИР им. Н.И. Вавилова, оп. 2-1. Д. 77 (Личное дело Г.Д. Карпеченко). Л. 1-2. Автограф).

⁴ Цитируемые письма Г.Д. Карпеченко к Н.И. Вавилову см. в [6].

⁵ А.Г. Николаева умерла в 1925 г. в возрасте 41 года от неизлечимой болезни.

⁶ Письмо Г.Д. Карпеченко к Н.И. Вавилову от 11.02.1926.

Александры Гавриловны особенно трудно заглушить в себе чувство абсолютного одиночества, которое приходит в каждую свободную минуту. Я ведь и на Станции каким-то „особняком“ содержусь — микроскопическая лаборатория, в которой я сижу, отдалена от других, да и положение „оставленного“ особенное — все служат, а я ведь „свободный“...

Прянишников предложил вести летом практические занятия со студентами по злакам и клеверам — согласился, хотя хотелось устроиться на лето куда-нибудь в экспедицию — хочется съездить к черту на кулички (прости за вульгарность выражения).

Работаю я, как тебе известно, по гибридам, помесям редьки с капустой, и занимаюсь подробным изучением их особенностей, в частности, выяснением их бесплодности...

Мне очень бы хотелось перевезти сюда велосипед — он был бы единственным утешением моего одинокого монотонного существования — выгонял бы меня из лаборатории на воздух и был бы незаменимым при объездах полей. Но может быть он нужен Лёне (брату. — М.В.) на лето, он ведь тоже любил кататься?»

Демонстрируют эти письма тонкую душевную организацию, ранимость, чувствительность писавшего их человека. А кто-то со стороны сочтет: еще и не слишком сильного духом...

Проникновенность писем к родным была свойственна Г.Д. Карпеченко. Он всегда находил слова утешения и был опорой своим родным — матери, сестрам. В 1934 г. он напишет письмо соболезнования жене своего брата Леонида — Зое, по поводу смерти ее отца: «Милая Зеюшка, не тоскуйте, такая жизнь, смерть караулит каждого из нас, Вы это знаете... Говорят, к старости человек так устает, что ему хочется умереть, он примиряется с мыслью о смерти. <...> Трудно, конечно, очень трудно понять необходимость этого конца для всех нас, но, увы, он неизбежен... Я часто думаю об этом даже в самые жизнерадостные моменты». «Еще и пессимист», — скажет кто-то со стороны. Но здесь невольно вспоминаются слова Ф. Добржанского, восхищавшегося оптимизмом Г.Д. Карпеченко и его верой в науку в начале 1930-х гг. «Но оптимизм этот, — писал он, — не был наивным непониманием ужасов того времени. Это был высший оптимизм преодоленного

пессимизма» [10]. Был Георгий Дмитриевич несомненным оптимистом, веселым и жизнерадостным человеком.

Спустя годы, всему миру станет ясно, какая негибкость, принципиальность и сила духа были свойственны этому человеку, чья великая служба человечеству начиналась от «помесей редьки с капустой»...

ЛЕНИНГРАД, ВИР. МИРОВАЯ СЛАВА

В 1925 г. Г.Д. Карпеченко по приглашению Н.И. Вавилова возглавляет генетическое подразделение ВИР, расположенное в Детском селе, на базе Центральной генетической и селекционной опытной станции.

Работа в институте Н.И. Вавилова, известном всему миру как ВИР, — самые счастливые и плодотворные годы деятельности Г.Д. Карпеченко. Созданная им генетическая лаборатория, которую Н.И. Вавилов называл ключевой для института, стала со временем по существу очагом подготовки кадров генетиков-растениеводов для всей страны и центром притяжения ведущих генетиков и цитогенетиков мира. К середине 1930-х гг. в институте генетикой были пронизаны исследования практически всех основных сельскохозяйственных культур, независимо от того, работали ли сотрудники, изучавшие их коллекции, в лаборатории Г.Д. Карпеченко или в ресурсных и методических лабораториях и/или отделах [8]. Сам Георгий Дмитриевич не сразу осознал пути непосредственного вовлечения методов генетики в практику селекции. Придя в 1925 г. в институт, он не представлял, как организовать изучение частной генетики культур, спорил с Вавиловым, отстаивая углубленное исследование генетических механизмов, к примеру, отдаленных скрещиваний [7]. Но десять лет спустя он был убежден в необходимости генетики как теоретической основы селекции: «...генетика на особом положении, потому что в самих лабораториях необходимо иметь генетику, так как вопрос об увеличении штатов не стоит, надо научить самих селекционеров изучать и разрешать генетические проблемы»⁷.

⁷ Стенографический отчет заседания научного совета института по докладу академика Н.И. Вавилова о реконструкции исследований работы института. 29 июля 1935 г. ЦГАНТД. Фонд 318. Д. 828. Л. 46.

В 1929 г. Карпеченко, уже имеющий мировую известность, получает стипендию Рокфеллеровского фонда для стажировки в лаборатории Т. Моргана при технологическом институте в Пасадене (Калифорния, США). Фонд Рокфеллера, основанный в 1913 г., был первой филантропической организацией со специфически глобальным видением и кульминацией усилий братьев Рокфеллеров по созданию структуры, способной к разумному управлению своими активами для достижения благих целей. Его глобальной функцией было и остается в наши дни содействие благополучию человечества во всем мире. Конкретно это выражается в предоставлении стипендий талантливым ученым и грантов для реализации прорывных решений и идей [13].

Стипендия была выделена Карпеченко для исследовательской работы по генетике в течение года в лучших генетических центрах Америки. Факт получения этой стипендии был даже отражен в центральной прессе — журнале «Огонек» от 22 сентября 1929 г. [14].

В Пасадене в лаборатории Т. Моргана Г.Д. Карпеченко тесно сблизился с русским генетиком Феодосием Григорьевичем Добржанским (Theodosius Dobzhansky), тоже находящимся здесь на стажировке и тоже по стипендии Рокфеллеровского фонда [15]. В своих воспоминаниях Ф.Д. Добржанский писал, что приезд Карпеченко в Пасадену «...был для нас прямо-таки счастье, все-таки родная душа» [16]. Карпеченко подружился также с сотрудниками Моргана, в ту пору известными, а впоследствии ставшими знаменитыми генетиками: К. Бриджесом, А. Стёртевантом и Г. Мёллером. За открытость, радушие, светлую улыбку, оптимизм Георгия Дмитриевича прозвали в Америке «sunny man».

На родину он вернулся летом 1930 г.

«...НАМ ОСТАЕТСЯ ГОРЕТЬ НА КОСТРЕ ЗА ЭТИ 3 : 1...»

В начале 1930-х гг. Г.Д. Карпеченко становится профессором генетики на ботаническом отделении физико-математического факультета Ленинградского государственного университета им. А.С. Бубнова (ЛГУ); его назначают членом президиума Всесоюзной конференции по планированию генетико-селекционных исследований

на II пятилетку, а в 1932 г. он становится заведующим кафедрой генетики растений ЛГУ и заведующим лабораторией генетики и селекции растений Петергофского биологического института этого же университета. Но на эти же годы, возможно раньше, чем для многих других генетиков СССР, приходится для него и «точка невозврата» в противостоянии с Т.Д. Лысенко [6].

Кульминации эта борьба достигла в середине 1930-х гг., начиная с которых Г.Д. Карпеченко и сотрудники Отдела генетики ВИР очень много времени тратили на проверку «теорий» Т.Д. Лысенко и его школы, на навязанные им дискуссии.

Вот небольшое документальное свидетельство о впечатлениях Г.Д. Карпеченко от «успехов» Т.Д. Лысенко, работавшего в это время научным руководителем Всесоюзного селекционно-генетического института в Одессе. Летом 1935 г. Георгий Дмитриевич побывал в Одессе в составе комиссии Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук имени Ленина (ВАСХНИЛ). Выездная сессия академии была посвящена оценке новых, созданных по обещанию Лысенко в рекордно короткие сроки, сортов яровой пшеницы. Как известно, вновь созданные сорта, в частности Лютеценс-1163, были подвергнуты критике ведущими селекционерами страны, но в развернувшейся дискуссии между Вавиловым и Лысенко об инцухт-гибридах кукурузы верх, как показала жизнь, на много лет вперед одержал Лысенко [17]. В открытке, посланной жене по дороге домой 7 июля 1935 г., Н.И. Вавилов пишет: «Еду из Одессы. Было не очень приятно. Народ там не очень культурен. Ругали генетику. Карпеченко задел за живое» [18].

Но «облысение» науки в это время еще не казалось Георгию Дмитриевичу безнадежным. И даже в декабре 1936 г., когда на IV сессии ВАСХНИЛ в Москве так или иначе было продолжено обсуждение результатов одесской сессии, у Г.Д. Карпеченко хватило сил шутить и иронизировать по поводу теории Лысенко. «Академик Т.Д. Лысенко докладывал нам здесь о переделке природы растения, о том, что вызванные внешними условиями изменения в соме растения влекут за собой соответствующие же изменения в половых клетках и отсюда передаются потомству. Академик Лысенко сказал при этом, что „то, что у меня есть, это не ламаркизм, потому что у ламаркистов никогда

ничего не получалось, а у меня получается“. Следует вспомнить, однако, что ведь и у ламаркистов всегда что-то такое получалось и уж потом выяснилось, что ничего не получалось или действительно получалось, но вследствие совсем других причин...» [19, с. 282].

За месяц до сессии ВАСХНИЛ 19 ноября 1936 г. дискуссия о генетике происходит в ВИР на заседании научного совета института. Ведущему генетику института Г.Д. Карпеченко было поручено проанализировать две статьи Т.Д. Лысенко, опубликованных в 1936 г. в журнале «Социалистическая реконструкция сельского хозяйства» (№ 10) и газете «Социалистическое земледелие» (6 марта, № 54) и выразить свое суждение.

В начале своего обстоятельного доклада Георгий Дмитриевич пытался показать свое отношение к предмету анализа как имеющему ненаучную природу. Он был искренне убежден в несерьезности развернувшейся в стране «дискуссии по вопросам генетики, ибо на этом фронте в последнее время появились чрезвычайно разношерстные высказывания мнений, чрезвычайно различные, совершенно взаимно друг друга исключающие концепции, причем в эту дискуссию включен широкий круг, часто, к сожалению, людей не компетентных в вопросах генетики. Моей сегодняшней задачей является рассмотрение двух последних статей академика Лысенко с точки зрения современного учения о наследственности. И таким образом включения и себя в эту дискуссию». А закончил свое выступление словами: «Так вот, Трофим Денисович из современного учения о наследственности не усвоил ничего. И теория его, я еще раз подчеркиваю, — при ознакомлении с самыми элементарными генетическими фактами проявляет свою полную несостоятельность. На том и кончу»⁸. В этом же докладе он с сарказмом и без экивоков, не глядя на заслуги и звания, резко осуждает, буквально припечатывает коллег, манипулирующих понятиями и тем самым пытающихся откеститься от генетики.

Это было в 1936 г. А в 1939 г. он произнесет свои известные неизбежной горечью слова: «Я принадлежу к тем, кого называют всякими

страшными словами, я — генетик. Положение наше отчаянное... Чрезвычайно жуткое... Я, знаете, в борьбе закалился. Но страшно тяжело морально... Такое чувство все время, что ты не научный работник, а сектант. Я говорю о том, как нам фактически приходится работать... Мы сейчас слышим, что Мендель — это лженаука. Николай Иванович сказал, что тот, кто знает материал, не может с этим согласиться, и нам остается гореть на костре за эти 3 : 1»⁹.

Ведущий генетик ВИР, заведующий кафедрой генетики растений ЛГУ, высоко ценимый в стране и в мире, прекрасно образованный, любимый преподаватель студентов биофака университета был одним из излюбленных объектов травли Т. Лысенко и И. Презента. Нападки велись и на отдел генетики ВИР, и на кафедру генетики растений университета. Знаменательно, что после ареста Г.Д. Карпеченко и. о. заведующего кафедрой генетики растений ЛГУ стала жена И. Презента Б.Г. Поташникова, его верная сподвижница в борьбе с Н.И. Вавиловым и Г.Д. Карпеченко, утверждавшая, что именно их взгляды мешают приблизить Всесоюзный институт растениеводства к социалистическому строительству [20].

Георгия Дмитриевича арестовали 15 февраля 1941 г. Из личного общения с дочерью Г.Д. Карпеченко Валентиной Георгиевной известно следующее. Сначала был сделан обыск в квартире Г.Д. Карпеченко в г. Пушкине, который согласно протоколу, длился с 14 ч 30 мин до 1 ч 30 мин ночи. После обыска в квартире перешли в его рабочий кабинет в главное здание Детскосельской усадьбы ВИР. Туда же увели уже арестованного Георгия Дмитриевича. Жена Галина Сергеевна и дочь до 6 ч утра простояли на снегу под освещенными окнами его кабинета. Уже утром его вывели из здания, где он в последний раз прошел по антресолям, опоясывающим двухэтажный холл, и спустился по лестнице дома, в котором проработал 16 лет...

Опись конфискованных документов, книг, рукописей, а также некоторые бесценные автографы остались и бережно хранятся у дочери Георгия

⁸ Стенографический отчет заседания научного совета института по дискуссии о генетике 19 ноября 1936 г. ЦГАНТД. Фонд 318. Д. 1133.

⁹ Стенографический отчет ВИР (выездная сессия) от 15 марта 1939 г. на областном бюро Секции научных работников // Личный архив Ю.Н. Вавилова.

Дмитриевича. Именно о ней были его последние слова к жене, Галине Сергеевне, когда его уводили из дому: «Галя, позаботься, чтобы Валя поступила в университет». Вале в то время было 6 лет...

ПАМЯТЬ О ВЕЛИКОМ ЗЕМЛЯКЕ НА ЕГО МАЛОЙ РОДИНЕ

Население города Вельска не более 26 тыс. человек и тем удивительнее впечатления от этого города, имеющего набор образовательных и культурных учреждений, сравнимый с таковым в небольшом областном центре. Краеведческий музей с филиалами, районный культурный центр, Дом культуры с десятком кружков и студий, Дом детского творчества, музыкальная школа, пара техникумов, библиотеки — это не полный их перечень. В городе проводят различные фестивали и творческие конкурсы, различные форумы, Дни города, экологические субботники и т. п. Интеллигентность и доброжелательность разлиты в атмосфере этого некогда уездного городка. Но главное его отличие от всех городов Земли — наличие в нем улицы и Дома Г.Д. Карпеченко, а также единственного в мире памятника ученому.

История увековечения имени Г.Д. Карпеченко в Вельске изложена в изданном в 2014 г. фотоальбоме «Памяти великого земляка» [21]. Она нача-

лась в 1980-х гг. Зачинщиками выступили местный краевед А.С. Кузьмин, открывший имя Г.Д. Карпеченко Вельску, и учительница географии Вельской школы Т.Г. Шубина со своим выпускным классом (отряд «Сиверко-3»). Активно поддержал вельские инициативы И.А. Захаров-Гезехус, который в наши дни возглавляет Комиссию по сохранению и разработке научного наследия Н.И. Вавилова РАН. В 1989 г. — к 90-летию Г.Д. Карпеченко — в Вельск из Москвы и Ленинграда приехали дочь Георгия Дмитриевича Валентина Георгиевна, его ученики и последователи для проведения церемонии закладки камня для памятника великому генетику (рис. 1).

Церемония была очень простой и скромной, но ей предшествовало множество хлопот и усилий, хождения по партийным и комсомольским представительным органам, многочисленные обращения и согласования. Это были трудные для страны и науки годы. Закладной камень некоторое время был «лежачим». Только в 2007 г. в рамках проекта «Возлюбленный мой город» Совет женщин г. Вельска под руководством Н.М. Тороповой выступил с инициативой учредить научно-образовательный культурный центр «Дом Карпеченко», создать памятник ученому, организовать торжественные юбилейные мероприятия к 110-летию



Рис. 1. Церемония закладки памятника Г.Д. Карпеченко. Вельск, 1989 г. Слева направо: М.Е. Раменская (секретарь Вавиловской комиссии, МГУ, Москва), Т.К. Лассан (ВИР, Ленинград), И.А. Захаров (ИОГЕН РАН, Москва), А.С. Кузьмин (Вельск), ... Р.Х. Макашева (ВИР, Ленинград), Н.А. Чуксанова (БИН РАН, Ленинград), В.Г. Карпеченко (Москва); на заднем плане: Ю.Л. Горощенко (ЛГУ, Ленинград), ... В.Г. Смирнов (ЛГУ). Справа от постамента в первом ряду: Н.Н. Орлова (МГУ), ... Т.Г. Шубина (Вельск); во втором ряду: М.М. Асланян (МГУ), ... Б.В. Симаров, Н.А. Проворов (ВНИИСХМ, Ленинград)



Рис. 2. Бюст Г.Д. Карпеченко, установленный 19 июня 2009 г. в сквере во дворе его родового дома в г. Вельске благодарными горожанами



Рис. 3. Новая табличка с названием улицы после переименования. Июнь, 2011, г. Вельск

великого земляка. Большую поддержку энтузиастам оказала администрация района и города, с пониманием откликнулся глава муниципального образования «Вельское» В.Г. Шерягин. 26 мая 2009 г. Георгию Дмитриевичу Карпеченко было присвоено звание «Почетный гражданин города Вельска», а 19 июня 2009 г. в сквере во дворе его родового дома, где ранее располагался сад, был торжественно открыт бюст ученого, изготовленный скульптором П.И. Гилем (Санкт-Петербург) (рис. 2). Энтузиасты обратились в фонд Рокфеллера, оказавший им финансовую помощь для проведения в эти дни научной конференции «Российской землей рожденный...» и предоставления грантов активным подвижникам увековечивания памяти рокфеллеровского стипендиата. Конференция в дальнейшем трансформируется в фестиваль науки и культуры «Российской землей рожденный...».

Свидетелем многих последующих событий был автор этой статьи.

В 2011 г. в научно-образовательном и культурном центре «Дом Карпеченко» при активном участии Вельского краеведческого музея торжественно открыта мемориальная комната семьи Карпеченко, дополненная впоследствии экспозицией «Научная деятельность Г.Д. Карпеченко». Участок улицы Комсомольская, на которой стоит Дом Карпеченко, переименован в улицу Карпеченко (рис. 3).

В числе подвижников всегда были школьники, которые изучали историю семьи, создавали генеалогию, искали неизвестные факты из жизни Карпеченко, участвовали в кружке «Юный генетик».

В ставших традиционными юбилейных мероприятиях в Вельске принимали участие ученые из Москвы: И.А. Захаров-Гезехус, Т.Б. Авруцкая (Институт общей генетики РАН) и Санкт-Петербурга: С.Г. Инге-Вечтомов, Е.И. Михайлова (Санкт-Петербургский государственный университет), М.А. Вишнякова (ВИР), А.В. Родионов, М.А. Раутиан (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН), А.И. Ермолаев (Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН) и др. В свою очередь почти все они принимали школьников из Вельска у себя в Москве и Санкт-Петербурге.

Вельск радушно встречал и родных Георгия Дмитриевича. В городе неоднократно побывали его племянница Н.А. Салтыковская (Санкт-Петербургский государственный университет), внучатая племянница Т.А. Алексеева (Москва), внучка Марина Карпеченко — солистка Московского музыкального театра «Геликон-опера». Валентина Георгиевна Карпеченко, 22 декабря 2019 г. отметившая 85-летие, как сказано выше, тоже бывала на родине отца. В Доме Карпеченко всегда многолюдно. Кроме экскурсий здесь проводят турниры, конкурсы, олимпиады, творческие встречи, встречи с ветеранами, мастер-классы, инфоуроки и т. п. Здесь душевно встречают и угощают чаем.

В 2012 г. Дом Карпеченко стал победителем конкурса на лучший туристический объект Архангельской области.

Дом Карпеченко инициирует такие начинания, как открытие научно-учебной лаборатории «Агрокуб», которое произошло 25 декабря 2019 г. на базе

школы № 1 г. Вельска, получение образовательного гранта местным сельхозтехникумом и др.

Так имя великого ученого на его малой родине в г. Вельске заслужило не только достойную память, но стало стимулом к новым знаниям, сохранению исторического наследия и природы родного края, а также символом, объединяющим людей для благородных целей.

Благодарности

Автор выражает благодарность академику РАН Н.П. Гончарову (Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск) за многолетнее сотрудничество, помощь и консультации; заведующей библиотечно-издательским сектором ВИР И.В. Котелкиной за постоянную помощь в работе с литературными и библиографическими источниками; вельчанам: почетному жителю г. Вельска Н.М. Тороповой, директору научно-образовательного и культурного центра «Дом Карпеченко» Г.Г. Лобановой, краеведу Н.Н. Рогозиной — за предоставленные материалы и консультации, а также дочери Г.Д. Карпеченко Валентине Георгиевне и внучке Марине Львовне Карпеченко за предоставление материалов из семейного архива.

Работа поддержана бюджетным проектом № 0662-2019-0002 по научному обеспечению эффективного использования мирового генофонда зернобобовых культур и их диких родичей из коллекции ВИР.

ЛИТЕРАТУРА

1. Лутков А.Н., Лебедев Д.В. Классик советской генетики // Природа. — 1970. — № 12. — С. 41–47. [Lutkov AN, Lebedev DV. Klassik sovetsoy genetiki. *Priroda*. 1970;(12):41-47. (In Russ.)]
2. Лутков А.Н., Лебедев Д.В. Жизнь и деятельность Георгия Дмитриевича Карпеченко // Карпеченко Г.Д. Избранные труды / Под ред. А.Н. Луткова, Д.В. Лебедева. — М.: Наука, 1971. — С. 7–14. [Lutkov AN, Lebedev DV. Zhizn' i deyatel'nost' Georgiya Dmitriyevicha Karpechenko. In: Karpechenko GD. Selected works. Ed. by A.N. Lutkov, D.V. Lebedev. Moscow: Nauka; 1971. P. 7-14. (In Russ.)]
3. Лебедев Д.В. Георгий Дмитриевич Карпеченко // Выдающиеся советские генетики: сб. биографических очерков. — М.: Наука, 1980. — С. 37–48. [Lebedev DV. Georgy Dmitriyevich Karpechenko. In: Vydayushchiyesya sovetsoykie genetiki: sb. biograficheskikh ocherkov. Moscow: Nauka; 1980. P. 37-48. (In Russ.)]
4. Лебедев Д.В. Георгий Дмитриевич Карпеченко // Соратники Николая Ивановича Вавилова: Исследователи генофонда растений / Под ред. В.А. Драгавцева и др. — СПб.: ВИР, 1994. — С. 210–228. [Lebedev DV. Georgy Dmitriyevich Karpechenko. In: Soratniki Nikolaya Ivanovicha Vavilova: Issledovateli genofonda rasteniy. Ed. by V.A. Dragavtsev, et al. Saint Petersburg: Vseros. nauch.-issled. in-t rasteniyevodstva; 1994. P. 210-228. (In Russ.)]
5. Вишнякова М.А., Гончаров Н.П., Котелкина И.В. Георгий Дмитриевич Карпеченко. Люди науки. — СПб.: ВИР, 2009. — 51 с. [Vishnyakova MA, Goncharov NP, Kotelkina IV. Georgy Dmitriyevich Karpechenko. Lyudi nauki. Saint Petersburg: Vseros. nauch.-issled. in-t rasteniyevodstva; 2009. 51 p. (In Russ.)]
6. Гончаров Н.П., Вишнякова М.А., Котелкина И.В., Лассан Т.К. Георгий Дмитриевич Карпеченко. — Новосибирск. — 2013. — 254 с. [Goncharov N.P., Vishnyakova M.A., Kotyolkina I.V., Lassan T.K. Georgy Dmitriyevich Karpechenko. Novosibirsk. — 2013. — 254 p. (In Russ.)]
7. Вишнякова М.А. Лаврами не увлекайтесь, это дешевый товар... (Роль Н.И. Вавилова в становлении Г.Д. Карпеченко как руководителя генетических исследований в ВИР) // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. — 2015. — Т. 176. — № 2. — С. 131–145. [Vishnyakova MA. Do not let laurels carry you away, they are cheap stuff... (Vavilov's role in the formation of G.D. Karpechenko as a leader of genetic research at VIR). *Works on applied botany, genetics and plant breeding*. 2015;176(2): 131-145. (In Russ.)]. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2015-2-131-145>.
8. Вишнякова М.А., Гончаров Н.П. Институционализация генетики и отдаленной гибридизации растений в 1920–1930-е гг. в ВИР // Генетика. — 2019. — № 11. — С. 1241–1252. [Vishnyakova MA, Goncharov NP. The institutionalising of genetics and distant hybridization of plants in VIR at the 1920–1930th. *Genetika*. 2019;(11):1241-52. (In Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S001667581911016X>.
9. Веревкина Г.А. Памяти великого земляка // Вельская неделя. — 2012, 14 июня. — № 24(242). [Verevki-na GA. Pamyati velikogo zemlyaka. *Vel'skaya nedelya*. 2012 June 14; 24(242). (In Russ.)]

10. Шварц А. Этот счастливцев Г.Д. Карпеченко // Слово Word [электронный журнал]. — 2008. — № 60. [Schwartz A. Etot schastlivets G.D. Karpechenko. Word [electronic journal]. 2008;60. (In Russ.). Доступно по: <https://magazines.gorky.media/slovo/2008/60/etot-schastlivecz-karpechenko.html>. Ссылка активна на 03.11.2019.
11. Геккер Р.Ф. Организатор отечественной палеонтологии: к 100-летию со дня рождения академика Ю.А. Орлова // Вестник РАН. — 1993. — Т. 63. — № 12. — С. 1096–1098. [Gekker RF. Organizator otechestvennoy paleontologii: k 100-letiyu so dnya rozhdeniya akademika Yu.A. Orlova. *Vestnik Rossiiskoi akademii nauk*. 1991;63(12):1096-1098. (In Russ.)]
12. Зыбина С.П. Воспоминания о Н.И. Вавилов / Под ред. В.М. Баутина. — М.: РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева, 2007. — 123 с. [Zybina SP. Vospominaniya o N.I. Vavilove. Ed. by V.M. Bautin. Moscow: RGAU-MSKHA them. K.A. Timiryazeva; 2007. 123 p. (In Russ.)]
13. Рокфеллер Д. Банкир в XX веке. Мемуары. М.: Международные отношения, 2003. — 503 с. [Rockefeller D. Bankir v XX veke. Memuary. Moscow: International relations; 2003. 503 p. (In Russ.)]
14. Рокфеллеровская премия советскому ученому // Огонек. — 1929, 22 сентября. — № 37(337). [Rokfellerovskaya premiya sovetskomu uchenomu. *Ogonek*. 1929 September 22; 37(337). (In Russ.)]
15. Бабков В.В. Путевые письма и микроэволюция Ф.Г. Добржанского // Информационный вестник ВОГИС. — 2007. — Т. 11. — № 2. — С. 463–469. [Babkov VV. Putevyye pis'ma i mikroevolyutsiya F.G. Dobrzhanskogo. *Informatsionnyy vestnik VOGIS*. 2007;11(2):463-469. (In Russ.)]
16. У истоков академической генетики в Санкт-Петербурге / Под ред. Э.И. Колчинского, К.В. Маноilenко, М.Б. Конашева. — СПб.: Наука, 2002. — 558 с. [U istokov akademicheskoy genetiki v Sankt-Peterburge. Ed. by E.I. Kolchinskiy, K.V. Manoylenko, M.B. Konashev. Saint Petersburg: Nauka; 2002. 558 p. (In Russ.)]
17. Резник С.Е. Эта короткая жизнь: Николай Вавилов и его время. — М.: Захаров, 2017. — 1056 с. [Reznik SE. Eta korotkaya zhizn': Nikolay Vavilov i ego vremya. Moscow: Zakharov; 2017. 1056 p. (In Russ.)]
18. Вишнякова М.А. «Ты мой единственный самый близкий друг...». Елена Барулина — ученица, соратница и жена Николая Вавилова. — СПб.: Серебряный век, 2017. — 408 с. [Vishnyakova MA. "Ty moy edinstvennyy samyy blizkiy drug...". Elena Barulina — uchenitsa, soratnitsa i zhena Nikolaya Vavilova. Saint Petersburg: Serebryanyy vek; 2017. 408 p. (In Russ.)]
19. Карпеченко Г.Д. [Выступление по докладам] // Спорные вопросы генетики и селекции: Работы IV сессии Акад. 19–27 дек. 1936 г. — М.: ВАСХНИЛ, 1937. — С. 281–284. [Karpechenko GD. [Speech on reports]. In: Spornyye voprosy genetiki i seleksii: Raboty IV sessii Akad. 19–27 dek. 1936 g. Moscow: Vses. akad. s.-kh. nauk im. V.I. Lenina; 1937. P. 281-284. (In Russ.)]
20. Колчинский Э.И. Единство эволюционной теории в разделенном мире XX века. — СПб.: Нестор-История, 2014. — 716 с. [Kolchinsky EI. Edinstvo evolyutsionnoy teorii v razdelennom mire XX veka. Saint Petersburg: Nestor-Istoriya; 2014. 716 p. (In Russ.)]
21. Баландина Н.В., Вереvкина Г.А., Зеленина М.В., Торопова Н.М. Памяти великого земляка. К 115-летию со дня рождения Георгия Дмитриевича Карпеченко / Под ред. Г.А. Вереvкиной. — Вельск; М., 2014. — 87 с. [Balandina NV, Verevkin GA, Zelenina MV, Toropova NM. Pamyati velikogo zemlyaka. K 115-letiyu so dnya rozhdeniya Georgiya Dmitriyevicha Karpechenko. Ed. by G.A. Verevkin. Vel'sk; M.; 2014. 87 p. (In Russ.)]

✿ Информация об авторе

Маргарита Афанасьевна Вишнякова — д-р биол. наук, профессор, гл. научный сотрудник, рук. отдела генетических ресурсов зернобобовых культур. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. SPIN: 2802-9614. E-mail: m.vishnyakova.vir@gmail.com.

✿ Author and affiliations

Margarita A. Vishnyakova — Professor, Chief Researcher, Head of the Grain Legumes Genetic Resources Department. Federal Research Center "N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources", St. Petersburg, Russia. SPIN: 2802-9614. E-mail: m.vishnyakova.vir@gmail.com.

К 80-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ПРОФЕССОРА СЕРГЕЯ АЛЕКСАНДРОВИЧА ГОСТИМСКОГО

© А.А. Синюшин

ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова», Москва

Для цитирования: Синюшин А.А. К 80-летию со дня рождения профессора Сергея Александровича Гостимского // Экологическая генетика. — 2020. — Т. 18. — № 1. — С. 21–25. <https://doi.org/10.17816/ecogen17697>.

Поступила: 11.11.2019

Одобрена: 10.03.2020

Принята: 19.03.2020

✿ Статья посвящена памяти Сергея Александровича Гостимского, профессора кафедры генетики биологического факультета МГУ. Рассмотрен его путь как ученика, ученого, учителя.

✿ **Ключевые слова:** история; портреты; профессор Гостимский.

CELEBRATING 80TH ANNIVERSARY OF PROFESSOR SERGEY GOSTIMSKY

© А.А. Sinjushin

Moscow State University, Moscow, Russia

Cite this article as: Sinjushin AA.

Celebrating 80th anniversary of professor Sergey Gostimsky. *Ecological genetics*. 2020;18(1):21–25. <https://doi.org/10.17816/ecogen17697>.

Received: 11.11.2019

Revised: 10.03.2020

Accepted: 19.03.2020

✿ The paper is dedicated to the 80th anniversary of Professor Sergey Gostimsky (Genetics Department, Faculty of Biology, M.V. Lomonosov Moscow State University). Professor Gostimsky's contribution to science and higher education is referenced.

✿ **Keywords:** history; portraits; professor Gostimsky.

В 2019 г. исполнилось 80 лет со дня рождения Сергея Александровича Гостимского (21.05.1939–06.11.2012), доктора биологических наук, профессора кафедры генетики Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (МГУ).

Образ университетского ученого складывается из того, насколько интересны его лекции и семинары, чему посвящены публикации, как человек выступает на заседаниях кафедры, стоит ли горой за своих студентов и аспирантов. В университет и науку приходит все больше людей, которые никогда не были знакомы с Сергеем Александровичем (далее — С.А.). И оттого кажется все более важным запечатлеть как можно больше личных особенностей ушедшего человека, зафиксировать то, чем он запомнился. По мере того как развивается наука, становится более понятным и то, каков был вклад С.А. в нее, что остается важным и после его ухода.

Цель этой краткой заметки — осветить творческий путь С.А. Гостимского как ученого, и хотя бы отчасти как человека.

Научная школа

Ученый, особенно сотрудник университета, всегда в той или иной мере принадлежит к уже сложившейся традиции. С.А. закончил биолого-почвенный факультет МГУ в 1962 г. Своим учителем он считал Веру Вениаминовну Хвостову — авторитетного цитогенетика, представителя героической эпохи; ее очень живая, не парадная фотография была выставлена в шкафу рядом со столом С.А. О Вере Вениаминовне написано немало (например, [1]), и нет нужды сейчас пересказывать ее биографию. Отметим, однако, что именно на то время, в которое С.А. закончил университет, пришлось возрождение отечественной генетики. Основной период творческой активности С.А. — время относительного благополучия для науки. Напротив, В.В. Хвостова была непосредственным участником всех печально известных событий, на годы была лишена возможности заниматься научной работой. Она была сотрудником В.Ф. Натали, Н.К. Кольцова, Н.П. Дубинина и других выдающихся биологов первой половины



Сергей Александрович Гостимский (фото Ф.А. Коновалова)

XX в., живым носителем традиций московской генетической школы.

Если суммировать научные интересы С.А. в виде набора ключевых слов, то два из них — *мутагенез* и *хромосомы* — появились еще в его первых работах, выполненных под руководством В.В. Хвостовой и вписывающихся в тематику ее исследований [2, 3]. Тогда же произошел и выбор основного объекта: им стал горох посевной (*Pisum sativum*), с которого столетие назад в экспериментах Грегора Менделя начиналась сама генетика. Портрет Менделя находился рядом с фотографией В.В. Хвостовой. Хотя С.А. доводилось работать и с другими объектами (например, дрозофилой, [4]), верность гороху он сохранил на всю жизнь.

Явное впечатление на С.А. произвела импозантная фигура Александры Алексеевны Прокофьевой-Бельговской (1903–1984). Ее фотография также находилась в его кабинете. С.А. рассказывал, что Александра Алексеевна неизменно спрашивала его, посыпает ли он дорожки между грядками гороха песком: она представляла себе, что на гороховом поле должен быть по-менделевски особый, монастырский порядок. А.А. Прокофьеву-Бельговскую и В.В. Хвостову объединяла тематика исследований — мутационный процесс, космическая и радиационная кариология.

Еще одна портретная фотография в кабинете С.А. изображала Владимира Владимировича Сахарова (1902–1969). О нем С.А. всю жизнь отзывался с большим уважением, хорошо знал его работы, принимал участие в Сахаровских чтениях, проводимых в Институте биологии развития.

Становление С.А. как ученого проходило в общении с теми, кого сейчас по праву называют классиками отечественной генетики. Он с юмором рассказывал, как его тост на каком-то банкете критически комментировал Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский (1900–1981). Начало и середина 1960-х гг. были временем официальной реабилитации генетики, и С.А. вместе со множеством других ученых и преподавателей стал участником этого подъема. Параллельно шло бурное развитие исследований космоса и влияния космического полета на живые организмы. Интересно, что дебютная статья С.А. опубликована в первом выпуске нового журнала «Космические исследования» [2], а первая работа, в которой он был единственным автором, — во втором томе недавно основанного журнала «Генетика» [5].

Ученый

Круг областей науки, которыми С.А. занимался всю жизнь, в основном сформировался в первые же годы после окончания университета.

В первую очередь это хромосомы — изменчивость кариотипа, хромосомные перестройки как показатель силы мутагенного воздействия и нестабильности генома, цитогенетическое картирование.

В ходе экспериментов по индуцированному мутагенезу у гороха было получено множество мутантов с морфологическими нарушениями, которые до сих пор представляют интерес для изучения закономерностей генетической регуляции морфогенеза. Однако наиболее часто встречались фотосинтетические мутанты. Именно они и стали основной темой работы С.А. С этих мутантов началась генетическая коллекция [6], о которой будет рассказано позже. На этом материале выполнены кандидатская (1966) и докторская (1981) диссертации С.А.

Если судить по темам статей С.А., «своим» его могут считать не только генетики, но и физиологи растений. Основная часть публикаций, автором и соавтором которых был С.А., посвя-

щена особенностям фотосинтеза, ультраструктуре хлоропластов, вторичным метаболитам различных мутантов гороха. С.А. охотно предоставлял материал генетической коллекции для работы коллегам с кафедры биофизики МГУ и из Института физиологии растений. Эти исследования в сочетании с генетическим анализом и цитогенетической характеристикой мутантов стали основой докторской диссертации на тему «Генетический контроль фотосинтеза у высших растений».

Под руководством С.А. на кафедре генетики МГУ сформировалась группа, занимавшаяся исследованиями мутантов гороха. Помимо цитогенетических и физиологических аспектов, еще одной темой работы стала соматическая изменчивость. В конце 1990-х гг. в инструментарий коллектива вошли и молекулярно-генетические методы. Они дополнили уже начатую работу по картированию новых генов на хромосомах гороха, а также позволили более точно исследовать изменения, возникающие в геноме при культивировании *in vitro*. Одно из последних направлений, в котором активно принимал участие сам С.А., — исследование влияния факторов космического полета на геном гороха с применением цитогенетических методов и ДНК-маркеров [7]. Круг замкнулся: исследования С.А. начинались с космоса и им же по сути закончились. Но даже в ходе работы над последним проектом С.А. искренне удивлялся: «Надо же, представить себе сложно, — вот эти самые горошины были в космосе!»

Целый ряд работ С.А. посвящен экологической генетике в той ее части, которая изучает влияние факторов среды на генетический аппарат. Так, на разных уровнях было оценено влияние факторов космического полета на геном. Оказалось, что достоверных различий между «космическими» и «земными» растениями по фенотипу и частоте хромосомных мутаций нет [7]. Отдельным направлением стало получение растений, устойчивых к гербицидам [9]. На материале оригинальных полудоминантных хлорофилл-дефицитных мутантов гороха была предложена тест-система для оценки мутагенного влияния внешних воздействий [10]. На листьях мутантных бледно-зеленых растений в результате соматических мутаций появлялись хорошо различимые пятна более интенсивной окраски. По сути, это было аналогом «spot-test»,

примерно в те же годы предложенного на мутантах сои (например, [8]).

Не секрет, что не все данные, получаемые экспериментальной наукой, остаются незыблемыми. Картирование хромосом в значительной степени уступило место современным методам анализа генома. По мере совершенствования инструментария подвергаются уточнению физиологические открытия. Однако, если говорить о результатах работы С.А., несомненным вкладом в далекое будущее можно считать созданную его трудами генетическую коллекцию гороха посевного. В нее вошли десятки отечественных и зарубежных сортов, уникальные мутанты, множество гибридов. Более подробно о коллекции и исследованиях, выполненных с использованием ее образцов, рассказано в статье [6].

Коллекционный материал, как и вообще горох, С.А. знал блестяще. В последние годы жизни к проблемам со здоровьем прибавилось сильное ухудшение зрения. Тем не менее С.А. продолжал приезжать на Звенигородскую биостанцию МГУ, а фенотипы гибридов определял... на ощупь. Он наизусть знал, какие родительские линии надо подобрать для скрещивания, чтобы картировать тот или иной район хромосомы. От нескольких коллег доводилось слышать, что они знакомы с С.А. не лично, а по его коллекции. Этот фонд продолжает пополняться и служит как научным, так и учебным задачам.

Преподаватель

Закончив кафедру генетики МГУ, С.А. остался на ней на всю жизнь. Он читал лекции по генетике — «классическую» часть курса — для студентов всего биофака и не только (например, для биофизиков с физического факультета). Многие годы С.А. вел кафедральный спецкурс «Цитогенетика». Совершенно особым жанром была летняя практика по генетическому анализу у растений, проводимая каждый год на Звенигородской биостанции. Центральная задача практики представляла собой анализ двух линий гороха и гибридов первого и второго поколений от их скрещивания. Помимо семи классических менделевских признаков, студенты могли наблюдать и множество новых мутаций, в том числе и не изученных детально. Практически каждое лето удавалось сделать маленькое открытие.

Завершение практики было приурочено к 20 июля, дню рождения Менделя, и отмечалось небольшим праздником с обязательным поеданием гороховой похлебки. Впрочем, прошедшее время в рассказе о «гороховой» практике едва ли уместно: она существует и поныне, традиции сохраняются и развиваются.

Сотрудники кафедры с восторгом вспоминают большой практикум по цитогенетике, организованный и на протяжении многих лет проводимый С.А. Эти занятия были чрезвычайно насыщенными и включали работу с самыми разными объектами и фактически всеми цитогенетическими методами, доступными в годы «до ПЦР», включая дифференциальное окрашивание и изготовление постоянных препаратов.

Как преподаватель С.А. сочетал классические черты профессора старой школы — строгий академический внешний вид, эрудицию, безупречную манеру речи — с хорошим чувством юмора, иногда переходящим в озорство. Бывшие студенты С.А., ставшие заслуженными сотрудниками кафедры, вспоминают, как он дисциплинировал их во время практикума, подперев дверь снаружи шваброй. К удовольствию С.А., ему однажды удалось реализовать в жизни старый анекдот, в котором лектор спросил на экзамене, как имя лектора, и не получил ответа.

Помимо чтения лекций и проведения семинаров, С.А. стал научным руководителем множества студенческих и аспирантских работ. Его аспирантами неоднократно становились иностранцы — биологи из Китая, Индии, Ирана и других стран. Сложно, наверное, говорить о том, что ученики С.А. образуют единую школу, но полученные ими в МГУ знания действительно разнеслись по всему свету. Многие из бывших аспирантов С.А. продолжают заниматься наукой, а некоторые достигли значительных высот.

В жизни науки и образования С.А. участвовал и в качестве рецензента и оппонента огромного числа курсовых, дипломов, диссертаций. Он был членом диссертационного совета по генетике при московском Институте общей генетики. Заслуги С.А. были оценены и на формальном уровне: он был лауреатом премии им. Д.А. Сабина, удостоен почетных званий «Заслуженный профессор МГУ» и «Ветеран труда», награжден медалью

ми к 100-летию со дня рождения Н.И. Вавилова и к 250-летию МГУ.

Память о человеке — непрочная вещь; она уходит вместе с теми, кто лично знал человека. Для деятеля науки гораздо более надежная зацепка за вечность — при всей относительности этого понятия — его работа, его вклад в будущее. Таковы статьи, которые будут цитировать и совсем не знакомые с автором люди; собранный материал, которым будут пользоваться и те, кто не слышал ничего о собирателе. Хочется надеяться, что Сергею Александровичу Гостимскому, профессору МГУ и специалисту по генетике растений, этот вклад удался.

Пожалуй, это главное.

ЛИТЕРАТУРА

1. Шумный В.К., Захаров И.К. Вера Вениаминовна Хвостова — учитель и друг. — Новосибирск: Изд-во Сибирского отделения Российской академии наук, 2010. — 201 с. [Shumnyi VK, Zakharov IK. Vera Veniaminovna Khvostova — uchitel' i drug. Novosibirsk: Izdatel'stvo Sibirskogo otd-niya Rossiyskoy akademii nauk; 2010. 201 p. (In Russ.)]
2. Хвостова В.В., Гостимский С.А., Можаяева В.С., Невзгодина Л.В. Дальнейшее изучение влияния условий космического полета на хромосомы первичных корешков зародышей в семенах гороха и пшеницы // Космические исследования. — 1963. — Т. 1. — № 1. — С. 186—191. [Khvostova VV, Gostimskii SA, Mozhaeva VS, Nevzgodina LV. Dal'neysheye izucheniye vliyaniya usloviy kosmicheskogo poleta na khromosomy pervichnykh koreshek zarodyshey v semenakh gorokha i pshenitsy. Kosmicheskie issledovaniya. 1963;1(1):186-191. (In Russ.)]
3. Гостимский С.А., Хвостова В.В. Действие химических мутагенов на две разновидности гороха // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. — 1965. — Т. 70. — № 4. — С. 148—152. [Gostimskii SA, Khvostova VV. Deystviye khimicheskikh mutagenov na dve raznovidnosti gorokha. Biull Mosk obshch ispyt prir, otdel biol. 1965;70(4):148-152. (In Russ.)]
4. Gvozdev VA, Gostimsky SA, Gerasimova TI, et al. Fine genetic structure of the 2D₃-2F₅ region of the X-chromosome of *Drosophila melanogaster*. *Molec Gen Genet*. 1975;141(3):269-275. <https://doi.org/10.1007/BF00341805>.

5. Гостимский С.А. Фотосинтетический мутант *Pisum sativum* // Генетика. — 1966. — Т. 2. — № 4. — С. 80–85. [Gostimsky SA. Fotosinteticheskiy mutant *Pisum sativum*. *Genetika*. 1966;2(4):80-85. (In Russ.)]
6. Синюшин А.А., Аш О.А., Хартина Г.А. Генетическая коллекция гороха посевного (*Pisum sativum* L.) кафедры генетики биологического факультета МГУ и ее применение в научных исследованиях // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. — 2016. — Т. 177. — № 3. — С. 47–60. [Sinjushin AA, Ash OA, Khartina GA. Germplasm collection of a garden pea (*Pisum sativum* L.) and its application in researches. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2016;177(3):47-60. (In Russ.)]. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2016-3-47-60>.
7. Гостимский С.А., Левинских М.А., Сычев В.Н., и др. Исследование генетических эффектов в потомстве растений гороха, выращенных в течение полного цикла онтогенеза в космической оранжерее на борту РС МКС // Генетика. — 2007. — Т. 43. — № 8. — С. 1050–1057. [Gostimsky SA, Levinskikh MA, Sychev VN, et al. The study of the genetic effects in generation of pea plants cultivated during the whole cycle of ontogenesis on the board of RS ISS. *Russ J Genet*. 2007;43(8):869-874. (In Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S1022795407080066>.
8. Vig BK. Soybean (*Glycine max*): a new test system for study of genetic parameters as affected by environmental mutagens. *Mut Res*. 1975;31(1):49-56. [https://doi.org/10.1016/0165-1161\(75\)90063-1](https://doi.org/10.1016/0165-1161(75)90063-1).
9. Ежова Т.А., Тихвинская Н.С., Багрова А.М., и др. Получение толерантных к гербицидам форм растений методом селекции *in vitro* // Доклады Академии наук СССР. — 1990. — Т. 310. — № 4. — С. 987–989. [Ezhova TA, Tikhvinskaya NS, Bagrova AM, et al. Polucheniye tolerantnykh k gerbitsidam form rasteniy metodom seleksii *in vitro*. *Doklady Akademii nauk SSSR*. 1990;310(4):987-989. (In Russ.)]
10. Гостимский С.А. Генетический контроль фотосинтеза у высших растений: Дис. ... канд. биол. наук. — М., 1981. — 314 с. [Gostimskiy SA. Geneticheskiy kontrol' fotosinteza u vysshikh rasteniy. [dissertation] Moscow; 1981. 314 p. (In Russ.)]. Доступно по: <https://search.rsl.ru/ru/record/01008942305>. Ссылка активна на 12.11.2019.

✿ Информация об авторе

Андрей Андреевич Синюшин — канд. биол. наук, доцент кафедры генетики биологического факультета. ФГБОУ ВО «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова», Москва. SPIN: 2262-2829. E-mail: asinjushin@mail.ru.

✿ Author and affiliations

Andrey A. Sinjushin — Ph.D., Associate Professor, Genetics Department, Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow, Russia. SPIN: 2262-2829. E-mail: asinjushin@mail.ru.

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР)
Министерство науки и высшего образования

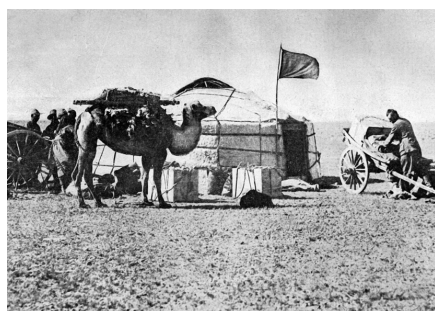


Фото (слева направо) • Н.И. Вавилов среди участников Всероссийского совещания по селекции и семеноводству кормовых культур. Ленинград, 1935 г. • Испытание американских толстокорых арбузов на Степной станции. Отдел селекции, 1920-е гг. • Антон Камнев. Лаборатория молекулярной селекции и ДНК-паспортизации, 23 года. Один из самых молодых сотрудников ВИР (2019 г.). • Студенты и директор ВИР Е.К. Хлесткина, ректор Адыгейского государственного университета Д.К. Мамий, экс-ректор научно-технологического университета «Сириус» А.И. Рожков. Сочи, образовательный центр «Сириус», 2019 г. • Гербарий культурных растений. Сборы Монгольской экспедиции. Отдел прикладной ботаники. Ленинград, 1922 г. • Экспедиция в Монголию (Отдел прикладной ботаники) 1922 г. • Группа сотрудников цитологической и генетической лабораторий в Пушкине. Второй ряд — Г.А. Левитский (второй слева), Г.Д. Карпенченко. • Студенты Санкт-Петербургского государственного университета на экскурсии в мемориальном кабинете Н.И. Вавилова в ВИР (Санкт-Петербург), 2019 г. • Вавиловский огород. Пушкинские научные лаборатории ВИР, 2019 г. Экскурсии для школьников. • Отчетная сессия директоров филиалов ВИР, 2020 г.

Фото из архива ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова»



НОВЫЙ ПОДХОД К СТРУКТУРИРОВАНИЮ СОРТОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ГОЛОЗЕРНЫХ И ПЛЕНЧАТЫХ ФОРМ КУЛЬТУРНОГО ОВСА (*AVENA SATIVA* L.)

© И.Г. Лоскутов^{1,2}, Т.В. Шеленга¹, А.В. Конарев¹, Ю.И. Варгач³, Е.А. Пороховинова¹, Е.В. Блинова¹, А.А. Гнутиков¹, А.В. Родионов^{4,2}

¹ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург;

²ФГБУ ВПО «Санкт-Петербургский государственный университет», Санкт-Петербург;

³ФГБНУ «Всероссийский селекционно-технологический институт садоводства и питомниководства», Москва;

⁴ФГБУН «Ботанический институт им. В.Л. Комарова» РАН, Санкт-Петербург

Для цитирования: Лоскутов И.Г., Шеленга Т.В., Конарев А.В., и др. Новый подход к структурированию сортового разнообразия голозерных и пленчатых форм культурного овса (*Avena sativa* L.) // Экологическая генетика. — 2020. — Т. 18. — № 1. — С. 27–41. <https://doi.org/10.17816/ecogen12977>.

Поступила: 31.05.2019

Одобрена: 21.11.2019

Принята: 19.03.2020

✿ Структуризация и фенотипирование генетического разнообразия — важное направление работы с исходным и селекционным материалом. Предметом исследования выбраны биохимические признаки, выявляемые в ходе метаболомного анализа, проведенного с использованием газовой хроматографии с масс-спектрометрией. Объекты — зерна пленчатых (ПФ) и голозерных форм (ГФ) овса посевного (*Avena sativa* L.) из коллекции отдела генетических ресурсов овса, ржи, ячменя ВИР. Основная задача работы — выявление различий между формами овса на уровне метаболомных спектров. Полученные спектры отражают метаболическое состояние генотипов различного эколого-географического происхождения. Проведено сравнение по важнейшим группам метаболитов, имеющим важное значение для формирования признаков устойчивости к стрессорам, пищевых, лечебных, диетических достоинств зерновой продукции. В том числе внимание уделено биологически активным соединениям, определяющим функциональную ценность продукции для питания человека — фенольным соединениям и свободным аминокислотам. Доля фенольных соединений в метаболитном профиле ПФ выше таковых у ГФ. Установлены отличия метаболомных профилей ГФ и ПФ, которые подтверждены статистически. Выявлены образцы с наиболее оптимальным питательным составом для использования в пищевых целях и формирования устойчивости к биотическим и абиотическим стрессам окружающей среды.

✿ **Ключевые слова:** метаболомика; голозерные и пленчатые формы овса; биохимический состав; пищевая ценность; устойчивость к стрессам.

MODERN APPROACH OF STRUCTURING THE VARIETY DIVERSITY OF THE NAKED AND COVERED FORMS OF CULTURAL OATS (*AVENA SATIVA* L.)

© I.G. Loskutov^{1,2}, T.V. Shelenga¹, A.V. Konarev¹, Yu.I. Vargach³, E.A. Porokhovinova¹, E.V. Blinova¹, A.A. Gnutikov¹, A.V. Rodionov^{4,2}

¹Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, St. Petersburg, Russia;

²St. Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia;

³All-Russian Institute of Horticulture and Nursery, Moscow, Russia;

⁴V.L. Komarov Botanical Institute RAS, Saint Petersburg, Russia

Cite this article as: Loskutov IG, Shelenga TV, Konarev AV, et al. Modern approach of structuring the variety diversity of the naked and covered forms of cultural oats (*Avena sativa* L.). *Ecological genetics*. 2020;18(1):27-41. <https://doi.org/10.17816/ecogen12977>.

Received: 31.05.2019

Revised: 21.11.2019

Accepted: 19.03.2020

✿ Structuring and phenotyping genetic diversity is an important aspect of the work with breeding sources and materials. In the Introduction, the authors pointed out the role of N.I. Vavilov's scientific foresight in defining the topical trend in researching the genetic diversity of a crop, particularly the analysis of its biochemical composition. As the target of their research, the authors chose biochemical characters identifiable in the process of metabolomic analysis conducted by means of gas chromatography with mass spectrometry. **Materials and methods.** The object was the grain of naked and covered forms of common oat (*Avena sativa* L.) from the collection held by the Oat, Rye and Barley Genetic Resources Department of VIR. The analysis of oil fatty acid content and metabolomic research were performed using the method of

gas chromatography with mass spectrometry on the chromatograph Agilent 6850 (USA). **Results.** The obtained metabolomic spectra which reflected the metabolomic status of genotypes of various ecogeographic origin were compared among themselves using statistical (principal component) analysis methods. The results of the comparison are discussed by referring to the most important groups of metabolites significant for forming the traits of resistance to stressors as well as the characters related to food qualities of grain products. Special attention has been paid to biologically active compounds determining the functional value of the products for human nutrition: the sum of phenolics in covered forms is five times higher than that in naked ones and the content of glycine in covered forms is five times higher than in naked grain, with a similar proportion in the content of organic acids, sugars, etc. **Conclusion.** Differences between metabolomic profiles of naked and covered forms have been detected and statistically verified. Accessions with the most optimal nutritional composition have been identified for food purposes and for the development of resistance to biotic and abiotic environmental stresses.

✳ **Keywords:** metabolomics; naked and covered oats forms; biochemical composition; food quality; stress resistance.

ВВЕДЕНИЕ

Собранное и сохраняемое в национальных генных банках и центрах генетическое разнообразие (ГР) с момента поступления в коллекцию становилось объектом комплексного изучения, в том числе по признакам качества [1–7]. Сейчас, когда качество признано приоритетным направлением селекции, нельзя не вспомнить о первопроходческой роли основателя ВИР — Н.И. Вавилова — в понимании особой важности «увязанных с селекцией работ по сортовой физиологии и биохимии. Значение биохимических признаков при изучении ГР растений гораздо шире, чем обеспечение пищевых, кормовых и прочих «утилитарных» достоинств культур» [5].

Новые возможности для решения вышеназванных проблем открылись с применением методического подхода, основанного на полном описании профиля метаболома объекта, что позволяет выявлять биохимические маркеры биологических процессов. Методической основой такого подхода является хроматографический анализ, в сочетании с масс-спектрометрией [8, 9]. Это позволяет комплексно оценить процессы, протекающие в растениях, животных и микроорганизмах в соответствии с принципами системной биологии [10–13]. В последние годы метаболомные техники стали востребованным инструментом в биологии и сельскохозяйственной науке: фенотипирование видов и сортов, анализ признаков устойчивости и качества, селекция и др. [14–17].

Изучение метаболома живых объектов дает возможность оценить влияние на него генетических модификаций, биотических и абиотических стрессоров [18–21]. Таким образом, метаболомика — перспективный подход для выявления связей

между биохимическими показателями и генетическими особенностями зерновых культур и открытия новых возможностей для целенаправленной селекции на качество [22]. Наше исследование представляется актуальным и проведено на современном методическом уровне.

В ВИР метаболомный подход используют для характеристики разных групп культур путем выявления специфичных метаболитов [23], оценки сортов (на примере овса) с разной степенью устойчивости к грибным заболеваниям [6, 7].

В сортовой разнообразии вида овса посевного (*Avena sativa* L.) (как среди староместных, так и современных сортов) выделяют два подвида — овес пленчатый (*A. sativa* subsp. *sativa* L.) и голозерный (*A. sativa* subsp. *nudisativa* (Husn.) Rod. et Sold.) [24]. Голозерные овсы (с центром происхождения и разнообразия в Монголии и Северо-Западном Китае) не вполне заслуженно имеют ограниченное практическое использование. За последние годы к ним проявляют интерес селекционеры из-за ряда потребительских преимуществ перед традиционными пленчатыми [25, 26]. Выявление и скрининг биохимических факторов, обуславливающих проявление в исходном и селекционном материале хозяйственно ценных признаков, — распространенный экспериментальный подход также и к пониманию механизмов их формирования. Такой метод был использован нами в частности для выявления достоверных связей между содержанием отдельных метаболитов и устойчивостью сортов овса к фузариозу зерна [6, 7].

Цель данной работы: выявление биохимических отличий (метаболитных маркеров) голозерных и пленчатых сортов овса для последующего фенотипирования сортового генофонда овса посевного.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследований служили образцы зерна посевного овса, выращенные в Центре генофонда и биоресурсов растений ФГБНУ «Всероссийский селекционно-технологический институт садоводства и питомниководства» в п. Михнево Московской области в 2016 г. (см. таблицу). Опыт закладывали в полевом севообороте по методике ВИР [27]. Исследования проводили на зерновках 40 отечественных и зарубежных пленчатых и голозерных сортов, представляющих наиболее важные и распространенные селекционные группы из коллекции отдела генетических ресурсов овса, ржи, ячменя ВИР.

Пробоподготовка и метаболомный анализ

Зерновки образцов взвешивали, гомогенизировали с соответствующим количеством метанола (наиболее эффективный экстрагент) в соотношении 1 : 10; пробу настаивали в течение 30 сут при 5–6 °C [22]; полученный экстракт центрифугиро-

вали при 14 тыс. об./мин в течение 10 мин 100 мкл экстракта выпаривали на установке CentriVar Concentrator (Labconco, США). К сухому остатку добавляли 50 мкл бис(триметилсилил)трифторацетамида и выдерживали в течение 40 мин при 100 °C на установке Digi-Block (США). Анализ проводили на капиллярной колонке HP-5MS с 5 % фенилом и 95 % метилполисилоксаном (30,0 м, 250,0 мкм, 0,25 мкм) с помощью газового хроматографа Agilent 6850 с квадрупольным масс-селективным детектором Agilent 5975B VL MSD (Agilent Technologies, США). Условия проведения анализа: скорость гелия через колонку 1,5 мл/мин. Программа нагревания от 70 до 320 °C, при скорости нагревания 4 °C/мин. Температура детектора — 250 °C, температура инжектора — 300 °C, объем пробы — 1 мкл. Внутренний стандарт — раствор трикозана в пиридине (1 мкг/мкл). Анализ проводили в трех биологических и трех аналитических повторностях. Полученные результаты обрабатывали с использованием программ AMDIS

Изученные голозерные и пленчатые образцы овса посевного (п. Михнево, 2016 г.)

№ по каталогу ВИР	Название	Происхождение	№ по каталогу ВИР	Название	Происхождение
Голозерные образцы			Пленчатые образцы		
14717	Пушкинский	Ленинградская обл.	15444	Сапсан	Кировская обл.
14851	Numbat	Австралия	14648	Аргмак	Кировская обл.
14960	Вятский	Кировская обл.	15352	Haga	Норвегия
15063	Сибирский голозерный	Омская обл.	15357	GN08207	Норвегия
15290	Местный	Польша	15358	GN8214	Норвегия
15339	Прогресс	Омская обл.	15367	Boto	Дания
15372	Tatran	Словакия	15442	Залп	Московская обл.
15382	Смачный	Украина	15391	Aveny	Швеция
15461	Королек	Белоруссия	15400	Auteuil	Франция
15493	UFRGS106150–3	Бразилия	15402	Bortus	Германия
15505	Авгол	Украина	14911	Belinda	Швеция
15520	Din Yan 4	Китай	15404	Minue	Франция
15615	Бекас	Кировская обл.	15405	Raven	Чехия
15305	Gehl	Канада	15413	Effektive	Австрия
15649	Bai Yan 1	Китай	15421	Malin	Германия
15650	Bai Yan 4	Китай	15462	Фристайл	Белоруссия
15648	Bai Yan 5	Китай	15463	Элегант	Белоруссия
15657	Bai Yan 10	Китай	15500	Мирт	Белоруссия
15653	Pin 16	Китай	15516	Zorro	Германия
15647	Yuan Za 2	Китай	15517	Hurdal	Норвегия

и UniChrom. Идентификацию пиков проводили с помощью библиотек масс-спектров NIST 2010, научно-исследовательского парка Санкт-Петербургского университета и Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук [21].

Результаты анализа метаболитного профиля зерновок овса обрабатывали с применением программ STATISTICA 7.0 for Windows и MS Excel 2010 [28]. Достоверные отличия между формами овса установлены по результатам однофакторного дисперсионного анализа и апостериорного сравнения (Post-Hoc) с помощью обобщенного критерия Тьюки. Выявление связей между содержанием различных веществ и классификация по ним форм овса осуществляли с помощью факторного анализа (метод главных компонент) [28].

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате проведенного исследования в зерновках овса установили порядка 300 компонентов, идентифицировали 107. Последние представляли группы соединений: 28 органических кислот, 18 свободных аминокислот, нуклеозиды (аденозин, уридин), 13 жирных кислот, ацилглицеролы (АГ) (моноацилглицеролы: МАГ-1 С16:0, МАГ-1 С18:0, МАГ-2 С18:3, МАГ-2 С18:2, диацилглицерол — ДАГ), 15 многоатомных спиртов, 4 фитостерола, 10 фенольных соединений (ФенС), 10 моно- и 6 олигосахаров (10 и 6 соответственно) (приложение).

На рис. 1 показано содержание различных групп соединений, составляющих метаболомный профиль зерновок пленчатых (ПФ) и голозерных (ГФ)

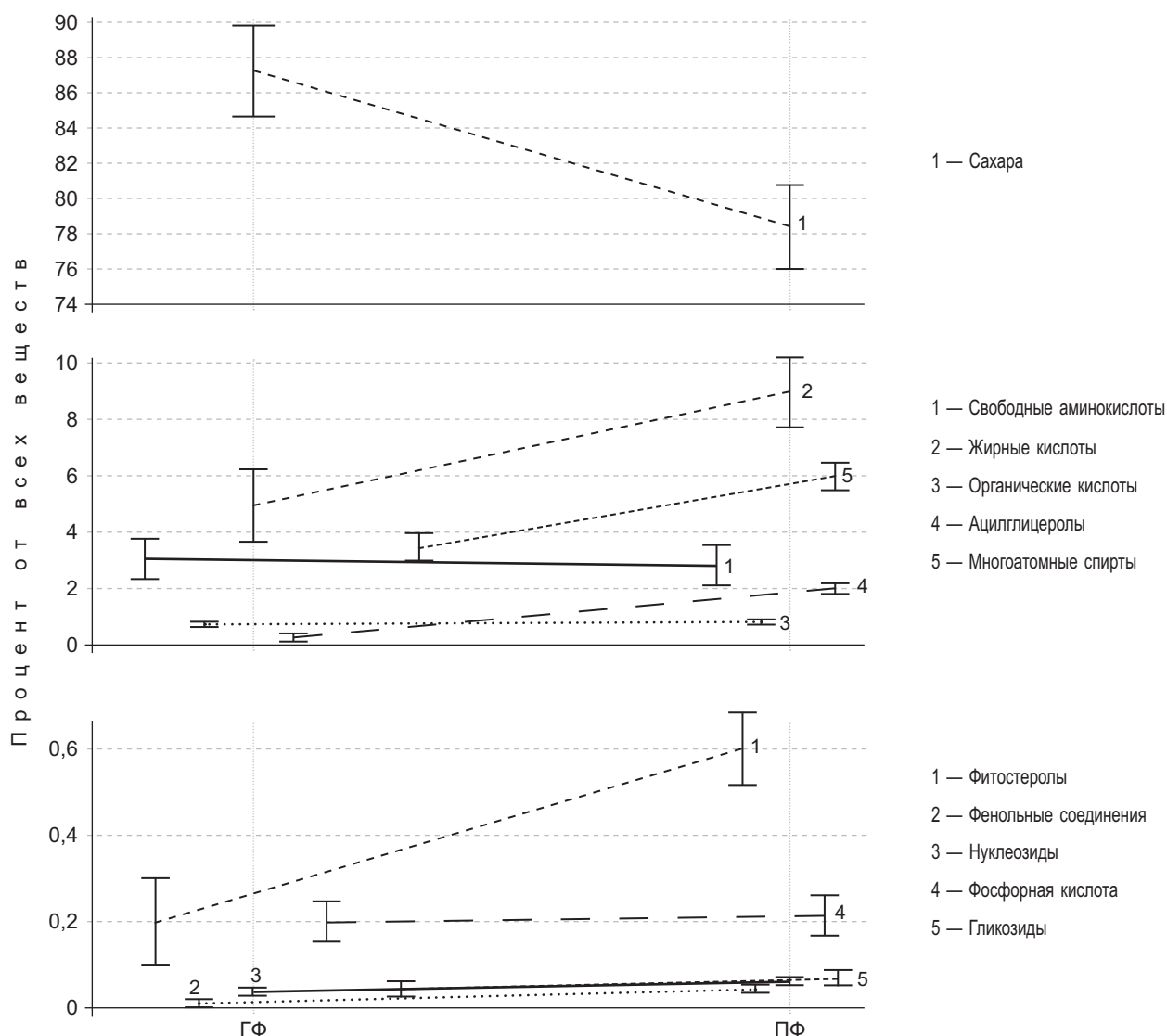


Рис. 1. Основные группы метаболитов зерновок пленчатого и голозерного овса в процентах ($\pm 0,95$ доверительный интервал) от суммарного содержания всех идентифицированных веществ

форм (ГФ) овса. У ГФ доля органических кислот и фосфорной кислоты выше таковой у ПФ в 1,2 и 2,2 раза соответственно. В образцах ГФ выше доля фитостеролов, многоатомных спиртов и жирных кислот (0,2, 3 и 5 % соответственно).

У ПФ отмечено более высокое по сравнению с ГФ процентное содержание свободных аминокислот (3 и 2 %), ацилглицеролов (2 и 0,5 %, $p = 0,003$) и сахаров (88 и 86 %) соответственно. Показатели ФенС выше у ПФ овса (0,1 и 0,03 %, $p = 0,0003$) (рис. 1). Выявлены также отличия в их качественном составе (см. ниже). Содержание фосфорной кислоты у ПФ составило 0,09 %, у ГФ овса на порядок больше — 0,2 % ($p = 0,003$). Доля нуклеозидов для образцов ПФ и ГФ была практически одинаковой 0,06 и 0,05 % соответственно. У ПФ выявлено более чем четырехкратное по сравнению с ГФ превышение доли АГ. Достоверность различий ПФ и ГФ по содержанию сахаров и свободных аминокислот не подтвердилась.

Органические кислоты представлены молочной, пировиноградной, 3-гидроксипропионовой, никотиновой, щавелевой, янтарной, фумаровой, малеиновой, малоновой, метилмалоновой, яблочной, глицериновой, эритроновой, рибоновой, галактоновой, глюконовой, галактуроновой кислотами, а также небелковыми аминокислотами (пипеколиновой, 5-гидроксипипеколиновой), треоно-1,4-лактоном (продукт окисления аскорбиновой кислоты), фенолкарбоновыми кислотами (бензойной, салициловой, *пара*-кумаровой, феруловой, кофейной) и азелаиновой кислотой. У всех исследованных образцов преобладали яблочная и глюконовая кислоты, их доля в общем содержании органических кислот составляла около 50 %. Для образцов ПФ — 24 и 23 %, для ГФ — 40 и 11 % соответственно. Молочная кислота у ПФ составила 16 %; количество остальных органических кислот не превышало 10 %.

Из свободных аминокислот идентифицировали α -аланин, глицин, пролин, серин, оксипролин, орнитин, аспарагин, аспарагиновую кислоту, глутамин, глутаминовую кислоту; в том числе незаменимые: треонин, лейцин, валин, лизин, тирозин, триптофан, фенилаланин и аминокислота этанол-амин. В образцах ПФ 76 % составлял глутамин. У ГФ основными свободными аминокислотами оказались глицин (22 %) и тирозин (50 %).

Определены жирные кислоты: пеларгоновая, ундециловая, лауриновая, тридециловая, пальмитиновая, линолевая, олеиновая, вакценовая, стеариновая, эйкозановая, бегеновая, лигноцербиновая, гидроксиктадекановая, а также ДАГ и МАГ-1 С16:0, МАГ-1 С18:0, МАГ-2 С18:2, МАГ-2 С18:3. Для всех изученных образцов овса основными жирными кислотами являлись пальмитиновая, линолевая и олеиновая. Из группы АГ МАГ-2 С18:2 преобладал у образцов ГФ (6 %), МАГ-2 С18:3 — у ПФ (8 %).

У образцов ПФ основными многоатомными спиртами оказались дульцитол, хиро- и мио-инозитолы (39, 14, 12 % соответственно), у ГФ — ононитол, глицерол и мио-инозитол (29, 26, 18 % соответственно). Среди фитостеролов во всех зерновках исследованных образцов доминировал ситостерол. У ГФ овса выявлен изофукостерол (1 %).

У ПФ овса преобладали следующие ФенС: метиларбутин, гидрохинон, *пара*-кумаровая, феруловая кислоты и резорцин (32, 20, 20, 15, 2 % соответственно); у ГФ — *пара*-кумаровая, бензойная кислоты и метиларбутин (44, 30, 26 % соответственно). Как видно, образцы овса различались по качественному и количественному составу ФенС. *пара*-Кумаровая кислота имела высокое содержание у всех изученных образцов. ФенС ПФ были представлены в основном оксикоричными кислотами, гидрохиноном и метиларбутином, ФенС ГФ — оксикоричными, оксibenзойными кислотами и метиларбутином.

Сахара образцов ПФ были представлены в основном олигосахарами (74 %), моносахара составили только 26 %. Образцы ГФ характеризовались другим соотношением моно- и олигосахаров — 57 и 43 % соответственно. Моносахара представлены в основном глюкозой, а олигосахара — сахарозой, для ПФ также установлено значительное количество раффинозы.

Идентифицированы глицерол-3-фосфат и треоно-1,4-лактон — метаболически активные формы [29], которые в основном встречались в образцах ГФ.

ОБСУЖДЕНИЕ

Следует отметить, что при сопоставлении полученных нами результатов с таковыми других

авторов, мы не нашли публикаций, в которых голозерные и пленчатые овсы сравнивались по биохимическим признакам. По данным исследований [30] в метаболитных профилях зерна пшеницы, ячменя, ржи и овса выявлено 247 метаболитов, идентифицировано — 89. Из числа идентифицированных к группе ФенС относились 32 соединения, 30 — к органическим кислотам, 10 — к жирным кислотам, 11 — к сахарам, 6 — к стеролам. Нами, кроме групп соединений, упомянутых выше, идентифицированы свободные аминокислоты, полиолы, АГ и более широкий набор сахаров. ФенС в работе [30] представлены в основном свободными фенолкарбоновыми кислотами (феруловой, кофейной, синаповой, салициловой, галловой, гентиновой, гомованилиновой и α -резорциловой), а также их метиловыми эфирами. Отмечено, что в зерновках овса преобладали феруловая (33 % от суммы фенольных соединений), синаповая (26 %) и кофейная (23 %) кислоты. У исследованных нами образцов преобладала *пара*-кумаровая кислота, содержание которой составляло от 20 до 44 %, содержание феруловой кислоты в составе ФенС составляло от 0 % у образцов ГФ до 15 % — у ПФ. Кроме оксикоричных и оксibenзойных кислот в образцах овса идентифицированы резорцин, гидрохинон, метиларбутин и α -токоферол.

Ранее было показано [30], что доминирующими у зерновок овса являются янтарная, глицериновая, малеиновая, фумаровая, яблочная, пироглютаминовая, азелаиновая органические кислоты, а также метиловые эфиры аконитовой и лимонной кислот. Наибольшее содержание характерно для янтарной и 3-гидроксимасляной кислот. По нашим данным, наиболее представленными оказались яблочная и глюконовая кислоты. Метаболитные характеристики овса, полученные нами и зарубежными авторами [30], несколько отличаются друг от друга, что вполне понятно: изучались разные наборы образцов, выращенных в различных почвенно-климатических условиях.

По нашим данным, у ГФ содержание органических и фосфорной кислот оказалось выше, чем у ПФ. Различия обусловлены за счет яблочной, глюконовой и молочной кислот. Первая преобладает у ГФ, а последние две — у ПФ. Органические

кислоты оказывают влияние на многие функции человеческого организма. Яблочная кислота широко применяется в пищевой и фармакологической промышленности. Глюконовая кислота обладает уникальными антибактериальными свойствами, а также широко используется в пищевой промышленности как пищевая добавка, разрыхлитель и регулятор кислотности.

Образцы ГФ отличались более высоким содержанием пипеколиновой и 5-гидроксипипеколиновой кислот. Их присутствие связывают с преобразованием аминокислоты лизина [31] в ответ на поражение растительных тканей грибом рода *Fusarium* [32]. Со свободной аминокислотой глицином, преобладающей у изученных нами образцов ГФ овса, связывают устойчивость растений к абиотическим факторам, в частности к засухе [33]. Тирозин, преобладавший у ГФ, — важный компонент синтеза ростовых факторов [34]. У всех исследованных образцов присутствовал пролин, наличие которого в растительных тканях связывают с устойчивостью растений к засухе, низким температурам и воздействию свободных радикалов [35]. Изученные нами ГФ и ПФ овса отличались друг от друга по содержанию моно- и олигосахаров. По литературным данным, раффиноза способствует устойчивости растительных тканей к температурному стрессу и водному дефициту [36]. Высокое содержание раффинозы установлено нами для ПФ овса. В целом, образцы с высоким содержанием сахаров и свободных аминокислот более устойчивы к абиотическим стрессовым факторам среды [18, 19, 37].

У ПФ овса выявлено более чем четырехкратное по сравнению с ГФ превышение содержания АГ. Ранее мы высказали предположение о возможной роли этих соединений в формировании у растений, в частности у овса, устойчивости к фузариозу [6, 7].

Образцы овса различались по качественному и количественному составу ФенС (см. выше). Для ГФ характерно более высокое содержание оксibenзойных кислот, а для ПФ — фенолов. С данными группами соединений связывают устойчивость растений к ряду болезней, насекомым-вредителям и водному стрессу [33, 38, 39].

Многоатомные спирты ононитол и галактинол, преобладающие у ГФ овса, являются формой за-

пасных веществ, и также продуцируются в ответ на стрессы [35, 36, 40]. Высокая концентрация галактинола в семенах способствует их более длительному хранению [41]. Значительное содержание в образцах ГФ и ПФ имели мио-инозитол и его изоформы. Известно, что инозитол и его изомеры участвуют в регуляции роста, передаче межклеточных сигналов, способствуют целостности мембранного комплекса [42].

Содержание олигосахаров оказалось более высоким у ПФ, что важно для сравнения пищевой ценности ГФ и ПФ. Высокие показатели сахаров в исследованных нами образцах овса, по нашему мнению, связаны с особенностями самого материала, в том числе с накоплением углеводов в качестве запасных веществ, а также с почвенно-климатическими условиями выращивания.

У ГФ содержание глицина оказалось более чем в три раза выше такового у ПФ. Уместно вспомнить про особую роль в обменных процессах у человека глицина — нейромедиатора тормозного типа действия. Под его влиянием улучшается метаболизм в тканях мозга. Нашими исследованиями установлено более высокое содержание ФенС у ПФ. Е.И. Шарова в монографии «Антиоксиданты растений» высказывает мнение о защитной роли фенольных соединений у растений от стрессовых факторов среды. Их содержание при стрессе повышается. Для человека ФенС важны как антиоксиданты [43]. Образцы, имеющие высокую концентрацию сахаров и свободных аминокислот, как правило, являются более устойчивыми к абиотическим факторам окружающей среды [18, 19, 37].

В селекции овса важное значение имеет создание сортов, устойчивых к фузариозу [7]. Как сказано выше, у исследованных нами образцов овса идентифицированы оксикоричные, оксibenзойные, пипеколиновая и 5-гидроксипипеколиновая кислоты. Поскольку последние характеризуются антифузариозной активностью [44], становится возможным выделять из коллекций образцы с высоким содержанием данных соединений как потенциально устойчивые к грибному поражению.

Факторный анализ результатов исследования овса посевного показал, что отличие метаболитных профилей пленчатого и голозерного овса связано с четырьмя основными факторами.

Первый фактор (F1, 23,8 % дисперсии) включает большинство жирных и органических кислот, фосфорную кислоту, многоатомные спирты (мио-инозитол, глицеролфосфат, галактинол), МАГ-1 C16:0, а также некоторые аминокислоты и фитостеролы с минимальным содержанием (менее 0,05 %) (рис. 2, а).

Второй фактор (F2, 14,0 % дисперсии) — сахара зерновки; показал обратную зависимость между значениями основных сахаров (фруктозы, глюкозы, сорбозы), хиро-инозиолом, тирозина, органических (рибоновой, молочной, 3-гидроксипропионовой) кислот, с одной стороны, и свободных аминокислот (триптофана, аспарагина, аспарагиновой кислоты и др.), пипеколиновой кислоты и некоторых минорных веществ зерновки — с другой (рис. 2, а).

Третий фактор (F3, 13,1 % дисперсии) — фактор ФенС зерновки; также продемонстрировал обратную зависимость содержания ФенС (гидрохинона, феруловой, ванилиновой кислот и др.), некоторых свободных аминокислот (глутаминовой, аспарагиновой кислот, триптофана, глицина и др.), ДАГ, лауриновой и ундециловой кислот, с одной стороны, и эйкозеновой кислоты, фенилаланина, глицина, аланина, этаноламина, галактинола и др. — с другой (рис. 2, с).

Четвертый фактор (F4, — 6,3 % дисперсии) — фактор многоатомных спиртов (дульцитол и арабинитол) и МАГ-2 C18:2; выявил обратную связь между содержанием дульцитол, ононитол и МАГ-2 C:18, глюконовой и галактуроновой кислот, с одной стороны, валина и ряда минорных соединений — с другой (рис. 2, с).

Первый фактор отделил ГФ от большинства ПФ по содержанию жирных и органических кислот, многоатомных спиртов и свободных аминокислот (рис. 2, б). Группы ГФ и ПФ, в свою очередь, оказались неоднородными. Внутри группы ГФ сформировалась подгруппа с более высоким содержанием органических и жирных кислот, многоатомных спиртов и МАГ-1 C16:0. В нее вошли голозерные сорта Сибирский голозерный, Прогресс и Gehl. Некоторые ПФ (Haga, Effective, GN08207 и др.) по первому фактору оказались сходными с голозерными.

Второй фактор разделил ПФ на две группы: сорта с наименьшим содержанием сахаров (Фристайл,

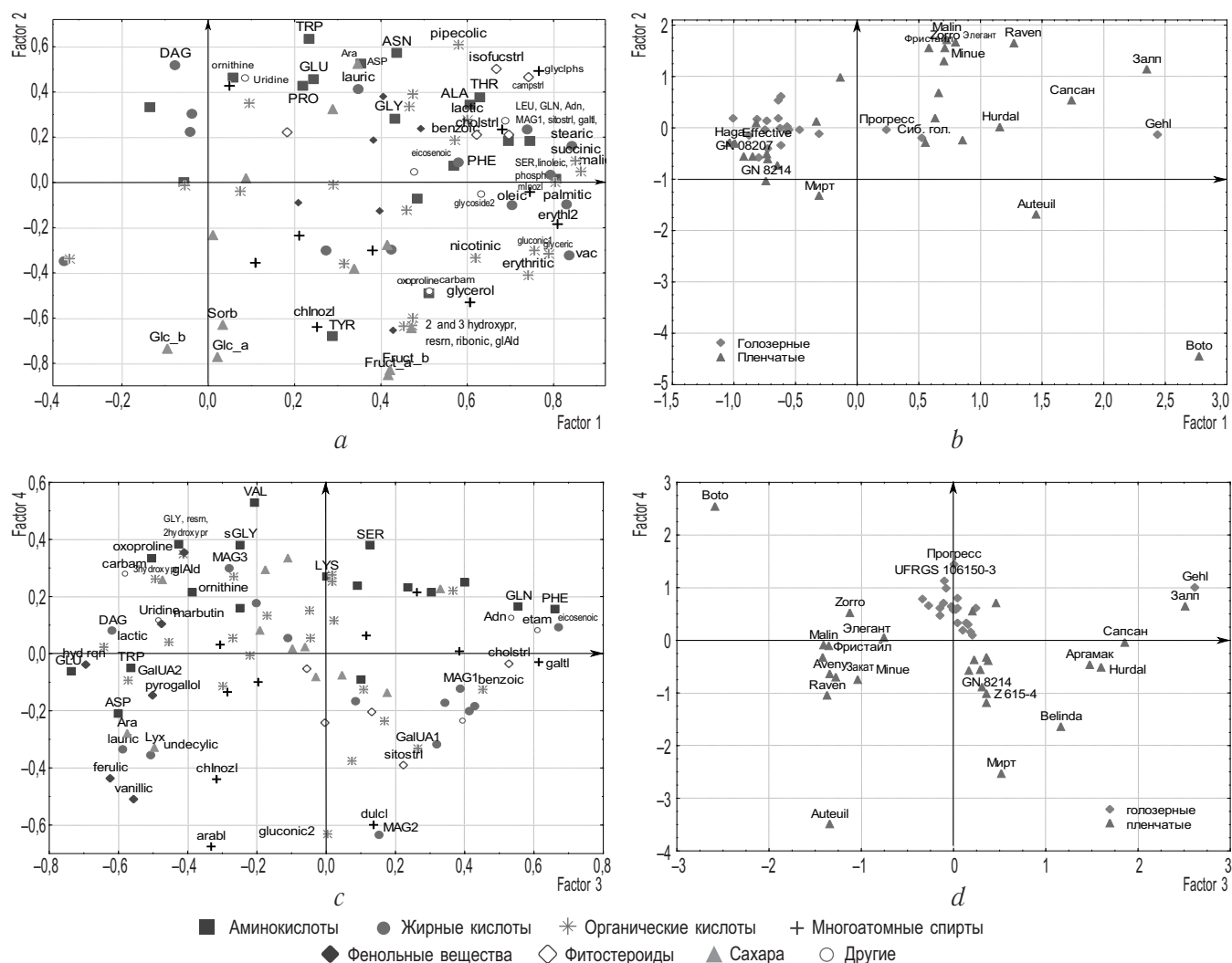


Рис. 2. Распределение изученных соединений и образцов овса в системе двух факторов: *a* — вещества, факторы 1 и 2; *b* — образцы, факторы 1 и 2; *c* — вещества, факторы 3 и 4; *d* — образцы, факторы 3 и 4

Элегант, Raven, Malin, Zorro), которые имеют самые высокие нагрузки, и сорта с наибольшим содержанием сахаров (Мирт, Boto, Auteuil, GN8214) (рис. 2, *b*). Последние четыре сорта выделились и по первому фактору.

Третий фактор четко разделил ПФ (рис. 2, *d*). У образцов с минимальными нагрузками было значительно больше ДАГ, глутаминовой кислоты, триптофана, мочевины, лауриновой, ванилиновой и феруловой кислот, и меньше олеиновой и пальмитиновой кислот, галактинола и мио-инозитола.

Четвертый фактор выявил различия между «крайними» формами ПФ и ГФ. У ПФ (наименьшие нагрузки) больше МАГ-2 C18:2, дульцитол и ононитол (рис. 2, *d*).

ГФ сгруппировались у нулевых показателей третьего фактора и в наименьшей положитель-

ной части четвертого фактора (рис. 2, *d*). Из ПФ в эту группу попали сорта Сапсан, Zorro и Bortus. Наибольшие нагрузки по третьему фактору имели голозерный сорт Gehl и пленчатые Залп, Сапсан, Аргмак и Hurdal с более высоким содержанием фитостеролов в зерновках. Наибольшие нагрузки по четвертому фактору имели голозерные сорта Прогресс и UFRGS106150-3 и пленчатые — Залп, Boto, Zorro, Bortus. Наибольшие нагрузки по третьему и четвертому факторам — голозерные сорта Прогресс, Gehl и UFRGS106150-3. Наименьшие — только пленчатые сорта Auteuil, Raven и Minue.

Сорт Boto с повышенным содержанием органических, жирных и свободных аминокислот, многоатомных спиртов, фенольных соединений и сахаров выделился по всем четырем факторам (рис. 2).



Рис. 3. Количество соединений, характерных для метаболитных профилей зерновок голозерных и пленчатых форм *Avena sativa* L.

Достоверность различий метаболомных профилей ГФ и ПФ подтверждена с использованием критерия Тьюки. Глюконовая, молочная, феруловая, аспарагиновая кислоты, резорцин, глюкоза, сахароза и раффиноза преобладают у ПФ, а яблочная, фосфорная, пипеколиновая, 5-гидроксипипеколиновая, пальмитиновая, линолевая, олеиновая, *пара*-кумаровая, бензойная кислоты, глицин, тирозин, МАГ-2 С18:2, ононитол, глицерол, миоинозитол, галактинол, изофукостерол — у ГФ (рис. 3).

Предыдущие исследования [10–12, 45] свидетельствуют, что специфика метаболомного профиля обусловлена взаимодействием конкретного генотипа с условиями среды. Таким образом, выявленные нами достоверные различия ГФ и ПФ овса служат подтверждением в пользу существования генетической дифференциации подвидов посевного овса. Аналогичное заключение сделано в нашей предыдущей публикации [6].

Помимо прочего, проведенное нами исследование позволило выявить образцы (голозерные — Сибирский голозерный, Gehl, UFRGS-106150-3,

Прогресс; пленчатые — Фристайл, Элегант, Залп, Сапсан, Аграмак, Hurdal, Raven, Malin, Boto, Zoggo, Borgus) с повышенным содержанием миоинозитола, ситостерола, яблочной кислоты, сахарозы и др., обуславливающих пищевые, вкусовые достоинства овса посевного, а также устойчивость к стрессам (засуха, фузариоз и др.). Выделенные формы могут впоследствии быть использованы в селекционных программах.

В ближайшем будущем предстоит разработать систему паспортизации генотипов и создать паспортные базы данных, основанные на метаболитных характеристиках. Принципиальные отличия такой системы паспортизации генотипов — связь между составляющими метаболомный профиль компонентами и практически значимыми селекционными признаками (качество, устойчивость к стрессам и др.).

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 17-00-00338, 17-00-00340) и в рамках государственного задания № 0662-2019-0006.

Приложение

Содержание основных метаболитов в зерновках овса *Avena sativa* L. (мг/100 г)

Название соединения	Пленчатые формы <i>Avena sativa</i> L.		Голозерные формы <i>Avena sativa</i> L.		HCP _{0,05}	Критерий Тьюки
	среднее значение	стандартное отклонение	среднее значение	стандартное отклонение		
Молочная кислота	3,98	0,7	1,42	0,21	0,56	0,01
3-Гидроксипропионовая кислота	0,26	0,16	0,00	0,00	0,36	—
Фосфорная кислота	1,3	0,91	4,44	0,66	0,99	0,006
Никотиновая кислота	0,13	0,03	0,05	0,01	0,11	—

Продолжение приложения

Название соединения	Пленчатые формы <i>Avena sativa</i> L.		Голозерные формы <i>Avena sativa</i> L.		НСР _{0,05}	Критерий Тьюки
	среднее значение	стандартное отклонение	среднее значение	стандартное отклонение		
Малеиновая кислота	0,04	0,02	0,01	0,00	0,08	—
Щавелевая кислота	0,00	0,01	0,02	0,00	0,07	—
Янтарная кислота	0,54	0,2	0,31	0,08	0,27	—
Фумаровая кислота	0,00	0,00	0,01	0,01	0,04	—
Малоновая кислота	0,03	0,02	0,01	0,00	0,06	—
Метилмалоновая кислота	0,11	0,02	1,27	0,12	2,01	—
Яблочная кислота	5,61	1,21	13,5	2,45	1,12	0,03366
Эритроновая кислота	0,19	0,07	0,17	0,08	0,19	—
Рибоновая кислота	0,74	0,23	0,67	0,15	0,39	—
Галактоновая кислота	0,01	0,00	0,00	0,00	0,01	—
Глюконовая кислота	3,80	0,57	1,53	0,31	0,60	0,0082
Галактуроновая кислота	0,83	0,06	0,76	0,07	0,41	—
Пипеколиновая кислота	0,54	0,14	1,90	0,23	0,35	0,0055
5-Гидроксипипеколиновая кислота	0,00	0,00	0,04	0,04	0,01	0,0229
Глицериновая кислота	0,13	0,06	0,14	0,02	0,10	—
Треоно-1,4-лактон	0,00	0,00	0,16	0,07	0,18	—
Азелаиновая кислота	0,00	0,00	0,22	0,17	0,22	—
Бензойная кислота	0,04	0,00	0,19	0,04	0,12	0,0105
<i>пара</i> -Кумаровая кислота	0,27	0,17	0,79	0,30	0,075	0,0148
Резорцин	0,04	0,01	0,00	0,00	0,01	0,0352
Феруловая кислота	0,14	0,04	0,00	0,00	0,04	0,0043
Ванилиновая кислота	0,08	0,03	0,00	0,00	0,08	—
Метиларбутин	0,31	0,04	0,16	0,07	0,08	0,0136
Гидрохинон	0,19	0,02	0,01	0,00	0,05	0,0045
Пеларгоновая кислота	0,00	0,00	0,01	0,02	0,04	—
Ундециловая кислота	0,36	0,13	0,00	0,00	0,45	—
Лауриновая кислота	0,24	0,08	0,02	0,01	0,30	—
Тридециловая кислота	0,00	0,01	0,05	0,00	0,10	—
Пальмитиновая кислота	23,72	5,52	50,42	6,41	2,35	0,0229
Гидроксигексадекановая кислота	0,00	0,00	0,03	0,00	0,07	—
Линолевая кислота	46,39	8,91	61,01	9,75	3,29	0,0427
Олеиновая кислота	40,24	7,39	57,14	7,06	3,04	0,0576
Вакценовая кислота	2,36	0,49	0,39	0,04	3,32	—
Стеариновая кислота	2,45	0,89	1,46	0,55	1,22	—
Эйкозановая кислота	1,4	0,25	1,68	0,15	0,62	—
Эйкозеновая кислота	0,19	0,02	0,00	0,00	0,21	—
Бегеновая кислота	0,05	0,02	1,66	0,39	1,68	—
Лигноцериновая кислота	0,00	0,00	0,03	0,00	0,08	—
МАГ-1 С16:0	4,03	0,76	3,34	0,80	0,88	—
МАГ-1 С18:0	0,22	0,06	0,47	0,10	0,32	—
МАГ-2 С18:2	0,00	0,00	7,49	1,75	1,28	0,0013
МАГ-2 С18:3	26,06	1,26	0,00	0,00	0,53	0,0141
ДАГ	0,00	0,00	4,59	0,61	5,00	—
α -Аланин	0,76	0,07	1,1	0,04	0,50	—

Продолжение приложения

Название соединения	Пленчатые формы <i>Avena sativa</i> L.		Голозерные формы <i>Avena sativa</i> L.		HCP _{0,05}	Критерий Тьюки
	среднее значение	стандартное отклонение	среднее значение	стандартное отклонение		
Глицин	2,75	0,07	14,4	0,41	1,78	0,0269
Этаноламин	0,40	0,02	0,63	0,04	0,38	—
Пролин	2,66	0,06	5,89	0,07	3,56	—
Серин	0,30	0,02	0,74	0,04	0,46	—
Оксипролин	0,20	0,08	0,31	0,10	0,26	—
Орнитин	0,08	0,13	0,08	0,09	0,13	—
Глутаминовая кислота	1,76	0,74	0,67	0,20	1,62	—
Аспарагин	1,84	1,11	4,08	1,80	2,95	—
Глутамин	0,21	0,20	0,19	0,09	0,204	—
Тирозин	23,36	10,50	32,71	9,81	2,74	0,0131
Триптофан	0,47	0,14	0,74	0,36	0,41	—
Аспарагиновая кислота	0,46	0,46	0,21	0,17	0,15	0,0464
Фенилаланин	0,00	0,00	0,00	0,01	0,02	—
Валин	1,04	0,35	2,51	0,28	1,75	—
Лейцин	0,12	0,06	0,17	0,08	0,19	—
Треонин	0,12	0,07	0,40	0,07	0,29	—
Лизин	0,00	0,00	0,02	0,00	0,061	—
Аденозин	0,60	0,07	0,70	0,03	0,41	—
Уридин	0,32	0,28	0,50	0,30	0,322	—
Мочевина	1,50	0,04	0,90	0,05	0,71	—
Глицерол	8,38	0,30	20,70	6,60	2,15	0,0046
Ононитол	10,90	3,14	27,70	7,31	4,16	0,0053
Глицеролфосфат	0,60	0,40	1,26	0,54	0,95	—
Дульцитол	41,27	10,04	14,10	6,60	2,79	0,0322
Сорбитол	2,24	1,26	4,70	1,20	2,86	—
Ксилитол	0,76	0,46	4,30	1,50	3,71	—
Хиро-инозитол	15,01	8,14	6,20	1,90	1,20	0,0235
Мио-инозитол	12,78	5,19	26,10	8,30	1,79	0,0116
Галактинол	2,84	0,27	3,80	0,21	0,84	0,005
Эритритол	1,10	0,22	0,10	0,10	1,15	—
Маннитол	1,57	1,34	0,01	0,30	2,01	—
Холестерол	0,14	0,04	1,53	0,07	2,02	—
Кампестерол	0,04	0,15	0,14	0,04	0,17	—
Стигмастерол	0,10	0,12	0,14	0,05	0,129	—
Ситостерол	3,20	0,69	4,83	0,45	1,82	—
Изофукостерол	0,80	0,23	2,37	0,70	0,44	0,0003
Глицеральдегид	1,84	0,28	0,41	0,10	1,72	—
Ликсоза	0,00	0,11	0,08	0,00	0,09	—
Арабиноза	0,01	0,19	0,15	0,00	0,66	—
Рибоза	26,80	11,68	50,44	14,20	26,30	—
Ксилопираноза	8,24	3,61	14,24	5,70	6,51	—
Манноза	0,39	0,21	0,27	0,20	0,29	—
Фруктоза 1	34,34	14,25	80,00	19,70	50,62	—
Фруктоза 2	36,44	17,85	94,65	20,40	60,08	—
Сорбоза	17,19	17,91	51,30	21,50	37,88	—

Окончание приложения

Название соединения	Пленчатые формы <i>Avena sativa</i> L.		Голозерные формы <i>Avena sativa</i> L.		НСР _{0,05}	Критерий Тьюки
	среднее значение	стандартное отклонение	среднее значение	стандартное отклонение		
Галактоза	9,19	2,73	7,10	4,60	3,02	—
Глюкоза 1	232,56	30,00	170,80	36,10	7,83	0,0052
Глюкоза 2	259,46	40,30	237,40	45,30	9,12	0,0289
Рутиноза	0,20	0,18	0,21	0,10	0,208	—
Мелибиоза	5,40	4,08	9,06	2,10	4,12	—
Сахароза	1053,10	148,16	380,51	227,80	15,30	0,0235
Мальтоза	0,00	0,81	6,70	0,00	8,00	—
Раффиноза	31,99	20,09	0,10	0,10	3,46	0,0434
Стахиоза	10,00	0,10	23,12	32,20	16,35	—

Примечание. МАГ — моноацилглицерол; ДАГ — диацилглицерол; НСР — наименьшая существенная разница.

ЛИТЕРАТУРА

1. Зеленская Я.Г., Лоскутов И.Г., Губарева Н.К., и др. Характеристика староместных форм овса посевного (*Avena sativa* L.) из коллекции ВИР по полиморфизму авенина // Аграрная Россия. — 2004. — № 6. — С. 50–58. [Zelenskaya YaG, Loskutov IG, Gubareva NK, et al. Characteristic landraces of oat (*Avena sativa* L.) from VIR collection for avenins polymorphism. *Agricultural Russia*. 2004;(6):50-58. (In Russ.)]
2. Вишнякова М.А. Милая и прекрасная Леночка. — СПб.: Серебряный век, 2007. — 150 с. [Vishnyakova MA. Milaya i prekrasnaya Lenochka. Saint Petersburg: Serebryanyy vek; 2007. 150 p. (In Russ.)]
3. Лоскутов И.Г. История мировой коллекции генетических ресурсов растений в России. — СПб.: ГНЦ РФ ВИР, 2009. — 292 с. [Loskutov IG. The history of the world collection of plant genetic resources in Russia. Saint Petersburg: State scientific center of the Russian Federation all-Russian scientific center. — research. in-t of crop production. N.I. Vavilov; 2009. 292 p. (In Russ.)]
4. Конарев А.В. Всероссийский НИИ растениеводства и его вклад в развитие сельскохозяйственной науки и селекции страны // Сельскохозяйственная биология. — 1994. — Т. 29. — № 3. — С. 3–31. [Konarev AV. Vserossiyskiy NII rasteniyevodstva i ego vklad v razvitiye sel'skokhozyaystvennoy nauki i seleksii strany. *Soviet agricultural biology*. 1994;29(3):3-31. (In Russ.)]
5. Вавилов Н.И. Селекция как наука // Теоретические основы селекции растений. Т. I. — М.; Л.: Колос, ВИР, 1935. — С. 1–14. [Vavilov NI. Plant breeding as a science. In: Theoretical basis of plant breeding. Vol. I. Moscow; Leningrad: Kolos, VIR; 1935. P. 1-14. (In Russ.)]
6. Loskutov IG, Shelenga TV, Konarev AV, et al. The metabolomic approach to the comparative analysis of wild and cultivated species of oats (*Avena* L.). *Rus J Genet Appl Res*. 2017;7(5):501-508. <https://doi.org/10.1134/s2079059717050136>.
7. Лоскутов И.Г., Шеленга Т.В., Конарев А.В., и др. Биохимические аспекты взаимоотношений грибов и растений на примере фузариоза овса // Сельскохозяйственная биология. — 2019. — Т. 54. — № 3. — С. 575–588. [Loskutov IG, Shelenga TV, Konarev AV, et al. Biochemical aspects of interrelations between fungi and plants in the case study of Fusarium head blight in oats. *Soviet agricultural biology*. 2019;54(3):575-588. (In Russ.)]. doi: 10.15389/agrobology.2019.3.575rus.
8. Лохов П.Г., Арчаков А.И. Масс-спектрометрические методы в метаболомике // Биомедицинская химия. — 2008. — Т. 54. — № 5. — С. 497–511. [Lokhov PG, Archakov AI. Mass-spectrometric methods in metabolomics. *Biomed Chem*. 2008;54(5):497-511. (In Russ.)]
9. Shulaev V, Cortes D, Miller G, et al. Metabolomics for plant stress response. *Physiologia Plantarum*. 2008;132(2):199-208. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.01025.x>.
10. Hollywood K, Brison DR, Goodacre R. Metabolomics: current technologies and future trends. *Proteomics*. 2006;6(17):4716-4723. <https://doi.org/10.1002/pmic.200600106>.
11. Shulaev V. Metabolomics technology and bioinformatics. *Brief Bioinform*. 2006;7(2):128-139. <https://doi.org/10.1093/bib/bbl012>.
12. Harrigan GG, Brackett DJ, Boros LG. Medicinal chemistry, metabolic profiling and drug tar-

- get discovery: a role for metabolic profiling in reverse pharmacology and chemical genetics. *Mini Rev Med Chem.* 2005;5(1):13-20. <https://doi.org/10.2174/1389557053402800>.
13. Афонников Д.А., Миронова В.В. Системная биология // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2014. — Т. 18. — № 1. — С. 175–192. [Afonnikov DA, Mironova VV. Systems biology. *Vavilov journal of genetics and breeding.* 2014;18(1): 175-192. (In Russ.)]
 14. Schauer N, Fernie AR. Plant metabolomics: towards biological function and mechanism. *Trends Plant Sci.* 2006;11(10):508-516. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2006.08.007>.
 15. Langridge P, Fleury D. Making the most of 'omics' for crop breeding. *Trends Biotechnol.* 2011;29(1):33-40. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2010.09.006>.
 16. Balmer D, Flors V, Glauser G, Mauch-Mani B. Metabolomics of cereals under biotic stress: current knowledge and techniques. *Front Plant Sci.* 2013;4:82. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00082>.
 17. Смоликова Г.Н., Шаварда А.Л., Алексейчук И.В., и др. Метаболомный подход к оценке сортовой специфичности семян *Brassica napus* L. // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2015. — Т. 19. — № 1. — С. 121–127. [Smolikova GN, Shavarda AL, Alekseychuk IV, et al. Metabolic approach to assessing the varietal specificity of seeds of *Brassica napus* L. *Vavilov journal of genetics and breeding.* 2015;19(1):121-127. (In Russ.)]
 18. Žilić S, Šukalović VH, Dodig D, et al. Antioxidant activity of small grain cereals caused by phenolics and lipid soluble antioxidants. *J Cereal Sci.* 2011;54(3):417-424. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2011.08.006>.
 19. Björck I, Östman E, Kristensen M, et al. Cereal grains for nutrition and health benefits: Overview of results from in vitro, animal and human studies in the Health-grain project. *Trends Food Sci Technol.* 2012;25(2): 87-100. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2011.11.005>.
 20. Khakimov B, Bak S, Engelsens SB. High-throughput cereal metabolomics: current analytical technologies, challenges and perspectives. *J Cereal Sci.* 2014;59(3): 393-418. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2013.10.002>.
 21. Kokubo Y, Nishizaka M, Ube N, et al. Distribution of the tryptophan pathway-derived defensive secondary metabolites gramine and benzoxazinones in Poaceae. *Biosci Biotechnol Biochem.* 2017;81(3):431-440. <https://doi.org/10.1080/09168451.2016.1256758>.
 22. Fernie AR, Schauer N. Metabolomics-assisted breeding: a viable option for crop improvement? *Trends Genet.* 2009;25(1):39-48. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2008.10.010>.
 23. Шеленга Т.В., Соловьева А.Е., Шаварда А.Л., и др. Исследование метаболома культур коллекции ВИР им. Н.И. Вавилова // Тезисы докладов международной научной конференции, посвященной 120-летию ВИР — СПб., 2014. — С. 98. [Shelenga TV, Solov'yeva AE, Shavarda AL, et al. Research of metabolom of crops from N.I. Vavilov's VIR collection. (Conference proceedings) Tezisy dokladov mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii, posvyashchennoy 120-letiyu VIR. Saint Petersburg; 2014. P. 98. (In Russ.)]
 24. Родионова Н.А., Солдатов В.Н., Мережко В.Е., и др. Овес. Культурная флора. Т. 2. Ч. 3. / Под ред. В.Д. Кобылянского, В.Н. Солдатова. — М.: Колос, 1994. — 367 с. [Rodionova NA, Soldatov VN, Merezko VN, et al. Cultivated flora. Oats (Kulturnaya flora. Oves). Vol. 2, Part 3. Ed by V.D. Kobylansky, V.N. Soldatov. Moscow: Kolos; 1994. 367 p. (In Russ.)]
 25. Лоскутов И.Г. Овес (*Avena* L.). Распространение, систематика, эволюция и селекционная ценность. — СПб.: ВИР, 2007. — 336 с. [Loskutov IG. Oat (*Avena* L.). Distribution, taxonomy, evolution and breeding value. Saint Petersburg: VIR; 2007. 336 p. (In Russ.)]
 26. Лоскутов И.Г. Разнообразие голозерных форм ячменя и овса и его использование в селекции // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. — 2009. — Т. 166. — С. 173–177. [Loskutov IG. Raznoobraziye голозерных форм yachmenya i ovsa i ego ispol'zovaniye v selektsii. *Works on applied botany, genetics and plant breeding.* 2009;166:173-177. (In Russ.)]
 27. Лоскутов И.Г., Ковалева О.Н., Блинова Е.В. Методические указания по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса. Изд. 4-е, доп. и перераб. — СПб.: ВИР, 2012. — 63 с. [Loskutov IG, Kovaleva ON, Blinova EV. Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu i sokhraneniyyu mirovoy kollektzii yachmenya i ovsa. 4th revised and updated. Saint Petersburg: VIR; 2012. 63 p. (In Russ.)]
 28. StatSoft Inc. Electronic Statistics Textbook. Tulsa, OK: StatSoft; 2013. Available from: <http://www.statsoft.com/textbook/>.
 29. Section 20.4. The metabolism of glucose 6-phosphate by the pentose phosphate pathway is coordinated with glycolysis. In: Berg JM, Tymoczko JL, Stryer L. Bio-

- chemistry. 5th ed. New York; 2002. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK22590/>.
30. Khakimov B, Jespersen BM, Engelsens SB. Comprehensive and comparative metabolomic profiling of wheat, barley, oat and rye using gas chromatography-mass spectrometry and advanced chemometrics. *Foods*. 2014;3(4): 569-585. <https://doi.org/10.3390/foods3040569>.
 31. Bailey PD, Bryans JS. Chiral synthesis of 5-hydroxy-(L)-pipecolic acids from (L)-glutamic acid. *Tetrahedron Lett*. 1988;29(18):2231-2234. [https://doi.org/10.1016/s0040-4039\(00\)86719-2](https://doi.org/10.1016/s0040-4039(00)86719-2).
 32. Abeysekara S, Swaminathan S, Desai N, et al. The plant immunity inducer pipecolic acid accumulates in the xylem sap and leaves of soybean seedlings following *Fusarium virguliforme* infection. *Plant Sci*. 2016;243: 105-14. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.11.008>.
 33. Sánchez-Martín JA, Heald JI, Kingston-Smith AL, et al. A metabolomic study in oats (*Avena sativa*) highlights a drought tolerance mechanism based upon salicylate signaling pathways and the modulation of carbon, antioxidant and photo-oxidative metabolism. *Plant Cell Environ*. 2015;38(7):1434-1452. <https://doi.org/10.1111/pce.12501>.
 34. Schenck CA, Maeda HA. Tyrosine biosynthesis, metabolism, and catabolism in plants. *Phytochem*. 2018;149:82-102. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2018.02.003>.
 35. Bhandari K, Nayyar H. Low temperature stress in plants: an overview of roles of cryoprotectants in defense. In: Physiological mechanisms and adaptation strategies in plants under changing environment. New York: Springer; 2014. P. 193-265. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-8591-9_9.
 36. Blanch M, Alvarez I, Sanchez-Ballesta MT, et al. Trisaccharides isomers, galactinol and osmotic imbalance associated with CO₂ stress in strawberries. *Postharvest Biol Technol*. 2017;131:84-91. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2017.05.008>.
 37. Kaur J, Bhatti DS, Goyal M. Influence of copper application on forage yield and quality of oats fodder in copper deficient soils. *Indian J Anim Nutr*. 2015;32:290-294.
 38. Bernardi J, Stagnati L, Lucini L, et al. Phenolic profile and susceptibility to *Fusarium* infection of pigmented maize cultivars. *Front Plant Sci*. 2018;9:1189. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01189>.
 39. Pieterse CM, Poelman EH, van Wees SC, Dicke M. Induced plant responses to microbes and insects. *Front Plant Sci*. 2013;4:475. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00475>.
 40. Seki M, Narusaka M, Ishida J, et al. Monitoring the expression profiles of 7000 *Arabidopsis* genes under drought, cold and high-salinity stresses using a full-length cDNA microarray. *Plant J*. 2002;31(3):279-292. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3113.2002.01359.x>.
 41. Vidigal DS, Willems L, Arkel J, et al. Galactinol as marker for seed longevity. *Plant Sci*. 2016;246:112-118. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.02.015>.
 42. Lahiri A, Chatterjee MA, Ghosh K, Majee M. Diversification and evolution of L-*myo*-inositol 1-phosphate synthase. *FEBS Lett*. 2003;553(1-2):3-10. [https://doi.org/10.1016/s0014-5793\(03\)00974-8](https://doi.org/10.1016/s0014-5793(03)00974-8).
 43. Шарова Е.И. Антиоксиданты растений. — СПб.: изд-во СПб. ГУ, 2016. — С. 102–118. [Sharova EI. Antioxidants of plants. Saint Petersburg: izd-vo SPb. GU. 2016. P. 102–118. (In Russ.)]
 44. Cuperlovic-Culf M, Rajagopalan NK, Tulpan D, Loewen MC. Metabolomics and cheminformatics analysis of antifungal function of plant metabolites. *Metabolites*. 2016;6(4):31. <https://doi.org/10.3390/metabo6040031>.
 45. Yandean-Nelson MD, Lauter N, Zabolina OA. Advances in metabolomic applications in plant genetics and breeding. *CAB Rev*. 2015;10(40):1-17. <https://doi.org/10.1079/pavsnnr201510040>.

✿ Информация об авторе

Игорь Гадиславович Лоскутов — д-р биол. наук, главный научный сотрудник, и. о. заведующего отделом генетических ресурсов овса, ржи, ячменя, ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург; профессор кафедры агрохимии, ФГБУ ВПО «Санкт-Петербургский государственный университет», Санкт-Петербург. SPIN: 2715-2082. E-mail: i.loskutov@vir.nw.ru.

✿ Author and affiliations

Igor G. Loskutov — Doctor of Biological Sciences, Chief Researcher, Acting Head of the Department of Genetic Resources of Oats, Rye, Barley, Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Saint Petersburg, Russia; Professor, Department of Agrochemistry, Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia. SPIN: 2715-2082. E-mail: i.loskutov@vir.nw.ru.

✿ Информация об авторе

Татьяна Васильевна Шеленга — канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник отдела биохимии и молекулярной биологии. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. E-mail: t.shelenga@vir.nw.ru.

Алексей Васильевич Конарев — д-р биол. наук, профессор, и. о. заведующего отделом биохимии и молекулярной биологии. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. E-mail: a.konarev@vir.nw.ru.

Юлия Игоревна Варгач — канд. с.-х. наук, младший научный сотрудник отдела генофонда. ФГБНУ «Всероссийский селекционно-технологический институт садоводства и питомниководства», Москва. E-mail: ulvargach@gmail.com.

Елизавета Александровна Пороховинова — канд. биол. наук, старший научный сотрудник отдела генетических ресурсов масличных и прядильных культур. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. SPIN: 5033-3263. E-mail: e.porohovnova@mail.ru.

Елена Владимировна Блинова — канд. с.-х. наук, старший научный сотрудник отдела генетических ресурсов овса, ржи, ячменя. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. E-mail: e.blinova@vir.nw.ru.

Александр Александрович Гнутиков — младший научный сотрудник отдела генетических ресурсов овса, ржи, ячменя. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. E-mail: alexandr2911@yandex.ru.

Александр Викентьевич Родионов — профессор, главный научный сотрудник, и. о. заведующего лабораторией биосистематики и цитологии, ФГБНУ «Ботанический институт им. В.Л. Комарова» РАН, Санкт-Петербург; профессор, ФГБУ ВПО «Санкт-Петербургский государственный университет», Санкт-Петербург. E-mail: avrodionov@mail.ru.

✿ Author and affiliations

Tatyana V. Shelenga — Candidate of Biological Sciences, Leading Researcher of the Department of Biochemistry and Molecular Biology. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Saint Petersburg, Russia. E-mail: t.shelenga@vir.nw.ru.

Alexey V. Konarev — Doctor of Biological Sciences, Professor, Acting Head of the Department of Biochemistry and Molecular Biology. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Saint Petersburg, Russia. E-mail: a.konarev@vir.nw.ru.

Yulia I. Vargach — Candidate of Agricultural Sciences, Junior Researcher, Gene Pool Department. All-Russian Institute of Horticulture and Nursery, Moscow, Russia. E-mail: ulvargach@gmail.com.

Elizaveta A. Porokhovinova — Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher, Department of Genetic Resources of Oilseeds and Spinning Crops. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Saint Petersburg, Russia. SPIN: 5033-3263. E-mail: e.porohovnova@mail.ru.

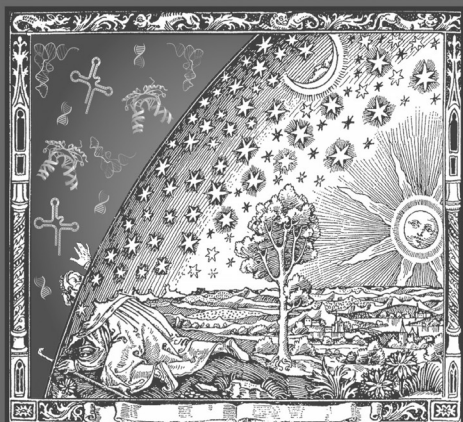
Elena V. Blinova — Candidate of Agricultural Sciences, Senior Researcher, Department of Genetic Resources of Oats, Rye, Barley. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Saint Petersburg, Russia. E-mail: e.blinova@vir.nw.ru.

Alexander A. Gnutikov — Junior Researcher, Department of Genetic Resources of Oats, Rye, Barley. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Saint Petersburg, Russia. E-mail: alexandr2911@yandex.ru.

Alexander V. Rodionov — Professor, Chief Researcher, Acting Head of the Laboratory of Biosystematics and Cytology, V.L. Komarov Botanical Institute RAS, Saint Petersburg, Russia; Professor, Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia. E-mail: avrodionov@mail.ru.

Л. Н. Миронова, М. В. Падкина, Е. В. Самбук

РНК: СИНТЕЗ И ФУНКЦИИ



ЭКО•ВЕКТОР



Людмила Николаевна Миронова — доктор биологических наук, профессор. Область научных интересов: генетический контроль матричных процессов, терминация трансляции, прионы дрожжей. Опубликовала около 70 научных работ. Автор курсов «Молекулярная генетика», «Генетика митохондрий», «Геномика и геносистематика», «Мир РНК», «Посттрансляционная судьба белков» и др., читаемых на биологическом факультете СПбГУ.



Марина Владимировна Падкина — доктор биологических наук, профессор. Область научных интересов: регуляция экспрессии генов у эукариот, экспрессия гетерологичных генов в дрожжах, биотехнология, протеомика. Опубликовала около 60 научных работ. Разработала и читает на биологическом факультете СПбГУ курсы «Молекулярная биология», «Фолдинг белка», «Посттрансляционные модификации белков», «Протеомика».



Елена Викторовна Самбук — доктор биологических наук, профессор. Область научных интересов: генетический контроль межорганелльных взаимодействий, механизмы регуляции метаболизма у эукариот, пространственная организация транскрипции в ядре эукариот. Опубликовала более 50 научных работ. Разработала и читает на биологическом факультете СПбГУ курсы «Генетика эукариот», «Репликация, репарация, мутагенез», «Транскрипция и мир РНК».

Настоящее издание представляет собой учебное пособие, предназначенное для студентов и аспирантов, специализирующихся в области молекулярной биологии и генетики. В нем освещены проблемы, связанные с биогенезом и функциями одного из основных биологических полимеров — РНК. Неослабевающий интерес биологов к этому типу макромолекул обусловлен многообразием функций РНК, перечень которых продолжает расширяться. Совмещение способности к хранению и воспроизведению генетической информации с каталитическими и регуляторными способностями, наблюдаемое только у РНК, позволяет думать, что именно с этих молекул началась эволюция жизни на нашей планете. В книге подробно рассмотрены процессы синтеза и деградации РНК, известные к настоящему моменту свойства РНК, а также клеточные процессы, в которых молекулы РНК играют ту или иную роль.

Эту книгу можно приобрести в интернет-магазине издательства «Эко-Вектор» по адресу

www.eco-vector.com/books

ДЕТЕРМИНАНТНЫЙ ХАРАКТЕР РОСТА ЗЕРНОБОБОВЫХ КУЛЬТУР: РОЛЬ В ДОМЕСТИКАЦИИ И СЕЛЕКЦИИ, ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ

© Е.А. Крылова, Е.К. Хлесткина, М.О. Бурляева, М.А. Вишнякова

ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург

Для цитирования: Крылова Е.А., Хлесткина Е.К., Бурляева М.О., Вишнякова М.А. Детерминантный характер роста зернобобовых культур: роль в доместикации и селекции, генетический контроль // Экологическая генетика. — 2020. — Т. 18. — № 1. — С. 43–58. <https://doi.org/10.17816/ecogen16141>.

Поступила: 18.09.2019

Одобрена: 10.01.2020

Принята: 19.03.2020

✿ Настоящий обзор посвящен анализу молекулярно-генетических механизмов контроля типа роста зернобобовых культур (горох, соя, фасоль, вигна), представлены сведения об известных генах-гомолах *TFL1*, *LFY*, *API*, *FUL*, *FT* и *FD*. В процессе доместикации зернобобовых происходили значительные изменения в архитектонике растений. Для многих диких родичей бобовых культур характерен индетерминантный тип роста, для введенных в культуру — ин- и детерминантный. У растений с детерминантным типом роста переход из вегетативной стадии в репродуктивную происходит при формировании терминальной цветочной кисти, флоральная меристема образуется из верхушечной. Они характеризуются комплексом ценных признаков: дружным созреванием бобов, устойчивостью к полеганию и др. При индетерминантном типе роста верхушечная меристема побега сохраняет свою активность на протяжении всей жизни. Основные гены, отвечающие за переход растения к цветению, — гомологи генов арабидопсиса *LFY*, *TFL1*, *API*. За поддержание роста апикальной меристемы побега отвечает ген *TFL1*, гомологи которого выявлены у гороха (*PsTFL1a*), сои (*Dt1/GmTFL1*), фасоли (*PvTFL1y*) и вигны (*VuTFL1*). Идентификация и характеристика генов, отвечающих за тип роста стебля, — необходимое условие для успешной селекции современных сортов, пригодных для механизированного возделывания. В связи с этим разработка молекулярных маркеров, диагностирующих данный селекционно важный признак, поможет на ранних стадиях определить тип роста стебля.

✿ **Ключевые слова:** тип роста; зернобобовые; *TFL1*; горох; соя; фасоль; вигна.

DETERMINATE GROWTH HABIT OF GRAIN LEGUMES: ROLE IN DOMESTICATION AND SELECTION, GENETIC CONTROL

© E.A. Krylova, E.K. Khlestkina, M.O. Burlyaeva, M.A. Vishnyakova

Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, St. Petersburg, Russia

Cite this article as: Krylova E.A., Khlestkina E.K., Burlyaeva M.O., Vishnyakova M.A. Determinate growth habit of grain legumes: role in domestication and selection, genetic control. *Ecological genetics*. 2020;18(1):43-58. <https://doi.org/10.17816/ecogen16141>.

Received: 18.09.2019

Revised: 10.01.2020

Accepted: 19.03.2020

✿ This review is devoted to the analysis of molecular genetic mechanisms of controlling the type of growth habit of grain legumes (pea, soybean, common bean, vigna); it provides information about known homologous genes *TFL1*, *LFY*, *API*, *FUL*, *FT*, and *FD*. Significant changes in plant architecture were during domestication of grain legumes. Many wild relatives of legumes are characterized by an indeterminate growth habit type, cultivated plants are characterized by indeterminate and determinate types. In plants with a determinate growth habit type, terminal inflorescence is formed at transition from the vegetative phase to the reproductive phase. These plants are characterized by a complex of features: simultaneous maturation of beans, resistance to lodging, etc. In indeterminate type of growth habit, the apical shoot meristem remains active during plant life. The main genes responsible for the plant transition to flowering are the homologs of the Arabidopsis genes *LFY*, *TFL1*, *API*. *TFL1* gene is responsible for maintenance of growth of the shoot apical meristem; its homologs were identified in pea (*PsTFL1a*), soybean (*Dt1/GmTFL1*), common bean (*PvTFL1y*), cowpea (*VuTFL1*). The identification and characterization of the genes responsible for the type of stem growth habit are necessary for the successful selection of modern varieties suitable for mechanized cultivation. Design of molecular markers that diagnose this important breeding trait at early plant development stages, will help to determine the type of stem growth habit.

✿ **Keywords:** growth habit; grain legumes; *TFL1*; pea; soybean; common bean; cowpea.

ВВЕДЕНИЕ

Зернобобовые культуры составляют 27 % мирового производства сельскохозяйственных культур и обеспечивают 33 % белка, потребляемого человеком [1]. По данным FAO (Food and Agriculture Organization — Продовольственная и сельскохозяйственная организация ООН) [2], общее производство зернобобовых в мире увеличилось за последние полвека более чем в 1,5 раза и составило в 2013 г. более 71 млн т. В мировом земледелии зернобобовые занимают около 13–14 % посевных площадей. Большинство зернобобовых относится к культурам многоцелевого использования. Сорта с детерминантным типом роста стебля чаще культивируют ради семян, они имеют продовольственное значение. Сорта с индетерминантным (незаконченным) типом роста стебля выращиваются на корм скоту, реже для пищевых целей. Растения с этим типом роста характеризуются недружным созреванием бобов, что влечет за собой невозможность механизированной уборки и снижает эффективность возделывания данных сортов на семена. Поэтому их чаще используют в качестве силоса, фуража, зеленого корма, комбикорма и на сидераты.

Культивируемые виды отличаются от диких родичей по многим признакам, совокупность которых называют «синдромом доместикиции» [3]. Один из признаков «синдрома доместикиции» у сельскохозяйственных культур — более компактная форма куста растений. У зернобобовых это выражается в уменьшении ветвистости, числа узлов, степени завивания верхушки главного побега и свойственном целому ряду видов бобовых детерминированном типе роста стебля [4]. В то время как дикие родичи зернобобовых, как правило, выющиеся, травянистые растения со множеством ветвей и узлов. Выющийся тип роста позволяет диким видам бобовых конкурировать с окружающими растениями за свет в кустарниковых или древесных ценозах, где они произрастают в природе [5, 6]. Культурные же растения должны иметь форму куста, удобную для уборки, будь то примитивные орудия древних земледельцев, либо современные уборочные комбайны. Растения с детерминантным типом роста, которые в случае фасоли и вигны называют «кустовыми», приспособлены к механизированной уборке в гораздо большей степени, чем выющиеся

с неограниченным ростом. Поэтому детерминантный характер роста стебля можно считать одним из важных признаков «синдрома доместикиции» зернобобовых культур.

Понимание генетических механизмов, лежащих в основе формирования свойств, которые способствовали доместикиции и распространению зернобобовых культур, полезно сегодня для повышения эффективности их селекции. Это важно и для освоения новых ареалов возделывания видами, востребованность которых в качестве источника пищи и кормов возрастает в Российской Федерации. Кроме того, знания о «генах доместикиции» могут быть полезны для более интенсивного вовлечения в селекционный процесс диких видов вторичного и третичного генпулов.

ДОМСТИКАЦИЯ ЗЕРНОБОБОВЫХ КУЛЬТУР

Зернобобовые культуры возделывают в условиях умеренного, субтропического, а также тропического климата. Широкий спектр изменчивости морфологических и хозяйственно ценных признаков позволяет включать их в различные системы земледелия во многих странах мира. Большинство зернобобовых культур — самоопылители. Для некоторых видов в пределах рода отмечено перекрестное опыление.

По данным Дж. Харлана [7], представители семейства бобовых были одомашнены одними из первых. Главные центры формообразования связаны с распределением основных очагов человеческой культуры. Горох (*Pisum sativum* L.), бобы (*Vicia faba* L.), чечевица (*Lens culinaris* Medik.), чина (*Lathyrus sativus* L.), нут (*Cicer arietinum* L.) являются культурами, которые были доместичированы одними из первых среди зернобобовых [1]. Эти культуры наряду со злаками входили в основной рацион древних цивилизаций на Ближнем Востоке и в Средиземноморье. Н.И. Вавилов связывал происхождение этих культур со Среднеазиатским очагом происхождения, отмечая важность этого региона как «родины всех важнейших зерновых бобовых <...> представленных исключительным богатством генов» [8, с. 28]. В качестве вторичных центров происхождения нута и гороха Н.И. Вавилов рассматривал Переднеазиатский очаг происхождения. Для многих важнейших культурных растений, в том числе и для зерновых бобовых,

Н.И. Вавилов считал Средиземноморский очаг как вторичный [8]. Он отмечал, что «многие из культурных растений Средиземноморья, как, например, лен, ячмень, бобы, нут, отличаются крупнозерностью и крупноплодностью в отличие от мелкозерных форм Средней Азии, где находится их основная родина. В последнем же очаге сосредоточены преимущественно доминантные гены этих растений. По всем культурам Средиземноморья можно проследить большую роль человека в отборе наиболее культурных форм» [8, с. 36]. Кроме того, в качестве одного из очагов происхождения нута, чечевицы, гороха и бобов Вавилов рассматривал и Абиссинский очаг.

Данные археологических раскопок свидетельствуют об использовании гороха на Ближнем Востоке и в Центральной Азии 10000 лет до н. э. В Европе горох стали выращивать, начиная с каменного века [9]. Бобы *Vicia faba* также являются исторически важной культурой и относятся к числу древнейших возделываемых растений. Бобы, обнаруженные на северо-западе Сирии в археологических раскопках, датированы десятым тысячелетием до н. э. Остатки крупных семян бобов были найдены на территории Средиземноморья — предполагаемого вторичного центра domestikации бобов [1]. Из Средиземноморской области бобы распространились на территорию Европы. Чечевица является также древнейшим культурным растением. Семена этой культуры, идентифицированные на территории древних поселений Ближнего Востока, датированы восьмым-седьмым тысячелетиями до н. э. [1].

Происхождение одной из важнейших зернобобовых культур — сои (*Glycine max* (L.) Merr) связывают с Китаем. Эволюция культурного вида сои тесно сопряжена с историей древней китайской цивилизации. Соя упоминается во многих древних китайских книгах. Именно Китайский очаг происхождения Н.И. Вавилов рассматривал в качестве первичного для сои, отмечая большое разнообразие форм этой культуры на данной территории [8]. В настоящее время вопрос о точном месте domestikации сои в Китае остается дискуссионным.

Относительно центров происхождения фасоли обыкновенной (*Phaseolus vulgaris* L.) ведутся споры. Н.И. Вавилов считал центрами происхождения фасоли Южнотексасский и Центральноамери-

канский очаги [8]. Он отмечал, что «здесь <...> родина основных американских видов фасоли» [8, с. 41]. Южноамериканский очаг он рассматривал как вторичный центр происхождения фасоли. В настоящее время различают два географически изолированных генофонда фасоли: Андийский и Центральноамериканский. На основе морфологического анализа и молекулярно-генетических исследований было предположено, что domestikация видов фасоли происходила независимо в Центральной и Южной Америке [10]. Ранние археологические находки в пещерах регионов Аякучо (Ayacucho) и Герреро (Guerrero) на территории Перу и Мексики соответственно позволяют предположить, что domestikация фасоли произошла еще 10000 лет назад в Андах и около 7500 лет назад в Центральной Америке [1]. Дикие виды фасоли встречаются на территории от севера Мексики до северо-запада Аргентины [11]. Территория Колумбии рассматривается как самостоятельный центр domestikации [12].

Процессы domestikации видов одного из наиболее близких фасоли рода *Vigna* Savt происходили на территории стран Старого Света [13]. Наибольший интерес представляют сорта вигны *Vigna unguiculata* subsp. *sesquipedalis* (L.) Verdc., отличающиеся высокой продуктивностью. Н.И. Вавилов выделял три очага происхождения вигны, а именно Китайский, Индийский и Абиссинский [8]. При этом Китайский очаг рассматривается в качестве вторичного центра происхождения для спаржевой вигны *V. unguiculata* subsp. *sesquipedalis*.

Происхождение адзуки (*V. angularis* (Willd.) Ohwi & Ohashi) Н.И. Вавилов связывал с Китайским очагом происхождения [8]. Одним из вероятных центров domestikации адзуки считается территория Японии. Остатки семян этого вида вигны, обнаруженные на территории Японии, датированы 5000 гг. до н. э., найденные в Китае — 3000 гг. до н. э. [14]. Обсуждение точного места domestikации адзуки еще не завершено.

Виды вигны маш (*V. radiata* (L.) R. Wilczek), урд (*V. mungo* (L.) Hepper) и др. были domestikированы в Юго-Восточной Азии [1]. Эти виды также имеют древнейшую историю возделывания. Н.И. Вавилов считал Индийский и Среднеазиатский очаги местами происхождения



Рис. 1. Растения с разным типом роста. *a* — тип роста растений фасоли [17]; *b* — схематическое изображение. 1 — индетерминантный, 2 — детерминантный

этих культур [8]. Остатки азиатских видов вигны, датированные 3500–3000 гг. до н. э., были обнаружены в археологических раскопках на территории Центральной Индии [1].

В процессе domestikации и распространения растений из центров первичного происхождения образовались значительные изменения в архитектонике растений, фотопериодической чувствительности, наряду с этим менялись морфологические и физиологические признаки семян (увеличение размера, потеря покоя семян и механизмы их распространения). Изменения затронули и характер роста стебля. Для многих диких родичей зернобобовых культур характерно большое число междоузлий, сильное ветвление, выющийся характер роста, продолжающийся и после начала цветения вплоть до наступления момента старения растения. Такой тип роста называют индетерминантным. В то время как при детерминантном типе происходит ограничение роста стебля, переход с вегетативной стадии в репродуктивную с образованием хорошо развитой терминальной цветочной кисти (рис. 1). У таких растений образуется меньшее число бобов с более высокой массой семян, они имеют более короткий период до цветения, устойчивы к полеганию и пригодны для механизированной уборки.

Для стебля диких видов фасоли характерно большое число длинных междоузлий, при этом сам стебель очень тонкий и может достигать 3 м в длину [15]. В то время как у культурных

образцов фасоли встречаются формы как с детерминантным, так и с индетерминантным типом роста [16]. В случае перехода к репродуктивной фазе на ранней стадии развития формируется карликовое растение с несколькими междоузлиями, число которых менее 10. Однако если переход существенно задерживается, образуется растение с большим числом междоузлий (более 20) [15]. Самая простая система классификации фасоли, основанная, главным образом, на морфологических характеристиках роста стебля, была предложена S.P. Singh [16]. Выделено 4 типа роста. Для растений типа I характерен детерминантный тип роста, при этом образуется небольшое число коротких междоузлий. Растения с типами II, III и IV отличаются индетерминантным типом роста, но различаются между собой по длине стебля, его прочности, а также числу ветвей [16].

При выращивании коровьего гороха (*Vigna unguiculata*) на семена фермеры отдают предпочтение улучшенным сортам с кустовой формой растения и детерминантным типом роста стебля. Такие сорта характеризуются более коротким периодом созревания (65–75 дней) в отличие от позднеспелых сортов, для которых характерен период цветения более 90 дней [18]. Репродуктивная фаза у индетерминантных форм может продолжаться длительно, бобы созревают неодновременно, что требует дополнительных неоднократных сборов и мало технологично для механизированной уборки.

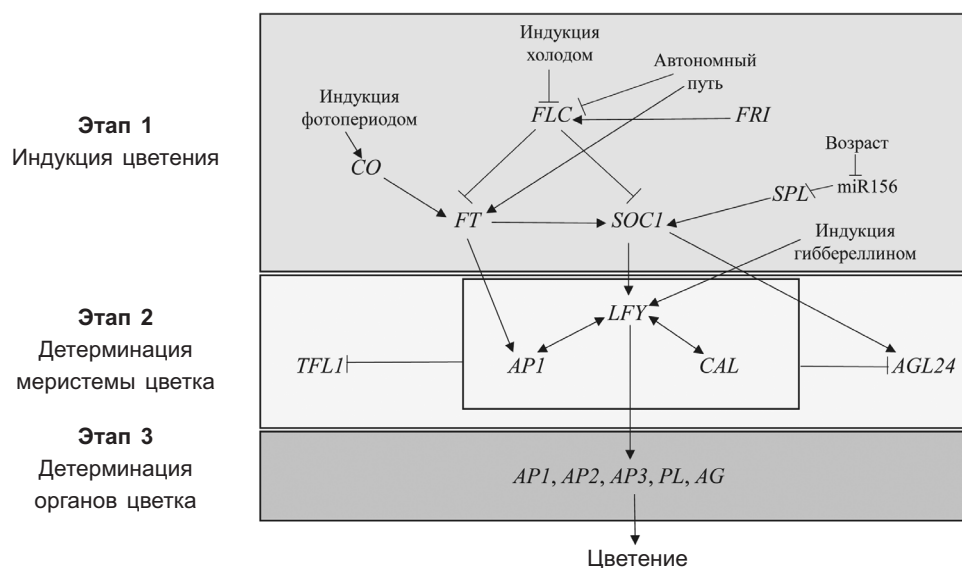


Рис. 2. Этапы развития цветка *Arabidopsis thaliana* и основные гены контроля [19]

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ДЕТЕРМИНАНТНОГО ТИПА РОСТА

Молекулярные механизмы и структура локусов, контролирующих детерминантный характер роста стебля зернобобовых, оставались неясными до начала XXI в. Исследование данных вопросов продвинулось на многих культурах вслед за изучением на молекулярном уровне генетических факторов, инициирующих переход растения от вегетативного развития к генеративной стадии на модельном растительном объекте арабидопсис (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.).

Архитектоника растения напрямую связана с функционированием апикальной меристемы побега, из которой происходит формирование большинства надземных органов растения. По мере развития растения происходит переход к цветению, при этом апикальная меристема побега дает начало меристеме соцветия и цветка. Переход от вегетативной к репродуктивной стадии развития контролируется взаимодействием положительных и отрицательных регуляторов [19, 20]. Образование самого цветка можно разделить на несколько этапов — индукция цветения, детерминация меристемы цветка и детерминация органов самого цветка (рис. 2). Индукция самого цветения представляет собой запуск генетической программы развития растения. На этом этапе в клетках растения происходит запуск каскада физиологических процессов, основой которых являются молекулярно-генетические взаимосвязи [19].

Апикальная меристема побега состоит из недифференцированных клеток, дальнейший путь развития которых находится под контролем ряда экзогенных и эндогенных факторов. К внешним факторам можно отнести фотопериод и температуру окружающей среды, а к эндогенным — фитогормоны, циркадные ритмы, старение. Сигнальные пути, реагирующие на различные экзогенные и эндогенные факторы, сводятся к нескольким интегральным генам, отвечающим за переход растения к цветению. Это гены идентичности цветковых меристем *LFY* (*LEAFY*), *TFL1* (*TERMINAL FLOWER1*) и *AP1* (*APETALA1*) [19]. Растение переходит на следующий этап развития, происходит запуск формирования меристемы цветка. У растений с индетерминантным типом роста апикальная меристема побега сохраняет свою активность на протяжении всей жизни растения, флоральные меристемы при этом образуются на периферии апикальной меристемы побега. Растения с детерминантным типом заканчивают свой рост образованием из вегетативного апекса побега флоральной меристемы.

Ген *TFL1* является антагонистом гена *LFY*, основного гена — интегратора информации, поступающей от разных путей инициации цветения растения. Функция *TFL1* заключается в поддержании развития апикальной меристемы побега на протяжении всего жизненного цикла растения. В течение вегетативной стадии уровень экспрессии гена поддерживается на низком уровне. Экспрес-

сия усиливается при переходе растения к цветению. *TFL1* действует как репрессор начала цветения путем подавления экспрессии гена *LFY*, то есть является его негативным регулятором. В растениях дикого типа экспрессия гена *TFL1* продолжается на достаточно низком уровне в клетках апикальной меристемы побега на протяжении всей стадии вегетации. У мутантов *tfl1* индетерминантный тип роста стебля меняется на детерминантный, для таких растений характерен ранний переход к цветению [21].

В отличие от *API* и *LFY*, продукт гена *TFL1* не является фактором транскрипции. *TFL1* — гомолог белка, связывающего фосфатидилэтаноламин (ПЕВР), участвующий в сигнальных каскадах регуляции роста и дифференциации у животных, дрожжей и бактерий. *TFL1* относится к небольшому семейству генов *CENTRORADIALIS* / *TERMINAL FLOWER 1* / *SELF-PRUNING* (*CETS*), в состав которого входят гены, контролирующие время перехода от индетерминантного типа роста к детерминантному. Всего в состав семейства *CETS* входит 6 генов, все они участвуют в регуляции контроля цветения — *TERMINAL FLOWER 1* (*TFL1*), *TWIN SISTER OF FT* (*TSF*), *BROTHER OF FT AND TFL1* (*BFT*), *ARABIDOPSIS THALIANA CENTRORADIALIS HOMOLOG* (*ATC*), *MOTHER OF FT AND TFL1* (*MFT*), *FLOWERING LOCUS T* (*FT*). Необходимо отметить, эти же гены принимают участие не только в контроле цветения. Например, ген *TSF* регулирует открытие устьиц путем активации H^+ –АТФаз в защитных клетках в ответ на синий свет [22]. Ген *BFT* участвует в контроле цветения в условиях избыточного засоления, задерживая переход к цветению [23]. Ген *MFT* усиливает прорастание семян путем взаимодействия сигнальных путей гибберелловой и абсцизовой кислот [24]. Был проведен поиск гомологов гена львиного зева *CENTRORADIALIS* / гена *TERMINAL FLOWER1* арабидопсиса (*CEN/TFL1*). Ортологи гена *CEN* были обнаружены у многих видов: *SELF-PRUNING* (*SP*) у томата (*Solanum lycopersicum* L.) [25], *CET* у табака *Nicotiana tabacum* L. [26]. У томата продукт гена *SP* взаимодействует со многими белками, участвуя в сигнальных процессах [27].

Первые работы по изучению характера наследования типа роста стебля у бобовых были проведены еще в начале прошлого века. Эмерсен один

из первых изучил наследование трех, как считалось в то время, наиболее важных признаков для культуры фасоли, а именно длина растения, выходящий или прямостоячий стебель и признак расположения бобов (терминальное или боковое) [28]. Было отмечено, что характер наследования этих признаков подчинялся законам Менделя, наблюдалось расщепление 3 : 1. Дальнейшие исследования типа роста у растений фасоли *Phaseolus vulgaris* были проведены в 1915 г. Дж.Б. Нортоном [29]. В своей работе Нортон придерживался схемы исследований, проведенных ранее Эмерсеном, однако обозначил каждый из перечисленных выше признаков своей «буквой» и прослеживал наследование каждого признака. Так, признак длины растения был обозначен как «L», что соответствовало растениям с длинным стеблем, и «l» — растения с коротким стеблем. Характер наследования данного признака был установлен при проведении множественных скрещиваний. По результатам своих изучений Нортон делает вывод, что наличие у растения терминального соцветия приводит к ограничению роста всего растения, в то время как образование многочисленных боковых соцветий наблюдается при неограниченном росте основного стебля. Нортон высказывает предположение, что длина растений находится под контролем нескольких факторов, которые он обозначает как L_1 , L_2 и т. д. Контроль характера роста стебля (выходящий или прямостоячий) Нортон связывал с другим фактором. Таким образом, Нортон одним из первых предположил моногенное наследование признака типа роста, указывая, что незаконченный тип роста является доминантным признаком.

Следующий блок работ по изучению характера наследования большого числа морфологических признаков у фасоли был осуществлен немецким исследователем Лампрехтом. Впервые ген, контролирующий тип роста фасоли *P. vulgaris*, был обозначен как *FIN* (от лат. *finitis* — законченный) [30]. Было высказано предположение, что именно этот локус отвечает за проявление детерминантного типа роста у большинства сортов фасоли. При этом для сортов с выходящим стеблем был предложен контроль геном *Tor* (от лат. *torquere* — выходящий) [31]. В дальнейшем активные исследования наследования типа роста у фасоли продолжались и было показано, что контроль типа роста

растений с вьющимся стеблем находится также под контролем *FIN*, этот ген был картирован на первой хромосоме Pv01 [32]. Было выявлено, что детерминантный тип роста контролируется единственной рецессивной аллелью гена *fin*. Индетерминантный же тип является доминантным признаком.

Еще одной из наиболее изученных в генетическом отношении культурой является соя. Необходимо отметить, что большинство исследователей у сои выделяют три типа роста стебля: индетерминантный, детерминантный и промежуточный, или полудетерминантный, характеризующийся более поздним прекращением роста стебля по сравнению с детерминантным типом. Такие растения менее склонны к полеганию, образуют большее число бобов [33].

Первые работы по изучению характера наследования признака типа роста у сои были проведены с использованием методов классического генетического анализа [34]. Анализ гибридов второго поколения при скрещивании растения сорта Евопу с законченным типом роста с растением сорта Manchú с незаконченным типом роста показал расщепление в соотношении 3 : 1 (индетерминантный к детерминантному). На основе полученных результатов было высказано предположение о моногенном характере наследования данного признака. С.М. Woodworth предложил название для типов роста — детерминантный (рецессивный) и индетерминантный (доминантный), впервые ввел обозначение гена, контролирующего данный признак — *Dt* [34]. В последующих работах были обнаружены переходные формы типа роста, характеризующиеся более поздним прекращением роста по сравнению с законченным типом (растения с генотипом *dt1dt1*). R.L. Bernard [35] предположил дигенный характер наследования типа роста стебля у сои, обозначив второй ген как *Dt2*. Автором был предложен термин полудетерминантный для таких растений с промежуточным типом роста. Bernard провел множественные скрещивания, которые показали, что тип роста стебля у сои регулируется эпистатическим взаимодействием двух генов *Dt1* и *Dt2* [35, 36]. Ген *Dt1* (= *Dt* по Woodworth [34]) определяет индетерминантный тип роста, в то время как растения с генотипом *dt1dt1* имеют детерминантный тип. Однако ген *Dt2* в присутствии доминантной аллели *Dt1* определяет полудетер-

минантный тип. В связи с тем, что аллель *Dt1* не полностью доминанта над *dt1*, растения с генотипом *Dt1dt1* также имеют полудетерминантный тип роста, в то время как аллель *Dt2* полностью доминирует над *dt2*.

Известны примеры зависимости характера роста стебля от условий произрастания у представителей трибы *Phaseoleae* Вронп., к которой относятся виды фасоли, вигны, сои, гиацинтовые бобы и др. Стебель с детерминантным типом роста у коровьего гороха (*V. unguiculata*) удлинялся и начинал индетерминантный тип роста при ночной температуре 24 °С и длине дня 12 часов [37]. Аналогично у гиацинтовых бобов (*Lablab purpureus* (L.) Sweet), детерминантный характер роста менялся на индетерминантный при длине дня 13 часов и дневной температуре 25 °С или при длине дня 10–11 часов, при 30 °С, в то время как при 20 °С и разной продолжительности светового дня он оставался постоянным [38]. При изучении образцов сои с детерминантным типом роста растения разделились на две группы. У первой группы образцов при изменении температуры и продолжительности светового дня не происходило перехода к индетерминантному типу роста, а число междоузлий при переходе к цветению у таких растений было стабильно — 10. Однако у части изученных образцов при повышении температуры тип роста стебля изменялся на индетерминантный, число междоузлий увеличивалось [39].

В состав семейства генов *CETS* помимо гена *TFL1* входит ген *FT*, продукт которого иницирует переход к детерминантному типу роста и цветению. При этом гены *TFL1* и *FT* арабидопсиса оказывают противоположное действие на инициацию цветения: *TFL1* задерживает цветение, в то время как *FT* его ускоряет [20, 33]. Продукты обоих генов способны взаимодействовать с продуктом другого гена *FLOWERING LOCUS D* (*FD*), который является транскрипционным фактором с доменом лейциновая молния и экспрессируется преимущественно в апексе побега. Связывание белков приводит к образованию гетеродимера. В неиндуктивных условиях короткого дня белок *FT* не образуется, при этом появляется комплекс *FD* с *TFL1*, блокирующий активаторную функцию *FD*, и цветение задерживается. В условиях короткого дня белок *FT* образует гетеродимер с *FD*,

который активирует экспрессию генов, отвечающих за развитие меристемы цветка, запускает транскрипцию гена *API*.

У большинства двудольных в геноме присутствует одна копия гена *TFL1*. У представителей однодольных растений также были описаны паралоги *TFL1/CEN* — гены *ROOTS CURL IN NPA* (*RCN1* и *RCN2*), выполняющие сходную функцию и имеющие похожий паттерн экспрессии с геном *TFL1* [40]. Гены *FT* и *TFL1* возникли путем дупликации одной предковой копии и кодируют небольшие белки, в составе которых 175 и 177 аминокислотных остатков соответственно. Продукты этих генов имеют всего 60 % идентичности [41, 42]. В исследованиях по изучению белковой структуры было показано, что замена всего одной аминокислоты приводит к изменению функции продуктов этих генов. Так, замена Tyr85His в *FT* и His88Tyr в *TFL1* приводит к изменению функциональной значимости белков на противоположную. Гены *FT* и *TFL1* имеют высококонсервативные последовательности и состоят из интронов и четырех экзонов [42]. Экзоны 1–3 имеют высококонсервативные последовательности. Было установлено, что длина экзонов является консервативным признаком, не было выявлено значимых различий и между паралогами. Экзон 4 является наиболее вариабельным [40, 42]. В отличие от экзонов длины интронов сильно варьировали у разных представителей. Для гена *RCN1* однодольных растений отмечены относительно короткие интроны с постоянной длиной. Кроме того, гены *RCN* разных представителей однодольных более полиморфны по признаку длины интрона, в отличие от интронов генов *TFL1/CEN* двудольных растений [40].

При изучении сверхэкспрессии химерных белков у разных растений было показано, что принципиальная разница в строении белков *FT* и *TFL1* заключается в составе небольшого участка (128–145-й аминокислотный остаток), в пределах которого локализован сегмент из 14 аминокислотных остатков. Этот участок образует петлю с изменчивой конформацией. Было высказано предположение, что замена аминокислоты в составе петли может приводить к изменению функции белка на противоположную. Анализ белковой структуры ортологов белков *FT* и *TFL1* проведен у множества растений. В результате было пока-

зано, что сегмент, образующий петлю, быстро эволюционирует у *TFL1*-ортологов, однако практически не меняется у *FT*-ортологов. По итогам изучения белковой структуры был сделан вывод, что замена одной аминокислоты (Gln140 в составе *FT* и Asp144 в составе *TFL1*) приводит к изменению функции белка на противоположную. Указанные аминокислоты расположены в начале петли, которая, по-видимому, является лиганд-связывающей областью. Gln140/Asp144 непосредственно связываются с функционально значимыми аминокислотами Tyr85/His88. Таким образом, пары Tyr85–Gln140 и His88–Asp144 у белков *FT* и *TFL1* играют ключевую роль в определении функции белков [41, 42].

Поиск ортологов генов *FT* и *TFL1* проводился в разных систематических группах [43]. У зернобобовых лучше всего изучены гены ортологи *TFL1* и *FT* у гороха (*Pisum sativum*), сои (*Glycine max*) и фасоли (*Phaseolus vulgaris*).

Комплексное исследование (определение нуклеотидных последовательностей, кодирующих фактор, влияющий на тип роста гороха, анализ экспрессии и картирование выделенных генов) позволило выявить три гомолога гена *TFL1* — *PsTFL1a*, *PsTFL1b*, *PsTFL1c* [43, 44]. Гены *PsTFL1a* и *PsTFL1c* кодируют белковые продукты длиной 174 и 173 аминокислотных остатка соответственно. Белки имеют высокий уровень гомологии между собой (около 70 %) и высокую идентичность белку *TFL1* арабидопсиса (72 и 65 % соответственно). По результатам анализа филогенетического сходства гены гомологи *TFL1* объединяются в несколько групп. Гены *PsTFL1a* и *PsTFL1c* кластеризуются вместе с *TFL1*, в то время как ген *PsTFL1b* образует одну группу с генами *CEN* и *SP*. Паттерн экспрессии трех генов гороха был различен. Так, экспрессия гена *PsTFL1a* не детектировалась в апексе побега до начала инициации цветения, накопление транскрипта было обнаружено в апексе только после начала цветения и продолжалось в течение всей репродуктивной стадии растения. Экспрессия *PsTFL1b* была отмечена в апексе в течение вегетативной и репродуктивной фаз развития. Экспрессия гена была зафиксирована в корнях и тканях междоузлий, но не детектировалась в цветках. Для гена *PsTFL1c* не было обнаруже-

но тканеспецифичного паттерна экспрессии [44]. Из трех генов только *PsTFL1a* является гомологом *DETERMINATE (DET)*. Фенотип мутантов *det* гороха был схожим с фенотипами мутантов *tfl1* и *cen*. У всех трех мутантных растений был отмечен детерминантный тип роста [45]. Ген *PsTFL1c* соответствует гену *LATE FLOWERING (LF)* и является паралогом *DET/PsTFL1a*. У гороха белковый продукт гена *LF* вероятно является регулятором продолжительности вегетативной фазы, задерживает переход к стадии инициации цветения растения. Низкий уровень накопления транскрипта стимулировал более ранний переход к цветению, в то время как высокий уровень экспрессии гена приводил к задержке. Мутанты *lf* раньше переходили к цветению. У двойных мутантов гороха *det lf* наблюдался более ранний переход к цветению и детерминантный тип роста, такой фенотип очень похож на мутантов *tfl1* арабидопсиса.

Таким образом, у гороха в отличие от арабидопсиса контроль перехода от вегетативной стадии к инициации цветения регулируется двумя генами *DET/PsTFL1a* и *LF* [44].

В работах отечественных исследователей описано два гена *DET* и *DEH*, мутации которых связаны с детерминантным типом роста стебля растений гороха [46–51]. У мутантов по гену *DET* (*DETERMINATE*) апикальная меристема полностью переходит в терминальное соцветие. По результатам множественных скрещиваний было показано, что ген *DET* локализован в 7-й группе сцепления и тесно сцеплен с геном *R*. Мутанты *det r* имели детерминантный тип роста стебля и семена с морщинистой поверхностью [46, 50]. У мутантов по гену *DEH* (*DETERMINATE HABIT*), начиная с первого продуктивного узла, формируются прилистники небольших размеров. В результате в верхней части побега из-за уменьшения площади фотосинтезирующей поверхности закладывается слабо-развитая вегетативная почка, которая в неблагоприятных условиях отмирает [48]. Таким образом рост растения заканчивается. Такой тип детерминантного роста в работах отечественных селекционеров обозначен как «самарский тип» [48]. Мутантные растения этого типа были устойчивы к полеганию, имели верхушечное расположение бобов. Ген *DEH* предположительно локализован в третьей хромо-

соме, структура гена неизвестна, данные по типу наследования достаточно противоречивы.

Необходимо отметить, что кроме апикальной меристемы соцветия у растений функционируют вторичные меристемы, определение идентичности которых связано с функционированием комплекса генов *VEG1*, *GIGAS* и *VEG2* (см. таблицу, рис. 3). Ген *VEG1* относится к группе генов *AP1/SQUA/FUL* и является гомологом гена *AGL79* [52], контролирует определение идентичности меристем вторичных соцветий, экспрессируется после перехода растения к цветению в зоне апекса вторичных соцветий. Мутантные растения гороха *veg1* не цветут, у них не происходит закладка органов цветка, заблокирован переход к стадии цветения [52]. У мутантов *veg1* была отмечена экспрессия гена *DET* в латеральных меристемах по бокам от апикальной меристемы. Экспрессия гена *VEG1* необходима для активации таких латеральных меристем путем прямого или опосредованного подавления экспрессии *DET*.

У гороха выявлено три группы генов *FT* — *FTa*, *FTb* и *FTc*, и определена комплексная регуляция зависимости начала цветения от длины светового дня [53]. Вероятно, имеется взаимная регуляция транскрипции в пределах семейства генов *FT* [54]. При этом необходимо заметить, что экспрессия *FT*-гомологов отмечалась в листьях, а также в апексе растений. В тканях листьев растений при переходе к цветению экспрессировался только ген *FTb2*. Экспрессия генов *FTa1* и *FTa2* также наблюдалась в листьях, однако, в отличие от экспрессии *FTb2*, являлась независимой от длины светового дня. Два главных гена *FT* группы *FTa1*

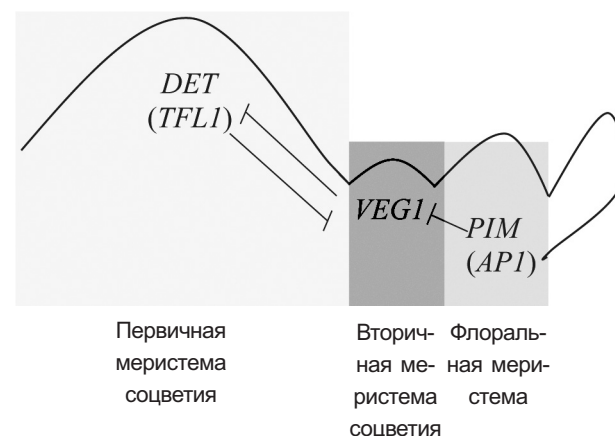


Рис. 3. Модель генетического контроля идентичности меристем соцветия у гороха [33]

Гомологи главных регуляторных генов, участвующих в развитии соцветия и типа роста у бобовых растений

Название гена араби-дописиса	Вид	Название гена у бобовых	Мутант	Фенотип мутантного растения	Идентификационный номер в базе NCBI	Литературная ссылка
LEAFY (LFY)	<i>Lotus japonicus</i> L.	<i>LjLFY</i>	<i>proliferating floral meristem (pfm)</i>	Дефекты в развитии сложных листьев, у взрослых растений образуются простые листья. Формируются структуры похожие на соцветия. Морфология цветков аномальная, отсутствуют лепестки и тычинки. Цветки стерильные	AY770393	[71]
	<i>Medicago truncatula</i> Gaertn.	<i>SGL1</i>	<i>single leaflet1 (sgl1)</i>		AY928184	[72]
	<i>Pisum sativum</i>	<i>UNI</i>	<i>unifoliata (uni)</i>		AF010190	[73]
	<i>Vigna radiata</i>	<i>VrLFY</i>	<i>unifoliata leaf (un)</i>		XP014491863	[74]
API	<i>Glycine max</i>	<i>GmAPI</i>	—	Морфология цветков аномальная. У первых цветков чашелистики заменены листьями (брактееми), лепестки полностью отсутствуют. Кроме этого отмечены цветки, состоящие из внешних прицветников, лепестков и скопления центральных тычинок. В пазухах измененных чашелистиков закладываются дополнительные цветки с измененной морфологией	XM003547744	[75]
	<i>L. japonicus</i>	<i>LjAPIa, LjAPIb</i>	—		AY770395, AY770396	[71]
	<i>M. truncatula</i>	<i>MtPIM</i>	<i>mtpim</i>		DQ139345	[76]
	<i>P. sativum</i>	<i>PEAM4/PIM</i>	<i>proliferating inflorescence meristem (pim)</i>		AJ279089; AF461740	[77, 78]
TFL1	<i>G. max</i>	<i>Dt1 (GmTFL1)</i>	<i>dt1</i>	Индетерминантный тип роста стебля меняется на детерминантный, растения рано переходят к цветению	AB511820, AB511821	[56]
	<i>Phaseolus vulgaris</i>	<i>PvTFL1y (FIN)</i>	<i>fin</i>		JN418219-418266	[30, 65]
	<i>P. sativum</i>	<i>PsTFL1a</i>	<i>det</i>		AY340579	[44]
	<i>Vigna unguiculata</i>	<i>VuTFL1</i>	—		KJ569520-KJ569525	[69]
	<i>P. sativum</i>	<i>DEH</i>	<i>determinate habit (deh)</i>	Растения имеют короткий репродуктивный период, дружное созревание бобов. Образуется небольшое количество соцветий, уменьшенные прилистники. Данная мутация отмечена у некоторых российских сортов (Орловчанин 2, Батрак, Флагман 5 и др.)	Первичная структура не известна	[47–49, 51]
	<i>G. max</i>	<i>Dt2</i>	<i>dt2</i>	Полудетерминантный тип роста стебля	KF908014	[58]
	<i>P. sativum</i>	<i>VEG1</i>	<i>vegetative 1 (veg1)</i>	Растения не цветут, не происходит закладка органов цветка	JN974184	[52]
FT	<i>G. max</i>	<i>GmFT1a</i>	—	—	AB550124	[60]
	<i>P. sativum</i>	<i>GIGAS</i>	<i>gigas</i>	Растения не цветут	HQ538822	[53]
FD	<i>P. sativum</i>	<i>VEG2</i>	<i>vegetative 2 (veg2)</i>	У растений происходит задержка цветения	KP739949	[55]

и *FTb2*, экспрессирующиеся в листьях, имеют разные функции в процессе развития растения. Наконец, ген *FTc* экспрессируется только в апексе побега и является интегратором сигналов от генов *FT*, экспрессия которых определена в листьях. Ген *GIGAS* гороха соответствует *FTa1* и является ортологом гена *FT* арабидопсиса (см. таблицу).

Ген гороха *VEG2* — ортолог транскрипционного фактора *FD* [55]. Продукт гена *VEG2* взаимодействует с белковым продуктом *GIGAS/FTa1* с образованием гетеродимера, который регулирует экспрессию *VEG1*.

У растений сои было идентифицировано два ортолога гена *TFL1* — *GmTFL1a* и *GmTFL1b* [56, 57]. Белки, кодируемые этими генами, имеют высокий уровень гомологии с белковым продуктом *PsTFL1a* (около 85 %) (см. таблицу). Анализ транскрипционного профиля *GmTFL1a* и *GmTFL1b* в разных тканях растения выявил различия в уровне транскрипции. Так, для гена *GmTFL1a* был зафиксирован высокий уровень транскрипции в незрелых семенах, в то время как в семядолях и верхушке побега экспрессия гена была значительно ниже. Для гена *GmTFL1b* была выявлена обратная тенденция. На основании результатов картирования и анализа экспрессии генов на роль гена — кандидата гена *Dt1* был предложен ген *GmTFL1b* [56]. При анализе полиморфизма нуклеотидной последовательности *GmTFL1b* у растений с разными типами роста было обнаружено 4 однонуклеотидных замены в четвертом экзоне. Переход растений с недетерминантного типа роста на детерминантный связывают с искусственным отбором в процессе domestikации сои по четырем точечным мутациям в гене *Dt1*. Ген *Dt1* (= *GmTFL1b*) является ортологом *TFL1*, локализован в хромосоме 19 [51]. Ген *Dt2* картирован в дистальном районе хромосомы 18 [57]. Промежуточный тип роста связан с доминантной мутацией, приводящей к увеличению уровня экспрессии гена *Dt2* в апексе соцветия [58]. Растения с генотипом *Dt2Dt2* имеют полудетерминантный рост, в то время как индетерминантный тип роста отмечен для растений *dt2dt2*.

Уровень экспрессии *Dt1* у образцов сои с детерминантным типом роста значительно уменьшался при переходе к цветению, в то время как у растений с индетерминантным типом роста уро-

вень экспрессии не меняется после начала репродуктивной стадии [59]. Уровень экспрессии *Dt1* в верхушке побега у 12-дневных растений, выращенных в условиях короткого светового дня, не менялся и на последующих стадиях развития растения. У образцов с индетерминантным типом роста наблюдалось значительное увеличение уровня экспрессии *Dt1* через 7 дней после перевода растений в условия длинного светового дня, оставаясь на относительно высоком уровне и спустя 21 день после перевода растений в другие световые условия. Экспрессия *Dt1* находится под контролем генов *E3* и *E4*, кодирующих изоформы фитохрома А (phyA) *GmPHYA3* и *GmPHYA2* соответственно [59]. Основной функцией фитохрома является оценка соотношения красного (К) и дальнего красного света (ДКС) при естественном освещении. При различном соотношении К — ДКС происходит активация транскрипции *E3* и *E4* в условиях длинного светового дня.

У сои идентифицировано 10 гомологов *FT*, которые объединены в 5 пар в различных гомеологических хромосомных участках [60]. Было выявлено два гена *FT* (*FT2a* (*FTa*-ген) и *FT5a* (*FTc*-ген)), которые усиливают переход к цветению. Экспрессия запускается в условиях короткого светового дня, имеет суточный паттерн с максимальным уровнем через 4 ч после темноты [60–62]. В условиях же длинного дня суточный паттерн экспрессии не отмечался. Для двух других генов *FTa* (*FT3a* и *FT3b*) также был определен высокий уровень экспрессии в листьях в условиях короткого дня [60]. Только один ген *FTb* (*FT4*) блокировал цветение, экспрессия гена запускалась в условиях длинного дня и регулировалась геном *E1* [63]. Ген *E1* относится к комплексу генов, контролирующих продолжительность периода вегетации и реакцию на фотопериод.

Современные методы молекулярной генетики позволили идентифицировать у фасоли 3 гомолога гена арабидопсиса *TFL1* — *PvTFL1x*, *PvTFL1y* и *PvTFL1z*. С использованием различных подходов была показана роль гена *PvTFL1y* в определении типа роста [64–66] (см. таблицу). Белковый продукт гена *PvTFL1y* состоит из 173 аминокислотных остатков и имеет гомологию 75 % с белком *TFL1* арабидопсиса. Ген состоит из интронов и четырех экзонов. У образца с детерминантным типом

роста в составе четвертого экзона был обнаружен ретротранспозон размером 4100 пар оснований. У другого образца была найдена однонуклеотидная замена T453A в предполагаемом сайте сплайсинга, локализованном на конце второго экзона [66]. При изучении образцов разного географического происхождения (центральноамериканских и андийских) были идентифицированы различные мутации гена *PvTFL1y* [65]. Так, были обнаружены однонуклеотидные замены, а также инсерции и делеции. При этом необходимо отметить инсерцию размером 4171 пар оснований в четвертом экзоне.

Работы по изучению молекулярных механизмов контроля инициации цветения у видов рода вигна немногочисленны. В настоящее время завершены работы по секвенированию генома двух видов вигны — маша (*Vigna radiata* var. *radiata* VC1973A) [67] и адзуки (*Vigna angularis*) сорт Shumari [68]. Впервые представлена геномная база данных для рода вигны — Vigna Genome Server ('VigGS', <http://viggs.dna.affrc.go.jp>), продолжается работа по секвенированию геномов других видов этого рода. Коровий горох по систематическому положению наиболее близок к роду *Phaseolus*. Ортолог гена *TFL1* у образцов *Vigna unguiculata* был впервые идентифицирован в 2014 г. [69]. Нуклеотидная последовательность длиной 1291 пн гена *VuTFL1* высоко гомологична (90 %) последовательности гена *PvTFL1y* фасоли, последовательности гена *Dt1* сои — 82 %. У мутантов по гену *VuTFL1* определена однонуклеотидная замена в четвертом экзоне, приводящая к замене аминокислоты пролина на гистидин. Эта замена приводит к изменению функции белка.

Большинство ценных для сельского хозяйства признаков наследуется полигенно. В настоящее время активно проводятся работы по картированию локусов, ответственных за селекционно значимые признаки. Группой ученых проведено картирование таких локусов у вида *V. unguiculata* [70]. QTL-анализ (от англ. Quantitative Trait Loci) был проведен для ряда важных количественных признаков (вес семян, процент прорастания семян, дни до наступления цветения и т. д.), а также для 4 качественных признаков (тип роста растений, растрескиваемость и окраска бобов, архитектоника корневой системы). QTL, контролирующий тип роста, был картирован в группе сцепления LG1

между маркерами SSR7079 и SSR7068. Расположение данного локуса совпадает с позицией одного из семи QTL, контролирующих вес семян.

Для правильной дифференцировки соцветий у растений необходимо нормальное функционирование генов, отвечающих за сохранение активности меристемы апекса, а также генов, отвечающих за формирование меристемы цветка. Гены идентичности цветковых меристем *LFY*, *AP1* и *TFL1* рассматриваются как основные гены инициации цветения. Экспрессия генов *LFY* и *AP1* подавляется белком *TFL1*, который блокирует активатор транскрипции *FD*. В связи с этим клетки апикальной меристемы продолжают пролиферацию, у растений с индетерминантным типом роста стебля этот процесс продолжается весь жизненный цикл.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Идентификация и анализ генов, отвечающих за характер типа роста стебля, необходимы для успешной селекции современных сортов. Тип роста стебля — хозяйственно ценный признак, взаимосвязанный с ростом растения в длину, продолжительностью цветения, урожайностью, устойчивостью к полеганию, а также пригодностью к механизированному возделыванию. У ряда сортов трудно различить тип роста в условиях короткого светового дня, а также в неблагоприятных условиях произрастания. В связи с этим разработка новых молекулярных маркеров, диагностирующих данный селекционно значимый признак, поможет на ранних стадиях определить тип роста стебля. Выявление молекулярных механизмов, связанных с развитием растения и переходом его к цветению, позволит перейти к более эффективному и быстрому созданию новых сортов посредством маркер-ориентированной селекции.

Статья подготовлена в рамках государственного задания ВИР согласно тематическому плану НИР по теме № 0481-2019-0001 «Геномные и постгеномные технологии для выявления новых генетических маркеров селекционно значимых свойств и новых аллельных вариантов хозяйственно ценных генов в генофонде культурных растений и их диких родичей».

ЛИТЕРАТУРА

1. Smýkal P, Coyne CJ, Ambrose MJ, et al. Legume crops phylogeny and genetic diversity for science and

- breeding. *Crit Rev Plant Sci.* 2015;34(1-3):43-104. <https://doi.org/10.1080/07352689.2014.897904>.
2. FAO Departments and Offices. FAO; 2019 [cited 2019 July 7]. Available from: <http://www.fao.org/faostat/ru/#data/QC>.
3. Hammer K. Das Domestikation syndrom. *Die Kulturpflanze.* 1984;32(1):11-34. <https://doi.org/10.1007/bf02098682>.
4. Cober ER, Tanner JW. Performance of related indeterminate and tall determinate soybean lines in short-season areas. *Crop Science.* 1995;35(2):361-364. <https://doi.org/10.2135/cropsci1995.0011183X003500020011x>.
5. Debouck DG, Toro O, Paredes OM, et al. Genetic diversity and ecological distribution of *Phaseolus vulgaris* (Fabaceae) in Northwestern South America. *Econ Bot.* 1993;47(4):408-423. <https://doi.org/10.1007/bf02907356>.
6. Freyre R, Rios R, Guzman L, et al. Ecogeographic distribution of *Phaseolus* ssp. (Fabaceae) in Bolivia. *Econ Bot.* 1996;50(2):195-215. <https://doi.org/10.1007/bf02861451>.
7. Harlan JR. Crops and Man. 2nd ed. American Society of Agronomy and Crop Science Society of America, Madison; 1992. 284 p. <https://doi.org/10.1017/s0889189300004938>.
8. Вавилов Н.И. Ботанико-географические основы селекции. — М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. — 60 с. [Vavilov NI. Botaniko-geograficheskie osnovi selekzii. Moscow; Leningrad: Sel'hozgiz; 1935. 60 p. (In Russ.)]
9. De Candolle A. Origin of cultivated plants. London: K. Paul, Trench; 1884. 468 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.13795>.
10. Debouck DG. Biodiversity, ecology, and genetic resources of *Phaseolus* beans — Seven answered and unanswered questions. In: K. Oono, ed. Wild Legumes. MAFF International Workshop on Genetic Resources, Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat and National Institute of Agrobiological Resources (NIAR), Tsukuba, Japan; 1999. P. 95-123.
11. De Ron AM, Papa R, Bitocchi E, et al. Common bean. In: Grain Legumes. 2015;1-36. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2797-5_1.
12. Chacon MI, Gonzalez AV, Gutierrez JP, et al. Increased evidence for common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) domestication in Colombia. *Annu Rep Bean Improv Coop.* 1996;39:201-202.
13. Павлова А.М. Вigna. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 80. — Л.: ВИР, 1972. — 29 с. [Pavlova AM. Vigna. Katalog mirovoy kollektzii VIR. Issue 80. Leningrad: VIR; 1972. 29 p. (In Russ.)]
14. Kaga A, Isemura T, Tomooka N, et al. The genetics of domestication of the azuki bean (*Vigna angularis*). *Genetics.* 2008;178(2):1013-1036. <https://doi.org/10.1534/genetics.107.078451>.
15. Kelly JD. Remaking bean plant architecture for efficient production. *Advances in Agronomy.* 2001;71:109-143. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(01\)71013-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(01)71013-9).
16. Singh SP. A key for identification of different growth habits of *Phaseolus vulgaris* L. *Annu Rep Bean Improv Coop.* 1982;25:92-94.
17. Буданова В., Лагутина Л., Корнейчук В., и др. Международный классификатор СЭВ рода *Phaseolus* L. — Л., 1985. — 47 с. [Budanova V, Lagutina L, Kopneichuk V. Mezhdunarodnyy klassifikator SEV roda *Phaseolus* L. Leningrad; 1985. 47 p. (In Russ.)]
18. Boukar O, Fatokun CA, Roberts PA, et al. Cowpea. In: Grain Legumes. Springer New York; 2015. P. 219-50. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2797-5_7.
19. Лутова Л.А., Ежова Т.А., Додуева И.Е., и др. Генетика развития растений. — СПб.: изд-во Н-Л, 2010. — 432 с. [Lutova LA, Ezhova TA, Dodueva IE, et al. Genetika razvitiya rasteniy. Saint Petersburg: izd-vo N-L; 2010. 432 p. (In Russ.)]
20. Benlloch R, Berbel A, Serrano-Mislata A, et al. Floral initiation and inflorescence architecture: a comparative view. *Mol Plant.* 2007;100(3):659-676. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm146>.
21. Wickland DP, Hanzawa Y. The *FLOWERING LOCUS T / TERMINAL FLOWER 1* gene family: functional evolution and molecular mechanisms. *Mol Plant.* 2015;8(7):983-997. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.01.007>.
22. Ando E, Ohnishi M, Wang Y, et al. *TWIN SISTER OF FT, GIGANTEA*, and *CONSTANS* have a positive but indirect effect on blue light-induced stomatal opening in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 2013;162(3):1529-38. <https://doi.org/10.1104/pp.113.217984>.
23. Ryu JY, Park CM, Seo PJ. The floral repressor *BROTHER OF FT AND TFL1 (BFT)* modulates flowering initiation under high salinity in *Arabidopsis*. *Mol Cells.* 2011;32(3):295-303. <https://doi.org/10.1007/s10059-011-0112-9>.
24. Xi W, Liu C, Hou X, Yu H. *MOTHER OF FT AND TFL1* regulates seed germination through a negative

- feedback loop modulating ABA signaling in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*. 2010;22(6):1733-1748. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.073072>.
25. Pnueli L, Carmel-Goren L, Hareven D, et al. The *SELF-PRUNING* gene of tomato regulates vegetative to reproductive switching of sympodial meristems and is the ortholog of *CEN* and *TFL1*. *Development*. 1998;125(11):1979-1989.
 26. Amaya I, Ratcliffe OJ, Bradley DJ. Expression of *CENTRORADIALIS* (*CEN*) and *CEN*-like genes in tobacco reveals a conserved mechanism controlling phase change in diverse species. *The Plant Cell*. 1999;11(8):1405-1418. <https://doi.org/10.1105/tpc.11.8.1405>.
 27. Pnueli L, Gutfinger T, Hareven D, et al. Tomato SP-interacting proteins define a conserved signaling system that regulates shoot architecture and flowering. *The Plant Cell*. 2001;13(12):2687-2702. <https://doi.org/10.1105/tpc.010293>.
 28. Emerson RA. The inheritance of sizes and shapes in plants. A preliminary note. *Am Natur*. 1910;44(528):739-746. <https://doi.org/10.1086/279188>.
 29. Norton JB. Inheritance of habit in the common bean. *Am Natur*. 1915;49(585):547-561. <https://doi.org/10.1086/279499>.
 30. Lamprecht H. Zur genetik von *Phaseolus vulgaris*. *Hereditas*. 2010;20(1-2):71-93. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1935.tb03180.x>.
 31. Lamprecht H. The inheritance of the slender-type of *Phaseolus vulgaris* and some other results. *Agri Hort Genet*. 1947;5:72-84.
 32. Koinange EM, Singh SP, Gepts P. Genetic control of the domestication syndrome in common bean. *Crop Science*. 1996;36(4):1037-1045. <https://doi.org/10.2135/cropsci1996.0011183X003600040037x>.
 33. Benlloch R, Berbel A, Ali L, et al. Genetic control of inflorescence architecture in legumes. *Frontiers in Plant Sci*. 2015;6:1-14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00543>.
 34. Woodworth CM. Genetics and breeding in the improvement of the soybean. *Illinois Agr Exp Sta Bull*. 1932;384:297-404.
 35. Bernard RL. Two genes affecting stem termination in soybeans. *Crop Science*. 1972;12(2):235-239. <https://doi.org/10.2135/cropsci1972.0011183X001200020028x>.
 36. Thompson JA, Bernard RL, Nelson RL. A third allele at the soybean *dt1* locus. *Crop Science*. 1997;37(3):757-762. <https://doi.org/10.2135/cropsci1997.0011183X003700030011x>.
 37. Summerfield RJ, Wein HC. Effects of photoperiod and air temperature on growth and yield of economic legumes. In: R.J. Summerfield, A.H. Bunting, eds. *Advances in legumes science*. Kew, England: Royal Botanic Garden; 1981. P. 17-36.
 38. Kim SE, Okubo H. Control of growth habit in determinate lablab bean (*Lablab purpureus*) by temperature and photoperiod. *Scientia Horticulturae*. 1995;61(3-4):147-55. [https://doi.org/10.1016/0304-4238\(94\)00740-7](https://doi.org/10.1016/0304-4238(94)00740-7).
 39. Inouye J, Shanmugasundaram S, Masuyama T. Effects of temperature and daylength soybean on the flowering some photo-insensitive varieties. *Japan J Trop Agr*. 1979;22(4):167-171.
 40. Gao J, Huang B-H, Wan Y-T, et al. Functional divergence and intron variability during evolution of angiosperm *TERMINAL FLOWER1* (*TFL1*) genes. *Scientific Reports*. 2017;7(1):14830. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13645-0>.
 41. Ahn JH, Miller D, Winter VJ, et al. A divergent external loop confers antagonistic activity on floral regulators FT and TFL1. *EMBO J*. 2006;25(3):605-614. <https://doi.org/10.1038/sj.emboj.7600950>.
 42. Hanzawa Y, Money T, Bradley D. A single amino acid converts a repressor to an activator of flowering. *Proc National Acad Sci*. 2005;102(21):7748-53. <https://doi.org/10.1073/pnas.0500932102>.
 43. Tahery Y, Abdul-Hamid H, Tahery E, et al. Terminal Flower 1 (*TFL1*) homolog genes in dicot plants. *World Appl Sci J*. 2011;12(4):545-551.
 44. Foucher F, Morin J, Courtiade J, et al. *DETERMINATE* and *LATE FLOWERING* are two *TERMINAL FLOWER1* / *CENTRORADIALIS* homologs that control two distinct phases of flowering initiation and development in pea. *Plant Cell Online*. 2003;15(11):2742-2754. <https://doi.org/10.1105/tpc.015701>.
 45. Singer SR, Hsiung LP, Huber SC. Determinate (*det*) mutant of *Pisum sativum* (*Leguminosae: Papilionoideae*) exhibits an indeterminate growth pattern. *Am J Bot*. 1990;77(10):1330-1335. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1990.tb11384.x>.
 46. Волчков Ю.А., Дрозд А.М. Наследование признака «тип роста стебля» у гороха // Селекционные и генетические исследования овощных и плодовых культур на Северном Кавказе: сб. науч. трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции. Т. 101 / под ред. С.П. Дикого. — Л.: ВИР, 1986. — С. 46–48. [Volchkov YuA, Drozd AM. Nasledovaniye priznaka "tip rosta steb-

- lya" u gorokha. In: Seleksionnyye i geneticheskiye issledovaniya ovoshchnykh i plodovykh kul'tur na Severnom Kavkaze: sb. nauch. trudov po prikladnoi botanike, genetike i seleksii. Vol. 101. Ed by S.P. Dikiy. Leningrad: VIR; 1986. P. 46-48. (In Russ.)]
47. Синюшин А.А., Воловиков Е.А., Аш О.А., Хартина Г.А. Мутация *determinate habit* у гороха является полудоминантной // Зернобобовые и крупяные культуры. — 2016. — № 4. — С. 15–22. [Sinjushin AA, Volovikov EA, Ash OA, Khartina GA. Mutation *determinate habit* has a semidominant mode of inheritance in pea. *Zernobobovye i krupyanye kultury*. 2016;4:15-22. (In Russ.)]
 48. Кондыков И.В., Зотиков В.И., Зеленев А.Н., и др. Биология и селекция детерминантных форм гороха. — Орел: Картуш, 2006. — 120 с. [Kondykov IV, Zotikov VI, Zelenov AN, et al. *Biologiya i selektsiya determinantnykh form gorokha*. Orel: Kartush; 2006. 120 p. (In Russ.)]
 49. Kof EM, Kondykov IV. Pea (*Pisum sativum* L.) growth mutants. *Int J Plant Dev Biol*. 2007;1(1):141-146.
 50. Makasheva RK, Drozd AM. Determinate growth habit (det) in peas: isolation, symbolization and linkage. *PNL*. 1987;19:31-32.
 51. Sinjushin A. Mutation genetics of pea (*Pisum sativum* L.): what is done and what is left to do. *Ratar Povrt*. 2013;50(2):36-43. <http://doi.org/10.5937/rat-pov50-4191>.
 52. Berbel A, Ferrándiz C, Hecht V, et al. *VEGETATIVE1* is essential for development of the compound inflorescence in pea. *Nat Com*. 2012;3(1):797. <https://doi.org/10.1038/ncomms1801>.
 53. Hecht V, Laurie RE, Vander Schoor JK, et al. The pea *GIGAS* gene is a *FLOWERING LOCUS T* homolog necessary for graft-transmissible specification of flowering but not for responsiveness to photoperiod. *Plant Cell*. 2011;23(1):147-61. <https://doi.org/10.1105/tpc.110.081042>.
 54. Weller JL, Ortega R. Genetic control of flowering time in legumes. *Front Plant Sci*. 2015;6:1-13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00207>.
 55. Sussmilch FC, Berbel A, Hecht V, et al. Pea *VEGETATIVE2* is an *FD* homolog that is essential for flowering and compound inflorescence development. *Plant Cell*. 2015;27(4):1046-1060. <https://doi.org/10.1105/tpc.115.136150>.
 56. Liu B, Watanabe S, Uchiyama T, et al. The soybean stem growth habit gene *Dt1* is an ortholog of *Arabidopsis TERMINAL FLOWER1*. *Plant Physiol*. 2010;153(1):198-210. <https://doi.org/10.1104/pp.109.150607>.
 57. Tian Z, Wang X, Lee R, et al. Artificial selection for determinate growth habit in soybean. *Proc Nat Acad Sci*. 2010;107(19):8563-8568. <https://doi.org/10.1073/pnas.1000088107>.
 58. Ping J, Liu Y, Sun L, et al. *Dt2* is a gain-of-function MADS-domain factor gene that specifies semideterminacy in soybean. *Plant Cell*. 2014;26(7):2831-42. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.126938>.
 59. Xu M, Xu Z, Liu B, et al. Genetic variation in four maturity genes affects photoperiod insensitivity and *PHYA*-regulated post-flowering responses of soybean. *BMC Plant Biol*. 2013;13(1):91. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-91>.
 60. Kong F, Liu B, Xia Z, et al. Two coordinately regulated homologs of *FLOWERING LOCUS T* are involved in the control of photoperiodic flowering in soybean. *Plant Physiol*. 2010;154(3):1220-31. <https://doi.org/10.1104/pp.110.160796>.
 61. Nan H, Cao D, Zhang D, et al. *GmFT2a* and *GmFT5a* redundantly and differentially regulate flowering through interaction with and upregulation of the *bZIP* transcription factor *GmFDL19* in soybean. *PLoS ONE*. 2014;9(5): e97669. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097669>.
 62. Sun H, Jia Z, Cao D, et al. *GmFT2a*, a soybean homolog of *FLOWERING LOCUS T*, is involved in flowering transition and maintenance. *PLoS ONE*. 2011;6(12): e29238. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029238>.
 63. Zhai H, Lü S, Liang S, et al. *GmFT4*, a homolog of *FLOWERING LOCUS T*, is positively regulated by *E1* and functions as a flowering repressor in soybean. *PLoS ONE*. 2014;9(2): e89030. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0089030>.
 64. Kwak M, Velasco D, Gepts P. Mapping homologous sequences for determinacy and photoperiod sensitivity in common bean (*Phaseolus vulgaris*). *J Heredity*. 2008; 99(3):283-291. <https://doi.org/10.1093/jhered/esn005>.
 65. Kwak M, Toro O, Debouck DG, et al. Multiple origins of the determinate growth habit in domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris*). *Ann Botany*. 2012;110(8):1573-1580. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs207>.
 66. Repinski SL, Kwak M, Gepts P. The common bean growth habit gene *PvTFL1y* is a functional homolog of *Arabidopsis TFL1*. *Theoret App Gen*.

- 2012;124(8):1539-1547. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-1808-8>.
67. Kang YJ, Kim SK, Kim MY, et al. Genome sequence of mungbean and insights into evolution within *Vigna* species. *Nat Com*. 2014;5(1):5443. <https://doi.org/10.1038/ncomms6443>.
68. Sakai H, Naito K, Takahashi Y, et al. The *Vigna* genome server, 'VigGS': a genomic knowledge base of the genus *Vigna* based on high-quality, annotated genome sequence of the azuki bean, *Vigna angularis* (Willd.) Ohwi & Ohashi. *Plant Cell Physiol*. 2016;57(1): e2 (1-9). <https://doi.org/10.1093/pcp/pcv189>.
69. Dhanasekar P, Reddy KS. A novel mutation in *TFL1* homolog affecting determinacy in cowpea (*Vigna unguiculata*). *Mol Gen Genom*. 2015;290(1):55-65. <https://doi.org/10.1007/s00438-014-0899-0>.
70. Andargie M, Pasquet RS, Gowda BS, et al. Molecular mapping of QTLs for domestication-related traits in cowpea (*V. unguiculata* (L.) Walp.). *Euphytica*. 2014;200(3):401-412. <https://doi.org/10.1007/s10681-014-1170-9>.
71. Dong Z, Zhao Z, Liu C, et al. Floral patterning in *Lotus japonicus*. *Plant Physiol*. 2005;137(4):1272-1282. <https://doi.org/10.1104/pp.104.054288>.
72. Wang H, Chen J, Wen J, et al. Control of compound leaf development by *FLORICAULA/LEAFY* ortholog *SINGLE LEAFLET1* in *Medicago truncatula*. *Plant Physiol*. 2008;146(4):1759-1772. <http://doi.org/10.1104/pp.108.117044>.
73. Hofer JM, Noel Ellis T. Developmental specialisations in the legume family. *Curr Opin Plant Biol*. 2014;17(1):153-158. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pbi.2013.11.014>.
74. Jiao K, Li X, Su S, et al. Genetic control of compound leaf development in the mungbean (*Vigna radiata* L.). *Hortic Res*. 2019;6:23. doi: 10.1038/s41438-018-0088-0.
75. Chi Y, Huang F, Liu H, et al. An *APETALA1*-like gene of soybean regulates flowering time and specifies floral organs. *Plant Physiol*. 2011;168(18):2251-2259. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jplph.2011.08.007>.
76. Benlloch R, D'Erfurth I, Ferrandiz C, et al. Isolation of *mtvim* proves *Tnt1* a useful reverse genetics tool in *Medicago truncatula* and uncovers new aspects of *API*-like functions in legumes. *Plant Physiol*. 2006;142(3): 972-983. <http://doi.org/10.1104/pp.106.083543>.
77. Berbel A, Navarro C, Ferrándiz C, et al. Analysis of *PEAM4*, the pea *API* functional homologue, supports a model for *API*-like genes controlling both floral meristem and floral organ identity in different plant species. *Plant J*. 2001;25(4): 441-451. <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-313x.2001.00974.x>.
78. Taylor SA, Hofer JM, Murfet IC, et al. *PROLIFERATING INFLORESCENCE MERISTEM*, *MADS*-box gene that regulates floral meristem identity in pea. *Plant Physiol*. 2002;129(3):1150-1159. <http://doi.org/10.1104/pp.001677>.

✿ Информация об авторе

Екатерина Александровна Крылова — научный сотрудник, лаборатория постгеномных исследований. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. SPIN: 5424-9513. E-mail: e.krylova@vir.nw.ru.

Елена Константиновна Хлесткина — д-р биол. наук, профессор, директор. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. SPIN: 3061-1429. E-mail: director@vir.nw.ru.

Марина Олеговна Бурляева — канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник, отдел генетических ресурсов зерновых бобовых культур. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. SPIN: 7298-0174. E-mail: m.burlyaeva@vir.nw.ru.

Маргарита Афанасьевна Вишнякова — д-р биол. наук, профессор, гл. научный сотрудник, рук. отдела генетических ресурсов зерновых бобовых культур. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. SPIN: 2802-9614. E-mail: m.visnyakova.vir@gmail.com.

✿ Author and affiliations

Ekaterina A. Krylova — Researcher, Laboratory of Postgenomic Researches. Federal Research Center "N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources", St. Petersburg, Russia. SPIN: 5424-9513. E-mail: e.krylova@vir.nw.ru.

Elena K. Khlestkina — Doctor of Science, Director. Federal Research Center "N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources", St. Petersburg, Russia. SPIN: 3061-1429. E-mail: director@vir.nw.ru.

Marina O. Burlyaeva — PhD, Leading Researcher, Department of Grain Legumes Genetic Resources. Federal Research Center "N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources", St. Petersburg, Russia. SPIN: 7298-0174. E-mail: m.burlyaeva@vir.nw.ru.

Margarita A. Vishnyakova — Professor, Chief Researcher, Head of the Department of Grain Legumes Genetic Resources. Federal Research Center "N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources", St. Petersburg, Russia. SPIN: 2802-9614. E-mail: m.visnyakova.vir@gmail.com.

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР ПО УСТОЙЧИВОСТИ К МУЧНИСТОЙ РОСЕ

© Е.Е. Радченко, Р.А. Абдуллаев, И.Н. Анисимова

ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург

Для цитирования: Радченко Е.Е., Абдуллаев Р.А., Анисимова И.Н. Генетическое разнообразие зерновых культур по устойчивости к мучнистой росе // Экологическая генетика. — 2020. — Т. 18. — № 1. — С. 59–78. <https://doi.org/10.17816/ecogen14530>.

Поступила: 28.06.2019

Одобрена: 12.11.2020

Принята: 19.03.2020

✿ Мучнистая роса (возбудитель *Blumeria graminis*) — одно из наиболее распространенных и вредоносных грибных заболеваний зерновых культур, особенно в регионах с влажным климатом. Для патогена характерно дифференциальное взаимодействие с генотипами растений-хозяев. Наиболее рациональный, дешевый и экологически безопасный способ борьбы с мучнистой росой — возделывание сортов злаковых культур, защищенных разными генами устойчивости. Запас эффективных генов может пополняться за счет изучения коллекции генетических ресурсов культурных растений, интрогрессии устойчивости от диких родичей, а также за счет мутантных форм, созданных с помощью традиционных (искусственный мутагенез) и биотехнологических методов, включая редактирование генома. В этой связи в последние десятилетия возрос интерес к поиску и идентификации генов устойчивости, выяснению их структурно-функциональной организации, а также анализу молекулярных механизмов формирования признака. В обзоре обобщена современная информация об идентифицированных генах устойчивости к мучнистой росе основных зерновых культур — пшеницы, ячменя и овса. Приведен список идентифицированных на молекулярном уровне генов пшеницы и ячменя. Среди них: гены, кодирующие белки NLR и CLR (*Pm2*, *Pm3*, *TaMla2*, *TaMla3* мягкой пшеницы, *Pm8* ржи, *Mla* ячменя), рецептор-подобные белки (*Mlo* ячменя), транспортные белки и рецептор-подобные киназы (*Lr34*, *Lr67*, *Pm21* пшеницы).

✿ **Ключевые слова:** злаки; *Blumeria graminis*; взаимодействие паразит—хозяин; устойчивость; R-гены; белки; структурно-функциональная организация.

GENETIC DIVERSITY OF CEREAL CROPS FOR POWDERY MILDEW RESISTANCE

© E.E. Radchenko, R.A. Abdullaev, I.N. Anisimova

Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, St. Petersburg, Russia

Cite this article as: Radchenko EE, Abdullaev RA, Anisimova IN.

Genetic diversity of cereal crops for powdery mildew resistance.

Ecological genetics. 2020;18(1):59-78. <https://doi.org/10.17816/ecogen14530>.

Received: 28.06.2019

Revised: 12.11.2019

Accepted: 19.03.2020

✿ Powdery mildew (causal agent *Blumeria graminis*) is a widespread and harmful fungi disease of cereal crops especially in the regions with humid climate. The pathogen is differentially interacting with plant host genotypes. Growing cereal crop varieties protected with different resistance genes is the most rational, costly and ecologically safe way of combating powdery mildew. The supply of effective genes can be increased due to studies of crop genetic resources collection, introgression of resistance from wild relatives, and also at the expense of mutant forms created with the use of traditional (induced mutagenesis) and biotechnological methods including genome editing. This causes the increasing interest to searching and identifying resistance genes, elucidation of their structural and functional organization, and analysis of molecular mechanisms of the character development. The review summarizes modern information on the identified genes of powdery mildew resistance of the main cereal crops — wheat, barley and oat. The list of wheat and barley genes identified at the molecular level is presented. It includes genes encoding NLR and CNL proteins (*Pm2*, *Pm3*, *TaMla2*, *TaMla3* genes of wheat, rye *Pm8* gene, barley *Mla* gene), receptor-like proteins (barley *Mlo* gene), transport proteins and receptor-like kinases (*Lr34*, *Lr67*, *Pm21* of wheat).

✿ **Keywords:** cereals; *Blumeria graminis*; parasite—plant host interaction; resistance; R-genes; proteins; structural and functional organization.

ВВЕДЕНИЕ

Мучнистая роса — одно из наиболее распространенных и вредоносных грибных заболеваний

зерновых культур, особенно в регионах с влажным климатом. Болезнь поражает все надземные органы растения — листья, листовые влагалища,

стебель, а в годы сильного развития даже колосковые чешуи и ости. У пораженных растений снижается фотосинтетическая активность листьев, существенно изменяется ход физиологических процессов (возрастает потеря воды, повышается интенсивность дыхания), вследствие чего замедляется рост и ослабевает способность к кущению, снижаются озерненность колоса и масса семян.

Возбудитель мучнистой росы злаковых растений — облигатный паразит *Blumeria graminis* DC. Вид включает ряд морфологически однотипных форм, различающихся по специализации к растениям-хозяевам [1]. На зерновых культурах развивается несколько специализированных форм: f. sp. *tritici* Marchal (на видах родов *Triticum* L., а также на *Aegilops* L. и ряде других диких злаков), f. sp. *hordei* Marchal (на видах рода *Hordeum* L.), f. sp. *secalis* Marchal (на растениях видов рода *Secale* L.) и f. sp. *avenae* Marchal (на видах рода *Avena* L.). До 2001 г. мучнистая роса не отмечалась на тритикале. Распространение заболевания на этой культуре в Европе стало следствием появления новой *forma specialis tritico-secale* [2, 3].

Одной из основных причин, лимитирующих вредоносность мучнистой росы, является устойчивость растений. Селекция устойчивых генотипов растений — радикальный и, вместе с тем, наиболее дешевый и экологически безопасный способ борьбы с болезнью. К сожалению, для патогена характерно дифференциальное взаимодействие с генотипами растения-хозяина [4]. Это означает, что однородность возделываемых сортов по генам устойчивости к возбудителю мучнистой росы создает условия для адаптивной микроэволюции гриба.

Взаимодействие *B. graminis* с растениями подчиняется отношениям «ген на ген» [5]: каждому гену устойчивости хозяина соответствует специфичный ему ген вирулентности паразита. Мутация гена вирулентности у паразита обуславливает потерю эффективности гена устойчивости хозяина. Гены устойчивости обычно доминантны, так как они эволюционно более старые, вирулентность паразита (ведомого партнера) контролируется рецессивными генами. Считается, что устойчивость и авирулентность имеют «плюс»-функции (взаи-

модействующие продукты генов), восприимчивость и вирулентность — «минус»-функции [6].

У одного и того же сорта могут экспрессироваться разные гены устойчивости против различных популяций патогена. Гены устойчивости могут различаться по стабильности проявления, что зависит от окружающей и генетической среды. Гены устойчивости, проявляющиеся в фазе всходов («ювенильные гены»), действуют, как правило, на протяжении всей жизни растений. Вместе с тем экспрессия устойчивости может меняться в онтогенезе растений.

Устойчивость растений-хозяев к патогену обычно связана с реакцией сверхчувствительности — защитной реакцией растения, проявляющейся в быстром локальном отмирании клеток в ответ на проникновение вредного организма и сопровождающейся накоплением в погибших клетках токсических продуктов. При этом взаимодействие фитопатогена с растениями состоит из нескольких этапов: выделение индукторов (элисаторов), узнавание элисаторов растительной клеткой с помощью рецепторов, трансдукция сигнала в геном, активация транскрипции генов иммунного ответа, синтез защитных соединений [7].

Для предотвращения эпифитотий мучнистой росы необходимо выращивать сорта с разными генами устойчивости. Запас эффективных генов может пополняться за счет изучения коллекции культурных растений, интрогрессии генов устойчивости от диких родичей, а также за счет мутантных форм, созданных с помощью традиционных и биотехнологических методов. Удельное значение интрогрессии сегодня наиболее высоко для расширения разнообразия злаковых культур по генам устойчивости к *B. graminis*. Наследование устойчивости злаков к мучнистой росе достаточно хорошо изучено у пшеницы и ячменя. Однако информация о генетической структуре локусов и кодируемых ими продуктах известна лишь для небольшого числа генов.

Цель обзора — обобщить известные литературные данные о полиморфизме злаков по генам устойчивости к мучнистой росе.

ГЕНЫ, КОНТРОЛИРУЮЩИЕ УСТОЙЧИВОСТЬ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР К МУЧНИСТОЙ РОСЕ

В настоящее время идентифицированы 92 аллеля в 62 локусах (*Pm1–Pm65*), контролирующие

ющих устойчивость пшеницы к мучнистой росе (табл. 1). Большинство генов доминантны и экспрессируются на протяжении всего онтогенеза растений. Среди них 44 аллеля — собственно *Triticum aestivum* L., 26 переданы от различных видов рода *Triticum*, 11 — от *Aegilops* spp., 5 — от *Secale cereale* L., 6 генов интрогрессированы от *Dasypyrum villosum* (L.) Borbás (синоним *Haynaldia villosa* (L.) Schur), *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Z.-W. Lin & R.-C. Wang, *Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth &

D.R. Dewey и *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn. Более 20 генам устойчивости даны временные символы.

Помимо генов с отчетливым фенотипическим проявлением, достаточно высокий уровень устойчивости к грибу (преимущественно возрастной, проявляющейся в фазе флаг-листа) может контролироваться малыми генами (quantitative trait loci — QTL). У пшеницы картировано не менее 119 QTL возрастной устойчивости на 21 хромосоме. Показано, что долговременную

Таблица 1

Гены устойчивости пшеницы к мучнистой росе

Хромосома	Гены устойчивости <i>T. aestivum</i>	Гены устойчивости от родственных видов
1A	<i>Pm3a</i> , <i>Pm3b</i> , <i>Pm3c</i> [8, 9], <i>Pm3d</i> , <i>Pm3e</i> , <i>Pm3f</i> [10], <i>Pm3g</i> [11], <i>Pm3i</i> , <i>Pm3j</i> [12], <i>Pm3l</i> [13], <i>Pm3m</i> , <i>Pm3n</i> , <i>Pm3o</i> , <i>Pm3p</i> , <i>Pm3q</i> , <i>Pm3r</i> [14]	<i>Pm3h</i> (<i>T. durum</i>) [12], <i>Pm3k</i> (<i>T. dicoccum</i>) [13], <i>Pm25</i> (<i>T. boeoticum</i>) [15], <i>Pm17</i> (<i>S. cereale</i>) [16, 17]
2A	<i>Pm4c</i> (<i>Pm23</i>) [18], <i>Pm65</i> [19]	<i>Pm50</i> (<i>T. dicoccum</i>) [20], <i>Pm4a</i> (<i>T. dicoccum</i>), <i>Pm4b</i> (<i>T. persicum</i>) [21], <i>Pm4d</i> (<i>T. monococcum</i>) [22]
3A	<i>Pm44</i> [23]	—
4A	<i>Pm61</i> [24]	<i>Pm16</i> (<i>T. dicoccoides</i>) [25]
5A	—	<i>Pm55</i> (<i>D. villosum</i>) [26]
6A	—	<i>Pm56</i> (<i>S. cereale</i>) [27], <i>Pm21</i> (<i>Pm31</i>) (<i>D. villosum</i>) [28]
7A	<i>Pm1a</i> [29], <i>Pm1e</i> (<i>Pm22</i>) [30], <i>Pm9</i> [31], <i>Pm59</i> [32]	<i>Pm1b</i> , <i>Pm1c</i> (<i>Pm18</i>) (<i>T. monococcum</i>), <i>Pm1d</i> (<i>T. spelta</i>) [29], <i>Pm37</i> (<i>T. timopheevii</i>) [33], <i>Pm60</i> (<i>T. urartu</i>) [34]
1B	<i>Pm28</i> [35], <i>Pm39</i> [36]	<i>Pm32</i> (<i>Ae. speltoides</i>) [37], <i>Pm8</i> (<i>S. cereale</i>) [38]
2B	<i>Pm52</i> [39], <i>Pm63</i> [40]	<i>Pm6</i> (<i>T. timopheevii</i>) [41], <i>Pm26</i> (<i>T. dicoccoides</i>) [42], <i>Pm33</i> (<i>T. persicum</i>) [43], <i>Pm42</i> (<i>T. dicoccoides</i>) [44], <i>Pm49</i> (<i>T. dicoccum</i>) [45], <i>Pm64</i> (<i>T. dicoccoides</i>) [46], <i>Pm57</i> (<i>Ae. searsii</i>) [47], <i>Pm51</i> (<i>Th. ponticum</i>) [48], <i>Pm62</i> (<i>D. villosum</i>) [49]
3B	—	<i>Pm41</i> (<i>T. dicoccoides</i>) [50], <i>Pm13</i> (<i>Ae. longissima</i>) [51]
4B	—	<i>Pm7</i> (<i>S. cereale</i>) [52]
5B	—	<i>Pm30</i> (<i>T. dicoccoides</i>) [53], <i>Pm36</i> (<i>T. dicoccoides</i>) [54], <i>Pm53</i> (<i>Ae. speltoides</i>) [55]
6B	<i>Pm11</i> [56], <i>Pm14</i> [57], <i>Pm54</i> [58]	<i>Pm27</i> (<i>T. timopheevii</i>) [59], <i>Pm12</i> (<i>Ae. speltoides</i>) [60], <i>Pm20</i> (<i>S. cereale</i>) [61]
7B	<i>Pm5b</i> , <i>Pm5d</i> [62], <i>Pm5e</i> [63], <i>Pm47</i> [64]	<i>Pm5a</i> (<i>T. dicoccum</i>), <i>Pm5c</i> (<i>T. sphaerococcum</i>) [62], <i>Pm40</i> (<i>Th. intermedium</i>) [65]
1D	<i>Pm10</i> [66], <i>Pm24a</i> [67, 68], <i>Pm24b</i> [69]	—
2D	—	<i>Pm58</i> (<i>Ae. tauschii</i>) [70], <i>Pm43</i> (<i>Th. intermedium</i>) [71]
4D	<i>Pm46</i> [72]	—
5D	<i>Pm2c</i> [73], <i>Pm48</i> [74, 75]	<i>Pm2a</i> (<i>Ae. tauschii</i>) [76], <i>Pm34</i> (<i>Ae. tauschii</i>) [77], <i>Pm35</i> (<i>Ae. tauschii</i>) [78], <i>Pm2b</i> (<i>A. cristatum</i>) [79]
6D	<i>Pm45</i> [80]	—
7D	<i>Pm15</i> [57], <i>Pm38</i> [81]	<i>Pm19</i> (<i>Ae. tauschii</i>) [82], <i>Pm29</i> (<i>Ae. ovata</i>) [83]

устойчивость взрослых растений к бурой, желтой и стеблевой ржавчинам, а также к мучнистой росе обеспечивают кластеры *Lr34/Yr18/Pm38/Sr57* (хромосома 7DS), *Lr46/Yr29/Pm39/Sr58* (1BL) и *Lr67/Yr46/Pm46/Sr55* (4DL) [84].

Полагают, что интрогрессированные гены благодаря различиям в структуре кодирующих последовательностей обеспечивают более широкий спектр долговременной устойчивости по сравнению с генами вида-реципиента. Так, в КНР сорта, защищенные геном *Pm21* от *D. villosum* (транслокация T6AL.6VS), несмотря на широкое выращивание, были устойчивы к патогену более 40 лет. В настоящее время большие надежды возлагаются на новый селекционный материал с геном устойчивости *Pm40* от пырея среднего [85]. Однако как «собственные» гены устойчивости, так и интрогрессированные в геном мягкой пшеницы, имеют разную эффективность и срок «полезной жизни», причем грибок может преодолеть устойчивость сортов с чужеродными генами так же легко, как и устойчивость от близкородственных видов. Например, широкое использование в селекции, начиная с 1970-х гг., гена *Pm8* (транслокация T1BL.1RS) и последующее выращивание на обширных площадях генетически однородных сортов привело к тому, что в начале 1990-х гг. содержание вирулентных к гену *Pm8* клонов в европейских популяциях гриба достигало 100 % [86]. Быструю потерю устойчивости в ряде случаев можно объяснить супрессией гена *Pm8*. Так, в опытах по транзientной экспрессии продемонстрировано подавление реакции устойчивости в присутствии функционального и нефункционального аллелей гена пшеницы *Pm3* в клетках эпидермиса линий пшеницы, несущих ген устойчивости *Pm8* от сорта Петкус ржи [87]. К сожалению, пока что единственным надежным критерием для идентификации длительной устойчивости является опыт возделывания устойчивых сортов.

Известно свыше 100 генов, контролирующих устойчивость ячменя к мучнистой росе, большая часть которых является аллельным вариантом генов *Mla* и *Mlo*. Они обнаружены в образцах различного происхождения, в основном из Израиля. Описано 39 аллелей гена *Mla* (хромосома 1H) [88–90] и около 40 — гена *Mlo* (хромосома 4H) [91].

К сожалению, большинство аллелей неэффективны против возбудителя заболевания. Длительную устойчивость к патогену сортов ячменя практически во всем мире обеспечивают ген *mlo11* и, отчасти, *mlo9*. В настоящее время 75 % современных сортов ярового ячменя в Европе защищены этими генами [92].

Идентифицировано 11 генов, контролирующих устойчивость овса к *B. graminis* (DC.) E.O. Speer f. sp. *avenae* Em. Marchal на протяжении всего онтогенеза растений [93]. Сорт Jumbo защищен доминантным геном *Pm1*, который локализован в хромосоме 1C [94]. Доминантный ген *Pm3*, перенесенный в культурный овес (сорт Mostyn) от *Avena sterilis* L. var. *ludoviciana*, локализован в хромосоме 17A [94–96]. У сорта Rollo, помимо *Pm3*, в хромосоме 4C определен также второй доминантный ген устойчивости — *Pm8* [94]. Устойчивость к патогену интрогрессивной линии Cc 6490, полученной с участием *A. barbata*, контролируется геном *Pm4*, локализованным в хромосоме 18D. Ген устойчивости *Pm5* (хромосома 19A) интрогрессирован от *A. macrostachya* [94, 97, 98]. Рecessивный ген устойчивости *Pm6*, который локализован в хромосоме 10D, идентифицирован у сорта Bruno. Селекционная линия APR122, имеющая в родословной *A. eriantha*, защищена доминантным геном *Pm7* на хромосоме 13A. Локализация гена *Pm2*, перенесенного в культурный овес от *Avena hirtula*, пока что неизвестна [94]. Образцы *A. byzantina* AVE2406 и AVE2925 несут по одному эффективному доминантному гену устойчивости: *Pm9* (хромосома 16A) и *Pm10* (10D) соответственно [99]. У образца CN113536 (*A. sterilis*) идентифицирован эффективный ген устойчивости *Pm11* [93].

Доноры генов устойчивости *Pm1*, *Pm3* и *Pm6*, которые широко использовались в селекционных программах многих стран Европы [100–102], стали сильно поражаться патогеном. Наиболее высокий уровень устойчивости обеспечивает ген *Pm4*, несколько менее эффективен в Европе — *Pm7* [103]. Разработаны маркеры гена *Pm4*, пригодные для проведения маркер-опосредованного отбора [104].

Результаты исследования обширного материала *A. sativa* свидетельствуют о невысоком разнообразии культуры по эффективным генам

устойчивости к мучнистой росе [95, 100–102]. Выделен один сорт Сапуон из Польши, который, вероятно, защищен новым геном (генами) устойчивости к патогену [102, 103]. Среди гексаплоидных видов овса источники устойчивости довольно редки. Так, из 350 изученных образцов *A. sterilis* лишь 10 оказались устойчивыми [105]. Среди выделившихся форм *A. sterilis* наиболее интересны образцы CN67383 и CN113536, которые, видимо, имеют новые гены устойчивости [106]. Показано, что образцы тетраплоидных видов *A. magna* и *A. murphyi* могут быть эффективными донорами устойчивости к болезни, причем все выделенные формы происходят из стран Средиземноморья (Марокко и Испания) [107, 108].

У овса известна также возрастная устойчивость растений к мучнистой росе. Так, выделено 9 местных форм и 2 коммерческих сорта с высоким уровнем устойчивости взрослых растений [109].

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ГЕНОВ, КОНТРОЛИРУЮЩИХ УСТОЙЧИВОСТЬ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР К МУЧНИСТОЙ РОСЕ

У растений на клеточном уровне существует две линии защиты от патогена — внешняя и внутренняя. Внешняя защита обеспечивается находящимися на поверхности клетки трансмембранными паттерн-распознающими рецепторами (pattern recognition receptors — PRR), которые способны узнавать консервативные ассоциированные с патогеном молекулярные структуры (паттерны) (pathogen-associated molecular patterns — PAMP), такие как липополисахариды, пептидогликаны, бактериальные белки. Главными среди трансмембранных рецепторов являются рецептор-подобные киназы (receptor-like kinases — RLK) и рецептор-подобные белки (receptor-like proteins — RLP). Внутренняя линия защиты обеспечивается цитоплазматическими рецепторами, большинство из которых (кодируются генами устойчивости, или *R*-генами) принадлежит к консервативному семейству белков NLR, характеризующихся наличием нуклеотид-связывающих (nucleotide binding site — NBS) и обогащенных лейцином (leucine rich repeat — LRR) доменов. Эффекторный белок может распознаваться непосредственно рецепторами NLR клетки, либо опосредованно, через

модификации ассоциированных с NLR белков хозяина [110–113].

В исследованиях по молекулярной идентификации *R*-генов используются методы позиционного клонирования, сравнительной и мутационной геномики [114]. Однако число клонированных и секвенированных к настоящему времени генов устойчивости злаков пока невелико и ограничено в основном пшеницей и ячменем.

R-гены, кодирующие рецепторы типа NLR, как правило, являются членами мультигенных семейств. Им свойственны кластерная организация в геномах и высокий уровень изменчивости, благодаря сегментным дупликациям, рекомбинациям, неравному кроссинговеру, точечным мутациям и дивергирующему отбору [115]. Описаны серии множественных аллелей *R*-генов, в частности, генов *Pm3* [12] и *Mla* пшеницы [116, 117] и ячменя [90].

Полагают, что гены эффекторов характеризуются более высоким уровнем изменчивости по сравнению с генами устойчивости. Это, в частности, показано для возбудителей мучнистой росы пшеницы и ячменя, эффекторы вирулентности которых эволюционируют быстрее, чем многие другие гены, что позволяет патогенам преодолевать эффекты родственных генов *NLR* [118]. Защитный ответ является результатом взаимодействия различных генов, белков, регуляторных молекул. В формализованном виде картина этих взаимодействий у пшеницы представлена в виде реконструированной генной сети, которая описывает функционально связанные группы генов, вовлеченных в формирование иммунного ответа на воздействие патогенных грибов [119].

К настоящему времени на молекулярном уровне у пшеницы идентифицировано 9 *R*-генов, контролирующих устойчивость пшеницы к мучнистой росе. По одному гену клонировано и секвенировано у ячменя и ржи. Гены *Pm2*, *Pm3* и *Pm60* пшеницы, гены *Mla* ячменя, а также ген *Pm8* ржи кодируют белки, относящиеся к семейству NLR-рецепторов. Длительную устойчивость детерминируют гены, кодирующие белки с киназной или транспортной функциями: интрогрессированный от *Haynaldia villosa* *Pm21*, а также локусы с плеiotропным эффектом *Lr34/Yr18/Sr57/Pm38* и *Lr67/Yr46/Sr55/Pm46*. Биохимическая функция

белка MLO — продукта локуса *Mlo* (негативный регулятор иммунного ответа) — пока окончательно не выяснена [120–132] (табл. 2).

Секвенированы гены локусов *Lr34/Yr18/Pm38/Sr57* и *Lr67/Yr46/Pm46/Sr55*, обеспечивающих возрастную устойчивость одновременно к нескольким патогенам — возбудителям бурой, желтой и стеблевой ржавчины и мучнистой росы. Показано, что множественная устойчивость к грибам у носителей генов *Lr34/Yr18/Pm38/Sr57*, а также некроз кончиков листьев (маркер *Ltn1*) обусловлены эффектами гена *Lr34*, локализованного в коротком плече хромосомы 7D вбли-

зи локуса *Xgwm295* и идентичного генам *Yr18*, *Pm38* и *Sr57* [124]. Продукт гена *Lr34* относится к классу ABCG АТФ-связывающих кассетных (ATP binding cassette — ABC) транспортеров, включает 1401 а. о. и содержит два цитозольных нуклеотид-связывающих домена и два гидрофобных трансмембранных домена. Аллели *Lr34* чувствительного и устойчивого генотипов отличаются двумя полиморфными сайтами, которые изменяют структуру одного из трансмембранных доменов [124]. Ген *Lr34* вовлечен в ремоделирование плазматической мембраны, сопровождающееся внутриклеточным накоплением фосфатидиловой

Таблица 2

Список секвенированных генов устойчивости злаковых культур к мучнистой росе

Ген	Белок	Вид, генотип	Литературная ссылка
Пшеница			
<i>Pm2</i>	NLR	<i>T. aestivum</i> , линия CI12632/8 (отбор из сорта Chancellor)	[120]
<i>Pm3b</i>	CNL	<i>T. aestivum</i> , местный сорт Chul, линия Chul/8*Chancellor	[121, 122]
<i>Pm21a (Stpk-V)</i>	Сериновая и треонин-вая протеинкиназа	<i>H. villosa</i> , амфидиплоид <i>T. durum</i> — <i>H. villosa</i> , <i>T. aestivum</i> с транслокацией T6VS.6AL от <i>H. villosa</i> , линии <i>T. aestivum</i> с добавочными хромосомами <i>H. villosa</i>	[123]
<i>Lr34/Yr18/Sr57/Pm38</i>	ABC-транспортер	<i>T. aestivum</i> , линии Thatcher <i>Lr34</i> , Avocet <i>Lr34</i> , Forno, Chinese Spring	[124]
<i>Lr67/Yr46/Sr55/Pm46</i>	Гексозный транспортер	<i>T. aestivum</i> , линия Thatcher <i>Lr67</i>	[125]
<i>Pm60</i>	NLR	<i>T. urartu</i> , образцы из Ливана и Турции	[34]
<i>TmMla1</i>	То же	<i>T. monococcum</i> , линия DV92	[126]
<i>TaMla2</i>	CNL	<i>T. aestivum</i> , линия TAM104R с транслокацией 6BS.6RL	[127]
<i>TaMla3</i>	То же	<i>T. aestivum</i> , линия TAM104R с транслокацией BS.6RL	[127]
Рожь			
<i>Pm8</i>	CNL	<i>S. cereale</i> , линия из сорта Петкус	[122]
Ячмень			
<i>Mla</i>	CNL	<i>H. vulgare</i> , сорт Morex	[128]
<i>Mlo</i> (дикий тип)	Кальмодулин-связывающий белок	<i>H. vulgare</i> , сорт Ingrid	[129]
<i>mlo1, mlo3, mlo4, mlo5, mlo7, mlo8, mlo9, mlo10, mlo13, mlo17, mlo26</i>	То же	<i>H. vulgare</i> , индуцированные мутанты сортов Haisa, Maltera Heida, Foma, Carlsberg II, Diamant, Plena	[129]
<i>mlo12, mlo16, mlo27, mlo28, mlo29, mlo30</i>	»»	<i>H. vulgare</i> , индуцированные мутанты носителей аллеля дикого типа и сорта Sultan 5 <i>Mlo</i>	[130]
<i>mlo11</i>	»»	<i>H. vulgare</i> , спонтанная мутация, образцы местного ячменя из Эфиопии. Линии <i>H. vulgare</i> var. <i>spontaneum</i> из Израиля, Турции и Ирана	[131]
<i>mlo11 (cnu2)</i>	»»	<i>H. vulgare</i> , спонтанная мутация, образец из Эфиопии Eth295	[132]

кислоты и повышенным уровнем выноса фосфатидилсерина. Перераспределение фосфолипидов под контролем гена *Lr34* оказывало влияние на состав мембранных белков, а также активировало ответные реакции на стресс-факторы, что способствовало накоплению нейтральных липидов в *Lr34*-трансгенных растениях ячменя [133].

Продукт гена *Lr67*, также обладающего плеiotропным эффектом, — предполагаемый гексозный транспортер класса STP13 H⁺-симпортеров моносахаридов — имеет размер 514 а. о., содержит 12 трансмембранных спиралей и переносит глюкозу через клеточную мембрану. Белки устойчивого (*Lr67res*) и чувствительного (*Lr67sus*) генотипов отличаются всего двумя аминокислотными остатками, консервативными у STP-подобных гексозных транспортеров растений. Белок *Lr67sus* и родственные ему белки, кодируемые гомеоаллелями, функционируют как высокоаффинные транспортеры глюкозы. В то же время аллель *Lr67res* оказывает негативно-доминантный эффект. Белок *Lr67res* взаимодействует с продуктами этих гомеоаллелей с образованием гетеродимеров, что приводит к снижению уровня усвоения глюкозы и замедлению роста патогенных грибов [125]. Получено экспериментальное подтверждение консервативного характера механизмов устойчивости, детерминированных геном *Lr67*: аллель устойчивости *Lr67res* пшеницы определял устойчивость трансгенных растений ячменя к карликовой ржавчине и мучнистой росе, а также усиливал экспрессию связанных с патогенезом генов *PR1*, *PR2* и *PR3*. Однако в отличие от пшеницы, устойчивость проявлялась на стадии проростков, что, очевидно, связано с различиями в уровне экспрессии этого гена на разных генетических фонах [134].

Гены *Pm3* и *Pm8*, локализованные в синтетических районах хромосом 1AS пшеницы и 1RS ржи соответственно, являются ортологами. Идентифицированные продукты генов-кандидатов *Pm3b* (1415 а. о.) и *Pm8* (1375 а. о.) характеризуются значительным сходством. Их белковые последовательности имеют 81 % идентичных аминокислотных остатков, а наиболее полиморфные участки находятся в одних и тех же контактирующих с цитозолем обогащенных лейцином повторах. Последовательности гомологов двух генов у различных родов трибы Triticeae представляют ком-

плекс одних и тех же гаплотипов. Это означает, что оба гена эволюционировали независимо после дивергенции видов пшеницевых от общего предка примерно 7,5 млн лет назад, но сохранили общую функцию [122].

Локус *Mla* (*Mildew resistance locus A*), определяющий расоспецифическую устойчивость ячменя к мучнистой росе, находится в коротком плече хромосомы 1Н и представлен серией, включающей более 30 аллелей [89]. Гены *Mla*, характеризующиеся исключительно высоким уровнем функционального разнообразия (специфичностью в отношении определенного набора рас), кодируют белки NLR, содержащие суперспирализованный (coiled coil — CC), нуклеотид-связывающий и лейцин-богатый домены (coiled coil — nucleotide binding site — leucine rich repeat — CNL-рецепторы). Они были интрогрессированы в геном культурного ячменя из различных источников, в том числе от дикого вида *H. spontaneum*. Устойчивость, опосредованная *Mla*, характеризуется быстрым развитием реакции сверхчувствительности [135]. Аллели *Mla* высокополиморфны. Предполагается, что каждый из аллелей *Mla* распознает ген *AVR_a*, кодирующий эффектор авирулентности *B. graminis*. Так, в результате транскриптомного анализа 17 изолятов *B. graminis*, содержавших различные гены *AVR_a*, идентифицированы варианты *AVR_{a1}* и *AVR_{a13}*, кодирующие предполагаемые эффекторы, которые распознавались иммунными рецепторами ячменя, кодируемыми аллелями *Mla1* и *Mla13* соответственно [115]. Рядом исследователей получены данные о структурной организации локуса *Mla* ячменя. В частности, было установлено, что локус *Mla* сорта Morex содержит кластер CNL-кодирующих генов, относящихся к трем дивергентным подсемействам гомологов *R*-генов (resistance genes homologues — *Rgh*). Устойчивость контролируется аллельными вариантами подсемейства *Rgh1* [89, 128, 136]. Эти выводы подтверждены и результатами исследования транскриптома 50 образцов *H. spontaneum*, представлявших 9 популяций, произрастающих на территориях Плодородного полумесяца. Разнообразие транскриптов *Mla* не было связано с происхождением образцов. Тем не менее в зависимости от структуры двух N-концевых суперспирализованных сигнальных доменов, способных опосредовать

клеточную смерть, все идентифицированные транскрипты были сгруппированы в два подсемейства, одно из которых включало все известные варианты рецепторов MLA, определяющих устойчивость к *B. graminis* [137].

В результате биоинформатического анализа в геноме ячменя выявлены 175 генов *CNL*, относящихся к трем филогенетическим группам. Большинство идентифицированных кластеров локализовано в экстраперицентромерных районах хромосом, что определяет высокую степень рекомбинации, необходимой для быстрой дивергенции этой группы генов [138].

Показано, что ключевая роль в инициации иммунного ответа, индуцированного геном *Mla* ячменя, принадлежит семейству miR9863 микроРНК, присутствующих в геномах ячменя и пшеницы. Четыре члена этого семейства осуществляли дифференциальное расщепление транскриптов *Mla* и подавляли синтез белка MLA1 в опытах по гетерологичной экспрессии в клетках *Nicotiana benthamiana* Domin. Специфичность взаимодействия определялась однонуклеотидным полиморфизмом зрелых miR9863, а также двумя SNPs в miR9863-связывающих сайтах последовательностей *Mla*, в зависимости от которых все аллели этого локуса были отнесены к трем группам [139].

Гены локуса *Mla* сцеплены с генами *Hor1* и *Hor2*, контролирующими синтез запасных белков зерновки — гордеинов С и В [140]. Интересно, что локус *Pm3* пшеницы сцеплен со сложным локусом *Glu-3/Gli-1*, кодирующим запасные белки семян — низкомолекулярные субъединицы глютеина и запасные глиадины [122].

Ортологи генов *Mla* обнаружены в геномах представителей разных родов злаковых, дивергировавших миллионы лет назад. Так, в геноме диплоидной пшеницы *T. monosocum* обнаружен функциональный гомолог гена *Mla* ячменя (*TmMla1*). Аминокислотные последовательности белков TmMLA1 и HvMLA1 ячменя имеют 78 % идентичных аминокислотных остатков. Гибридный белок TmMLA1, у которого LRR-домен был замещен LLR-доменом белка HvMLA1, оказался функциональным и определял устойчивость к ранее неизвестной расе *B. graminis* [126]. У гексаплоидной пшеницы обнаружены ортологи *Mla* — гены *Sr33* и *Sr50*, интрогрессированные соответствен-

но из геномов ржи и *A. tauschii*, которые обеспечивают устойчивость к стеблевой ржавчине (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*) [141, 142]. Клонированы и секвенированы ортологи генов *Mla* *Triticum aestivum* — *TaMla2* и *TaMla3*, кодирующие CNL-белки и представленные в геноме множественными копиями [127].

Неспецифическая длительная устойчивость ячменя к *B. graminis* связана с мутациями локуса *Mlo* (*Mildew locus O*), находящегося на длинном плече хромосомы 4 [143]. Ген *Mlo* включает 12 экзонов, а кодируемый им белок RLP имеет молекулярную массу 60 кДа, содержит 7 трансмембранных доменов и кальмодулин-связывающий сайт, расположенный на внутриклеточном С-конце [129, 143]. Гены *Mlo* дикого типа экспрессируются в различных органах, тканях и типах клеток растения и играют важную роль в защите от преждевременной смерти клеток, а также в реакциях на биотические и абиотические стрессоры. Однако в условиях инфекции им принадлежит негативная роль, так как белок MLO подавляет защитную реакцию на проникновение патогена через Ca^{2+} -зависимое взаимодействие с кальмодулином и препятствует повреждению эпидермиса и мезофилла перекисью водорода в местах проникновения гриба. Таким образом белок MLO предотвращает окислительный взрыв и смерть клеток, супрессируя реакцию отторжения [144, 145]. У растений, гомозиготных по рецессивному аллелю, белок MLO отсутствует (мутации утраты функции), и отмечается неспецифическая устойчивость к *B. graminis*. Полная устойчивость наблюдается в присутствии еще двух генов, *Ror1* и *Ror2* (*Required for mlo resistance*) [146]. У устойчивых *mlo*-мутантов в местах проникновения гриба происходит ремоделирование клеточной стенки и ее укрепление за счет быстрого окислительного поперечного сшивания богатых гидроксипролином гликопротеинов [135]. Для *mlo*-мутантов характерны повреждения листьев как проявление симптомов преждевременной клеточной смерти после аппозиций клеточных стенок эпидермиса (отложения каллозы на взрослых листьях), наблюдаемые даже в отсутствие патогена [147]. Несмотря на ряд ограничений, связанных с негативными плеiotропными эффектами гена, приводящими к снижению урожайности (например, преждевременное увядание листьев)

и уязвимости *mlo*-мутантов для гриба *Ramularia collo-cygni* Sutton & Waller, использование аллелей *mlo* в селекции обеспечило стабильную длительную защиту ячменя от *B. graminis* в зонах с умеренным влажным климатом [148]. Мутации в гене *Mlo* приводят к инактивации функционально значимых сайтов белка, а также появлению стоп-кодонов. Для аллелей *mlo* характерна высокая частота внутригенных рекомбинаций, приводящих к появлению реверсий — восстановлению последовательности дикого типа [129].

К настоящему времени в локусе *Mlo* идентифицировано более 40 рецессивных аллелей утраты функции (*mlo*), характеризующихся различным уровнем устойчивости — от частичной (например, характерной для полученных химическим мутагенозом аллелей *mlo12* и *mlo28*) до полной (аллель *mlo11*). Большая часть мутаций вызвана заменами единичных аминокислотных остатков, реже — делециями. Определены фенотипические эффекты ряда аллелей. Так, 12 из 14 изученных в работе М.С. Kim et al. [144] мутантов определяли длительную устойчивость к мучнистой росе, а две — снижали чувствительность за счет уменьшения связывания с кальмодулином. При сравнительном анализе последовательностей отдельных аллелей выявлена кластеризация мутаций, то есть их встречаемость в определенных экзонах [130, 131]. Спонтанная мутация *mlo11*, впервые обнаруженная в образце местного ячменя, собранного в Эфиопии в 1930 г. и определяющая длительную устойчивость ко всем расам *B. graminis*, широко распространена среди европейских сортов ярового ячменя. Гаплотип *mlo11* устойчивых генотипов характеризуется наличием сложного tandemно организованного повтора из 11–12 повторяющихся единиц, расположенного перед последовательностью аллеля *Mlo* дикого типа [131]. Повторяющийся мотив включает участок 5'-регуляторной последовательности длиной 3,5 т. п. о., а также фрагмент 1,1 т. п. о. кодирующего района, содержащий последовательности первых пяти экзонов. Аберрантные транскрипты с этой последовательности нарушают накопление транскрипта *Mlo* и белка дикого типа, что, по-видимому, и обуславливает устойчивость. Полагают, что мутация, которая привела к появлению аллеля *mlo11*, произошла уже после доместикации ячменя [131]. В образце

Eth295 эфиопского местного ячменя (*H. vulgare* convar. *deficiens* var. *nudideficiens*) из коллекции Института генетики и исследований сельскохозяйственных культур (Гатерслебен, Германия) недавно обнаружен еще один вариант аллеля *mlo11*, характеризующийся изменением числа повторов — *mlo11(cnv2)* [132]. Мутация *mlo11(cnv2)* обуславливает частичную устойчивость проростков и полную — взрослых растений. Мутация не имеет негативных плейотропных эффектов, связанных с аппозициями клеточной стенки или некрозом, а также утратой фотосинтетической активности. Ассоциированная с ней устойчивость, оцениваемая по числу колоний и скорости их роста, определена как количественная. Проявление устойчивости к проникновению гриба у носителей стандартного и вариантного аллелей *mlo11* отличается на гистологическом уровне: у генотипа с аллелем *mlo11(cnv2)* в эпидермальных клетках, контактирующих с участками успешного проникновения гриба, наблюдается формирование аппозиций клеточных стенок, а также отсутствие некроза и коллапса клеток мезофилла. Различия в уровне метилирования повторов последовательностей стандартного и вариантного аллелей *mlo11* коррелировали с проявлением признаков устойчивости. Аллельный вариант *mlo11(cnv2)*, по-видимому, возник путем естественного отбора из предкового варианта *mlo11* в результате рекомбинации между повторяющимися элементами и 3'-концом смежного района, содержащего Stowaway-подобный транспозон [132].

На основе последовательностей полиморфных аллелей *mlo* разработаны молекулярные маркеры [129, 131], успешно использованные для скрининга селекционного материала [147] и поиска носителей мутантных аллелей среди коллекционных образцов [149, 150].

Гены *MLO* обнаружены у растений и зеленых водорослей. У высших растений, включая злаки и двудольные, они представлены небольшими мультигенными семьями [148]. Гомологи гена *HvMlo* ячменя обнаружены в синтеничных позициях в геномах мягкой пшеницы и риса. В геноме мягкой пшеницы гомологи *TaMlo-A1*, *TaMlo-B1* и *TaMlo-D1* локализованы в хромосомах 4BL, 4DL и 5AL. Они кодируют три родственных белка, на 88 % идентичных белку *MLO* ячменя и, очевидно,

произошли от трех исходных предковых геномов пшеницы. Ортолог *Mlo* в геноме риса, *OsMlo2* (группа сцепления 3), восстанавливал чувствительность *mlo*-мутантов ячменя к *B. graminis* в опытах по транзientной экспрессии [151]. В геноме риса обнаружено 12 потенциальных представителей семейства генов *MLO* [152]. Для определения их функций авторы совместили метадаанные анализа экспрессии, транскриптомного и филогенетического анализов. Различные члены семейства генов *OsMLO* различаются по тканевой специфичности, участвуют в различных физиологических реакциях, в том числе и в реакциях на воздействие стрессоров. Экспрессия одного из генов, *OsMLO3*, снижалась при поражении возбудителем пирикуляриоза *Magnaporthe oryzae* (T.T. Hebert) M.E. Barr, что предполагает участие этого гена в защитных реакциях [152].

В геноме модельного вида *Brachypodium distachyon* (L.) P. Beauv. обнаружено 11 консервативных генов *BdMLO*, распределенных по пяти хромосомам. Как и у других растений, гены *BdMLO* содержат семь консервативных трансмембранных доменов и кальмодулин-связывающие сайты. Один из идентифицированных генов, *BdMLO*, возможно, является потенциальным геном-кандидатом устойчивости к мучнистой росе [153]. Число гомологов *MLO* в секвенированных геномах ряда других растений варьировало от 12 до 19 [154]. Гены *MLO* однодольных и двудольных растений характеризуются рядом специфических особенностей, являющихся, по-видимому, результатом негативного отбора. Вместе с тем, результаты опытов по гетерологичной комплементации (экспрессии аллелей чувствительности одного вида в устойчивом генотипе другого) свидетельствуют о наличии ряда консервативных функциональных особенностей, играющих роль при взаимодействии с возбудителями мучнистой росы растений [154].

Обсуждались различные подходы к получению новых вариантов *mlo*, в числе которых подавление экспрессии аллеля дикого типа (*Mlo*) с помощью РНК-интерференции, а также методы, не использующие трансгенез (TILLING) или с его ограниченным использованием (с помощью систем редактирования геномов TALEN и CRISP/CAS9) [148]. Результаты практической реализации технологии TILLING для модификаций последовательностей

гомеологов *TaMlo-A1*, *TaMlo-B1* и *TaMlo-D1 copia* Cadenza мягкой пшеницы представлены в работе J. Acevedo-Garcia et al. [155]. Авторы получили 16 миссенс-мутаций, каждая из которых приводила к единичным заменам аминокислот. Линии, созданные на основе тройных и (в отдельных случаях) двойных мутантов, характеризовались устойчивостью к *B. graminis* и в то же время не имели признаков, обусловленных негативными плейотропными эффектами рецессивных аллелей *mlo*.

Выявлена зависимость эффективности индуцированных мутаций от их положения в гене *Mlo*: наиболее эффективными оказались мутации, затрагивающие вторую и третью цитоплазматические петли мембранного белка [156]. C.R. Ingvarsdson et al. [157] обнаружили различия в эффективности индуцированных мутаций у гомеологичных генов. С помощью технологии TILLING авторами были получены серии мутантов гомеологов *Mlo-A1* и *Mlo-B1* у сорта Kronos твердой пшеницы. Эффекты мутаций в гене *Mlo-B1* в целом оказались более сильными по сравнению с мутациями в гене *Mlo-A1*, однако наилучший результат наблюдался для генотипов, несущих мутации в обоих локусах — *Mlo-A1* и *Mlo-B1*.

Устойчивость к мучнистой росе может быть повышена за счет мутаций других генов, участвующих в защитных реакциях растений. С помощью технологии CRISP/CAS9 Y. Zhang et al. [158] получили мутации локализованных в хромосомах 1AS, 1BL и 1BL гомеологов консервативного гена *TaEDR1* (*enhanced disease resistance*) мягкой пшеницы, который является негативным регулятором устойчивости. Тройные мутанты *Taedr1* были устойчивы к возбудителю мучнистой росы.

Лишь два из более чем 40 известных к настоящему времени мутантных аллелей *mlo* — спонтанный *mlo11* и индуцированный *mlo9* — использовались в селекции ячменя в 1970-х и в начале 1980-х гг. В настоящее время иммунитет более половины сортов ярового ячменя, возделываемого в центральной Европе, связан с использованием аллелей *mlo* [91].

Накопленная к настоящему времени информация об особенностях генетического разнообразия злаковых культур по устойчивости к *B. graminis* подтверждает справедливость сформулированных

Н.И. Вавиловым «Законов естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям» [159]. Число идентифицированных главных генов устойчивости культивируемых злаков к мучнистой росе велико, и их список с течением времени постоянно пополняется. Гены, детерминирующие расоспецифическую устойчивость злаков, имеют общий принцип структурной организации (относятся к классу NLR-рецепторов иммунного ответа), которая обеспечивает возможность их коэволюции с генами паразита. Все это согласуется с первым законом, согласно которому вероятность обнаружения устойчивых форм тем выше, чем выше специализация паразита.

«Вторым основным законом, определяющим вероятность нахождения иммунных сортов и видов среди данного культурного растения, является наличие или отсутствие резкой генетической дивергенции... Наиболее контрастные различия по иммунитету выявляют растения, цитогенетически резко дифференцированные на различные виды» [159]. Это положение также иллюстрируют обсуждаемые в статье данные. В частности, возделываемые виды рода *Triticum* имеют сложный геномный состав, характеризуются высоким уровнем полиморфизма, тогда как культурный ячмень характеризуется относительно низким уровнем генетического разнообразия. У пшеницы в разных хромосомах (преимущественно геномов А и В) идентифицировано большое число генов устойчивости к мучнистой росе, тогда как у ячменя обсуждаются преимущественно два локуса (*Mla* и *Mlo*) с большим числом аллелей.

В соответствии с третьим законом реакция иммунитета соответствует экологическому типу растения и наиболее контрастные различия по иммунитету выявляются в контрастных условиях среды. Н.И. Вавилов считал, что иммунитет вырабатывается только в тех условиях, которые способствуют развитию инфекции [159]. По мнению M.S. Wolfe, J.M. McDermott [160], вероятный центр происхождения *B. graminis* f. sp. *hordei* — Средиземноморье и Ближний Восток. Все аллельные варианты генов *Mla* и *Mlo*, детерминирующие соответственно расоспецифическую и длительную устойчивость к *B. graminis* обнаружены лишь у образцов из стран Восточной Африки и Ближнего Востока.

Согласно четвертому закону, в природе широко распространен групповой, или комплексный, иммунитет [159]. Данные о структуре и функциях ассоциированных с устойчивостью генов позволяют понять механизмы такой устойчивости. Возрастная устойчивость к нескольким патогенам — возбудителям мучнистой росы, а также бурой, желтой и стеблевой ржавчины у генотипов пшеницы, несущих кластеры генов *Lr34/Yr18/Pm38/Sr57* и *Lr67/Yr46/Pm46/Sr55*, фактически обусловлена плейотропными эффектами одного гена, кодирующего белок, с транспортной функцией — АВС-транспортер (*Lr34*) и гексозный транспортер (*Lr67*).

Исходя из вышеуказанных закономерностей, Н.И. Вавилов формулирует пятый и шестой законы. «Зная эволюцию данного культурного растения, <...> можно предвидеть в значительной мере местонахождение интересующих селекционера иммунных форм». «Эколого-географические правильности в выявлении иммунитета являются сравнительно общими, присущими различным растениям, относящимся нередко к разным родам и даже семействам» [159]. Подтверждают эти закономерности обсуждавшиеся ранее результаты изучения устойчивости злаков к патогену. Например, у овса (род *Avena*), так же как и у ячменя (род *Hordeum*), наиболее устойчивые формы происходят из Средиземноморья и Северной Африки [107, 108].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Злаковые культуры характеризуются широким генетическим разнообразием по устойчивости к мучнистой росе. В силу специфичности отношений паразит—хозяин многие гены достаточно быстро утрачивают свою эффективность, что обуславливает необходимость поиска новых доноров устойчивости. Генофонд культурных видов относительно беден устойчивыми формами. В этой связи в последнее время наиболее важное значение при пополнении запаса эффективных генов приобрела интрогрессия устойчивости от диких родичей. Так, среди 92 идентифицированных к настоящему времени аллелей устойчивости мягкой пшеницы к *B. graminis* 48 переданы от геномов диких родичей: *Aegilops* sp., *Secale* sp., *Dasypyrum* (*Haynaldia* sp.), *Thinopyrum* sp.,

Agropyron. Новые источники устойчивости могут быть получены с помощью традиционных методов мутагенеза (например, множественные аллели *mlo* ячменя), а также путем целевых изменений последовательностей генов, в частности, с применением технологий TILLING и CRISP/CAS9. Информация о структурно-функциональной организации генов устойчивости и молекулярных механизмах формирования признака пока еще весьма ограничена и касается исключительно пшеницы и ячменя. Идентифицированные на молекулярном уровне гены *Pm2*, *Pm3*, *TmMla1* мягкой пшеницы, *Pm60* дикой однозернянки *T. urartu*, *Pm8* ржи, *Mla* ячменя кодируют белки NLR и CLR; *Mlo* ячменя — рецептор-подобные белки; *Lr34*, *Lr67*, *Pm21* пшеницы — транспортные белки и рецептор-подобные киназы.

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 18-016-00075) и в рамках государственного задания ВИАР (бюджетный проект № 0662-2019-0006).

ЛИТЕРАТУРА

1. Marchal E. De la specialisation du paristisme chez l'Erysiphe graminis. *Compt Rend Acad Sci Paris*. 1902;135:210-212.
2. Troch V, Audenaert K, Bekaert B, et al. Phylogeography and virulence structure of the powdery mildew population on its 'new' host triticale. *BMC Evol Biol*. 2012; 12:76. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-76>.
3. Klocke B, Flath K, Miedaner T. Virulence phenotypes in powdery mildew (*Blumeria graminis*) populations and resistance genes in triticale (*×Triticosecale*). *Eur J Plant Pathol*. 2013;137(3):463-476. <https://doi.org/10.1007/s10658-013-0257-9>.
4. Hsam SL, Zeller FJ. Breeding for powdery mildew resistance in common wheat (*Triticum aestivum* L.). In: R.R. Belanger, W.R. Bushnell, A.J. Dik, T.L. Carver, ed. The Powdery Mildews, a Comprehensive Treatise. APS Press: St. Paul, Minnesota, USA; 2002. P. 219-238.
5. Flor HH. Current status of the gene-for-gene concept. *Annu Rev Phytopathol*. 1971;9(1):275-296. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.09.090171.001423>.
6. Zhang Y, Lubberstedt T, Xu M. The genetic and molecular basis of plant resistance to pathogens. *J Genet Genomics*. 2013;40(1):23-35. <https://doi.org/10.1016/j.jgg.2012.11.003>.
7. Dodds PN, Rathjen JP. Plant immunity: towards an integrated view of plant-pathogen interactions. *Nat Rev Genet*. 2010;11(8):539-548. <https://doi.org/10.1038/nrg2812>.
8. Briggie LW. Near-isogenic lines of wheat with genes for resistance to *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici*. *Crop Sci*. 1969;9(1):70-72. <https://doi.org/10.2135/cropsci1969.0011183X000900010023x>.
9. Briggie LW, Sears ER. Linkage of resistance to *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* (*Pm3*) and hairy glume (*Hg*) on chromosome 1A of wheat. *Crop Sci*. 1966;6(6): 559-561. <https://doi.org/10.2135/cropsci1966.0011183X000600060017x>.
10. Zeller FJ, Lutz J, Stephan U. Chromosome location of genes for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L.). 1. *MLK* and other alleles at the *Pm3* locus. *Euphytica*. 1993;68(3): 223-229. <https://doi.org/10.1007/BF00029876>.
11. Sourdille P, Robe P, Tixier MH, et al. Location of *Pm3g*, a powdery mildew resistance allele in wheat, by using a monosomic analysis and by identifying associated molecular markers. *Euphytica*. 1999;110(3): 193-198. <https://doi.org/10.1023/A:1003713219799>.
12. Zeller FJ, Hsam SL. Progress in breeding for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L.). In: A.E. Slinkard, ed. Proceedings of the 9th International Wheat Genetics Symposium; 1998 Aug 2-7; Saskatoon, SK, Canada. Saskatoon: University of Saskatchewan; 1998. P. 178-180.
13. Yahiaoui N, Kaur N, Keller B. Independent evolution of functional *Pm3* resistance genes in wild tetraploid wheat and domesticated bread wheat. *Plant J*. 2009;57(5):846-856. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2008.03731.x>.
14. Bhullar NK, Street K, Mackay M, et al. Unlocking wheat genetic resources for the molecular identification of previously undescribed functional alleles at the *Pm3* resistance locus. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2009;106(23): 9519-9524. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904152106>.
15. Shi AN, Leath S, Murphy JP. A major gene for powdery mildew resistance transferred to common wheat from wild einkorn wheat. *Phytopathology*. 1998;88(2): 144-7. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.1998.88.2.144>.
16. Lowry JR, Sammons DJ, Baenziger PS, Moseman JG. Identification and characterization of the gene conditioning powdery mildew resistance in Amigo wheat. *Crop Sci*. 1984;24(1):129-132. <https://doi.org/10.2135/cropsci1984.0011183X002400010030x>.

17. Heun M, Friebe B, Bushuk W. Chromosomal location of the powdery mildew resistance gene of Amigo wheat. *Phytopathology*. 1990;80(10):1129-1133. <https://doi.org/10.1094/Phyto-80-1129>.
18. Hao YF, Liu AF, Wang YH, et al. Pm23: a new allele of *Pm4* located on chromosome 2AL in wheat. *Theor Appl Genet*. 2008;117(8):1205-1212. <https://doi.org/10.1007/s00122-008-0827-y>.
19. Li G, Cowger C, Wang X, et al. Characterization of *Pm65*, a new powdery mildew resistance gene on chromosome 2AL of a facultative wheat cultivar. *Theor Appl Genet*. 2019;132(9):22625-32. <https://doi.org/10.1007/s00122-019-03377-2>.
20. Mohler V, Bauer C, Schweizer G, et al. *Pm50*: a new powdery mildew resistance gene in common wheat derived from cultivated emmer. *J Appl Genet*. 2013;54(3):259-263. <https://doi.org/10.1007/s13353-013-0158-9>.
21. The TT, McIntosh RA, Bennett FG. Cytogenetical studies in wheat. IX. Monosomic analyses, telocentric mapping and linkage relationships of genes *Sr21*, *Pm4*, and *Mle*. *Aust J Biol Sci*. 1979;32(1):115-125. <https://doi.org/10.1071/BI9790115>.
22. Schmolke M, Mohler V, Hartl L, et al. A new powdery mildew resistance allele at the *Pm4* locus transferred from einkorn (*Triticum monococcum*). *Mol Breed*. 2012;29(2):449-456. <https://doi.org/10.1007/s11032-011-9561-2>.
23. Alam MA, Xue F, Wang C, Ji W. Powdery mildew resistance genes in wheat: identification and genetic analysis. *J Mol Biol Res*. 2011;1(1):20-39. <https://doi.org/10.5539/jmbr.v1n1p20>.
24. Sun H, Hu J, Song W, et al. Pm61: a recessive gene for resistance to powdery mildew in wheat landrace Xuxusanyuehuang identified by comparative genomics analysis. *Theor Appl Genet*. 2018;131(10):2085-2097. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3135-1>.
25. Reader SM, Miller TE. The introduction into bread wheat of a major gene for resistance to powdery mildew from wild emmer wheat. *Euphytica*. 1991;53(1):57-60. <https://doi.org/10.1007/BF00032033>.
26. Zhang R, Sun B, Chen J, et al. *Pm55*, a developmental-stage and tissue-specific powdery mildew resistance gene introgressed from *Dasypyrum villosum* into common wheat. *Theor Appl Genet*. 2016;129(10):1975-1984. <https://doi.org/10.1007/s00122-016-2753-8>.
27. Hao M, Liu M, Luo J, et al. Introgression of powdery mildew resistance gene *Pm56* on rye chromosome arm 6RS into wheat. *Front Plant Sci*. 2018;9:1040. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01040>.
28. Qi LL, Cao MS, Chen PD, et al. Identification, mapping, and application of polymorphic DNA associated with resistance gene *Pm21* of wheat. *Genome*. 1996;39(1):191-7. <https://doi.org/10.1139/g96-025>.
29. Hsam SL, Huang XQ, Earnst F, et al. Chromosomal location of genes for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.). 5. Alleles at the *Pm1* locus. *Theor Appl Genet*. 1998;96(8):1129-1134. <https://doi.org/10.1007/s001220050848>.
30. Singrun CH, Hsam SL, Hartl L, et al. Powdery mildew resistance gene *Pm22* in cultivar Virest is a member of the complex *Pm1* locus in common wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.). *Theor Appl Genet*. 2003;106(8):1420-1424. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-1187-7>.
31. Schneider DM, Heun M, Fischbeck G. Inheritance of the powdery mildew resistance gene *Pm9* in relation to *Pm1* and *Pm2* of wheat. *Plant Breed*. 1991;107(2):161-164. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1991.tb00545.x>.
32. Tan C, Li G, Cowger C, et al. Characterization of *Pm59*, a novel powdery mildew resistance gene in Afghanistan wheat landrace PI 181356. *Theor Appl Genet*. 2018;131(5):1145-1152. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3067-9>.
33. Perugini LD, Murphy JP, Marshall D, Brown-Guedira G. *Pm37*, a new broadly effective powdery mildew resistance gene from *Triticum timopheevii*. *Theor Appl Genet*. 2008;116(3):417-425. <https://doi.org/10.1007/s00122-007-0679-x>.
34. Zou SZ, Wang H, Li YW, et al. The NB-LRR gene *Pm60* confers powdery mildew resistance in wheat. *New Phytol*. 2018;218(1):298-309. <https://doi.org/10.1111/nph.14964>.
35. Peusha H, Enno T, Prulilin O. Chromosomal location of powdery mildew resistance genes and cytogenetic analysis of meiosis in common wheat cultivar Meri. *Hereditas*. 2000;132(1):29-34. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.2000.00029.x>.
36. Lillemo M, Asali B, Singh RP, et al. The adult plant rust resistance loci *Lr34/Yr18* and *Lr46/Yr29* are important determinants of partial resistance to powdery mildew in bread wheat line Saar. *Theor Appl Genet*.

- 2008;116(8):1155-1166. <https://doi.org/10.1007/s00122-008-0743-1>.
37. Hsam SL, Lapochkina IF, Zeller FJ. Chromosomal location of genes for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.). 8. Gene *Pm32* in a wheat-Aegilops speltoides translocation line. *Euphytica*. 2003;133(3):367-370. <https://doi.org/10.1023/A:1025738513638>.
 38. Lukaszewski AJ. Manipulation of the 1RS. 1BL translocation in wheat by induced homoeologous recombination. *Crop Sci*. 2000;40(1):216-225. <https://doi.org/10.2135/cropsci2000.401216x>.
 39. Zhao Z, Sun H, Song W, et al. Genetic analysis and detection of the gene *MILX99* on chromosome 2BL conferring resistance to powdery mildew in the wheat cultivar Liangxing 99. *Theor Appl Genet*. 2013;126(12):3081-3089. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2194-6>.
 40. Tan C, Li G, Cowger C, et al. Characterization of *Pm63*, a powdery mildew resistance gene in Iranian landrace PI 628024. *Theor Appl Genet*. 2019;132(4):1137-1144. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3265-5>.
 41. Jørgensen JH, Jensen CJ. Gene *Pm6* for resistance to powdery mildew in wheat. *Euphytica*. 1973;22(2):423. <https://doi.org/10.1007/BF00022656>.
 42. Rong JK, Millet E, Manisterski J, Feldman M. A new powdery mildew resistance gene: introgression from wild emmer into common wheat and RFLP-based mapping. *Euphytica*. 2000;115(2):121-126. <https://doi.org/10.1023/A:1003950431049>.
 43. Zhu ZD, Zhou RG, Kong XY, et al. Microsatellite markers linked to 2 powdery mildew resistance genes introgressed from *Triticum carthlicum* accession PS5 into common wheat. *Genome*. 2005;48(4):585-590. <https://doi.org/10.1139/G05-016>.
 44. Wei H, Liu ZJ, Zhu J, et al. Identification and genetic mapping of *pm42*, a new recessive wheat powdery mildew resistance gene derived from wild emmer (*Triticum turgidum* var. *dicoccoides*). *Theor Appl Genet*. 2009;119(2):223-230. <https://doi.org/10.1007/s00122-009-1031-4>.
 45. Piarulli L, Gadaleta A, Mangini G, et al. Molecular identification of a new powdery mildew resistance gene on chromosome 2BS from *Triticum turgidum* ssp. *dicoccum*. *Plant Sci*. 2012;196:101-106. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.07.015>.
 46. Zhang D, Zhu K, Dong L, et al. Wheat powdery mildew resistance gene *Pm64* derived from wild emmer (*Triticum turgidum* var. *dicoccoides*) is tightly linked in repulsion with stripe rust resistance gene *Yr5*. *Crop J*. 2019;7(6):761-770. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2019.03.003>.
 47. Liu W, Koo DH, Xia Q, et al. Homoeologous recombination based transfer and molecular cytogenetic mapping of powdery mildew resistant gene *Pm57* from *Aegilops searsii* into wheat. *Theor Appl Genet*. 2017;130(4):841-848. <https://doi.org/10.1007/s00122-017-2855-y>.
 48. Zhan H, Li G, Zhang X, et al. Chromosomal location and comparative genomics analysis of powdery mildew resistance gene *Pm51* in a putative wheat — *Thinopyrum ponticum* introgression line. *PLoS One*. 2014;9(11): e113455. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113455>.
 49. Zhang R, Fan Y, Kong L, et al. *Pm62*, an adult-plant powdery mildew resistance gene introgressed from *Dasypyrum villosum* chromosome arm 2VL into wheat. *Theor Appl Genet*. 2018;131(12):2613-20. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3176-5>.
 50. Li G, Fang T, Zhang H, et al. Molecular identification of a new powdery mildew resistance gene *Pm41* on chromosome 3BL derived from wild emmer (*Triticum turgidum* var. *dicoccoides*). *Theor Appl Genet*. 2009;119(3):531-539. <https://doi.org/10.1007/s00122-009-1061-y>.
 51. Cenci A, D'Ovidio R, Tanzarella OA, et al. Identification of molecular markers linked to *Pm13*, an *Aegilops longissima* gene conferring resistance to powdery mildew in wheat. *Theor Appl Genet*. 1999;98(3-4):448-454. <https://doi.org/10.1007/s001220051090>.
 52. Friebe B, Jiang J, Raupp WJ, et al. Characterization of wheat-alien translocations conferring resistance to diseases and pests: current status. *Euphytica*. 1996;91(1):59-87. <https://doi.org/10.1007/BF00035277>.
 53. Liu ZY, Sun QX, Ni ZF, et al. Molecular characterization of a novel powdery mildew resistance gene *Pm30* in wheat originating from wild emmer. *Euphytica*. 2002;123(1):21-29. <https://doi.org/10.1023/A:1014471113511>.
 54. Blanco A, Gadaleta A, Cenci A, et al. Molecular mapping of the novel powdery mildew resistance gene *Pm36* introgressed from *Triticum turgidum* var. *dicoccoides* in durum wheat. *Theor Appl Genet*. 2008;117(1):135-142. <https://doi.org/10.1007/s00122-008-0760-0>.

55. Petersen S, Lyerly JH, Worthington ML, et al. Mapping of powdery mildew resistance gene *Pm53* introgressed from *Aegilops speltoides* into soft red winter wheat. *Theor Appl Genet.* 2015;128(2):303-312. <https://doi.org/10.1007/s00122-014-2430-8>.
56. Tosa Y, Tokunaga H, Ogura H. Identification of a gene for resistance to wheatgrass powdery mildew fungus in common wheat cultivar Chinese Spring. *Genome.* 1988;30(4):612-14. <https://doi.org/10.1139/g88-103>.
57. Tosa Y, Sakai K. The genetics of resistance of hexaploid wheat to the wheatgrass powdery mildew fungus. *Genome.* 1990;33(2):225-230. <https://doi.org/10.1139/g90-035>.
58. Hao Y, Parks R, Cowger C, et al. Molecular characterization of a new powdery mildew resistance gene *Pm54* in soft red winter wheat. *Theor Appl Genet.* 2015;128(3):465-476. <https://doi.org/10.1007/s00122-014-2445-1>.
59. Järve K, Peusha HO, Tsymbalova J, et al. Chromosomal location of a *Triticum timopheevii*: derived powdery mildew resistance gene transferred to common wheat. *Genome.* 2000;43(2):377-381. <https://doi.org/10.1139/g99-141>.
60. Jia J, Devos KM, Chao S, et al. RFLP-based maps of homoeologous group-6 chromosomes of wheat and their application in the tagging of *Pm12*, a powdery mildew resistance gene transferred from *Aegilops speltoides* to wheat. *Theor Appl Genet.* 1996;92(5):559-565. <https://doi.org/10.1007/BF00224558>.
61. Friebe B, Heun M, Tuleen N, et al. Cytogenetically monitored transfer of powdery mildew resistance from rye into wheat. *Crop Sci.* 1994;34(3):621-625. <https://doi.org/10.2135/cropsci1994.0011183X003400030003x>.
62. Hsam SL, Huang XQ, Zeller FJ. Chromosomal location of genes for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L. em. Thell.) 6. Alleles at the *Pm5* locus. *Theor Appl Genet.* 2001;102(1):127-133. <https://doi.org/10.1007/s001220051627>.
63. Huang XQ, Wang LX, Xu MX, Roder MS. Microsatellite mapping of the powdery mildew resistance gene *Pm5e* in common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet.* 2003;106(5):858-865. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-1146-3>.
64. Xiao M, Song F, Jiao J, et al. Identification of the gene *Pm47* on chromosome 7BS conferring resistance to powdery mildew in the Chinese wheat landrace Hongyanglazi. *Theor Appl Genet.* 2013;126(5):1397-1403. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2060-6>.
65. Luo PG, Luo HY, Chang ZJ, et al. Characterization and chromosomal location of *Pm40* in common wheat: a new gene for resistance to powdery mildew derived from *Elytrigia intermedium*. *Theor Appl Genet.* 2009;118(6):1059-1064. <https://doi.org/10.1007/s00122-009-0962-0>.
66. Tosa Y, Tsujimoto H, Ogura H. A gene involved in the resistance of wheat to wheatgrass powdery mildew fungus. *Genome.* 1987;29(6):850-852. <https://doi.org/10.1139/g87-145>.
67. Huang XQ, Hsam SL, Zeller FJ, et al. Molecular mapping of the wheat powdery mildew resistance gene *Pm24* and marker validation for molecular breeding. *Theor Appl Genet.* 2000;101(3):407-14. <https://doi.org/10.1007/s001220051497>.
68. Huang XQ, Röder MS. High-density genetic and physical bin mapping of wheat chromosome 1D reveals that the powdery mildew resistance gene *Pm24* is located in a highly recombinogenic region. *Genetica.* 2011;139(9):1179-1187. <https://doi.org/10.1007/s10709-011-9620-y>.
69. Xue F, Wang C, Li C, et al. Molecular mapping of a powdery mildew resistance gene in common wheat landrace Baihulu and its allelism with *Pm24*. *Theor Appl Genet.* 2012;125(7):1425-1432. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-1923-6>.
70. Wiersma AT, Pulman JA, Brown LK, et al. Identification of *Pm58* from *Aegilops tauschii*. *Theor Appl Genet.* 2017;130(6):1123-1133. <https://doi.org/10.1007/s00122-017-2874-8>.
71. He R, Chang Z, Yang Z, et al. Inheritance and mapping of powdery mildew resistance gene *Pm43* introgressed from *Thinopyrum intermedium* into wheat. *Theor Appl Genet.* 2009;118(6):1173-1180. <https://doi.org/10.1007/s00122-009-0971-z>.
72. Herrera-Foessel SA, Singh RP, Lillemo M, et al. *Lr67/Yr46* confers adult plant resistance to stem rust and powdery mildew in wheat. *Theor Appl Genet.* 2014;127(4):781-789. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2256-9>.
73. Xu H, Yi Y, Ma P, et al. Molecular tagging of a new broad-spectrum powdery mildew resistance allele *Pm2* in Chinese wheat landrace Niaomai. *Theor Appl Genet.* 2015;128(10):2077-2084. <https://doi.org/10.1007/s00122-015-2568-z>.

74. Gao H, Zhu F, Jiang Y, et al. Genetic analysis and molecular mapping of a new powdery mildew resistant gene *Pm46* in common wheat. *Theor Appl Genet.* 2012;125(5):967-973. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-1886-7>.
75. McIntosh RA, Dubcovsky J, Rogers WJ, et al. Catalogue of gene symbols for wheat: 2013-2014 supplement. Available from: <https://shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2013.pdf>.
76. Qiu Y, Sun X, Zhou R, et al. Identification of microsatellite markers linked to powdery mildew resistance gene *Pm2* in wheat. *Cereal Res Commun.* 2006;34(4):1267-1273. <https://doi.org/10.1556/CRC.34.2006.4.268>.
77. Miranda LM, Murphy JP, Marshall D, Leath S. *Pm34*: a new powdery mildew resistance gene transferred from *Aegilops tauschii* Coss. to common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet.* 2006;113(8):1497-1504. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0397-9>.
78. Miranda LM, Murphy JP, Marshall D, et al. Chromosomal location of *Pm35*, a novel *Aegilops tauschii* derived powdery mildew resistance gene introgressed into common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet.* 2007;114(8):1451-6. <https://doi.org/10.1007/s00122-007-0530-4>.
79. Ma PT, Xu HX, Xu YF, et al. Molecular mapping of a new powdery mildew resistance gene *Pm2b* in Chinese breeding line KM2939. *Theor Appl Genet.* 2015;128(4):613-622. <https://doi.org/10.1007/s00122-015-2457-5>.
80. Ma H, Kong Z, Fu B, et al. Identification and mapping of a new powdery mildew resistance gene on chromosome 6D of common wheat. *Theor Appl Genet.* 2011;123(7):1099-1106. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1651-3>.
81. Spielmeier W, McIntosh RA, Kolmer J, Lagudah ES. Powdery mildew resistance and *Lr34/Yr18* genes for durable resistance to leaf and stripe rust cosegregate at a locus on the short arm of chromosome 7D of wheat. *Theor Appl Genet.* 2005;111(4):731-735. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-2058-9>.
82. Lutz J, Hsam SL, Limpert E, Zeller FJ. Chromosomal location of powdery mildew resistance genes in *Triticum aestivum* L. (common wheat). 2. Genes *Pm2* and *Pm19* from *Aegilops squarrosa* L. *Hereditas.* 1995;74(2):152-156. <https://doi.org/10.1038/hdy.1995.22>.
83. Zeller FJ, Kong L, Hartl L, et al. Chromosomal location of genes for resistance to powdery mildew in common wheat (*Triticum aestivum* L. em Thell.). 7. Gene *Pm29* in line Pova. *Euphytica.* 2002;123(2):187-194. <https://doi.org/10.1023/A:1014944619304>.
84. Li Z, Lan C, He Z, et al. Overview and application of QTL for adult plant resistance to leaf rust and powdery mildew in wheat. *Crop Sci.* 2014;54(5):1907-1925. <https://doi.org/10.2135/cropsci2014.02.0162>.
85. Tang S, Hu Y, Zhong S, Luo P. The potential role of powdery mildew-resistance gene *Pm40* in Chinese wheat-breeding programs in the post-*Pm21* era. *Engineering.* 2018;4:500-506. <https://doi.org/10.1016/j.eng.2018.06.004>.
86. Švec M, Miklovičová M. Structure of populations of wheat powdery mildew (*Erysiphe graminis* DC f. sp. *tritici* Marchal) in Central Europe in 1993-1996: I. Dynamics of virulence. *Eur J Plant Pathol.* 1998;104(6):537-544. <https://doi.org/10.1023/A:1008642816326>.
87. Hurni S, Brunner S, Stirnweis D, et al. Powdery mildew resistance gene *Pm8* derived from rye is suppressed by its wheat ortholog *Pm3*. *Plant J.* 2014;79(6):904-913. <https://doi.org/10.1111/tpj.12593>.
88. Jørgensen JH, Wolfe M. Genetics of powdery mildew resistance in barley. *CRC Crit Rev Plant Sci.* 1994;13(1):97-119. <https://doi.org/10.1080/07352689409701910>.
89. Wei F, Gobelman-Werner K, Morroll SM, et al. The *Mla* (powdery mildew) resistance cluster is associated with three NBS-LRR gene families and suppressed recombination within a 240-kb DNA interval on chromosome 5S (1HS) of barley. *Genetics.* 1999;153(4):1929-1948.
90. Seeholzer S, Tsuchimatsu T, Jordan T, et al. Diversity at the *Mla* powdery mildew resistance locus from cultivated barley reveals sites of positive selection. *Mol Plant Microbe Interact.* 2010;23(4):497-509. <https://doi.org/10.1094/MPMI-23-4-0497>.
91. Kusch S, Panstruga R. *mlo*-Based resistance: an apparently universal "weapon" to defeat powdery mildew disease. *Mol Plant Microbe Interact.* 2017;30(3):179-189. <https://doi.org/10.1094/MPMI-12-16-0255-CR>.
92. Dreiseitl A. Genes for resistance to powdery mildew in European barley cultivars registered in the Czech Re-

- public from 2011 to 2015. *Plant Breeding*. 2017;136(3): 351-356. <https://doi.org/10.1111/pbr.12471>.
93. Ociepa T, Okoń S, Nucua A, et al. Molecular identification and chromosomal localization of new powdery mildew resistance gene *Pm11* in oat. *Theor Appl Genet*. 2020;133(1):179-185. <https://doi.org/10.1007/s00122-019-03449-3>.
 94. Hsam SL, Mohler V, Zeller FJ. The genetics of resistance to powdery mildew in cultivated oats (*Avena sativa* L.): current status of major genes. *J Appl Genetics*. 2014;55(2):155-162. <https://doi.org/10.1007/s13353-014-0196-y>.
 95. Hsam SL, Zeller FJ. Chromosomal location of genes for resistance to powdery mildew in cultivated oat (*Avena sativa* L.). 1. Gene *Eg-3* in the cultivar Mostyn. *Plant Breed*. 1998;117(2):177-178. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1998.tb01474.x>.
 96. Mohler V, Zeller FJ, Hsam SL. Molecular mapping of powdery mildew resistance gene *Eg-3* in cultivated oat (*Avena sativa* L. cv. 'Rollo'). *J Appl Genetics*. 2012;53(2):145-148. <https://doi.org/10.1007/s13353-011-0077-6>.
 97. Yu J, Herrmann M. Inheritance and mapping of a powdery mildew resistance gene introgressed from *Avena macrostachya* in cultivated oat. *Theor Appl Genet*. 2006;113(3):429-437. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0308-0>.
 98. Oliver RE, Tinker NA., Lazo GR, et al. SNP discovery and chromosome anchoring provide the first physically-anchored hexaploid oat map and reveal synteny with model species. *PLoS ONE*. 2013;8(3): e58068. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058068>.
 99. Herrmann MH, Mohler V. Locating two novel genes for resistance to powdery mildew from *Avena byzantina* in the oat genome. *Plant Breed*. 2018;137(6):832-838. <https://doi.org/10.1111/pbr.12655>.
 100. Hsam SL, Peters N., Paderina EV, et al. Genetic studies of powdery mildew resistance in common oat (*Avena sativa* L.) I. Cultivars and breeding lines grown in Western Europe and North America. *Euphytica*. 1997;96(3):421-427. <https://doi.org/10.1023/A:1003057505151>.
 101. Hsam SL, Paderina EV, Gordei S, Zeller FJ. Genetic studies of powdery mildew resistance in cultivated oat (*Avena sativa* L.). II. Cultivars and breeding lines grown in Northern and Eastern Europe. *Hereditas*. 1998;129(3):227-230. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1998.00227.x>.
 102. Okoń S. Identification of powdery mildew resistance genes in Polish common oat (*Avena sativa* L.) cultivars using host-pathogen tests. *Acta Agrobot*. 2012;65(3): 63-68. <https://doi.org/10.5586/aa.2012.008>.
 103. Okoń S. Effectiveness of resistant genes to powdery mildew in oat. *Crop Prot*. 2015;74:48-50. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2015.04.004>.
 104. Okoń S, Ociepa T, Nucua A. Molecular identification of *Pm4* powdery mildew resistant gene in oat. *Not Bot Horti Agrobot Cluj Napoca*. 2018;46(2): 350-355. <https://doi.org/10.15835/nbha46210904>.
 105. Okoń S, Paczos-Grzęda E, Ociepa T, et al. *Avena sterilis* L. genotypes as a potential source of resistance to oat powdery mildew. *Plant Dis*. 2016;100(10): 2145-2151. <https://doi.org/10.1094/PDIS-11-15-1365-RE>.
 106. Okoń S, Ociepa T. Effectiveness of new sources of resistance against oat powdery mildew identified in *A. sterilis*. *J Plant Dis Prot*. 2018;125(5):505-510. <https://doi.org/10.1007/s41348-018-0171-7>.
 107. Okoń SM, Chrzastek M, Kowalczyk K, Koroluk A. Identification of new sources of resistance to powdery mildew in oat. *Eur J Plant Pathol*. 2014;139(1): 9-12. <https://doi.org/10.1007/s10658-013-0367-4>.
 108. Okoń S, Ociepa T, Paczos-Grzęda E, Ladizinsky G. Evaluation of resistance to *Blumeria graminis* (DC.) f. sp. *avenae*, in *Avena murphyi* and *A. magna* genotypes. *Crop Protect*. 2018;106:177-181. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2017.12.025>.
 109. Sánchez-Martín J, Rubiales D, Prats E. Resistance to powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *avenae*) in oat seedlings and adult plants. *Plant Pathol*. 2011;60(5):846-856. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2011.02453.x>.
 110. Dodds PN, Lawrence GJ, Catanzariti AM, et al. Direct protein interaction underlies gene-for-gene specificity and coevolution of the flax resistance genes and flax rust avirulence genes. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2006;103(23):8888-8893. <https://doi.org/10.1073/pnas.0602577103>.
 111. Ortiz D, de Guillen K, Cesari S, et al. Recognition of the *Magnaporthe oryzae* effector AVR-Piaby the decoy domain of the rice NLR immune receptor RGA5. *Plant Cell*. 2017;29(1):156-168. <https://doi.org/10.1105/tpc.16.00435>.
 112. Vakhrusheva OA, Nedospasov SA. System of innate immunity in plants. *Mol Biol*. 2011;45(1):16-23. <https://doi.org/10.1134/S0026893311010146>.

113. Krattinger SG, Keller B. Molecular genetics and evolution of disease resistance in cereals. *New Phytol.* 2016;212(2):320-332. <https://doi.org/10.1111/nph.14097>.
114. Keller B, Wicker T, Krattinger SG. Advances in wheat and pathogen genomics: implications for disease control. *Annu Rev Phytopathol.* 2018;56(1):67-87. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080516-035419>.
115. Lu X, Kracher B, Saur IM, et al. Allelic barley MLA immune receptors recognize sequence-unrelated avirulence effectors of the powdery mildew pathogen. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2016;113(42):E6486-E6495. <https://doi.org/10.1073/pnas.1612947113>.
116. Srichumpa P, Brunner S, Keller B, Yahiaoui N. Allelic series of four powdery mildew resistance genes at the *Pm3* locus in hexaploid bread wheat. *Plant Physiology.* 2005;139(2):885-895. <https://doi.org/10.1104/pp.105.062406>.
117. Bhullar NK, Zhang Z, Wicker T, Keller B. Wheat gene bank accessions as a source of new alleles of the powdery mildew resistance gene *Pm3*: a large scale allele mining project. *BMC Plant Biol.* 2010;10(1):88. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-10-88>.
118. Wicker T, Oberhaensli S, Parlange F, et al. The wheat powdery mildew genome shows the unique evolution of an obligate biotroph. *Nat Genet.* 2013;45(9):1092-1096. <https://doi.org/10.1038/ng.2704>.
119. Smirnova O, Shumny VK, Kochetov AV. Gene network and database for genes of wheat's resistance to pathogenic fungi. *Russ J Plant Physiol.* 2018;65(3):319-332. <https://doi.org/10.1134/S102144371803007X>.
120. Sánchez-Martín J, Steuernagel B, Ghosh S, et al. Rapid gene isolation in barley and wheat by mutant chromosome sequencing. *Genome Biol.* 2016;17(1):221. <https://doi.org/10.1186/s13059-016-1082-1>.
121. Yahiaoui N, Srichumpa P, Dudler R, Keller B. Genome analysis at different ploidy levels allows cloning of the powdery mildew resistance gene *Pm3b* from hexaploid wheat. *Plant J.* 2004;37(4):528-538. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3113X.2003.01977.x>.
122. Hurni S, Brunner S, Buchmann G, et al. Rye *Pm8* and wheat *Pm3* are orthologous genes and show evolutionary conservation of resistance function against powdery mildew. *Plant J.* 2013;76(6):957-969. <https://doi.org/10.1111/tpj.12345>.
123. Cao A, Xing L, Wang X, et al. Serine/threonine kinase gene *Stpk-V*, a key member of powdery mildew resistance gene *Pm21*, confers powdery mildew resistance in wheat. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2011;108(19):7727-7732. <https://doi.org/10.1073/pnas.1016981108>.
124. Krattinger SG, Lagudah ES, Spielmeier W, et al. A putative ABC transporter confers durable resistance to multiple fungal pathogens in wheat. *Science.* 2009;323(5919):1360-1363. <https://doi.org/10.1126/science.1166453>.
125. Moore JW, Herrera-Foessel S, Lan C, et al. A recently evolved hexose transporter variant confers resistance to multiple pathogens in wheat. *Nat Genet.* 2015;47(2):1494-1498. <https://doi.org/10.1038/ng.3439>.
126. Jordan T, Seeholzer S, Schwizer S, et al. The wheat *Mla* homologue *TmMla1* exhibits an evolutionarily conserved function against powdery mildew in both wheat and barley. *Plant J.* 2011;65(4):610-621. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113X.2010.04445.x>.
127. Wan P, Ling L, Cao S, et al. Isolation, chromosomal location, and expression analysis of putative powdery mildew resistance genes in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica.* 2007;155(1):125-133. <https://doi.org/10.1007/s10681-006-9313-2>.
128. Wei F, Wing RA, Wise RP. Genome dynamics and evolution of the *Mla* (powdery mildew) resistance locus in barley. *Plant Cell.* 2002;14(8):1903-1917. <https://doi.org/10.1105/tpc.002238>.
129. Buschges R, Hollricher K, Panstruga R, et al. The barley *Mlo* gene: a novel control element of plant pathogen resistance. *Cell.* 1997;88(5):695-705. [https://doi.org/10.1016/S0092-8674\(00\)81912-1](https://doi.org/10.1016/S0092-8674(00)81912-1).
130. Piffanelli P, Zhou F, Casais C, et al. The barley MLO modulator of defense and cell death is responsive to biotic and abiotic stress stimuli. *Plant Physiol.* 2002;129(3):1076-1085. <https://doi.org/10.1104/pp.010954>.
131. Piffanelli P, Ramsay L, Waugh R, et al. A barley cultivation-associated polymorphism conveys resistance to powdery mildew. *Nature.* 2004;430(7002):887-891. <https://doi.org/10.1038/nature02781>.
132. Ge X, Deng W, Lee ZZ, et al. Tempered *mlo* broad-spectrum resistance to barley powdery mildew in an Ethiopian landrace. *Sci Rep.* 2016;6(1):29558. <https://doi.org/10.1038/srep29558>.

133. Deppe JP, Rabbat R, Hörtensteiner S, et al. The wheat ABC transporter Lr34 modifies the lipid environment at the plasma membrane. *J Biol Chem.* 2018;293(48):18667-18679. <https://doi.org/10.1074/jbc.RA118.002532>.
134. Milne RJ, Dibley KE, Schnippenkoetter W, et al. The wheat *Lr67* gene from the sugar transport protein 13 family confers multipathogen resistance in barley. *Plant Physiol.* 2019;179(4):1285-97. <https://doi.org/10.1104/pp.18.00945>.
135. Huckelhoven R, Fodor J, Preis C, Kogel KH. Hypersensitive cell death and papilla formation in barley attacked by the powdery mildew fungus are associated with hydrogen peroxide but not with salicylic acid accumulation. *Plant Physiol.* 1999;119(4):1251-1260. <https://doi.org/10.1104/pp.119.4.1251>.
136. Shen QH, Zhou F, Bieri S, et al. Recognition specificity and RAR1/SGT1 dependence in barley *Mla* disease resistance genes to the powdery mildew fungus. *Plant Cell.* 2003;15(3):732-744. <https://doi.org/10.1105/tpc.009258>.
137. Maekawa T, Kracher B, Saur IM, et al. Subfamily-specific specialization of RGH1/MLA immune receptors in wild barley. *Mol Plant Microbe Interact.* 2019;32(1):107-119. <https://doi.org/10.1094/MPMI-07-18-0186-FI>.
138. Andersen EJ, Ali S, Reese RN, et al. Diversity and evolution of disease resistance genes in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Evol Bioinform Online.* 2016; 12:99-108. <https://doi.org/10.4137/EBO.S38085>.
139. Liu J, Cheng X, Liu D, et al. The miR9863 family regulates distinct *Mla* alleles in barley to attenuate NLR receptor-triggered disease resistance and cell-death signaling. *PLoS Genet.* 2014;10(12): e1004755. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004755>.
140. Mahadevappa M, De Scenzo RA, Wise RP. Recombination of alleles conferring specific resistance to powdery mildew at the *Mla* locus in barley. *Genome.* 1994;37(3):460-468. <https://doi.org/10.1139/g94-064>.
141. Periyannan S, Moore J, Ayliffe M, et al. The gene *Sr33*, an ortholog of barley *Mla* genes, encodes resistance to wheat stem rust race Ug99. *Science.* 2013;341(6147):786-788. <https://doi.org/10.1126/science.1239028>.
142. Mago R, Tabe L, Vautrin S, et al. Major haplotype divergence including multiple germin-like protein genes, at the wheat *Sr2* adult plant stem rust resistance locus. *BMC Plant Biol.* 2014;14(1):379. <https://doi.org/10.1186/s12870-014-0379-z>.
143. Jørgensen IH. Discovery, characterization and exploitation of Mlo powdery mildew resistance in barley. *Euphytica.* 1992;63(1-2):141-152. <https://doi.org/10.1007/BF00023919>.
144. Kim MC, Panstruga R, Elliott C, et al. Calmodulin interacts with MLO to regulate defence against mildew in barley. *Nature.* 2002;416(6879):447-450. <https://doi.org/10.1038/416447a>.
145. Freialdenhoven A, Peterhansel C, Kurth J, et al. Identification of genes required for the function of non-race-specific *mlo* resistance to powdery mildew in barley. *Plant Cell.* 1996;8:5-14. <https://doi.org/10.1105/tpc.8.1.5>.
146. Wolter M, Hollricher K, Salamini F, Schulze-Lefert P. The *mlo* resistance alleles to powdery mildew infection in barley trigger a developmentally controlled defence mimic phenotype. *Mol Gen Genet.* 1993;239(1-2):122-128. <https://doi.org/10.1007/bf00281610>.
147. Kokina A, Legzdina L, Berzina I, et al. Molecular marker-based characterization of barley powdery mildew MLO resistance locus in European varieties and breeding lines. *Agronomijas Vestis (Latvian Journal of Agronomy).* 2008;11:77-82.
148. Acevedo-Garcia J, Kusch S, Panstruga R. Magic mystery tour: MLO proteins in plant immunity and beyond. *New Phytol.* 2014;204(2):273-281. <https://doi.org/10.1111/nph.12889>.
149. Алпатьева Н.В., Абдуллаев Р.А., Анисимова И.Н., и др. Устойчивые к мучнистой росе образцы местного ячменя из Эфиопии // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. — 2016. — Т. 177. — № 4. — С. 70–78. [Alpatyeva NV, Abdullaev RA, Anisimova IN, et al. Local barley accessions from Ethiopia resistant to powdery mildew. *Works on applied botany, genetics and plant breeding.* 2016;177(4):70-78. (In Russ.)]. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2016-4-70-78>.
150. Абдуллаев Р.А., Алпатьева Н.В., Яковлева О.В., и др. Генетическое разнообразие образцов ячменя из Эфиопии по устойчивости к мучнистой росе // Российская сельскохозяйственная наука. — 2019. — № 2. — С. 7–10. [Abdullaev RA, Alpatyeva NV, Yakovleva OV, et al. Genetic diversity of barley accessions from Ethiopia for the

- powdery mildew resistance. *Russian Agricultural Science*. 2019;(2):7-10. (In Russ.]. <https://doi.org/10.31857/S2500-2627201927-10>.
151. Elliott C, Zhou F, Spielmeyer W, et al. Functional conservation of wheat and rice *Mlo* orthologs in defense modulation to the powdery Mildew fungus. *Mol Plant Microbe Interact*. 2002;159(10):1069-1077. <https://doi.org/10.1094/MPMI.2002.15.10.1069>.
 152. Nguyen VN, Vo KT, Park H, et al. A systematic view of the *MLO* family in rice suggests their novel roles in morphological development, diurnal responses, the light-signaling pathway, and various stress responses. *Front Plant Sci*. 2016;7:1413. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01413>.
 153. Ablazov A, Tombuloglu H. Genome-wide identification of the mildew resistance locus O (*MLO*) gene family in novel cereal model species *Brachypodium distachyon*. *Eur J Plant Pathol*. 2015;145(2): 239-53. <https://doi.org/10.1007/s10658-015-0833-2>.
 154. Appiano M, Catalano D, Martínez MS, et al. Monocot and dicot *MLO* powdery mildew susceptibility factors are functionally conserved in spite of the evolution of class-specific molecular features. *BMC Plant Biol*. 2015;15(1): 257. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0639-6>.
 155. Acevedo-Garcia J, Spencer D, Thieron H, et al. *mlo*-based powdery mildew resistance in hexaploid bread wheat generated by a non-transgenic TILLING approach. *Plant Biotechnol J*. 2017;15(3):367-378. <https://doi.org/10.1111/pbi.12631>.
 156. Reinstadler A, Muller J, Czembor J, et al. Novel induced *mlo* mutant alleles in combination with site-directed mutagenesis reveal functionally important domains in the heptahelical barley *Mlo* protein. *BMC Plant Biol*. 2010;10(1):31. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-10-31>.
 157. Ingvarsdén CR, Massange-Sánchez JA, Borum F, et al. Development of *mlo*-based resistance in tetraploid wheat against wheat powdery mildew. *Theor Appl Genet*. 2019;132(11):3009-22. <https://doi.org/10.1007/s00122-019-03402-4>.
 158. Zhang Y, Bai Y, Wu G, et al. Simultaneous modification of three homoeologs of *TaEDR1* by genome editing enhances powdery mildew resistance in wheat. *Plant J*. 2017;91(4):714-724. <https://doi.org/10.1111/tpj.13599>.
 159. Вавилов Н.И. Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. (Ключи к нахождению иммунных форм) // Вавилов Н.И. Избранные труды. Т. 4. — М.; Л.: Наука, 1964. — С. 430—488. [Vavilov NI. Zakony yestestvennogo immuniteta rasteniy k infektsionnym zabolevaniyam. Klyuchi k nakhozhdeniyu immunnykh form. In: Vavilov NI. Izbrannye trudy. Vol. 4. Moscow; Leningrad: Nauka; 1964. P. 430-488. (In Russ.)]
 160. Wolfe MS, McDermott JM. Population genetics of plant pathogen interactions: the example of the *Erysiphe graminis* — *Hordeum vulgare* pathosystem. *Annu Rev Phytopathol*. 1994;32(1):89-113. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.32.090194.000513>.

✿ Информация об авторе

Евгений Евгеньевич Радченко — д-р биол. наук, главный научный сотрудник, отдел генетики. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. SPIN: 1667-0530. E-mail: eugene_radchenko@rambler.ru.

Ренат Абдуллаевич Абдуллаев — канд. биол. наук, научный сотрудник, отдел генетики. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. E-mail: abdullaev.1988@list.ru.

Ирина Николаевна Анисимова — д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник, отдел генетики. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. SPIN: 5000-3256. E-mail: irina_anisimova@inbox.ru.

✿ Author and affiliations

Eugeny E. Radchenko — Doctor of Science, Main Researcher, Department of Genetics. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, St. Petersburg, Russia. SPIN: 1667-0530. E-mail: eugene_radchenko@rambler.ru.

Renat A. Abdullaev — PhD, Researcher, Department of Genetics. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, St. Petersburg, Russia. E-mail: abdullaev.1988@list.ru.

Irina N. Anisimova — Doctor of Science, Leader Researcher, Department of Genetics. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, St. Petersburg, Russia. SPIN: 5000-3256. E-mail: irina_anisimova@inbox.ru.

АНАЛИЗ ИНТРОГРЕССИВНЫХ ЛИНИЙ МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ ГОРОХА ПО КОМПОНЕНТНОМУ СОСТАВУ БЕЛКОВ СЕМЯН

© С.В. Бобков¹, И.А. Бычков¹, Т.Н. Селихова¹, Е.В. Семенова², М.А. Вишнякова²

¹ ФГБНУ «Федеральный научный центр зернобобовых и крупяных культур», Орел;

² ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург

Для цитирования: Бобков С.В., Бычков И.А., Селихова Т.Н., и т. д. Анализ интрогрессивных линий межвидовых гибридов гороха по компонентному составу белков семян // Экологическая генетика. — 2020. — Т. 18. — № 1. — С. 79–88. <https://doi.org/10.17816/ecogen16099>.

Поступила: 17.09.2019

Одобрена: 21.02.2020

Принята: 19.03.2020

✿ У гороха передача ценных аллелей дикого вида в гибриды и их использование в селекции затруднительны вследствие низкой скрещиваемости видов. В случаях получения гибридов остается открытым вопрос о степени интрогрессии чужеродного материала. В статье приводятся результаты оценки результативности осуществленных авторами скрещиваний культурного гороха (*Pisum sativum*) с диким видом *P. fulvum* на основе анализа компонентного состава белков семян родителей и гибридных линий BC₂F₅, полученных путем двух возвратных скрещиваний. Анализ эффективности интрогрессии генетического материала родителей по каждой полиморфной позиции электрофоретического спектра показал, что соотношение фактических частот компонентов культурного и дикого видов у гибридов соответствовало ожидаемому уровню в 73 % позиций спектра. Эффективность интрогрессии генов, отвечающих за отдельные белковые компоненты, характерные для дикого вида, у межвидовых гибридов гороха при отсутствии отбора существенно превышала ожидаемый уровень.

✿ **Ключевые слова:** горох; *Pisum sativum*; *P. fulvum*; межвидовой гибрид; SDS-PAGE; интрогрессия; белок; белковый компонент; изоформа.

ANALYSIS OF INTROGRESSIVE LINES OF INTER-SPECIES PEA HYBRIDS BY BAND COMPOSITION OF SEED PROTEINS

© S.V. Bobkov¹, I.A. Bychkov¹, T.N. Selikhova¹, E.V. Semenova², M.A. Vishnyakova²

¹ Federal Scientific Center of Legumes and Groats Crops, Orel, Russia;

² Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, St. Petersburg, Russia

Cite this article as: Bobkov SV, Bychkov IA, Selikhova TN, et al.

Analysis of introgressive lines of inter-species pea hybrids by band composition of seed proteins.

Ecological genetics. 2020;18(1):79-88. <https://doi.org/10.17816/ecogen16099>.

Received: 17.09.2019

Revised: 21.02.2020

Accepted: 19.03.2020

✿ **Background.** The reproductive incompatibility of cultivated (*Pisum sativum*) and wild (*P. fulvum*) pea species determines the difficulties of obtaining hybrids as well as the transfer of valuable wild parent alleles into interspecific hybrids and their use in the breeding process. The aim of the research was a comparative study of protein spectra of pea interspecific hybrids BC₂F₅ *P. sativum* × *P. fulvum* obtained by the authors and their parents. **Materials and methods.** The band composition of seed proteins in the interspecific hybrids of peas BC₂F₅, variety Stabil (*P. sativum*) × accession from VIR collection I-609881 (*P. fulvum*) has been studied. Effectiveness of parent gene transfer determining each polymorphic position of electrophoretic spectrum were evaluated. **Results.** The ratio of the actual frequencies of the bands of the cultivated and wild parents in the introgression lines corresponded to the expected level in 73 % positions of the electrophoretic spectrum. The introgression rate of individual seed protein bands from wild parent into interspecific pea hybrids in the absence of selection significantly exceeded the expected level, which may indicate the adaptive value of alleles encoding unique seed protein isoforms. **Conclusion.** The possibility of introgressive transfer of wild-type alleles to the cultivated genotypes of pea, as well as the presence of identified cultivated isoforms of storage proteins in all studied lines of BC₂F₅ interspecific hybrids in 88.2% of the polymorphic positions of the electrophoretic spectrum, indicates the possibility of using the wild species *P. fulvum* in pea breeding.

✿ **Keywords:** peas; *Pisum sativum*; *P. fulvum*; interspecific hybrid; SDS-PAGE; introgression; protein; protein band; isophorm.

ВВЕДЕНИЕ

Появление новых концепций селекции «неодоместикации» и «обратной селекции», пытающихся использовать желательные признаки диких видов для интрогрессии в культивируемые — свидетельство не угасающего и, напротив, возрастающего интереса к диким родичам культурных растений [1, 2]. Приводятся и новые доказательства важности использования представителей диких таксонов гороха в качестве источников генетического разнообразия, не вовлеченного ранее в культурную эволюцию гороха (*Pisum sativum* L.) [3, 4]. Молекулярно-генетические исследования мировых коллекций гороха способствовали усилению интереса к дикому виду — красно-желтому гороху (*P. fulvum* Sibth. et Smith.) как источнику генов устойчивости к абиотическим стрессорам (засуха, экстремальные температуры), болезням и вредителям [5–7]. Установлено, что корни растений *P. fulvum* проникают в почву с высокой скоростью на большую глубину, что является важным признаком для селекции на устойчивость к засухе [8]. Отдельные образцы *P. fulvum* обладают генами устойчивости к аскохитозу [9, 10], мучнистой росе [11], ржавчине [12], заразице [13] и гороховой зерновке [14]. В настоящее время идентифицированы специфичные для *P. fulvum* гены устойчивости к гороховой зерновке [6] и мучнистой росе [11, 15], а также QTL (Quantitative trait locus — локус количественных признаков), ассоциированный с устойчивостью красно-желтого гороха к ржавчине [12].

К настоящему времени межвидовая гибридизация культурного гороха с диким видом *P. fulvum* привела к созданию линий гороха с повышенной (но не полной, как у родительского образца *P. fulvum*) устойчивостью к гороховой зерновке [16] и мучнистой росе [11].

Однако различный размер геномов (у *P. fulvum* он составляет 108,9 % по отношению к *P. sativum*) [17], различия кариотипов видов, влекущие нарушения мейоза [18], ядерно-цитоплазматическая несовместимость [19] затрудняют передачу ценных аллелей дикого родителя в межвидовые гибриды и определяют низкую результативность скрещиваний [20, 21]. В успешных скрещиваниях интрогрессия ценных аллелей связана с проблемой сопутствующего переноса сцепленного

с ними нежелательного генетического материала. Для уменьшения количества вредных аллелей требуется проведение определенного числа возвратных скрещиваний [2]. При этом необходимо сохранить в гибридах пул аллелей, сформированный в ходе культурной эволюции гороха для поддержания высокого качества зерна и высокой урожайности [22].

Цель наших исследований — характеристика линий межвидовых гибридов гороха *P. sativum* × *P. fulvum*, полученных в ходе проведения возвратных скрещиваний (BC_2F_5) и самоопыления, по компонентному составу белков семян, в том числе запасных белков: конвицилина, вицилина и легумина и сравнение их с белковыми спектрами родителей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В исследовании были использованы 10 линий межвидовых гибридов гороха A1-R, A2-R, A3-R, A4-S, A5-S, A6-S, A7-R, A11-R, A12-R, A13-R поколения BC_2F_5 , полученных в результате скрещивания растений сорта Стабил (*P. sativum*) с образцом и-608881 дикого вида *P. fulvum* из коллекции ВИР [23]. Сорт австрийской селекции Стабил — высокопродуктивный зерновой, среднеспелый, безлисточковый, пластичный, включенный в Государственный реестр селекционных достижений в 2006 г. и допущенный к использованию в трех регионах Российской Федерации [24]. Среди изученных линий семь ранее были оценены как устойчивые к мучнистой росе (обозначены индексом R) и три линии охарактеризованы как восприимчивые (индекс S) [25].

Растения выращивали в нерегулируемых условиях тепличного бокса (при высоких температурах летом и пониженных осенью). В процессе вегетации растений наблюдались значительные перепады температуры днем и ночью, что создавало благоприятные условия для поражения растений мучнистой росой.

Для выделения и разделения белков семян гороха использовали стандартный метод SDS-PAGE электрофореза [26]. Белки экстрагировали из одного семени, полученного с отдельного растения каждой линии межвидовых гибридов. С каждого семени для экстракции белка брали две навески муки по 4 мг. Электрофорез проводили с ис-

пользованием камеры для вертикального электрофореза VE-4 (Хеликон, Россия). Содержание полиакриламида в разделяющем геле составляло 12,5 %, а в концентрирующем — 5 %.

Позиции компонентов белков у гибридных линий гороха определяли по реперным компонентам 10, 50, 90 белков спектра семян сои [26]. Использовали семена сорта сои Ланцетная селекции ФГБНУ «Федеральный научный центр зерновых и крупяных культур» и ФГБОУ ВО «Белгородский государственный аграрный университет» [24]. Интенсивность окрашивания компонентов выражали в баллах и характеризовали как: 1 — слабую, 2 — интенсивную и 3 — очень интенсивную и составляли в тексте в круглых скобках.

Непроцессированный легумин на гелевых пластинах локализовался в компонентах с молекулярной массой 60–65 кДа, α - и β -субъединицы легумина располагались в компонентах с массой 35–46 и 21–23 кДа соответственно [27]. Идентификацию непроцессированного вицилина ($\alpha + \beta + \gamma$) проводили по компонентам с молекулярной массой 47–50 кДа, $\alpha + \beta$ вицилина — 30–36 кДа, $\beta + \gamma$ вицилина — 25–30 кДа, индивидуальных фракций α , β , γ вицилина — 13–20 кДа. Липоксигеназу и конвицилин определяли по компонентам с молекулярной массой 100 и 70 кДа соответственно [23, 28, 29]. Компоненты идентифицировали с использованием набора маркеров с молекулярной массой 6,5–200 кДа (Sigma-Aldrich, США).

Индекс полиморфизма вычисляли путем деления числа полиморфных белковых компонентов на общее число сравниваемых пар. При оценке полиморфизма учитывали различия по наличию и интенсивности окрашивания компонентов. При сравнении спектров сорта Стабил и образца и-609881 полиморфными считали компоненты, различающиеся либо по наличию (0 или 1, 2, 3), либо по интенсивности (1, 2, 3) окрашивания [30].

Соответствие фактических и ожидаемых частот фенотипических классов оценивали по каждой полиморфной позиции компонентов у 10 интрогрессивных гибридов гороха по критерию χ^2 с использованием функции ХИ2.ТЕСТ компьютерной программы EXCEL 2010 (Microsoft Corporation). Ожидаемые частоты фенотипических классов рассчитывали исходя из частот аллелей родителей с коррекцией на два возвратных скрещивания.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В электрофоретических спектрах семян линий межвидовых гибридов гороха и их родителей содержалось 70 позиций белковых компонентов. Среди них 40 позиций являлись полиморфными. Индекс полиморфизма составил 0,47. Между сортом Стабил и образцом *P. fulvum* (и-6098881) наблюдались различия как по наличию компонентов белков, так и по их интенсивности (рис. 1). В 30 из 40 полиморфных позиций электрофоретических спектров полиморфизм выражался в наличии и отсутствии компонентов, а в 10 позициях — в различной интенсивности их окрашивания, что служило мерой количества белка в компоненте. По типу полиморфизма компонентов родители распределялись на четыре группы: А, Б, В, Г (см. таблицу). В группе А полиморфизм характеризовался наличием компонентов у дикого родителя и их отсутствием у сорта Стабил. В группе Б полиморфные компоненты родителей различались по интенсивности окрашивания, при этом более интенсивные компоненты принадлежали образцу дикого вида. В группах В и Г полиморфизм характеризовался наличием или более выраженной интенсивностью окрашивания компонентов у культурного родителя сорта Стабил.

Липоксигеназа у сорта Стабил была локализована в компонентах 6, 7 и 8, при этом полиморфным являлся интенсивно (3) окрашенный компонент 6 (см. таблицу, рис. 1). Следует отметить, что образец и-609881 характеризовался наличием интенсивно окрашенного компонента 3 (см. таблицу), предположительно содержащего специфичную изоформу липоксигеназы [30, 31], которая отсутствовала в белковом комплексе сорта Стабил. Исходя из того что интенсивные (3) компоненты 3 и 6 сопряжены между собой (отсутствуют у одного родителя и присутствуют у другого), их можно рассматривать в качестве главных изоформ липоксигеназы у дикого образца и-609881 и сорта Стабил соответственно (рис. 1). Линии межвидовых гибридов гороха, как устойчивые, так и восприимчивые к возбудителю мучнистой росы, характеризовались наличием только одного интенсивного компонента — 6.

Конвицилин у родителей сорта Стабил и образца и-609881 располагался в двух интенсивных (3) компонентах 17 и 20 и трех неинтенсивных (1) —

Полиморфные компоненты белков семян в спектрах родителей гибридной комбинации Стабил × *P. fulvum* (и-609881) и интрогрессивных линий гороха BC₂F₅

Компо- нент	Роди- тели		Интрогрессивные линии гороха											Число линий с ком- понентами <i>P. fulvum</i> в группах А и Б, и компонентами сорта Стабил в группах В и Г, (фактическое соотно- шение фенотипических классов)	Значимость отличий (χ^2 , p) от ожидаемого соотношения 9,84 : 0,16 (62,5 : 1)
	Стабил	и-609881	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A11	A12	A13	Белок		
Устойчивость к мучнистой росе			R	R	R	S	S	S	R	R	R	R			
А. Наличие компонентов только у дикого родителя															
21	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	Cv	1 (9 : 1)	0,034259481
22	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	Lg	3 (7 : 3)	8,21671E-13
30	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Lg	0 (10 : 0)	0,686772471
38	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	0 (10 : 0)	0,686772471
41	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	0 (10 : 0)	0,686772471
54	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Vc $\alpha + \beta$	0 (10 : 0)	0,686772471
62	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	0 (10 : 0)	0,686772471
73	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	0 (10 : 0)	0,686772471
101	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	0 (10 : 0)	0,686772471
Б. Большее количество белка в компонентах дикого родителя															
3	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	LOX	0 (10 : 0)	0,686772471
12	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	—	2 (8 : 2)	3,53079E-06
20	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Cv	0 (10 : 0)	0,686772471
32	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Lg	0 (10 : 0)	0,686772471
В. Наличие компонентов только у культурного родителя															
4	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	—	10 (10 : 0)	0,686772471
13	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	—	10 (10 : 0)	0,686772471
15	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	—	5 (5 : 5)	3,18641E-34
16	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	—	7 (7 : 3)	8,21671E-13
19	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	Cv	5 (5 : 5)	3,18641E-34
24	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Lg	10 (10 : 0)	0,686772471
27	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Lg	10 (10 : 0)	0,686772471
33	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Lg	0	—
43	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Lg α	10 (10 : 0)	0,686772471
45	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	—	8 (8 : 2)	3,53079E-06
51	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Vc $\alpha + \beta$	10 (10 : 0)	0,686772471
56	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	—	10 (10 : 0)	0,686772471
61	2	0	2	2	2	1	1	2	2	2	1	1	—	6 (6 : 4)	3,74934E-22
67	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	—	10 (10 : 0)	0,686772471
71	3	0	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	Vc $\beta + \gamma$	10 (10 : 0)	0,686772471
74	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Vc $\beta + \gamma$	10 (10 : 0)	0,686772471
76	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	—	9 (9 : 1)	0,034259481
90	2	0	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Lg β	10 (10 : 0)	0,686772471
104	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Vc β	10 (10 : 0)	0,686772471
105	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Vc γ	10 (10 : 0)	0,686772471
106	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	Vc γ	10 (10 : 0)	0,686772471

Продолжение табл.

Компо- нент	Роди- тели		Интрогрессивные линии гороха											Число линий с ком- понентами <i>P. fulvum</i> в группах А и Б, и компонентами сорта Стабил в группах В и Г, (фактическое соотно- шение фенотипических классов)	Значимость отличий (χ^2, p) от ожидаемого соотношения 9,84 : 0,16 (62,5 : 1)
	Стабил	и-609881	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A11	A12	A13	Белок		
Устойчивость к мучнистой росе			R	R	R	S	S	S	R	R	R	R			
Г. Больше количество белка в компонентах культурного родителя															
6	3	1	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	LOX	10 (10 : 0)	0,686772471
42	3	1	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	Lg α	10 (10 : 0)	0,686772471
50	3	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	Vc $\alpha + \beta$	9 (9 : 1)	0,034259481
55	3	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	Vc $\alpha + \beta$	10 (10 : 0)	0,686772471
86	3	1	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	Lg β	10 (10 : 0)	0,686772471
98	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	Vc α	10 (10 : 0)	0,686772471

Примечание. Полужирным выделены компоненты с существенными отличиями от ожидаемой частоты, индексами R и S обозначены устойчивые и неустойчивые к мучнистой росе интрогрессивные линии гороха. Обозначения белков: Cv — конвицилин, Lg — легумин, Vc — вицилин, LOX — липоксигеназа.

18, 19, 21 (рис. 1). Компоненты 19, 20, 21 были полиморфными (см. таблицу). Интенсивный компонент 17 присутствовал у обоих родителей. Другой интенсивный компонент 20 был характерен только для спектра образца и-609881. Из интенсивных компонентов линии гороха содержали только 17-й, а компонент 20 образца и-609881 был потерян в результате возвратных скрещиваний и самоопыления. Число линий с неинтенсивными компонентами 19 и 21 сорта Стабил составляло 50–92 %.

Для определения локализации запасного белка легумина проводили дополнительное исследование — электрофорез белков семян сорта Стабил в присутствии и отсутствии β -меркаптоэтанола. При отсутствии β -меркаптоэтанола происходило накопление непротесированного легумина в компонентах с молекулярной массой 60–65 кДа. Его присутствие в буфере для нанесения белка приводило к восстановлению дисульфидных связей, и молекула легумина расщеплялась на две

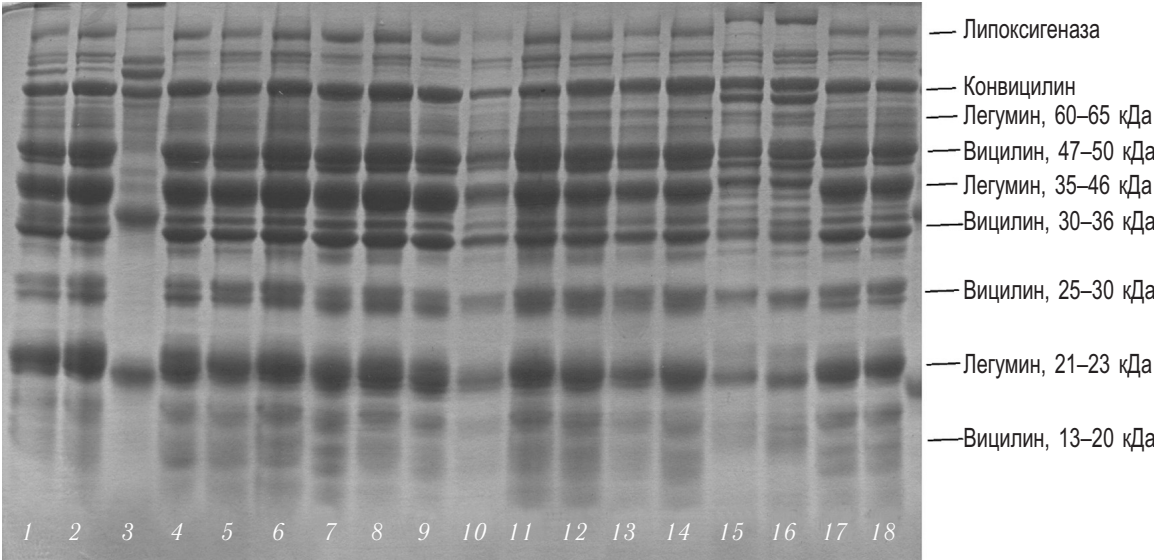


Рис. 1. Электрофоретические спектры белков семян родителей гибридной комбинации сорта Стабил $\times$ и-609881 (*P. fulvum*) и семян интрогрессивных линий гороха. Интрогрессивные линии: 1 — A1; 2 — A2; 4 — A3; 5 — A4; 6 — A5; 7 — A6; 8 — A7; 9 — A8; 10 — A9; 11 — A10; 12 — A11; 13 — A12; 14 — A13. Родители: 15, 16 — и-609881 (*P. fulvum*); 17, 18 — сорт Стабил. Белки семян сои сорта Ланцетная локализованы в 3-м спектре

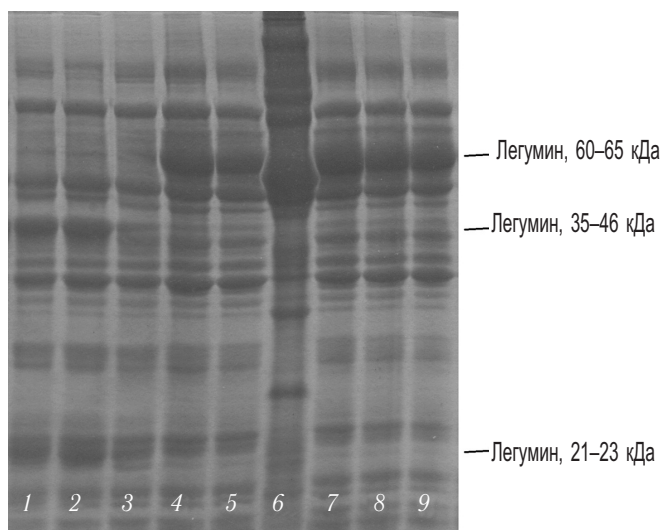


Рис. 2. Электрофоретические спектры белков семян сорта Стабил: 1–3 — спектры, полученные в присутствии меркаптоэтанола, 4–9 — спектры без меркаптоэтанола, 6 — спектр сои. В отсутствие меркаптоэтанола легумин локализуется преимущественно в области 60–65 кДа. В присутствии меркаптоэтанола молекула легумина диссоциирует на 2 субъединицы с молекулярными массами 35–46 и 21–23 кДа

субъединицы α и β с молекулярными массами 35–46 и 21–23 кДа соответственно (рис. 2).

В области непротесированного легумина после применения β -меркаптоэтанола оставались 12 компонентов с низкой интенсивностью окрашивания (1), которые занимали обширную часть электрофоретического спектра. Не исключено, что содержащиеся в этих компонентах белки не являлись легумином (см. таблицу, рис. 1, 2). Из 12 компонентов области нередуцированного легумина только 7 были полиморфными. Кислая (α) субъединица легумина (35–46 кДа) была представлена тремя белковыми компонентами 42, 43 и 44 (рис. 1). Компоненты 42 и 43 с интенсивной окраской (2, 3) были полиморфными (см. таблицу). В целом компоненты образца дикого вида характеризовались меньшей интенсивностью окрашивания, что указывало на меньшее количество легумина в семенах дикого гороха. Линии межвидовых гибридов гороха унаследовали компонентный состав кислой (α) субъединицы легумина сорта гороха Стабил. Основная (β) субъединица легумина также была локализована в 3 компонентах электрофоретического спектра 86, 88 и 90. Компоненты 86 и 90 являлись полиморфными. Более интенсивные компоненты присутствовали в спектре сорта Стабил. Все линии гороха, как

и в случае с кислой субъединицей легумина, содержали компоненты сорта Стабил, представляющих β -субъединицу легумина.

Непротесированный вицилин (47–50 кДа) располагался в двух смежных компонентах 34 и 37 (рис. 1). При этом сорт Стабил и образец и-609881 не отличались между собой как по наличию, так и по интенсивности окрашивания компонентов непротесированного вицилина. Интрогрессивные линии сохранили указанные компоненты. Протесированный вицилин $\alpha + \beta$ (30–36 кДа) локализовался в четырех компонентах — 50, 51, 54, 55. Основные изоформы вицилина $\alpha + \beta$ были представлены в двух интенсивно (3) окрашенных компонентах — 50 и 55 (рис. 1). Изоформы протесированного вицилина $\beta + \gamma$ (25–30 кДа) были локализованы в четырех компонентах: 70, 71, 73, 74, при этом три компонента (70, 71, 73) у сорта Стабил были интенсивно окрашенными. Компоненты 71, 73, 74 были полиморфными. У интрогрессивных линий гороха все компоненты протесированного вицилина $\alpha + \beta$ и $\beta + \gamma$, а также α , β , γ представляли изоформы сорта Стабил (см. таблицу).

Доля генома дикого вида у линий гороха BC_2F_5 составляла 12,5 %. Проведение двух возвратных скрещиваний межвидовых гибридов с растениями сорта Стабил и самоопыления в течение пяти поколений теоретически обеспечивает 99,2 % уровень гомозиготности. Ожидаемые частоты аллелей образца дикого вида и сорта Стабил, кодирующих изоформы белков в полиморфных позициях электрофоретических спектров, равнялись 0,125 и 0,875, а ожидаемые частоты фенотипических классов — 0,016 и 0,984 соответственно.

У линий межвидовых гибридов оценку наличия компонентов с белками дикого вида гороха проводили только в группах А и Б. В группе В оценивали только наличие белков культурного гороха вследствие отсутствия компонентов дикого вида в полиморфных позициях родительских спектров. В группе Г не исключена скрытая интрогрессия генетического материала дикого вида, однако в целом здесь также оценивали наличие белков культурного родителя.

Оценка эффективности передачи генов родителей по каждой полиморфной позиции электрофоретического спектра показала, что соотноше-

ние фактических частот компонентов культурного и дикого родителей у интрогрессивных линий межвидовых гибридов гороха соответствовало ожидаемому уровню в 73 % позиций электрофоретического спектра (см. таблицу).

В группах А и Б только 3 из 13 (23 %) компонентов образца дикого вида присутствовали хотя бы в одной интрогрессивной линии гороха. В группе А только 2 компонента образца *P. fulvum* из 9 : 21 (конвицилин) и 22 (легумин) остались в интрогрессивных линиях гороха. Скорость интрогрессии указанных компонентов была существенно выше ожидаемой величины ($p = 0,034259481$ и $8,21671E-13$ соответственно). В группе Б у интрогрессивных линий гороха из четырех полиморфных компонентов присутствовал только один интенсивный компонент *P. fulvum* 12 с частотой 0,2. Темп интрогрессии гена, определяющего компонент 12, был существенно выше ожидаемой величины ($p = 3,53079E-06$). Десять компонентов дикого родителя отсутствовали во всех изученных линиях гороха. Однако использование критерия χ^2 подтвердило идентичность ($p = 0,686772471$) ожидаемого и фактического распределения этих компонентов в интрогрессивных линиях гороха.

В группе В компоненты сорта Стабил в 15 позициях из 21 (71,4 %) присутствовали во всех интрогрессивных линиях гороха. При этом фактическая частота компонентов культурного родителя соответствовала ожидаемому уровню ($p = 0,686772471$). Среди компонентов этой группы 52,4 % были представлены запасными белками (см. таблицу). Шесть компонентов сорта Стабил в группе В присутствовали не у всех, а только у 50–90 % линий межвидовых гибридов. Компоненты сорта Стабил 15, 19 (конвицилин) и 61 в интрогрессивных линиях присутствовали с частотами 0,5–0,6, что существенно ниже ожидаемого уровня ($p = 3,18641E-34$, $3,18641E-34$, $3,74934E-22$ соответственно). Частота компонентов сорта Стабил 16, 45, 76 в линиях составила 0,7–0,9, что также было существенно ниже ожидаемого уровня ($p = 8,21671E-13$, $3,53079E-06$ и $0,034259481$ соответственно). В группе Г белковые компоненты сорта Стабил присутствовали во всех линиях гороха, за исключением компонента 50 (вицилин $\alpha + \beta$), который наблюдался в ин-

трогрессивных линиях с частотой 0,8, существенно ниже ожидаемой ($p = 0,034259481$).

Таким образом, по предварительным данным в гибридном материале BC_2F_5 с использованием двух беккроссов, при отсутствии отбора по компонентному составу белков семян в группах А и Б наличие белковых компонентов 12, 21 и 22 существенно превышало ожидаемый уровень. В остальных 10 полиморфных позициях компоненты дикого гороха полностью отсутствовали во всех интрогрессивных линиях гороха, что для гибридов BC_2F_5 соответствовало ожидаемому уровню. В группах В и Г присутствовало 27 полиморфных позиций электрофоретического спектра. В этих группах 17 компонентов с идентифицированными запасными белками вицилином, конвицилином, легумином и липоксигеназой 15 (88,2 %) присутствовали во всех интрогрессивных линиях гороха. Частота остальных компонентов с идентифицированными запасными белками: 19 (конвицилин) и 50 (вицилин $\alpha + \beta$) была существенно ниже ожидаемого уровня. Следует отметить, что изоформа нередуцированного легумина компонента 33, содержащаяся в сорте Стабил, отсутствовала во всех линиях межвидовых гибридов. Четыре неидентифицированных компонента культурного родителя имелись у всех интрогрессивных линий гороха. Частоты неидентифицированных компонентов культурного родителя 15, 16, 45, 61, 76 у интрогрессивных линий оказались ниже ожидаемого уровня. По литературным данным, неидентифицированные компоненты белков семян могут быть ответственными за энергию, метаболизм или устойчивость к стрессам [31].

Высокая степень интрогрессии в отдельных локусах, может служить показателем генетического дрейфа или адаптивной ценности генов, имеющих селективное преимущество, или находящихся в тесной связи с другими генами, подвергающимися положительному отбору [32]. Низкая степень интрогрессии в отдельных локусах указывает на наличие в них аллелей, ответственных за репродуктивную изоляцию вида [33]. В перспективе, для исследования дифференцированной интрогрессии генов белков семян из генома дикого вида *P. fulvum* и поиска аллелей, обладающих адаптивными свойствами, необходимо на первом этапе исключить возвратные скрещивания и в различных генерациях межвидовых гибридов гороха

проводить исследования частот отдельных белков семян для выявления аллелей с высокими адаптивными свойствами. Полученные данные можно использовать для селективного переноса адаптивных аллелей диких родичей в геномы элитных сортов гороха.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При изучении линий межвидовых гибридов гороха (BC_2F_5 *P. sativum* × *P. fulvum*) сделана попытка определения степени интрогрессии генетического материала дикого вида в геном культурного на основе анализа компонентного состава белков их семян в сравнении с родителями, что имеет важное значение для селекции гороха на высокое качество зерна. Оценка эффективности передачи генов родителей по каждой полиморфной позиции электрофоретического спектра показала, что соотношение фактических частот компонентов культурного и дикого родителей у интрогрессивных линий межвидовых гибридов гороха соответствовало ожидаемому уровню в 73 % позициях электрофоретического спектра. Судя по частоте отдельных белковых компонентов дикого родителя, темп интрогрессии у межвидовых гибридов гороха при отсутствии отбора существенно превышал ожидаемый уровень. Есть основания полагать, что быстрый темп интрогрессии присущ аллелям с адаптивной ценностью. Наличие компонентов запасных белков культурного вида у всех линий, полученных в результате двух возвратных скрещиваний, наблюдали в 88,2 % полиморфных позициях спектра. В целом наши опыты подтвердили возможность использования дикого вида *P. fulvum*, обладающего рядом свойств адаптивности, в селекционном процессе гороха с перспективой передать эти свойства культурному виду.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и образования по пункту программы фундаментальных научных исследований государственных академий 0636-2019-0008 «Мобилизация генетических ресурсов зернобобовых и крупяных культур для использования в селекционном процессе» и бюджетного проекта 0662-2019-0002 по научному обеспечению эффективного использования мирового генофонда зернобобовых культур и их диких родичей из коллекции ВИР.

ЛИТЕРАТУРА

1. McCouch S, Baute GJ, Bradeen J, et al. Agriculture: feeding the future. *Nature*. 2013;499(7456):23-24. <https://doi.org/10.1038/499023a>.
2. Dempewolf H, Baute G, Anderson J, et al. Past and future use of wild relatives in crop breeding. *Crop Science*. 2017;57:1070-1082. <https://doi.org/10.2135/cropsci2016.10.0885>.
3. Smýkal P, Kenicer G, Flavell AJ, et al. Phylogeny, phylogeography and genetic diversity of the *Pisum* genus. *Plant Genetic Resources*. 2011;9(1):4-18. <https://doi.org/10.1017/s147926211000033x>.
4. Костерин О.Э. Перспективы использования диких сородичей в селекции гороха (*Pisum sativum* L.) // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2015. — Т. 19. — № 2. — С. 4–14. [Kosterin OE. Prospects of the use of wild relatives for pea (*Pisum sativum* L.) breeding. *Vavilov journal of genetics and breeding*. 2015;19(2):4-14. (In Russ.)]. <https://doi.org/10.18699/VJ15.019>.
5. Ochatt SJ, Benabdelmouna A, Marget P, et al. Overcoming hybridization barriers between pea and some of its wild relatives. *Euphytica*. 2004;137(1):353-359. <https://doi.org/10.1023/b: euph.0000040476.57938.81>.
6. Byrne OM, Hardie DC, Khan TN, et al. Genetic analysis of pod and seed resistance to pea weevil in a *Pisum sativum* × *P. fulvum* interspecific cross. *Australian J Agricultural Res*. 2008;59(9):854-862. <https://doi.org/10.1071/ar07353>.
7. Clement SL, McPhee KE, Elberson LR, Evans MA. Pea weevil, *Bruchus pisorum* L. (Coleoptera: Bruchidae), resistance in *Pisum sativum* × *Pisum fulvum* interspecific crosses. *Plant Breeding*. 2009;128(5):478-485. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2008.01603.x>.
8. Ali SM, Sharma B, Ambrose MJ. Current status and future strategy in breeding pea to improve resistance to biotic and abiotic stresses. *Euphytica*. 1994;73(1-2):115-126. <https://doi.org/10.1007/bf00027188>.
9. Fondevilla S, Avila CM, Cubero JI, Rubiales D. Response of *Micosphaerella pinodes* in a germplasm collection of *Pisum* ssp. *Plant Breeding*. 2005;124(3):313-315. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2005.01104.x>.
10. Carrillo E, Rubiales D, Pérez-de-Luque A, Fondevilla S. Characterization of mechanisms of resistance against *Didymella pinodes* in *Pisum* spp.

- Eur J Plant Pathol.* 2013;135(4):761-769. <https://doi.org/10.1007/s10658-012-0116-0>.
11. Fondevilla S, Torres AM, Moreno MT, Rubiales D. Identification of a new gene for resistance to powdery mildew in *Pisum fulvum*, a wild relative of pea. *Breed Sci.* 2007;57(2):181-184. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.57.181>.
 12. Barilli E, Satovic Z, Rubiales D, Torres A. Mapping of quantitative trait loci controlling partial resistance against rust incited by *Uromyces pisi* (Pers.) Wint. in a *Pisum fulvum* L. intraspecific cross. *Euphytica.* 2010;175(2):151-159. <https://doi.org/10.1007/s10681-010-0141-z>.
 13. Rubiales D, Moreno MT, Sillero JC. Search for resistance to crenata broomrape (*Orobancha crenata* Forsk.) in pea germplasm. *Genet Res Crop Evol.* 2005;52(7):853-861. <https://doi.org/10.1007/s10722-003-6116-3>.
 14. Clement SL, Hardie DC, Elberson R. Variation among accessions of *Pisum fulvum* for resistance to pea weevil. *Crop Science.* 2002;42(6):2167-73. <https://doi.org/10.2135/cropsci2002.2167>.
 15. Fondevilla S, Cubero JJ, Rubiales D. Confirmation that the *Er3* gene, conferring resistance to *Erysiphe pisi* in pea, is a different gene from *er1* and *er2* genes. *Plant Breeding.* 2011;130(2):281-282. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2010.01769.x>.
 16. Aryamanesh N, Byrne O, Hardie DC, et al. Large-scale density-based screening for pea weevil resistance in advanced backcross lines derived from cultivated field pea (*Pisum sativum*) and *Pisum fulvum*. *Crop Pasture Science.* 2012;63(7):612-618. <https://doi.org/10.1071/cp12225>.
 17. Baranyi M, Greilhuber J, Swiecicki WK. Genome size in wild *Pisum* species. *Theor Appl Genet.* 1996;93(5-6):717-721. <https://doi.org/10.1007/bf00224067>.
 18. Errico A, Conicella C, Venora G. Karyotype studies on *Pisum fulvum* and *Pisum sativum* using a chromosome image analysis system. *Genome.* 1991;34(1):105-108. <https://doi.org/10.1139/g91-017>.
 19. Bogdanova VS, Kosterin OE. Hybridization barrier between *Pisum fulvum* Sibth. et Smith and *P. sativum* L. is partly due to nuclear-chloroplast incompatibility. *Pisum Genet.* 2007;39:8-9.
 20. De Martino T, Errico A, Lassandro A, Conicella C. Distorting segregation resulting from pea chromosome reconstruction with alien segments from *Pisum fulvum*. *J Heredity.* 2000;91(4):322-325. <https://doi.org/10.1093/jhered/91.4.322>.
 21. Kosterin OE, Bogdanova VS, Galieva ER. Reciprocal compatibility within the genus *Pisum* L. as studied in F1 hybrids. 2. Crosses involving *P. fulvum* Sibth. et Smith. *Gen Res Crop Evol.* 2019;66(2):383-399. <https://doi.org/10.1007/s10722-018-0714-6>.
 22. Weeden NF. Genetic changes accompanying the domestication of *Pisum sativum*: is there a common genetic basis to the 'Domestication syndrome' for legumes? *Ann Botan.* 2007;100(5):1017-1025. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm122>.
 23. Бобков С.В., Селихова Т.Н. Получение межвидовых гибридов для интрогрессивной селекции гороха // Экологическая генетика. — 2015. — Т. 13. — № 3. — С. 40—49. [Bobkov SV, Selikhova TN. Obtaining interspecific hybrids for introgressive pea breeding. *Russ J Genet Appl Res.* 2017;7:145-152. (In Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/s2079059717020046>.
 24. Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. Сорта растений (официальное издание). — М.: ФГБНУ «Росинформаротех», 2019. — 516 с. [State register for selection achievements admitted for usage (national list). Vol. 1. Plant varieties (official publication). Moscow: Rosinformagrotekh; 2019. 516 p. (In Russ.)]
 25. Бобков С.В., Селихова Т.Н. Интрогрессия доминантного гена устойчивости к мучнистой росе из генома дикого вида гороха *Pisum fulvum* // Зернобобовые и крупяные культуры. — 2018. — № 4. — С. 20—24. [Bobkov SV, Selikhova TN. Introgression of a dominant gene conferring resistance to powdery mildew from genome of pea wild species *Pisum fulvum*. *Zernobobovye i krupyanye kul'tury.* 2018;(4):20-24. (In Russ.)]. <https://doi.org/10.24411/2309-348X-2018-11044>.
 26. Конарев В.Г. Идентификация сортов и регистрация генофонда культурных растений по белкам семян. — СПб.: ВИР, 2000. — 186 с. [Konarev VG. Identifikatsiya sortov i registratsiya genofonda kul'turnykh rasteniy po belkam semyan. Saint Petersburg: All-Russian Institute of plant genetic resources. N.I. Vavilova; 2000. 186 p. (In Russ.)]
 27. Tzitzikas EN, Vincken JP, Groot J, et al. Genetic variation in pea seed composition. *J Agric Food Chem.* 2006;54(2):425-433. <https://doi.org/10.1021/jf0519008>.
 28. Szimanowska U, Jakubczyk A, Baraniak B, Kur A. Characterization of lipoxigenase from pea seeds (*Pi-*

- sim sativum* var. *Telephone* L.). *Food Chemistry*. 2009;116(4):906-910. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2009.03.045>.
29. O'Kane FE, Happe PR, Vereijken JM, et al. Heat-induced gelation of pea legumin: comparison with soybean glycinin. *J Agric Food Chem*. 2004;52(16):5071-5078. <https://doi.org/10.1021/jf035215h>.
30. Бобков С.В., Лазарева Т.Н. Компонентный состав электрофоретических спектров запасных белков межвидовых гибридов гороха // Генетика. — 2012. — Т. 48. — № 1. — С. 56–61. [Bobkov SV, Lazareva TN. Band composition of electrophoretic spectra of storage proteins in interspecific pea hybrids. *J Genet*. 2012;48(1):47-52. (In Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/s1022795411110068>.
31. Bourgeois M, Jacquin F, Savoie V, et al. Dissecting the proteome of pea mature seeds reveals the phenotypic plasticity of seed protein composition. *Proteomics*. 2009;9(2):254-271. <https://doi.org/10.1002/pmic.200700903>.
32. Rieseberg LH, Linder CR, Seiler GJ. Chromosomal and genic barriers to introgression in *Helianthus*. *Genetics*. 1995;141:1163-1171.
33. Turner TL, Hahn MW, Nuzhdin SV. Genomic islands of speciation in *Anopheles gambiae*. *PLoS Biol*. 2005;3:e285. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0030285>.

✿ Информация об авторе

Сергей Васильевич Бобков — канд. с.-х. наук, заведующий лабораторией физиологии и биохимии растений. ФГБНУ «Федеральный научный центр зернобобовых и крупяных культур», Орел. E-mail: svbobkov@gmail.com.

Иван Александрович Бычков — младший научный сотрудник, лаборатория физиологии и биохимии растений. ФГБНУ «Федеральный научный центр зернобобовых и крупяных культур», Орел, Россия. E-mail: ivan.a.b@mail.ru.

Татьяна Николаевна Селихова — канд. биол. наук, старший научный сотрудник, лаборатория физиологии и биохимии растений. ФГБНУ «Федеральный научный центр зернобобовых и крупяных культур», Орел. E-mail: tat.selihova@yandex.ru.

Елена Викторовна Семенова — канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник, отдел генетических ресурсов зернобобовых культур. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. E-mail: e.semenova@vir.nw.ru.

Маргарита Афанасьевна Вишнякова — д-р биол. наук, заведующая отделом, отдел генетических ресурсов зернобобовых культур. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. E-mail: m.vishnyakova@gmail.com.

✿ Author and affiliations

Sergey V. Bobkov — Candidate of Agricultural Sciences, Head of Laboratory, Plant Physiology and Biochemistry Laboratory. Federal Scientific Center of Legumes and Groat Crops, Orel, Russia. E-mail: svbobkov@gmail.com.

Ivan A. Bychkov — Junior Scientist, Plant Physiology and Biochemistry Laboratory. Federal Scientific Center of Legumes and Groat Crops, Orel, Russia. E-mail: ivan.a.b@mail.ru.

Tatyana N. Selikhova — Candidate of Biological Sciences, Senior Scientist, Plant Physiology and Biochemistry Laboratory. Federal Scientific Center of Legumes and Groat Crops, Orel, Russia. E-mail: tat.selihova@yandex.ru.

Elena V. Semenova — Candidate of Biological Sciences, Lead Scientist, Department of Legumes Genetic Resources. Federal Research Center "N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources", St. Petersburg, Russia. E-mail: e.semenova@vir.nw.ru.

Margarita A. Vishnyakova — Doctor of Biological Sciences, Head of Department, Department of Legumes Genetic Resources. Federal Research Center "N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources", St. Petersburg, Russia. E-mail: m.vishnyakova@gmail.com.

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЯЧМЕНЯ И ОВСА ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ВИР

© И.Г. Лоскутов, Л.Ю. Новикова, О.Н. Ковалёва, Н.Н. Иванова, Е.В. Блинова, Г.В. Бельская

ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург

Для цитирования: Лоскутов И.Г., Новикова Л.Ю., Ковалёва О.Н., и др. Эколого-географические подходы к изучению генетического разнообразия ячменя и овса из коллекции ВИР // Экологическая генетика. — 2020. — Т. 18. — № 1. — С. 89–102. <https://doi.org/10.17816/ecogen16128>.

Поступила: 18.09.2019

Одобрена: 25.02.2020

Принята: 19.03.2020

✿ В условиях климатических изменений особое значение приобретает оценка стабильности генотипов. Для ведения направленной селекции генотипов с узкой или широкой нормой реакции необходима оценка их стабильности уже на ранних этапах селекции. Цель исследования — изучение стабильности селекционно значимых признаков образцов овса и ячменя в контрастных эколого-географических условиях. В течение 3 лет в контрастных погодных условиях Санкт-Петербурга и Тамбовской обл. были изучены 25 образцов овса и 25 — ячменя. Сорта охарактеризованы средними значениями хозяйственно ценных признаков и коэффициентами регрессии генотипа на влияние среды b_i по Эберхарту и Расселу. Наиболее чувствительными к смене эколого-географической обстановки оказались продолжительность периодов «всходы—колошение», «всходы—созревание» и урожайность зерна. Эти признаки в большей степени варьировали в зависимости от условий возделывания, чем от генотипа. По коэффициентам регрессии на условия среды достоверные различия генотипов были только по урожайности. Выделены контрастные группы сортов по коэффициентам регрессии на условия среды, генотипы с высокой урожайностью. Периоды «всходы—колошение» и «всходы—созревание», а также высота растения реагировали на изменение среды одинаково у разных сортов. Продолжительность вегетационного периода определялась суммой эффективных температур выше $15\text{ }^{\circ}\text{C}$. Сокращение вегетационного периода у обеих культур составило 3 сут при увеличении суммы эффективных температур выше $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ на $100\text{ }^{\circ}\text{C}$.

✿ **Ключевые слова:** овес; ячмень; эколого-географические испытания; экологическая пластичность; агроклиматическая регрессионная модель.

ECOLOGICAL-GEOGRAPHIC APPROACHES TO THE STUDY OF GENETIC DIVERSITY OF BARLEY AND OAT FROM THE VIR COLLECTION

© I.G. Loskutov, L.Yu. Novikova, O.N. Kovaleva, N.N. Ivanova, E.V. Blinova, G.V. Belskaya

Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, St. Petersburg, Russia

Cite this article as: Loskutov IG, Novikova LYu, Kovaleva ON, et al. Ecological-geographic approaches to the study of genetic diversity of barley and oat from the VIR collection. *Ecological genetics*. 2020;18(1):89-102. <https://doi.org/10.17816/ecogen16128>.

Received: 18.09.2019

Revised: 25.02.2020

Accepted: 19.03.2020

✿ Under conditions of climate change, the assessment of the stability of genotypes is of particular importance. To conduct directed selection of genotypes with a narrow or broad reaction rate, it is necessary to assess their stability already in the early stages of breeding. The aim of the study was to study the stability of breeding significant traits of oat and barley samples in contrasting ecological and geographical conditions. 25 oat samples and 25 barley samples were studied over 3 years under contrasting conditions in St. Petersburg and the Tambov Region. Varieties are characterized by average values of economically valuable traits and genotype regression coefficients on the influence of the b_i environment according to Eberhart and Russell. The most sensitive to a change in the ecological and geographical situation were the durations of the germination—heading, germination—harvest periods and grain yield. These characters varied to a greater extent depending on the cultivation conditions than on the genotype. According to regression coefficients for environmental conditions, significant differences in genotypes were only in yield. Contrasting groups of varieties were distinguished by regression coefficients on environmental conditions, genotypes with high productivity. The durations of “germination—heading”, “germination—harvest”, the plant height reacted to the change in the environment the same in different varieties. The duration of the growing season was determined by the sum of effective temperatures above $15\text{ }^{\circ}\text{C}$. The reduction of the growing season in both crops was 3 days with an increase in the sum of effective temperatures above $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ by $100\text{ }^{\circ}\text{C}$.

✿ **Keywords:** oats; barley; ecological-geographical tests; ecological plasticity; agroclimatic regression model.

ВВЕДЕНИЕ

Традиционное направление исследований ВИР, начатое Н.И. Вавиловым в 1923 г., — это проведение обширных географических опытов [1]. Организуя географические посе́вы, Н.И. Вавилов стремился, прежде всего, определить возможные географические пределы изменчивости и распространения сельскохозяйственных растений и полученные выводы положить в основу практических мероприятий по регулированию посевов в стране. Предстояло выяснить закономерности зависимости индивидуальной изменчивости генотипов от эколого-географических факторов. Как меняются морфологические и физиологические признаки, химизм растений, какие признаки являются консервативными и вследствие этого пригодными для таксономических целей, каково взаимоотношение среды и наследственности — все эти проблемы должны были разрешить географические опыты [2].

В настоящее время в условиях климатических изменений особое значение приобретает оценка стабильности генотипов [3]. Повышение экологической устойчивости рассматривается в качестве важнейшего условия реализации все возрастающей потенциальной продуктивности сельскохозяйственных культур [4–6]. Для ведения направленной селекции генотипов с узкой или широкой нормой реакции к конкретному набору сред необходима информация об их общей и специфической адаптивности [7]. Ключевым вопросом адаптивной селекции является проблема учета взаимодействия генотипа и среды. Отбор в одних условиях может не обеспечивать преимущества генотипов в других, что делает актуальным получение информации о генотипах и средах на ранних этапах селекции [7–9].

В этом плане актуальным является изучение в контрастных эколого-географических условиях большого разнообразия коллекционных образцов различного происхождения, которые являются исходным материалом для селекции сельскохозяйственных культур [10, 11]. Вся система изучения образцов мировой коллекции ВИР основана на географическом принципе. Сеть опытных станций, где образцы проходят трехлетнее изучение, размещена в различных эколого-географических зонах нашей страны. Выделение тех или иных генотипов,

обладающих ценными признаками, проводится на основе анализа полученных результатов изучения в течение трех лет [12].

Для оценки адаптивности сортов используется методология оценки и характеристики сортов в контрастных условиях среды (годы, пункты), обладающих дифференцирующей способностью [5, 6]. Это позволяет оценить сорта, с одной стороны, по среднему значению признака (по ряду экспериментов) и, с другой, — по чувствительности признака к условиям среды, находящихся под самостоятельным генетическим контролем и относительно независимых [5, 13]. Исследование в контрастных эколого-географических условиях позволяет, помимо определения средних характеристик, выделить генотипы широкого ареала с общей адаптивностью.

Целью данного исследования является изучение образцов овса и ячменя мировой коллекции ВИР в контрастных эколого-географических условиях и оценка изученных генотипов по стабильности селекционно значимых признаков.

МАТЕРИАЛЫ

Объектом изучения были 25 образцов овса и 25 — ячменя различного эколого-географического происхождения из мировой коллекции ВИР. Данное изучение проходило в полевых контрастных эколого-географических условиях Пушкинского (Санкт-Петербург) и Екатерининского (Тамбовская обл.) филиалов ВИР. Изучение образцов ярового ячменя и овса по морфологическим и хозяйственно биологическим признакам проведено согласно «Методическим указаниям по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса» [14]. Стандартами для изучения образцов овса служили районированные в Ленинградской обл. сорт Привет (к-14787, Московская обл.) и в Тамбовской обл. — Горизонт (к-12113, Украина). Стандартами для изучения образцов ячменя служили районированные в Ленинградской обл. сорт ярового ячменя Белогорский (к-22089, Ленинградская обл.) и в Тамбовской обл. — Дворан (к-19913, Чехия).

Изучались следующие селекционно значимые признаки: продолжительность периода «всходы — колошение» (сут), продолжительность периода «всходы — созревание» (сут), высота растения (см), масса 1000 зерен (г), урожайность

зерна с 1 м² (г), устойчивость к полеганию (балл) и устойчивость к болезням (балл) [14].

Почвенно-климатические условия

Почвы опытного поля Пушкинского филиала ВИР (ПФ) — дерново-подзолистые, легкосуглинистые, супесчаные хорошо или средне окультуренные с нейтральной или слабокислой реакцией. Почвы Екатерининского филиала ВИР (ЕФ) — выщелоченные черноземы среднесуглинистого механического состава с кислотностью близкой к нейтральной.

Климатические условия региона, в котором находится ПФ, характеризуются переходом морского климата в слабо континентальный. Сумма активных температур 1600–2000 °С. Среднегодовое количество осадков 500–600 мм, 65–75 % которых выпадает в теплое время года.

Климат Тамбовской обл., где располагается ЕФ, характеризуется резкой континентальностью. Сумма активных температур составляет 2300–2600 °С. Годовая сумма осадков 500–550 мм, 70–75 % осадков выпадает в теплый период года.

Изучение образцов овса и ячменя на полях ПФ проходило с 2013 по 2017 г. (рис. 1). Погодные условия в годы изучения существенно различались. В 2013 г. в период вегетации они были благоприятными для роста и развития ячменя. Температура воздуха в течение всей вегетации превышала средние многолетние показатели. Высокая темпе-

ратура воздуха сочеталась с высокой влажностью, вызванной обильными осадками. Избыток влаги привел к увеличению высоты растений. В 2014 г. период от всходов до колошения (май–июнь) проходил в условиях теплой и влажной погоды, с избыточным количеством осадков. Вторая половина вегетации от колошения до созревания совпала с жаркой засушливой погодой. Осадков в июле выпало в 3 раза меньше нормы, что отразилось на качестве и количестве полученного зерна. В целом погодные условия 2015 г. были благоприятными для роста и развития растений. Температура воздуха не превышала многолетние показатели. Достаточное количество тепла и влаги способствовали наливу зерна.

Погодные условия 2016 г. не существенно отличались от средних многолетних показателей. Было тепло и выпало достаточно осадков для хорошего развития растений. Избыточное увлажнение способствовало развитию фузариоза метелки, полеганию некоторых образцов и осложнило уборку урожая.

Существенно отличался от средних многолетних показателей 2017 г. Недостаток тепла в начале и середине вегетации привел к удлинению периода вегетации. Температура августа была на уровне многолетних показателей. Однако обильные осадки задержали уборку урожая. Погодные условия способствовали развитию грибных болезней.

На полях ЕФ образцы овса и ячменя изучались с 2016 по 2018 г. (рис. 1). Посев проводили

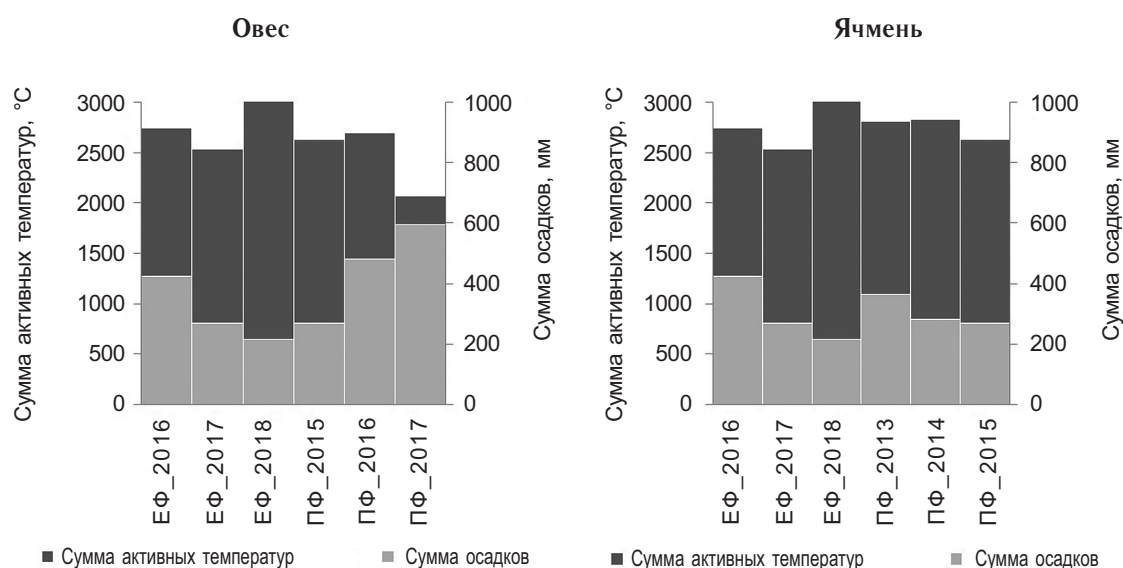


Рис. 1. Агрометеорологические условия эколого-географических испытаний образцов

в оптимальные сроки — в конце апреля (25–29 апреля). В период вегетации растений в 2016 г. была высокая температура воздуха и обильные осадки. Благоприятным для роста и развития растений был 2017 г. Посев проведен в теплую погоду при достаточном увлажнении почвы. В 2018 г. погодные условия отличались повышенной температурой воздуха и неравномерным выпадением осадков. Посев в конце апреля проведен в теплую погоду при достаточном увлажнении почвы. Тамбовская область относится к зоне недостаточного увлажнения, поэтому в годы с обильными осадками (2016, 2017) были получены более высокие урожаи зерна.

МЕТОДЫ

Изучены селекционно значимые признаки образцов овса и ячменя: продолжительности периодов «всходы — колошение» и «всходы — созревание», высота растения, масса 1000 зерен, урожайность с 1 м² и др. [14]. Методом дисперсионного анализа в пакете Statsoft Statistica 13.3 исследовано действие таких факторов, как географический пункт, среда (географический пункт × год). По методике А. Эберхарта и В.А. Рассела [15, 16] рассчитаны взаимодействия генотип × среда, где под средой понимаются 6 сочетаний географический пункт × год. Сорты охарактеризованы средними значениями хозяйственно ценных признаков, показателями пластичности (коэффициентами регрессии генотипа на среду — b_i). Достоверные различия по показателям пластичности обеих культур получены только по урожайности. В качестве лучших по урожайности взяты генотипы из верхнего квартиля распределения урожайности. В качестве контрастных групп пластичности — квартили распределения пластичности. Построены регрессионные модели продолжительности периодов «всходы — колошение» и «всходы — созревание» обеих культур. В исследовании принят уровень значимости 5 %.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика генотипов овса и ячменя в двух пунктах исследования

По данным трех лет наблюдений изучался ряд достоверных различий характеристик генотипов овса и ячменя в двух пунктах исследования. У овса

на полях ЕФ, по сравнению с ПФ, был достоверно продолжительнее период «всходы — колошение» на 2 сут ($p = 0,005$), период «всходы — созревание» был короче на 5 сут ($p = 0,000$) и масса зерна с 1 м² — выше на 371 г ($p = 0,000$). Достоверно не различались средние значения высоты растений ($p = 0,825$) и массы 1000 зерен ($p = 0,499$). На ЕФ был меньше средний балл устойчивости к полеганию (8,4), чем на ПФ (8,8). На ЕФ в 2016, 2017, 2018 гг. было отмечено грибное заболевание гельминтоспориоз (средний балл 7, 8, 8 соответственно), в 2016 и 2017 гг. — корончатая ржавчина (6 и 8 баллов соответственно). На ПФ в 2015, 2016, 2017 гг. отмечался гельминтоспориоз (7, 8, 6 соответственно), стеблевая ржавчина (5, 8, 9 баллов соответственно) и вирус желтой карликовости ячменя (ВЖКЯ) (7, 9, 9 баллов соответственно) [14].

У ячменя на ЕФ по сравнению с ПФ период «всходы — колошение» был достоверно продолжительнее на 5 сут ($p = 0,000$), период «всходы — созревание» — на 6 сут ($p = 0,000$), высота растений меньше на 6 см ($p = 0,007$), урожайность выше на 308 г ($p = 0,000$). Масса 1000 зерен на изучаемых пунктах не различалась достоверно ($p = 0,164$). Устойчивость ячменя к полеганию в пунктах исследования не различалась, средний балл — 8,2. На ЕФ был отмечен гельминтоспориоз в 2016 г. (средний балл 6) и в 2017 г. (7) [14].

Каждый изучаемый генотип был исследован в шести условиях (средах) — по 3 года в двух пунктах. Условия среды были контрастны (табл. 1, рис. 2, 3). Фактор среды достоверно влиял на каждый изученный признак.

Наибольшая средняя урожайность у обеих культур наблюдалась в 2017 г. на ЕФ, наименьшая — у овса на ПФ в 2016 г., у ячменя — на ПФ в 2014 г.

Исследование пластичности сортов

Были рассчитаны показатели пластичности и стабильности исследованных агробиологических показателей и значения F -критерия для оценки значимости таких факторов, как генотип и среда (приложение 1). В приложениях 2 и 3 приведены средние значения и стандартные ошибки для всех исследованных показателей. Наблюдались достоверные различия между генотипами по всем

Таблица 1

Характеристика сред исследования (пункт × год)

Среда	Продолжительность периода «всходы — колошение», сут	Продолжительность периода «всходы — созревание», сут	Высота растения, см	Масса 1000 зерен, г	Урожайность с 1 м ² , г
О в е с					
ЕФ_2016	51,6 ± 0,6	79,0 ± 0,7	105,5 ± 4,5	31,6 ± 1,2	532,0 ± 44,9
ЕФ_2017	50,6 ± 0,8	86,2 ± 0,6	117,8 ± 4,7	37,7 ± 0,9	963,4 ± 61,4
ЕФ_2018	47,8 ± 0,9	74,2 ± 0,6	79,6 ± 3,6	31,1 ± 0,6	575,7 ± 34,5
ПФ_2015	46,6 ± 0,5	85,8 ± 0,5	95,2 ± 4,1	38,5 ± 1,1	322,2 ± 22,4
ПФ_2016	44,2 ± 0,6	80,1 ± 0,7	101,0 ± 3,5	32,4 ± 1,0	236,6 ± 13,9
ПФ_2017	52,9 ± 0,7	88,7 ± 1,3	109,2 ± 3,5	31,5 ± 1,0	398,3 ± 26,2
Среднее	48,9 ± 0,4	82,3 ± 0,5	101,4 ± 1,9	33,8 ± 0,5	504,7 ± 24,4
НСР ₀₅	1,9	2,2	11,0	2,7	103,8
Я ч м е н ь					
ЕФ_2016	50,0 ± 0,6	77,5 ± 0,6	82,7 ± 2,7	51 ± 0,8	450,6 ± 29,8
ЕФ_2017	52,9 ± 0,7	89,0 ± 0,5	88,6 ± 1,4	57,2 ± 1	903,2 ± 34,1
ЕФ_2018	48,1 ± 0,4	74,2 ± 0,6	70,5 ± 1,2	46,0 ± 0,5	667,4 ± 23,6
ПФ_2013	45,6 ± 1,0	70,2 ± 0,4	78,5 ± 2,3	53,6 ± 0,5	317,1 ± 18,5
ПФ_2014	48,1 ± 0,8	79,2 ± 0,9	90,1 ± 1,9	45,3 ± 0,9	223,2 ± 15,9
ПФ_2015	41,6 ± 0,6	71,8 ± 0,7	91,6 ± 2,6	51,5 ± 0,6	554,0 ± 15,7
Среднее	47,7 ± 0,4	77,0 ± 0,6	83,7 ± 1,0	50,8 ± 0,5	519,3 ± 20,8
НСР ₀₅	2,0	1,8	5,9	2,2	66,6

Примечание. НСР₀₅ — наименьшая существенная разность для 5 % уровня значимости.

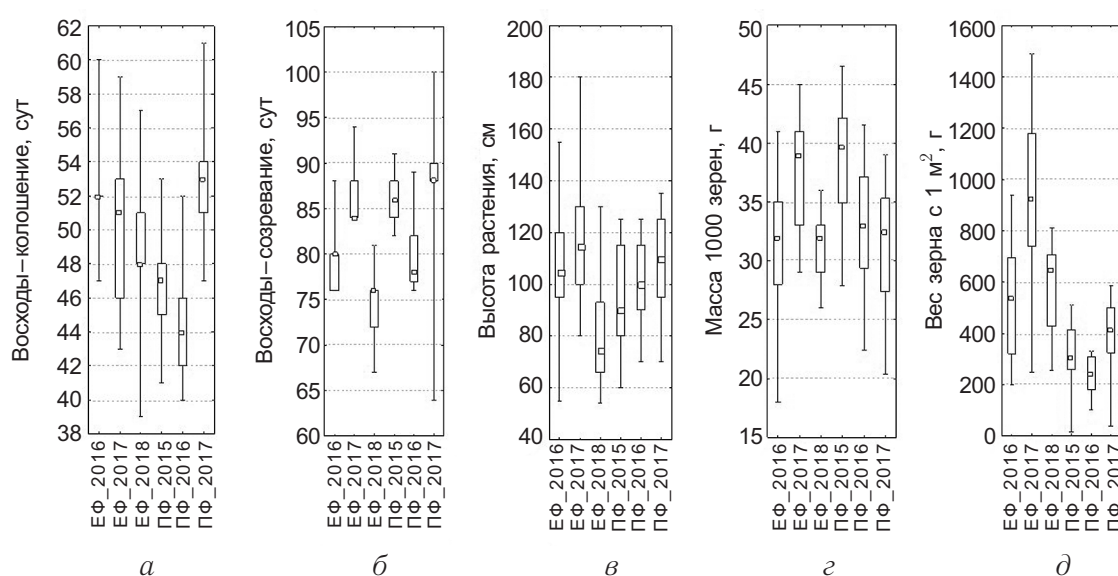


Рис. 2. Агробиологические показатели 25 образцов овса. Показаны минимум, максимум, медиана и квартили: а — «всходы — колошение»; б — «всходы — созревание»; в — высота растения; г — масса 1000 зерен; д — вес зерна с 1 м²

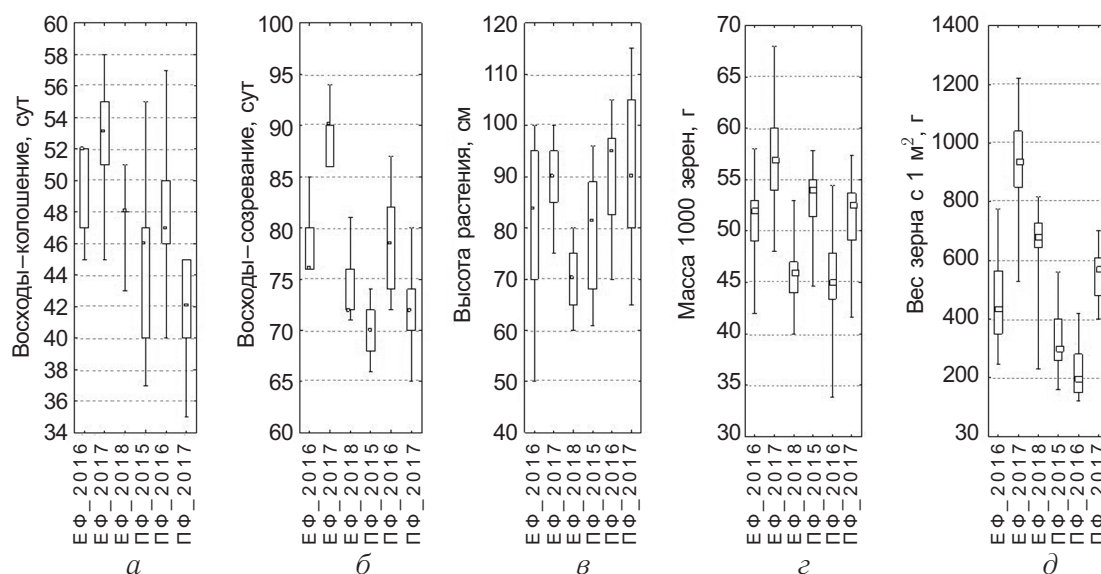


Рис. 3. Агробиологические показатели 25 образцов ячменя. Показаны минимум, максимум, медиана и квартили: а — «всходы — колошение»; б — «всходы — созревание»; в — высота растения; г — масса 1000 зерен; д — вес зерна с 1 м²

селекционно значимым признакам, кроме урожайности ячменя. По реакции на условия среды, наоборот, достоверных различий по большинству признаков обнаружено не было, кроме урожайности у обеих культур и массы 1000 зерен у ячменя. Коэффициенты b_i , характеризующие реакцию урожайности генотипов на изменение условий среды, приведены в приложениях 2 и 3.

Также была рассчитана доля дисперсии, приходящаяся на исследуемые факторы — генотип, среду, взаимодействия генотип $\times$ среда, и остаточной ошибки. Для признаков продолжительность периода «всходы — колошение» и «всходы — созревание» наибольший вклад в дисперсию внесли различия сред, то есть пункта и года исследования. Вклад влияния условий возделывания овса и ячменя составил в вариативности признаков: продолжительность периода «всходы — колошение» 43,7 и 52,1 % соответственно; «всходы — созревание» — 62,1 и 79,7 % соответственно. В то же время различия b_i были незначимы, то есть все генотипы реагировали одинаково. Полученные данные подтверждают результаты анализа многолетних наблюдений за сортами-стандартами овса и ячменя [17], в которых отмечалась однотипность реакции продолжительности вегетации и высоты растения на изменение погодно-климатических условий.

Показатель высоты растений больше зависел от генотипа, чем от условий возделывания. Вклад

генотипа составил 54,9 % у овса и 36,8 % у ячменя. Сорта обеих культур не различались b_i , то есть дисперсионный анализ подтвердил однотипность реакции высоты растения на условия возделывания.

Значения массы 1000 зерен показали отсутствие различий между пунктами исследования, но у ячменя вклад среды оказался более значим, чем генотипа, и различные образцы различались по реакции на среду ($F = 2,103$ при $F_{05} = 1,628$), среда внесла 55,8 % вариативности в этот признак, генотип — 18,2 %. Причиной послужила, возможно, контрастность реакции на изменение погодных условий, а именно в 2017 и 2018 гг. на ЕФ. При анализе данных по образцам овса, наоборот, вклад среды был меньше (28,5 %), чем генотипа (51,5 %).

Урожайность в большей степени варьировала в зависимости от среды, чем от генотипа, у овса вклад среды составил 62,4 %, у ячменя — 78,6 %.

Характеристики сортов

По урожайности пластичностью выделяются сорта интенсивного типа, лучше проявляющие себя в благоприятных условиях ($b_i > 1$). Такие генотипы лучше проявляют себя в узком диапазоне благоприятных сред, но уменьшают урожайность при отклонении от узкой зоны оптимума [5, 7, 16]. Выделены экстремальные группы — нижние

Таблица 2

Сорта овса и ячменя, выделившиеся низкими или высокими значениями коэффициента реакции урожайности на изменение среды

Номер по каталогу ВИР	Название сорта	Происхождение	Всходы — созревание, сут	Масса 1000 зерен, г	Урожайность с 1 м ² , г	b_i — коэффициент регрессии
О в е с						
Стабильные сорта						
15440	Пибанд	Россия, Ленинградская обл.	$87,7 \pm 3,1$	$29,4 \pm 1,1$	$294,7 \pm 79,3$	0,19
15524	Bai yan 7	Китай	$85,0 \pm 2,5$	$34,8 \pm 1,4$	$473,7 \pm 98,5$	0,31
15521	Z 0585	Китай	$80,8 \pm 1,4$	$32,7 \pm 1,1$	$567,7 \pm 71,7$	0,54
15513	Oberon	Германия	$79,8 \pm 2,3$	$37,0 \pm 1,5$	$592,3 \pm 94,8$	0,65
15519	Din yan 3	Китай	$83,8 \pm 2,0$	$26,0 \pm 2,0$	$330,2 \pm 82,7$	0,71
15507	Buggy	Германия	$84,2 \pm 3,7$	$31,3 \pm 2,5$	$457,0 \pm 100,2$	0,72
Пластичные сорта						
15509	Flocke	Германия	$82,2 \pm 2,8$	$38,9 \pm 1,6$	$588,5 \pm 152,6$	1,35
15520	Din yan 4	Китай	$82,5 \pm 2,3$	$28,9 \pm 2,1$	$411,2 \pm 161,1$	1,39
15499	Виленский	Саха	$83,8 \pm 2,3$	$31,8 \pm 2,4$	$529,7 \pm 165,4$	1,43
15502	Житомирский	Украина	$84,7 \pm 2,8$	$37,9 \pm 2,1$	$644,7 \pm 162,9$	1,54
15504	Свитанок	Украина	$76,8 \pm 3,2$	$37,6 \pm 2,3$	$636,2 \pm 177,2$	1,59
15508	Carron	Германия	$81,2 \pm 2,7$	$36,9 \pm 1,9$	$623,3 \pm 201,3$	1,81
Я ч м е н ь						
Стабильные сорта						
31322	Stratus	Польша	$77,8 \pm 2,6$	$51,7 \pm 2,5$	$473,8 \pm 71,8$	0,40
31241	Quench	Дания	$80,0 \pm 3,6$	$47,8 \pm 1,4$	$507,2 \pm 56,3$	0,47
31320	Sylphide	Франция	$77,2 \pm 3,0$	$48,6 \pm 2,5$	$508,3 \pm 75,8$	0,68
31170	Calcule	Германия	$81,0 \pm 3,4$	$47,1 \pm 1,5$	$455,3 \pm 79,1$	0,73
31321	Serval	Польша	$78,7 \pm 3,0$	$50,1 \pm 2,3$	$458,2 \pm 82,4$	0,74
31169	Evergreen	Дания	$80,2 \pm 2,7$	$51,4 \pm 2,0$	$507,5 \pm 89,9$	0,80
Пластичные сорта						
31315	Сусын	Казахстан	$76,0 \pm 3,1$	$51,2 \pm 2,3$	$604,7 \pm 130,7$	1,18
31135	Сауле	Казахстан	$74,0 \pm 2,8$	$47,4 \pm 2,3$	$571,3 \pm 126,7$	1,21
31325	Wiebke	Германия	$78,2 \pm 3,2$	$53,1 \pm 4,0$	$570,0 \pm 133,3$	1,24
31136	Медикум 108	Казахстан	$74,0 \pm 2,7$	$50,3 \pm 1,8$	$486,2 \pm 134,5$	1,32
31317	Жан	Казахстан	$77,2 \pm 3,1$	$50,2 \pm 1,6$	$603,8 \pm 146,5$	1,42
31316	Акжол	Казахстан	$74,2 \pm 3,2$	$54,7 \pm 2,8$	$600,3 \pm 154,8$	1,51

и верхние квартили распределения коэффициентов регрессии (табл. 2).

У образцов овса b_i варьировал от 0,2 до 1,8. В нижний квартиль по пластичности у овса вошли 6 сортов с $b_i \leq 0,7$, в верхний — 6 сортов с $b_i \geq 1,3$. Стабильность сорта часто ассоциируется с низкой средней урожайностью [16]. Однако среди выделившихся стабильных образцов у овса были и сорта с комплексом положительных признаков по сравнению со средними по выборке значениями: с сокращенной продолжительностью периода «всходы — созревание» и большей уро-

жайностью — Z 0585 (к-15521, Китай, 81 сут, 567,7 г, $b_i = 0,5$), Oberon (к-15513, Германия, 80 сут, 592,3 г, $b_i = 0,7$); с высокой массой 1000 зерен — Bai yan 7 (к-15524, Китай, масса 1000 зерен 34,8 г, $b_i = 0,3$). Из пластичных сортов выделяется голозерный сорт Свитанок (к-15504, Украина) с более короткой, по сравнению со средним значением, продолжительностью вегетационного периода (77 сут), большей урожайностью с 1 м² (636,2 г) и $b_i = 1,6$.

У ячменя коэффициент регрессии варьировал от 0,4 до 1,5. Среди изученных генотипов с низким

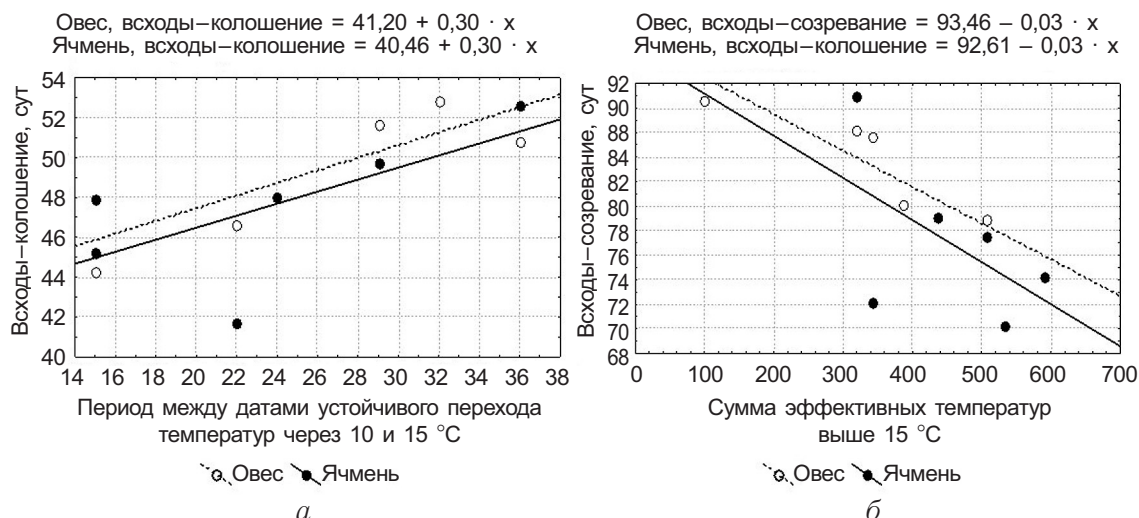


Рис. 4. Агрометеорологические зависимости продолжительностей вегетационных периодов овса и ячменя: а — «всходы — колошение» от продолжительности периода между датами устойчивого перехода температур выше 10 и 15 °С; б — «всходы — созревание» от суммы эффективных температур выше 15 °С

коэффициентом регрессии не было образцов с высокой урожайностью, но были два сорта с высокой массой 1000 зерен: Stratus (к-31322, Польша, масса 1000 = 52 г, $b_i = 0,4$) и Evergreen (к-31169, Дания, 51 г, $b_i = 0,8$). Среди шести образцов с высоким коэффициентом реакции урожайности на условия среды b_i четыре характеризовались высокой урожайностью, причем два сорта имели более короткий вегетационный период, большую массу 1000 зерен и урожайность, чем среднее по выборке: Сусын (к-31315, Казахстан, вегетационный период 76 сут, масса 1000 зерен 51 г, масса зерна с 1 м² 604,7 г, $b_i = 1,2$) и Акжол (к-31316, Казахстан, 74 сут, 55 г, 600,3 г, $b_i = 1,5$).

Корреляция агробиологических показателей с погодными условиями

Для оценки влияния погодно-климатических факторов рассчитывали среднее значение каждого признака для каждой культуры в шести испытаниях (индекс среды) и коэффициенты корреляции со среднемесячными характеристиками и обобщенными показателями: сумма температур выше 10, 15 °С, продолжительности периодов между датами перехода температур выше этих пределов. Ранее нами были выявлены зависимости с характеристиками периодов между датами устойчивого перехода температур выше 10 и 15 °С. Условия эксперимента были контрастными, поэтому выявлен ряд достоверно сильных корреляций. Масса 1000 зерен и вес зерна с 1 м² не имели достоверных свя-

зей с исследованными погодно-климатическими характеристиками. Наиболее термочувствительны были продолжительности межфазных периодов и вегетационного периода в целом.

Продолжительность периода «всходы — колошение» у овса коррелировала положительно с продолжительностью весеннего периода между датами устойчивого перехода температур через 10 и 15 °С с температурами 10–15 °С ($r = 0,84$); продолжительность вегетационного периода — отрицательно с температурой июля ($r = -0,89$) и с суммой эффективных температур выше 15 °С ($r = -0,93$, рис. 4). Как показывают уравнения регрессии признаков на среду, у изученных образцов овса и ячменя скорости реакции близки, что согласуется с оценками дисперсионного анализа.

У ячменя продолжительность вегетационного периода коррелировала отрицательно со среднемесячными температурами июня ($r = -0,88$), с продолжительностью периода с температурами 10–15 °С весной — положительно ($r = 0,88$).

Высота растения овса положительно коррелирует с продолжительностью периода с температурами от 10 до 15 °С весной ($r = 0,86$). У ячменя — отрицательно с суммой эффективных температур выше 15 °С ($r = -0,88$).

Устойчивость к полеганию у овса положительно коррелирует с высотой растения ($r = 0,84$) и продолжительностью вегетационного периода ($r = 0,85$). У ячменя корреляции с этими показателями были меньше.

ВЫВОДЫ

Взятые в исследования контрастные по погодным условиям пункты позволили получить достоверные различия по всем изученным признакам, кроме массы 1000 зерен и высоты растения у овса.

Проведенный дисперсионный анализ пластичности генотипов по Эберхарту, Расселу [15] показал, что наиболее чувствительными к смене эколого-географической обстановки были признаки: продолжительность периода «всходы — колошение», продолжительность периода «всходы — созревание» и урожайность зерна. Вклад влияния условий возделывания составил в вариабельности признаков: «всходы — колошение» у овса 43,7 %, у ячменя — 52,1 %; «всходы — созревание» 62,1 и 79,7 % соответственно; урожайность — у овса вклад среды составил 62,4 %, у ячменя — 78,6 %. Эти признаки в большей степени варьировали в зависимости от условий возделывания, чем от генотипа. Высота растения в исследованной выборке больше зависела от генотипа, чем от условий возделывания: 54,9 % у овса и 36,8 % у ячменя. Масса 1000 зерен определялась у овса в основном генотипическими особенностями (51,5 %), у ячменя — средой (55,8 %).

Из изученных селекционно значимых признаков только по урожайности зерна генотипы обеих культур различались по показателям пластичности — коэффициентами регрессии на условия среды. Показатели продолжительности периодов «всходы — колошение» и «всходы — созревание», высота растения реагируют на изменение среды одинаково, что совпадает с нашими предыдущими исследованиями многолетней вариабельности этих признаков. Коэффициенты регрессии массы 1000 зерен на изменение условий среды различались достоверно у сортов ячменя и не различались у сортов овса.

Выделены группы генотипов с повышенной и пониженной пластичностью. Сорта с повышенной пластичностью могут быть рекомендованы для возделывания в широком диапазоне эколого-географических условий, с пониженной — в узком диапазоне условий, близких к условиям ЕФ ВИР в 2017 г. с высоким уровнем тепло- и влагообеспеченности.

Комплексом положительных признаков по сравнению со средними по выборке значениями

обладали стабильные генотипы овса: более короткой продолжительностью периода «всходы — созревание» и большей зерновой урожайностью — Z 0585 (к-15521, Китай, 81 сут, 567,7 г, $b_i = 0,5$), Oberon (к-15513, Германия, 80 сут, 592,3 г, $b_i = 0,7$); высокой массой 1000 зерен — Bai yan 7 (к-15524, Китай, 34,8 г, $b_i = 0,3$). Пластичные генотипы показали, в основном, высокую урожайность, среди которых выделяется голозерный сорт Свитанок (к-15504, Украина) с более коротким вегетационным периодом (77 сут) и повышенной зерновой урожайностью с 1 м² (636,2 г) с коэффициентом регрессии $b_i = 1,6$.

У изученных образцов ячменя коэффициент регрессии варьировал от 0,4 до 1,5. Среди образцов с низким коэффициентом регрессии не было сортов с высокой урожайностью, но были два сорта с высокой массой 1000 зерен — Stratus (к-31322, Польша, 52 г, $b_i = 0,4$) и Evergreen (к-31169, Дания, 51 г, $b_i = 0,8$). Среди генотипов с высоким коэффициентом реакции урожайности на условия среды b_i 4 характеризовались высокой урожайностью, причем 2 сорта из Казахстана имели более короткий вегетационный период, высокую массу 1000 зерен и урожайность, чем среднее по выборке — Сусын (к-31315, вегетационный период 76 сут, 51 г, масса зерна с 1 м² 604,7 г, $b_i = 1,2$) и Акжол (к-31316, 74 сут, 55 г, 600,3 г, 1,5).

В результате изучения были выявлены погодно-климатические факторы, оказывающие наибольшее влияние на продолжительность периодов «всходы — колошение» и «всходы — созревание» у обеих культур. Продолжительность периода «всходы — колошение» определялась продолжительностью весеннего периода с температурами 10–15 °С, всего вегетационного периода — суммой эффективных температур выше 15 °С. Скорости реакции изученных культур на изменения этих факторов были близки. Сокращение продолжительности периодов: «всходы — колошение» составило 0,3 сут при сокращении продолжительности периода с температурами 10–15 °С весной на 1 сут; «всходы — созревание» на 3 сут при увеличении суммы эффективных температур (выше 15 °С) на 100 °С.

Исследование было проведено в рамках государственного задания № 0662-2019-0006

Дисперсионный анализ влияния генотипа и среды [15]

Составляющая дисперсии	d_f	Всходы – колошение				Всходы – созревание				Высота				Масса 1000 зерен				Урожайность											
		SS	MS	F	% SS	SS	MS	F	% SS	SS	MS	F	% SS	SS	MS	F	% SS	SS	MS	F	% SS								
О в е с																													
Общее	149	3099,6				100	5989,3				100	79459,3				100	4917,6				100	13330512,6							100
Генотип	24	893,2	37,2	4,949	28,8		903,3	37,6	3,830	15,1		43655,5	1819,0	17,350	54,9		2530,6	105,4	13,268	51,5		1711209,6	71300,4	3,525	12,8				12,8
Среда	1	1355,9				43,7	3720,9			62,1		21558,9			27,1		1402,6			28,5		8316771,3							62,4
Генотип × среда	24	98,3	4,1	0,545	3,2		382,2	15,9	1,620	6,4		3760,6	156,7	1,495	4,7		189,7	7,9	0,995	3,9		1279581,9	53315,9	2,636	9,6				9,6
Отклонения от регрессии	100	752,1	7,5		24,3		982,9	9,8		16,4		10484,3	104,8		13,2		794,7	7,9		16,2		2022949,9	20229,5						15,2
Я ч м е н ь																													
Общее	149	3536,7				100	7204,1				100	24047,1				100	4621,1				100	9663810,916							100
Генотип	24	504,0	21,0	2,050	14,2		711,3	29,6	4,400	9,9		8847,1	368,6	6,573	36,8		843,2	35,1	4,407	18,2		318462,5642	13269,3	1,099	3,3				3,3
Среда	1	1842,8				52,1	5745,1			79,7		8195,7			34,1		2578,2			55,8		7595120,562							78,6
Генотип × среда	24	165,5	6,9	0,673	4,7		74,1	3,1	0,459	1,0		1396,1	58,2	1,037	5,8		402,4	16,8	2,103	8,7		542365,9913	22598,6	1,871	5,6				5,6
Отклонения от регрессии	100	1024,3	10,2		29,0		673,6	6,7		9,4		5608,2	56,1		23,3		797,2	8,0		17,3		1207861,799	12078,6						12,5

Примечание. d_f — число степеней свободы; SS — сумма квадратов отклонений; MS — средняя сумма квадратов отклонений; F — значение критерия Фишера. $F_{05} = 1,628$.

Характеристики исследованных сортов овса

№ категории ВИР	Название сорта	Происхождение	Всходы — колошение, сут	Всходы — созревание, сут	Высота растения, см	Масса 1000 зерен, г	Урожайность с 1 м ² , г	b_i — коэффициент регрессии на изменение условий
15440	Пибанд	Ленинградская обл.	$55,0 \pm 1,8$	$87,7 \pm 3,1$	$76,7 \pm 7,8$	$29,4 \pm 1,1$	$294,7 \pm 79,3$	0,19
15496	Стиплер	Ульяновская обл.	$49,3 \pm 1,3$	$80,7 \pm 2,4$	$114,3 \pm 6,4$	$35,5 \pm 1,5$	$595,8 \pm 121,1$	1,04
15497	Атлет	Екатеринбургская обл.	$49,2 \pm 1,6$	$81,8 \pm 2,7$	$102,5 \pm 6,2$	$37,7 \pm 1,9$	$628,8 \pm 121,8$	1,04
15499	Виленский	Саха	$48,7 \pm 1,7$	$83,8 \pm 2,3$	$99,7 \pm 8,9$	$31,8 \pm 2,4$	$529,7 \pm 165,4$	1,43
15501	Визит	Украина	$52,0 \pm 1,7$	$86,7 \pm 2,7$	$115,8 \pm 6,8$	$27,0 \pm 2,1$	$375,7 \pm 118,6$	1,04
15502	Житомирский	Украина	$50,5 \pm 1,6$	$84,7 \pm 2,8$	$111,5 \pm 5,1$	$37,9 \pm 2,1$	$644,7 \pm 162,9$	1,54
15503	Ранностыглый	Украина	$44,3 \pm 1,1$	$78,7 \pm 2,8$	$95,2 \pm 5,5$	$39,5 \pm 2,1$	$557,2 \pm 139,7$	1,32
15504	Свитанок	Украина	$48,0 \pm 1,8$	$76,8 \pm 3,2$	$97,3 \pm 5,9$	$37,6 \pm 2,3$	$636,2 \pm 177,2$	1,59
15505	Авгол	Украина	$48,2 \pm 2,0$	$81,3 \pm 2,5$	$96,2 \pm 7,0$	$26,1 \pm 1,5$	$383,5 \pm 83,7$	0,74
15507	Buggy	Германия	$51,3 \pm 2,0$	$84,2 \pm 3,7$	$71,7 \pm 4,4$	$31,3 \pm 2,5$	$457,0 \pm 100,2$	0,72
15508	Carrop	Германия	$47,7 \pm 1,7$	$81,2 \pm 2,7$	$85,0 \pm 5,2$	$36,9 \pm 1,9$	$623,3 \pm 201,3$	1,81
15509	Flocke	Германия	$46,3 \pm 2,3$	$82,2 \pm 2,8$	$95,3 \pm 6,6$	$38,9 \pm 1,6$	$588,5 \pm 152,6$	1,35
15510	Kaplan	Германия	$48,0 \pm 2,5$	$81,0 \pm 2,8$	$96,8 \pm 7,5$	$35,3 \pm 1,9$	$533,8 \pm 102,8$	0,87
15511	Kurt	Германия	$51,0 \pm 1,9$	$84,5 \pm 4,0$	$68,2 \pm 3,9$	$33,2 \pm 1,7$	$434,2 \pm 107,9$	0,97
15512	Max	Германия	$44,8 \pm 0,9$	$79,2 \pm 2,0$	$91,8 \pm 3,4$	$37,4 \pm 2,1$	$552,3 \pm 117,8$	1,08
15513	Oberon	Германия	$44,8 \pm 0,9$	$79,8 \pm 2,3$	$97,0 \pm 12,0$	$37,0 \pm 1,5$	$592,3 \pm 94,8$	0,65
15515	Simon	Германия	$47,7 \pm 1,6$	$81,7 \pm 1,4$	$97,2 \pm 2,2$	$37,3 \pm 1,5$	$603,7 \pm 135,4$	1,28
15516	Zorro	Германия	$49,0 \pm 1,7$	$82,7 \pm 2,2$	$85,2 \pm 3,9$	$35,6 \pm 1,3$	$592,0 \pm 116,9$	1,10
15517	Dakar	Швейцария	$49,0 \pm 1,4$	$80,7 \pm 2,6$	$94,2 \pm 11,2$	$30,6 \pm 1,3$	$427,9 \pm 110,2$	0,78
15518	Din yan 6	Китай	$50,5 \pm 1,6$	$84,7 \pm 2,2$	$120,0 \pm 6,7$	$29,8 \pm 1,4$	$309,0 \pm 86,7$	0,75
15519	Din yan 3	Китай	$49,8 \pm 1,5$	$83,8 \pm 2,0$	$120,8 \pm 7,6$	$26,0 \pm 2,0$	$330,2 \pm 82,7$	0,71
15520	Din yan 4	Китай	$50,2 \pm 1,2$	$82,5 \pm 2,3$	$115,8 \pm 7,9$	$28,9 \pm 2,1$	$411,2 \pm 161,1$	1,39
15521	Z 0585	Китай	$46,3 \pm 2,0$	$80,8 \pm 1,4$	$119,7 \pm 6,8$	$32,7 \pm 1,1$	$567,7 \pm 71,7$	0,54
15523	Bai yan 6	Китай	$49,8 \pm 1,6$	$82,3 \pm 2,1$	$137,5 \pm 10,4$	$37,5 \pm 1,3$	$474,8 \pm 86,4$	0,74
15524	Bai yan 7	Китай	$52,2 \pm 2,3$	$85,0 \pm 2,5$	$129,2 \pm 2,7$	$34,8 \pm 1,4$	$473,7 \pm 98,5$	0,31
НСР ₀₅			3,1	3,6	11,7	3,2	162,5	—

Примечание. Среднее значение $\pm$ стандартная ошибка среднего, НСР₀₅ — наименьшая существенная разность для 5 % уровня значимости.

Характеристики исследованных сортов ячменя

№ категории ВИР	Название сорта	Происхождение	Всходы — колошение, сут	Всходы — созревание, сут	Высота растения, см	Масса 1000 зерен, г	Урожайность с 1 м ² , г	b_i — коэффициент регрессии на изменение условий
31124	Асем	Казахстан	49,0 ± 1,5	76,5 ± 2,3	88,3 ± 5,7	47,9 ± 1,4	537,7 ± 119,8	1,13
31135	Сауле	Казахстан	47,0 ± 1,3	74,0 ± 2,8	88,5 ± 4,5	47,4 ± 2,3	571,3 ± 126,7	1,21
31136	Медикум 108	Казахстан	45,8 ± 2,4	74,0 ± 2,7	92,0 ± 4,8	50,3 ± 1,8	486,2 ± 134,5	1,32
31137	Карагандинский 5	Казахстан	46,7 ± 1,7	75,8 ± 2,3	99,0 ± 4,8	50,6 ± 1,6	485,7 ± 97,1	0,87
31138	Медикум 11	Казахстан	46,8 ± 2,3	74,0 ± 2,7	95,2 ± 5,5	51,3 ± 2,1	468,8 ± 110,3	1,08
31139	Медикум 125	Казахстан	43,0 ± 2,1	73,5 ± 2,8	87,2 ± 2,5	51,7 ± 3,4	480,0 ± 112,6	1,08
31140	Медикум 176	Казахстан	46,2 ± 1,8	75,3 ± 2,6	90,2 ± 6,6	52,0 ± 1,9	475,0 ± 129,8	0,87
31169	Evergreen	Дания	50,0 ± 2,9	80,2 ± 2,7	75,2 ± 4,9	51,4 ± 2,0	507,5 ± 89,9	0,80
31170	Calcule	Германия	48,5 ± 2,7	81,0 ± 3,4	76,0 ± 5,3	47,1 ± 1,5	455,3 ± 79,1	0,73
31195	Maali	Эстония	48,0 ± 2,3	79,5 ± 2,9	79,0 ± 3,1	52,3 ± 2,0	533,5 ± 123,4	1,18
31241	Quench	Дания	48,7 ± 2,7	80,0 ± 3,6	75,9 ± 5,3	47,8 ± 1,4	507,2 ± 56,3	0,47
31300	Водограй	Украина	46,7 ± 1,9	77,5 ± 3,2	85,6 ± 2,8	55,9 ± 2,0	503,9 ± 108,4	1,07
31311	Чудовый	Украина	46,8 ± 2,1	76,8 ± 2,4	78,8 ± 4,5	51,4 ± 1,9	583,0 ± 102,7	0,95
31312	Обоянь	Украина	46,2 ± 2,3	76,4 ± 3,1	92,2 ± 5,0	54,1 ± 1,9	558,2 ± 95,7	0,90
31314	Туран 2	Казахстан	46,5 ± 2,0	75,3 ± 3,1	86,8 ± 4,3	48,6 ± 3,4	515,5 ± 119,6	1,18
31315	Сусын	Казахстан	48,3 ± 1,9	76,0 ± 3,1	87,7 ± 4,2	51,2 ± 2,3	604,7 ± 130,7	1,18
31316	Акжол	Казахстан	44,8 ± 1,7	74,2 ± 3,2	90,3 ± 4,8	54,7 ± 2,8	600,3 ± 154,8	1,51
31317	Жан	Казахстан	47,3 ± 1,2	77,2 ± 3,1	87,7 ± 3,7	50,2 ± 1,6	603,8 ± 146,5	1,42
31318	Север 1	Казахстан	48,3 ± 1,5	76,8 ± 3,2	88,0 ± 3,9	51,4 ± 2,0	508,3 ± 106,4	0,96
31320	Sylphide	Франция	49,7 ± 1,4	77,2 ± 3,0	79,0 ± 3,9	48,6 ± 2,5	508,3 ± 75,8	0,68
31321	Serval	Польша	48,0 ± 2,4	78,7 ± 3,0	74,5 ± 4,1	50,1 ± 2,3	458,2 ± 82,4	0,74
31322	Stratus	Польша	51,3 ± 2,0	77,8 ± 2,6	76,5 ± 5,9	51,7 ± 2,5	473,8 ± 71,8	0,40
31323	Katy	Дания	49,8 ± 2,3	80,7 ± 3,2	74,8 ± 2,7	52,5 ± 1,3	480,3 ± 120	1,14
31324	Vendela	Чехия	50,3 ± 1,4	78,7 ± 3,1	72,2 ± 3,5	46,4 ± 1,7	504,7 ± 98,4	0,90
31325	Wiebke	Германия	49,0 ± 1,3	78,2 ± 3,2	71,3 ± 3,4	53,1 ± 4,0	570,0 ± 133,3	1,24
HCP ₀₅	—	—	3,7	3,0	8,6	3,2	125,6	—

Примечание. Среднее значение ± стандартная ошибка среднего, HCP₀₅ — наименьшая существенная разность для 5 % уровня значимости.

ЛИТЕРАТУРА

1. Loskutov IG. Vavilov and his institute. A history of the world collection of plant genetic resources in Russia. Rome, Italy: International Plant Genetic Resources Institute (IPGRI); 1999. 190 p.
2. Вавилов Н.И. Географическая изменчивость растений: докл. III Всесоюзному ботаническому съезду в Ленинграде 9 января 1928 г. // Научное слово. — 1928. — № 1. — С. 23–33. [Vavilov NI. Geographical variability of plants. *Scientific Word*. 1928;(1):23-33. (In Russ.)]
3. Waqas L, Muhammad FJ, Haseeb A, Muhammad DA. Genotype and environment interaction determines the yield potential of a crop under changing climate. *Int J Environ Sci Nat Res*. 2018;9(3):555762. <https://doi.org/10.19080/IJESNR.2018.09.555762>.
4. Зиборов А.И., Велекжанин В.С. Исходный материал в селекции яровой мягкой и твердой пшеницы на адаптивность // Достижения науки и техники АПК. — 2015. — Т. 29. — № 6. — С. 31–34. [Ziborov AI, Velekzhanin VS. Source material in breeding of spring soft and durum wheat for adaptivity. *Achievements of science and technology of agroindustrial complex*. 2015;29(6):31-34. (In Russ.)]
5. Мальчиков П.Н., Сидоренко В.С., Мясникова М.Г., и др. Оценка в эколого-географическом эксперименте адаптивности генотипов твердой пшеницы и дифференцирующей способности условий среды (годы,

- пункты) // Зернобобовые и крупяные культуры. — 2016. — № 2. — С. 120–126. [Mal'chikov PN, Sidorenko VS, Myasnikova MG, et al. Evaluation of ecological and geographic adaptability experiment genotypes of durum wheat and differentiating ability of environmental conditions (years, points). *Zernobobovyye i krupyanyye kul'tury*. 2016;(2):120-126. (In Russ.)]
6. Сапега В.А. Взаимодействие генотип—среда и оценка сортов гороха по интенсивности и параметрам адаптивности // Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета. — 2016. — № 42. — С. 31–36. [Sapega VA. Vzaimodeystviye genotip-sreda i otsenka sortov gorokha po intensivnosti i parametram adaptivnosti. *Izvestiya Saint-Petersburg state agrarian university*. 2016;(42):31-36. (In Russ.)]
 7. Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Генотип и среда в селекции растений. — Минск: Наука и техника, 1989. — 191 с. [Kil'chevskii AV, Khotyleva LV. Genotip i sreda v seleksii rasteniy. Minsk: Science and technology; 1989. 191 p. (In Russ.)]
 8. Yan W, Frégeau-Reid J, Pageau D, Martin R. Genotype-by-environment interaction and trait associations in two genetic populations of oat. *Crop Sci*. 2016;56(3):1136-1145. <https://doi.org/10.2135/cropsci2015.11.0678>.
 9. Mut Z, Akay H, Doganay Ö, Köse E. Grain yield, quality traits and grain yield stability of local oat cultivars. *J Soil Sci Plant Nutr*. 2018;18(1):269-281. <https://doi.org/10.4067/s0718-95162018005001001>.
 10. Лоскутов И.Г. Овес (*Avena L.*). Распространение, систематика, эволюция и селекционная ценность. — СПб.: ГНЦ РФ ВИР, 2007. — 335 с. [Loskutov IG. Oat (*Avena L.*). Distribution, taxonomy, evolution and breeding value. Saint Petersburg: N.I. Vavilov All-Russian Institute of plant genetic resources; 2007. 335 p. (In Russ.)]
 11. Loskutov IG, Rines HW. Avena L. In: Kole C, editor. Wild crop relatives: genomic and breeding resources. Cereals. Heidelberg, Berlin, New York: Springer; 2011. P. 109-84. https://doi.org/10.1007/978-3-642-14228-4_3.
 12. Лоскутов И.Г. История мировой коллекции генетических ресурсов растений в России. — СПб.: ГНЦ РФ ВИР, 2009. — 274 с. [Loskutov IG. History of the world collection of plant genetic resources in Russia. Saint Petersburg: All-Russian Institute of plant genetic resources. N.I. Vavilov; 2009. 274 p. (In Russ.)]
 13. Lin CS, Binns MR, Lefkovitch LP. Stability analysis: where do we stand? *Crop Sci*. 1986;26(5):894-900. <https://doi.org/10.2135/cropsci1986.0011183x002600050012x>.
 14. Лоскутов И.Г., Ковалева О.Н., Блинова Е.В. Методические указания по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса. Изд. 4-е, доп. и перераб. — СПб.: ГНЦ РФ ВИР, 2012. — 63 с. [Loskutov IG, Kovaleva ON, Blinova EV. Methodological guidance directory for studying and maintaining VIR's collections of barley and oat. 4th ed. revised and updated. Saint Petersburg: All-Russian Institute of plant genetic resources. N.I. Vavilov; 2012. 63 p. (In Russ.)]
 15. Eberhart SA, Russell WA. Stability parameters for comparing varieties 1. *Crop Sci*. 1966;6(1):36-40. <https://doi.org/10.2135/cropsci1966.0011183x000600010011x>.
 16. Пакудин В.З. Параметры экологической пластичности сортов и гибридов // Теория отбора в популяциях растений / Под ред. Л.В. Хотылевой, З.С. Нииноро, В.А. Драгавцева. — Новосибирск: Наука, 1976. — С. 178–189. [Pakudin VZ. Parametry ekologicheskoy plastichnosti sortov i gibridov. In: Teoriya otbora v populyatsiyakh rasteniy. Ed. by L.V. Khotyleva, Z.S. Niinoro, V.A. Dragavtsev. Novosibirsk: Nauka; 1976. P. 178-189. (In Russ.)]
 17. Новикова Л.Ю., Лоскутов И.Г., Ковалева О.Н. Анализ тенденций изменений хозяйственно ценных признаков стандартных сортов овса и ячменя в 1980–2011 гг. // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. — 2013. — Т. 171. — С. 136–142. [Novikova LYu, Loskutov IG, Kovaleva ON. Trend analysis of value agronomic traits of standards oat and barley varieties in 1980–2011. *Trudy po prikladnoi botanike, genetike i seleksii*. 2013;171:136-142. (In Russ.)]

✿ Информация об авторе

Игорь Гадиславович Лоскутов — д-р биол. наук, главный научный сотрудник, и. о. заведующего отделом генетических ресурсов овса, ржи, ячменя. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. SPIN: 2715-2082. E-mail: i.loskutov@vir.nw.ru.

✿ Author and affiliations

Igor G. Loskutov — Doctor of Biological Sciences, Chief Researcher, Acting Head of the Department of Genetic Resources of Oats, Rye, Barley. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Saint Petersburg, Russia. SPIN: 2715-2082. E-mail: i.loskutov@vir.nw.ru.

✿ Информация об авторе

Любовь Юрьевна Новикова — д-р с.-х. наук, ведущий научный сотрудник, и. о. заведующего отделом автоматизированных информационных систем генетических ресурсов растений. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. E-mail: l.novikova@vir.nw.ru.

Ольга Николаевна Ковалева — канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник отдела генетических ресурсов овса, ржи, ячменя. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. E-mail: o.kovaleva@vir.nw.ru.

Надежда Николаевна Иванова — старший научный сотрудник отдела генетических ресурсов овса, ржи, ячменя. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. E-mail: n.ivanova@vir.nw.ru.

Елена Владимировна Блинова — канд. с.-х. наук, старший научный сотрудник отдела генетических ресурсов овса, ржи, ячменя. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. E-mail: e.blinova@vir.nw.ru.

Галина Владимировна Бельская — канд. с.-х. наук, старший научный сотрудник, заведующая лабораторией зерновых культур, Екатеринбургская опытная станция. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Екатеринбург, Тамбовская область. E-mail: belskaigalin@yandex.ru.

✿ Author and affiliations

Lyubov Yu. Novikova — Doctor of Agricultural Science, Leading Researcher, Acting Head of the Department of Automated Information Systems for Plant Genetic Resources. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Saint Petersburg, Russia. E-mail: l.novikova@vir.nw.ru.

Olga N. Kovaleva — Candidate of Biological Science, Leading Researcher, Department of Genetic Resources of Oats, Rye, Barley. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Saint Petersburg, Russia. E-mail: o.kovaleva@vir.nw.ru.

Nadezhda N. Ivanova — Senior Researcher, Department of Genetic Resources of Oats, Rye, Barley. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Saint Petersburg”, Russia. E-mail: n.ivanova@vir.nw.ru.

Elena V. Blinova — Candidate of Agricultural Sciences, Senior Researcher, Department of Genetic Resources of Oats, Rye, Barley. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Saint Petersburg, Russia. E-mail: e.blinova@vir.nw.ru.

Galina.V. Belskaya — Candidate of Agricultural Science, Senior Researcher, Head of the Laboratory of Cereal Crops, Yekaterinino Experimental Station. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Yekaterinino, Tambov Region, Russia. E-mail: belskaigalin@yandex.ru.



ВЫСОКОПРОИЗВОДИТЕЛЬНОЕ СЕКВЕНИРОВАНИЕ В ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ ЛЬНА

© А.О. Ахметшина, К.В. Стрыгина, Е.К. Хлесткина, Е.А. Пороховинова, Н.Б. Брач

ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург

Для цитирования: Ахметшина А.О., Стрыгина К.В., Хлесткина Е.К., и др. Высокопроизводительное секвенирование в генетике и селекции льна // Экологическая генетика. — 2020. — Т. 18. — № 1. — С. 103–124. <https://doi.org/10.17816/ecogen16126>.

Поступила: 18.09.2019

Одобрена: 17.02.2020

Принята: 19.03.2020

✿ Лен (*Linum usitatissimum* L.) — важная масличная и прядильная культура. Применение современных методов селекции льна позволяет ускорять введение некоторых желаемых вариантов генов в генотипы будущих сортов. На сегодняшний день важным условием для их создания является развитие исследований, основанных на секвенировании нового поколения (NGS, Next Generation Sequencing). В данной обзорной статье обобщены результаты, полученные на основе применения NGS-секвенирования в исследовании льна. К настоящему моменту для *L. usitatissimum* получена генетическая карта сцепления с высокой плотностью маркеров, которую уже используют для более эффективного поиска локусов количественных признаков. На основе сравнительных исследований транскриптомов и микроРНК льна в контрольных и стрессовых условиях уточнены молекулярно-генетические механизмы ответов на биотические и абиотические стрессы. Была построена отличающаяся высокой точностью модель геномной селекции льна на устойчивость к пасмо. Также, благодаря применению NGS-секвенирования, удалось уточнить некоторые особенности эволюции геномов представителей рода *Linum*. Систематизированные в обзоре знания могут быть полезны для исследователей, ведущих работу по селекции льна, и представлять фундаментальный интерес для понимания филогенетических взаимоотношений внутри рода *Linum*, особенностей онтогенеза и механизмов ответа растений льна на различные факторы стресса.

✿ **Ключевые слова:** *Linum usitatissimum*; секвенирование РНК; RNA-seq; геномная селекция; лен масличный; лен-долгунец; маркер-ориентированная селекция; полногеномный анализ ассоциаций; NGS-секвенирование; транскриптом.

HIGH-THROUGHPUT SEQUENCING TECHNIQUES TO FLAX GENETICS AND BREEDING

© A.O. Akhmetshina, K.V. Strygina, E.K. Khlestkina, E.A. Porokhovinova, N.B. Brutch

Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, St. Petersburg, Russia

Cite this article as: Akhmetshina AO, Strygina KV, Khlestkina E.K, et al.

High-throughput sequencing techniques to flax genetics and breeding, University. *Ecological genetics*. 2020;18(1):103-124. <https://doi.org/10.17816/ecogen16126>.

Received: 18.09.2019

Revised: 17.02.2020

Accepted: 19.03.2020

✿ Flax (*Linum usitatissimum* L.) is an important oil and fiber crop. Using modern methods for flax breeding allows accelerating the introduction of some desired genes into the genotypes of future varieties. Today, an important condition for their creation is the development of research, that is based on next-generation sequencing (NGS). This review summarizes the results obtained using NGS in flax research. To date, a linkage map with a high marker density has been obtained for *L. usitatissimum*, which is already being used for a more efficient search for quantitative traits loci. Comparative studies of transcriptomes and miRNomes of flax under stress and in control conditions elucidated molecular-genetic mechanisms of abiotic and biotic stress responses. The very accurate model for genomic selection of flax resistant to pasmo was constructed. Based on NGS-sequencing also some details of the genus *Linum* evolution were clarified. The knowledge systematized in the review can be useful for researchers working in flax breeding and whereas fundamental interest for understanding the phylogenetic relationships within the genus *Linum*, the ontogenesis, and the mechanisms of the response of flax plants to various stress factors.

✿ **Keywords:** flax; genome-wide association studies; genomic selection; linseed; *Linum usitatissimum*; marker-assisted selection; RNA-seq; transcriptome; NGS-sequencing.

ВВЕДЕНИЕ

Лен (*Linum usitatissimum* L.) — ценная прядильная и масличная культура. В составе вида выделяют 4 разновидности: возделываемый как яровая прядильная и масличная культура лен-долгунец *L. usitatissimum* L. var. *usitatissimum* sensu Rechinger (1974), а также масличные культуры — лен-кудряш *L. usitatissimum* var. *humile* (Mill.) Pers., лен-межеумок *L. usitatissimum* L. var. *intermedium* (Czernom.) Kutuz. и лен карликовый курдюш *L. usitatissimum* var. *nanum* Kutuz. [1]. Лен возделывают на всех континентах, кроме Антарктиды. Лен-долгунец занимает четвертое место в мире по площади возделывания среди растений, выращиваемых на волокно, а типы льна курдюш и межеумок — десятое среди масличных культур [2].

Задачи льноводства в России соответствуют мировым тенденциям. Однако особое внимание уделяется созданию сортов с большей экологической пластичностью и адаптивностью к неблагоприятным условиям, а также морозоустойчивых форм культуры с пониженной фотопериодической чувствительностью [3, 4]. Для льна, высеваемого

на севере России, актуальна селекция на устойчивость растений к токсичному действию ионов алюминия [5, 6].

По сравнению с другими культурами, в селекции льна использование современных методов (например, отбор при помощи ДНК-маркеров) пока затруднено ввиду недостаточной изученности селекционно значимых генов. Но поиск эффективных генетических маркеров для селекции ведется — по числу публикаций в этом направлении Россия входит в пятерку мировых лидеров, наряду с Канадой, США, Индией и Китаем (приложение 1).

При этом на масличном льне проводится примерно втрое больше подобного рода исследований, чем на льне-долгунце. Наибольшее внимание уделяют маркированию локусов, связанных с жирнокислотным составом масла, в меньшей степени — с устойчивостью, семенной продуктивностью (рис. 1.).

Идентификация маркеров для диагностики аллельных вариантов генов является основой дальнейшей маркер-ориентированной селекции (marker-assisted selection, MAS), которую используют для отбора по признакам с моно- и олигогенным

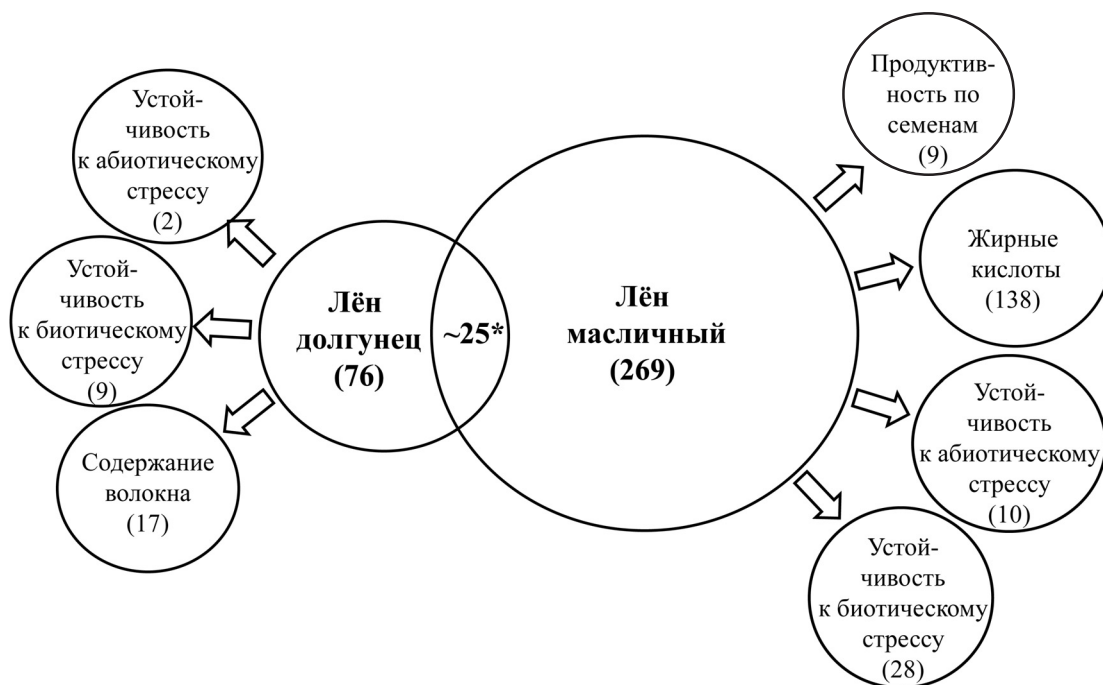


Рис. 1. Основные направления исследований льна с использованием ДНК-маркеров. Число публикаций (цифры в скобках), связанных с применением ДНК-маркеров по основным направлениям селекции льна, на основе публикаций в базе данных Scopus (www.scopus.com, дата обращения 13.09.2019) по пересечению ключевого слова «Marker» с «Fiber Flax» (лен, используемый для производства волокна) / «Linseed» (лен масличный) и с «Resistance» (устойчивость к биотическому стрессу) / «Tolerance» (устойчивость к абиотическому стрессу) / «Fiber content» (содержание волокна) / «Seed yield» (семенная продуктивность) / «Fatty acid» (жирные кислоты). * Не во всех статьях возможно определить о каком именно типе льна идет речь

контролем, и способна дополнять традиционные подходы селекции, ускоряя отбор по некоторым признакам. Однако наиболее прогрессивным методом улучшения растения по таким признакам является геномное редактирование. Так, Sauer et al. (2016) использовали систему CRISPR/Cas для создания генотипа, устойчивого к гербициду глифосату [7].

Для отбора по признакам с полигенным контролем перспективным методом является геномная селекция. Это альтернативная стратегия, использующая статистические модели для предсказания, какие растения будут иметь оптимальные фенотипы на основе большого количества маркеров для индивидуального отбора [8]. У льна такой подход использован для геномной селекции на устойчивость к пасмо (*Septoria linicola* (Speg.) Gar.) [9].

Для выявления новых генетических маркеров для MAS или генов-мишеней для геномного редактирования, а также для геномной селекции все чаще привлекают методы, основанные на секвенировании нового поколения (next generation sequencing, NGS).

Целью настоящего обзора является анализ и систематизация данных, описывающих применение подходов, основанных на NGS, в селекционно-генетических исследованиях льна, а также оценка перспективы их дальнейшего использования в льноводстве.

СЕКВЕНИРОВАНИЕ ГЕНОМА *LINUM USITATISSIMUM*

Число хромосом у представителей рода *Linum* L. варьирует в широком диапазоне: от $2n = 16$ до $2n = 72$ [10]. Возделываемый вид *L. usitatissimum* имеет диплоидный геном $2n = 30$, который, по результатам сравнительного анализа геномов различных представителей рода *Linum*, проходил в ходе эволюции через аллотетраплоидизацию за счет гибридизации двух предковых диплоидных видов [11–13].

Первая полногеномная физическая карта льна была представлена в 2011 г. международным коллективом под руководством канадских ученых по программе Total Utilization Flax GENomics. Для сорта CDC Bethune создали библиотеку, состоящую из 43776 BAC (Bacterial artificial chromosome) клонов, и на их основе получили 87552 BES (BAC-end sequence) последовательностей [14]. Полученная

карта состояла из 416 контигов, охватывающих ~368 млн п. н., один контиг представлял хлоропластный геном [14]. Среди известных повторяющихся фракций, гены, кодирующие рибосомальную РНК, составляли ~13,8 %, а мобильные генетические элементы — 6,1 %. Функции 45,1 % последовательностей остались неизвестными [14].

Последовательность генома льна у сорта CDC Bethune была секвенирована *de novo* в 2012 г. методом дробовика (whole-genome shotgun, WGS) [15]. Полученные прочтения были собраны в 116602 контига (302 млн п. н.), из которых были выделены 88384 скаффолда общим размером 318 млн п. н., что соответствует ~81 % генома льна. На полученную последовательность генома картировали более 96 % EST (Expressed Sequence Tags) льна, полученных из базы данных Национального центра биотехнологической информации США (National Center for Biotechnology Information, NCBI). Было показано, что пятая часть генома представлена транспозонами, а доля генов микроРНК составляет менее 1 %. В основной фракции авторами было выявлено 43484 кодирующих гена [15]. В процессе сборки выявлен 31 скаффолд, содержащий хлоропластную ДНК, однако соединить их в единую молекулу хлоропластного генома не удалось [15].

С помощью комплекса методов прямой и обратной генетики можно выявлять индивидуальную изменчивость организма и связывать ее с отличиями в проявлении хозяйственно ценных признаков. Одним из таких методов является оптическое картирование, основанное на непосредственной идентификации сайтов рестрикции в молекулах ДНК при помощи лазерной конфокальной микроскопии. Совокупный спектр полученных фрагментов ДНК служит уникальным «штрихкодом» для исходной последовательности [16]. Оптическая карта генома (BioNano genome (BNG) optical map) льна с использованием BioNano IRIS platform позволила улучшить качество сборки и пополнить последовательность генома сорта CDC Bethune, созданную на основе физической и генетической карты [13, 14, 15]. Было проведено выравнивание 211 контигов BNG (298,6 млн п. н., 94,2 %) и 622 скаффолдов (286,6 млн п. н., 94,9 %), полученных Z. Wang et al. [15]. На основе уточненных скаффолдов, полученных F.M. You et al. [13],

и подтвержденной физической карты “CDC Bethune”, 211 BNG контигов были объединены в 94 суперконтига, которые затем были соотнесены с картами сцепления пятнадцати хромосом *L. usitatissimum*. Размер псевдомолекул составил суммарно 316 млн п. н., что позволило охватить 97 % аннотированных генов льна [13].

Секвенирование, сборку и детальный анализ пластидного генома *L. usitatissimum* произвела группа A. de Santana Lopes et al. [17]. Пластидный геном представил собой кольцевую молекулу ДНК размером 156721 п. н. с типичной структурой, состоящей из четырех частей: два инвертированных повтора по 31990 п. н., между которыми располагаются большая (large single copy, LSC) и малая (small single copy, SSC) уникальные области, включающие 81767 п. н. и 10974 п. н. соответственно. В геноме идентифицировано 109 уникальных генов и 2 псевдогена, и показана утрата консервативных интронов гена *clpP* и полной последовательности гена *rps16* [17].

Таким образом, в результате проведенных многочисленными авторами исследований, полученный геном *L. usitatissimum* может быть использован как основа для быстрой и эффективной сборки геномов других представителей данного вида, а также близкородственных видов.

Сведения о сборке генома льна и сопутствующие данные представлены в приложении 2.

ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДОВ NGS-СЕКВЕНИРОВАНИЯ ДЛЯ АНАЛИЗА ПОЛИМОРФИЗМА ДНК

До использования методов NGS-секвенирования для генотипирования существовало около двух десятков различных способов анализа однонуклеотидного полиморфизма (single nucleotide polymorphism, SNP), но с развитием технологий NGS у исследователей появилась возможность идентифицировать тысячи маркеров одновременно [21]. Выявленные SNP используют для оценки генетического разнообразия, картирования генов и локусов количественных признаков (quantitative trait loci, QTL) для маркер-ориентированной селекции [22–31].

Пиросеквенирование — это один из методов NGS-секвенирования, основанный на детекции освобождающихся пирофосфатов, используемый для выявления SNP [32–35]. В одной из пер-

вых таких работ изучали виды *L. usitatissimum* и *L. bienne*. С применением вычислительного программного конвейера для идентификации *de novo* аллельных вариантов в геноме льна было выявлено 1067 SNP на 713 контигах. Секвенирование по Сэнгеру подтвердило большинство установленных и определило дополнительные SNP, а также однонуклеотидные инсерции и делеции [36].

В 2015 г. L. Galindo-González et al. [24] показали эффективность ионного полупроводникового секвенирования (Ion Torrent sequencing) для выявления мутаций в определенных областях генома для больших популяций льна. Авторы провели скрининг 768 мутантов, полученных обработкой этилметансульфонатом, с использованием чипов. Из 29 потенциальных мутаций, выявленных после NGS-анализа, 16 были подтверждены с помощью секвенирования по Сэнгеру [24].

Развитие технологий NGS с использованием таких методов уменьшения сложности геномов, как секвенирование, связанное с рестрикционными сайтами (restriction site associated DNA sequencing, RAD-seq) [37, 38], секвенирование с уменьшенной репрезентативной библиотекой, основанное на применении эндонуклеаз рестрикции (restriction enzyme-based reduced representation library sequencing, RRL-seq) [23, 39], генотипирование путем секвенирования (Genotyping-By-Sequencing, GBS) [40] и секвенирование локус-специфичных амплифицированных фрагментов (specific locus amplified fragment sequencing, SLAF-seq) [29] позволяет обнаружить множество SNP за короткое время при низких затратах.

S. Kumar et al. [23] провели RRL-seq геномов восьми сортов льна на платформе Illumina (секвенирование синтезом за счет встраивания 3'-модифицированных нуклеотидов с присоединенными флуоресцентными метками) [23]. Было обнаружено 55465 SNP, почти четверть из которых расположена в генах. 4863 SNP, выявленные у сортов CDC Bethune и Macbeth, были подтверждены при GBS растений из популяции рекомбинантных инбредных линий, полученных от их скрещивания. Средняя частота встречаемости полиморфных локусов составила 0,17 на 1000 п. н. [23].

Для поиска новых SNP используют также метод SLAF-seq, который позволяет снизить затраты на проведение анализа и сохранить воз-

возможность эффективного секвенирования с глуким покрытием [27, 41–46]. SLAF-seq — это оптимизированная версия RAD-seq, специально предназначенная для крупномасштабных экспериментов по генотипированию на основе серии предварительных экспериментов [47]. Этим методом в 2017 г. L. Yi et al. [27] обнаружили 4145 SNP со средним расстоянием между ними 0,64 сМ, которые использовали для построения высоко насыщенной маркерами генетической карты [27].

Важно, что через SLAF-маркеры удастся привязать QTL к конкретным скаффолдам, что служит основой для предварительных выводов о близлежащих генах или генах с плейотропным эффектом, которые влияют на хозяйственно ценные признаки льна. Так J. Wu et al. [31] построили высоконасыщенную маркерами карту в сочетании с QTL селекционно значимых признаков. По результатам исследования F2 Diane x NY1 с использованием 2339 маркеров построена генетическая карта (1483,25 сМ), охватившая 15 групп сцепления со средним расстоянием между маркерами 0,63 сМ. Описаны 12 локусов, ассоциированных с хозяйственно ценными признаками льна (общая и техническая высота, семенная продуктивность, содержание волокна в стеблях и продуктивность по волокну) [31].

Быстрое внедрение методов высокопроизводительного генотипирования позволяет создавать несколько генетических карт для одного вида, которые объединяются в единую консенсусную карту, интегрирующую дополнительные маркеры в районы, где находится QTL [49]. Так, в 2013 г. P. Asgarinia et al. [49] при использовании 143 полиморфных маркеров SSR (simple sequence repeat) на основе анализа картирующей популяции Nor-Man/Linda составили карты всех 15 групп сцепления общей длиной 1241 сМ, провели QTL-анализ устойчивости к мучнистой росе и выявили локусы в группах сцепления 1, 7 и 9, ассоциированные с этими SSR-маркерами. Физическое месторасположение этих локусов в геноме было определено поиском по гомологии в базе данных полногеномного секвенирования, для чего использовали информацию о нуклеотидных последовательностях исходных для их идентификации EST- и BAC-клов [48, 54].

Таким образом, высокопроизводительное секвенирование может быть эффективно использовано для обнаружения большого количества маркеров, а также картирования локусов селекционно-значимых признаков льна с одновременной идентификацией не только их расположения на генетической карте, но и выявлением физического местоположения в геноме.

ПОЛНОГЕНОМНЫЙ АНАЛИЗ АССОЦИАЦИЙ (GWAS)

Традиционно картирование QTL у растений выполняют с использованием картирующих популяций [50], что имеет ряд ограничений. Наиболее критическое из них — отсутствие аллельного разнообразия, так как популяция происходит от двух родителей, и генетическая изменчивость ограничена родительскими линиями. В последние годы для выявления генов-кандидатов, связанных с селекционно значимыми признаками растений, активно используют полногеномный анализ ассоциаций (genome-wide association studies, GWAS) [51–53]. Данный метод, требующий использования большого количества маркеров и применяемый для анализа широкого спектра генотипов, открывает новые возможности для расшифровки молекулярно-генетических механизмов, контролирующих сложные полигенные признаки. Успех метода сильно зависит от генетической структуры анализируемой выборки, от количества и распределения молекулярных маркеров [54]. GWAS стал более доступным благодаря данным полногеномного секвенирования и создания на его основе подходов к высокопроизводительному генотипированию.

В последние несколько лет GWAS стал неотъемлемым методом и для выявления новых хозяйственно ценных генов льна [55–58]. Эта работа начата сравнительно недавно, и большинство исследований были в первую очередь направлены на идентификацию локусов, определяющих качество получаемого растительного сырья.

GWAS на основе SLAF-seq является хорошо разработанной технологией для идентификации аллелей, что доказали D. Xie et al. [56, 57], воспользовавшись сочетанием этих методов при генотипировании 224 сортов льна. Секвенирование позволило идентифицировать 584 987 SNP, со средней частотой встречаемости 1 на 1,2 тыс. п. н.

С использованием статистических моделей EMMAX (efficient mixed-model association eXpedited), GLM (generalized linear model) и MLM (multilevel modeling) получены данные и исследованы районы локализации значимых маркеров и SNP-локусов, ассоциированных с масличностью, высотой растения, числом ветвей и коробочек, массой 1000 семян, что позволило выявить гены-кандидаты, контролирующие эти признаки [56, 57] (приложение 3).

Важно, что GWAS может быть дополнен поиском в геноме следов положительного отбора (например, GW3S (genome-wide selective sweep scan)), что выражается в снижении частоты нуклеотидных вариаций в участках, граничащих с новой полезной мутацией [60].

F. You et al. [59] описали выявленные с помощью GWAS, дополненного GW3S, участки генов, связанные с продуктивностью и качественным составом масла льна. В работе были изучены и проанализированы с использованием GBS 260 линий, принадлежавших к трем разным двуродительским картирующим популяциям. Было идентифицировано более 500 тыс. SNP. Основываясь на результатах проведенного анализа, авторы выявили 33 QTL для важных хозяйственно ценных признаков льна. Из них 7 связали со сроками созревания, 5 — с высотой растения, а остальные — с жирнокислотным составом масла [59].

В 2018 г. B. Soto-Cerda et al. [55] выявили локусы, влияющие на количество слизи и семенной кожуры семян льна сортов канадской коллекции. Уменьшение этих показателей является желательным для повышения кормовой ценности семян для животноводства. Были идентифицированы 7 локусов, ассоциированных с содержанием слизи в семенах. Определены четыре локуса, связанных с низкой долей фракции семенных оболочек [55] (приложение 3).

GWAS также актуален для анализа устойчивости льна к патогенам и факторам абиотического стресса, имеющим сложный полигенный контроль. Так, L. He et al. [58] провели GWAS для 370 образцов льна канадской коллекции по результатам пятилетних полевых исследований устойчивости к пасмо. В результате GBS было выявлено 258873 SNP, распределенных по всем 15 хромосомам льна. На основании ортологии с генами *A. thaliana*

выявлено два гена-кандидата устойчивости льна к этому патогену [58].

Используя GWAS и данные пятилетних полевых наблюдений, L. He et al. [9] провели поиск локусов, ассоциированных с устойчивостью льна к *S. linicola*. На коллекции 370 образцов в качестве обучающей и тестовой популяции ими была создана высокоэффективная модель предсказания генетической устойчивости льна к данному патогену с точностью прогнозирования 0,92, что является наиболее точным среди всех моделей геномных предсказаний для устойчивости к болезням растений [9].

Таким образом, работы по GWAS на льне указывают на необходимость использования нескольких статистических моделей при идентификации локусов, что способствует поиску генетических маркеров, для дальнейшего использования в селекционных программах.

ПУТИ К ГЕНОМНОЙ СЕЛЕКЦИИ

Геномная селекция — это метод, позволяющий преодолеть ограничения MAS для количественных признаков. Цель GS состоит в определении генетического потенциал изучаемого объекта вместо определения конкретного QTL [61].

У льна было предпринято несколько попыток использования геномной селекции. Так, в 2016 г. F.M. You et al. [62] с использованием GS провели отбор образцов исходя из их селекционной значимости, предсказанной статистической моделью, основанной на взаимосвязи между фенотипами и генетическими маркерами. Для семенной продуктивности, содержания масла в семенах, йодного числа и содержания линолевой и линоленовой кислоты в каждой из трех изученных родительских популяций была проведена оценка точности прогноза и эффективности геномной селекции относительно фенотипического отбора на основе трех прогностических моделей: RR-BLUP (random regression best linear unbiased prediction), BL (Bayesian LASSO) и BRR (Bayesian ridge regression) [62]. Несмотря на то что эмпирические результаты показали, что геномная селекция может повысить урожайность льна в процессе селекции, необходимы дальнейшие исследования для создания оптимальных обучающих популяций и наборов маркеров для применения GS в льноводстве [62].

Таким образом, массовое использование GS еще затруднено, поскольку суммарные затраты на анализ на порядок выше, чем на MAS. Однако с развитием технологий и расширением геномных ресурсов ожидается более широкое применение геномной селекции.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ВЫСОКОПРОИЗВОДИТЕЛЬНОГО СЕКВЕНИРОВАНИЯ ДЛЯ РЕШЕНИЯ ВОПРОСОВ ФИЛОГЕНИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *LINUM*

Технологии высокопроизводительного секвенирования стали перспективным подходом для анализа немодельных объектов с обнаружением филогенетических взаимосвязей [63]. Среди основных методов выделяют RAD-seq, GBS, реже применяют полногеномное секвенирование [40, 64–66]. Иными словами, филогенетическая реконструкция оперирует данными о SNP, которые теперь технически возможно получить из любых геномов любых видов за короткое время при низких затратах [67, 68].

В исследовании Y.-B. Fu et al. [26] геномная ДНК из 18 образцов льна, принадлежащих к 16 видам четырех секций, была секвенирована с использованием платформы Illumina. В исследовании были выявлены 6143 SNP в хлоропластной, 2673 в митохондриальной и 19562 в ядерной ДНК. Филогенетические деревья, построенные на основании анализа ядерных, пластидных и митохондриальных маркеров, отражающие дивергенцию четырех секций рода *Linum*, совпадают по топологии. Это демонстрирует наличие конгруэнтных филогенетических связей четырех секций внутри рода *Linum*. Также были представлены три главные ветви, выявляющие две основные эволюционные стадии, приведшие в итоге к появлению возделываемого льна (*L. usitatissimum*). Этот вид и его предок (*L. angustifolium*) сформировались как обособленная ветвь, генетически более тесно связанная с *L. decumbens* и *L. grandiflorum* [26].

Высокопроизводительное секвенирование семейств генов мультикопийной рРНК позволило внести дополнения в филогению голубоцветкового льна, а также выявить внутри- и межвидовую дивергенцию последовательностей генов рРНК. На основе данных секвенирования N.L. Bolshева et al. [12] разделили представителей секции *Linum* на 4 ветви: первая — диплоиды

L. decumbens и *L. grandiflorum*; вторая — тетраплоиды *L. narbonense*; третья — тетраплоид *L. usitatissimum* и его дикорастущий предок *L. angustifolium*; четвертая — полиплоидный вид *L. marginale*. Предполагают, что *L. usitatissimum* и *L. angustifolium* могли возникнуть в результате гибридизации двух диплоидных видов ($2n = 16$), возможных прародителей современных видов *L. grandiflorum* и *L. decumbens*, или гибридизации предков *L. narbonense* с $2n = 14$ и диплоидного вида с $2n = 16$ [12].

Изменчивость по морфологии, размеру и количеству хромосом в кариотипах определяется набором повторяющихся последовательностей, сравнительное исследование которых в геноме льна провели N.L. Bolshева et al. [69]. На основе результатов полногеномного секвенирования с низким покрытием для 12 видов льна, принадлежащих к шести секциям, был проведен биоинформатический анализ, который установил, что геномы отличались количеством повторяющихся фракций, однако их наборы были схожи у всех видов [69]. Ретротранспозоны семейства Ty3/Gypsy представляли собой большую часть повторяющихся последовательностей у всех проанализированных видов. Образование форм голубоцветкового льна в эволюции сопровождалось волнами увеличения количества tandemных повторов (сателлитной ДНК) и ретротранспозонов с длинными концевыми повторами (long terminal repeats, LTR). Наименьшее число диспергированных повторов и наибольшее содержание сателлитных ДНК в геномах льна из секции *Linum*, вероятно, являются результатом аллотетраплоидного происхождения растений из этой группы [69].

Таким образом, методами высокопроизводительного секвенирования выявлены новые детали эволюции представителей рода *Linum*, которые можно использовать в исследовании геномов и филогенетических взаимоотношений внутри этой группы растений.

ТРАНСКРИПТОМНЫЙ АНАЛИЗ

Доступ к обновленной и дополненной последовательности генома льна [13] позволит сделать селекцию более эффективной. Но одного лишь изучения генома льна недостаточно. Требуются обширные данные транскриптомики, протеомики

и метаболомики, поскольку только комбинация всех омиксных данных позволит понять важные физиологические и молекулярные механизмы, уникальные для данного растения. Метод высокопроизводительного секвенирования РНК (RNA-seq) эффективно используют для анализа транскриптомов и обнаружения генов, участвующих в формировании селекционно-значимых признаков, особое внимание уделяют устойчивости к факторам биотического и абиотического стресса [70–72]. Идентификация дифференциально экспрессирующихся генов (ДЭГ) в настоящее время позволяет лучше понять механизмы, лежащие в основе формирования изучаемых признаков, однако технологии секвенирования транскриптома еще не в полной мере используют для изучения льна [73].

Основной идеей транскриптомного эксперимента на растениях является сравнение экспрессии генов в двух контрастных условиях, например в оптимальных и при неблагоприятном воздействии среды. Особо эффективно сравнение в разных условиях набора генотипов — устойчивых и неустойчивых к изучаемому виду стресса. Идентификация среди ДЭГ новых генов устойчивости позволит разработать новые диагностические маркеры для ускорения отбора в процессе селекции.

Среди абиотических стрессов неблагоприятный состав почвы является одним из основных факторов, ограничивающих площади возделывания льна. Неудивительно, что одним из первых исследований, проведенных в этом направлении на льне, считается изучение транскриптома растения в условиях защелачивания и засоления почвы методом RNA-seq, где были проанализированы паттерны экспрессии пяти категорий генов, включая транскрипционные факторы, сигнальные белки трансдукции, фитогормоны, ферменты антиоксидантной защиты и молекулярные транспортеры. Среди ДЭГ были выявлены гены, относящиеся к ключевым регуляторным семействам, вовлеченным в ответ на абиотический стресс, таким как *WRKY*, *MAPKKK* (mitogen-activated protein kinase kinase), *ABA* (abscisic acid), *PrxR* (NADH-peroxidoreductase) и гены, кодирующие белки, входящие в состав ионных каналов [74].

В поисках генов, связанных с осмотическим стрессом у льна, J. Wu et al. [73] провели секвенирование транскриптома проростков, выращен-

ных при нормальных условиях и при стрессовом воздействии, вызванном полиэтиленгликолем 6000. Авторами были аннотированы 2533 гена, из которых 239 определены как ДЭГ. Значительное число генов было отнесено к семействам, кодирующим транскрипционные факторы, такие как NAC (nascent polypeptide-associated complex), LEA (late embryogenesis—abundant), WRKY, ERF (ethylene responsive factors) и bZIP (basic-leucine zipper) [73].

В 2019 г. J. Wu et al. [75] применили высокопроизводительное секвенирование РНК для изучения транскриптома и обнаружения генов солеустойчивости льна. Из 2582 коэкспрессирующихся генов 2482 были аннотированы. Показано, что основные механизмы солеустойчивости льна ассоциированы с гормональной системой, белками светособирающих комплексов и биосинтезом аминокислот [75].

Геном льна высокопластичен, поэтому у некоторых образцов при дисбалансе питательных веществ в почве происходят наследуемые в нескольких поколениях генетические изменения. Такие генотипы называют генотрофами [76]. А.А. Dmitriev et al. [6] при помощи транскриптомного анализа выявили ДЭГ льна при выращивании в условиях несбалансированности элементов питания по сравнению с оптимальными условиями. На основе данных высокопроизводительного секвенирования авторы выбрали 17 генов для дальнейшего анализа методом количественной ПЦР на расширенной выборке образцов. В условиях избыточного питания выявлено изменение экспрессии генов, кодирующих белки семейства WRKY. В условиях недостатка фосфатов изменялась экспрессия генов, кодирующих белки семейства JAZ (jasmonate ZIM-domain), HARBI1 (harbinger transposase-derived nuclease) и ING1 (inhibitor of growth 1) [6].

В 2016 г. А.А. Dmitriev et al. [77] для изучения устойчивости льна к токсичным свойствам алюминия секвенировали 16 транскриптомов четырех образцов льна (двух устойчивых и двух чувствительных к действию алюминия). На основании полученных данных высокопроизводительного секвенирования обнаружены гены с дифференциальной экспрессией, большинство продуктов которых имели транспортную функцию. Значительное повышение экспрессии генов глутатион-S-трансферазы и UDP-гликозилтрансферазы позволило авторам выдвинуть предположение, что именно эти гены

участвуют в защитных механизмах у растений, связанных с устойчивостью к токсичному действию алюминия посредством утилизации активных форм кислорода и модификации клеточной стенки [77] (приложение 3). Позже, A.V. Zyablitsin et al. [78] установили, что в корнях проростков льна экспрессируются три транскрипт-варианта гена *СAX3*. Данные количественной ПЦР хорошо согласуются с данными, полученными в результате высокопроизводительного секвенирования тех же образцов растений. Таким образом *СAX3*- $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^{+}$ -антипортёр может участвовать в реакции льна на высокую кислотность почвы и высокую концентрацию алюминия в почве посредством Ca^{2+} -опосредованной внутриклеточной регуляции [78] (приложение 3).

Также А.А. Dmitriev et al. [79] с помощью транскриптомного анализа изучили реакцию сортов льна на пониженную кислотность и недостаток цинка. У изучаемых сортов льна, выращенных при pH 5,5, выявлены более значительное ингибирование роста и изменения экспрессии генов по сравнению с контрольной группой и группой, выращенной в условиях дефицита цинка. Выявленные авторами ДЭГ участвуют в различных процессах, включая ионный транспорт, биогенез клеточной стенки, активность оксидоредуктаз и фотосинтез, и могут играть важную роль в реакции льна на изученные стрессы [79].

Немаловажным является изучение устойчивости растений льна к биотическим стрессам. В 2016 г. L. Galindo-González et al. [80] одними из первых применили транскриптомный анализ для изучения механизмов устойчивости к *Fusarium oxysporum*. Умеренно устойчивый к фузариозному увяданию сорт CDC Bethune использовали для полного исследования транскриптома методом RNA-seq. Результаты во многом подтвердили известные механизмы реакции льна на патоген и дополнили существующие данные, что позволило авторам построить обновленную и наиболее полную модель устойчивости льна к *F. oxysporum* [80] (приложение 3).

Реакцию на заражение устойчивых к фузариозному увяданию гибридов льна изучали А.А. Dmitriev et al. [81]. Для идентификации генов-кандидатов устойчивости к фузариозу у культуры поиск вели по генам с повышенной или пониженной экспрессией в устойчивых (по сравнению с восприимчивыми) сортах и популяциях при инфицировании. Среди ДЭГ особое внимание было уделено

генам, кодирующим белки SRG (salt response protein), UDP-гликозилтрансферазу, АТФазы, связанные с разнообразными клеточными активностями (AAA-ATPase), глюкан-эндо-1,3-бета-глюкозидазу, факторы транскрипции MYB, дегидрины и ауксин-чувствительный белок SAUR. Авторы предположили, что идентифицированные гены со специфически индуцированной экспрессией в ответ на заражение *F. oxysporum* у устойчивых сортов и популяций являются наиболее перспективными генами-кандидатами устойчивости [81].

Еще одно направление в области транскриптомики растений связано с изучением молекулярно-генетических механизмов онтогенеза, для чего проводят сравнение транскрипции генов в разных частях растений и на разных стадиях дифференцировки. Такие исследования помогают понять известные и выявлять новые молекулярно-генетические механизмы эволюционных и онтогенетических изменений, а также идентифицировать потенциальные гены-мишени для направленного мутагенеза с целью изменения типа роста и развития, ускорения цветения, созревания и т. д.

RNA-seq использовали для сравнения транскриптов в двух сегментах вегетативного побега 14-дневного растения льна, у которого были удалены все листья [82]. Выявленные различия в экспрессии между апикальной областью побега и большей частью стебля будут дополнять другие подходы (например, скрининг мутантов), направленные на изучение первичной дифференцировки волокон флоэмы [82].

В 2017 г. N. Mokshina et al. [83] исследовали экспрессию генов комплекса целлюлозосинтазы у льна (*LusCESA*) на разных стадиях развития и в процессе гравитропической реакции растения с помощью RNA-seq и количественной ПЦР. Гравитимуляция растений временно увеличивала количество транскриптов целлюлозосинтазного комплекса. Таким образом, волокна внутренней (третичной) клеточной стенки имеют специфический механизм биосинтеза целлюлозы и особенности его регуляции [83].

Используя данные транскриптомного анализа, S.M. Shivaraj et al. [84] изучили гены интегральных мембранных белков, в большинстве представленных аквапоринами. Анализ данных RNA-seq и микрочипов льна показал высокую экспрессию

белков плазматической мембраны во множественных тканях, низкую экспрессию интегральных нодулин-26-подобных белков и специфическую для семян экспрессию 17 интегральных белков тонопласта. Столь масштабный анализ этих белков позволил лучше понять их физиологические функции и роль в развитии льна [84].

Р.К. Dash et al. [85] осуществили сборку транскриптома умеренно устойчивого к засухе индийского сорта льна Т-397. Полученные данные помогут идентифицировать локусы и создать маркеры SSR для селекции на засухоустойчивость [85].

Для интрузивно растущих волокон, полученных методом лазерной микродиссекции, Т. Gorshkova et al. [86] провели RNA-seq первичной флоэмы льна. Так как изменения в уровнях мРНК отдельных генов напрямую не связаны с синтезом белка и, особенно, с активностью фермента, использовано профилирование транскриптома в качестве высокоинформативного подхода для выявления метаболических путей и белков, играющих ключевую роль при интрузивном росте клеток. Выявлено, что удлинение клеток сопряжено с активацией фотосинтеза и интенсивной экспрессией локализованных в хлоропластах шаперонинов и тиоредоксинов. Также установлено, что высокая доля специфически активированных генов кодирует экспансины, ферменты для модификации пектинов и несколько белков, локализованных в клеточной стенке [86].

Имеющиеся данные об исследовании транскриптома льна представлены в базах данных NCBI Sequence Read Archive [88], NCBI Gene Expression Omnibus [73, 82, 85, 86, 88].

Следует отметить, что в области транскриптомики льна больше работ по изучению его устойчивости к абиотическим факторам, чем к биотическим. Вероятно, это связано с селекционными программами и целевыми характеристиками растений для конкретного региона. Но все это оставляет возможность для дальнейших перспективных исследований ДЭГ при разных видах стресса, а также в процессе онтогенеза. В конечном счете, совокупность данных транскриптомного анализа позволит предоставить справочную карту для обнаружения дополнительных генов устойчивости, полезных для использования в программах по MAS льна или для его улучшения при помощи генетического редактирования.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДОВ ВЫСОКОПРОИЗВОДИТЕЛЬНОГО СЕКВЕНИРОВАНИЯ В ИССЛЕДОВАНИИ микроРНК

МикроРНК (miRNA) — это класс малых некодирующих РНК, обнаруженных у различных организмов, включая растения. Они состоят примерно из 20–24 нуклеотидов и могут контролировать многочисленные биологические процессы посредством негативной регуляции экспрессии генов путем специфического связывания и ингибирования мРНК-мишеней [89]. Уровень микроРНК изменяется в условиях стресса, вызванного такими факторами, как засуха, гипоксия, холод, засоленные почвы, наличие тяжелых металлов и высокий или низкий уровень питательных веществ [90–95].

Для изучения микроРНК в растениях часто используют высокопроизводительное секвенирование. N.V. Melnikova et al. [93] идентифицировали 96 консервативных гомологов микроРНК из 21 семейства, 12 из которых были впервые обнаружены. Самое распространенное семейство miR165/166 у льна, которое, по предположению авторов, активно участвует в регуляции экспрессии генов, играет роль в координации метаболизма растения во время стресса, а также в специализации растительных тканей. Экспрессия 7 микроРНК (miR168, miR169, miR395, miR398, miR399, miR408 и lus-miR-N1) в условиях дефицита питательных веществ на основании данных высокопроизводительного секвенирования была оценена на расширенном числе образцов с использованием ПЦР в реальном времени. В условиях дефицита фосфата отмечено изменение экспрессии lus-miR-N1 и miR399. Выявили отрицательную корреляцию экспрессии lus-miR-N1 и его прогнозируемой мишени, гена убиквитин-активирующего фермента E1, а также miR399 и его прогнозируемой мишени — гена убиквитин-конъюгирующего фермента E2 [93, 96].

В ответ на стресс, вызванный токсическим действием ионов алюминия у льна, A.A. Dmitriev et al. [95] отметили изменение экспрессии miR319, miR390 и miR393. Возможно, они играют важную роль в стрессовых реакциях растения посредством регуляции процессов их роста [95].

Y. Yu et al. в 2016 г. [94] исследовали профиль микроРНК льна в условиях повышенного содержания солей и щелочей в почве с использованием высо-

копроизводительного секвенирования. Были идентифицированы 124 известных микроРНК, принадлежащих к 23 консервативным семействам, и 394 новых микроРНК. После оценки профилей дифференциальной экспрессии были отобраны 17 известных *lus-miRNA* и 36 новых *lus-miRNA*, которые использовали для прогнозирования генов-мишеней. Параллельный анализ концевых прочтений РНК и профилирование транскриптома показали изменения в экспрессии 29 пар микроРНК при изучаемых стрессовых условиях. Выдвинуто предположение, что ген-мишень *miR398*, кодирующий супероксиддисмутазу, и *miR530*, мишенью которой являются транскрипционные факторы семейства WRK, могут играть значительную роль в стрессоустойчивости льнов [94].

Данные по микроРНК льна депонируются в базе данных miRBase. Ресурс содержит репозиторий, в котором представлены в том числе и последо-

вательности 124 микроРНК *L. usitatissimum* [97]. Для них приведены первичная и вторичная структуры, локализация в геноме льна сборки v1.0.

Исходя из опубликованных данных, наибольший интерес представляет изучение устойчивости к абиотическим факторам. Очевидно, что исследование микроРНК и их функций у льна все еще находится на начальных этапах, и ряд ключевых вопросов остается без ответа. Накопление знаний о механизмах микроРНК-регуляции у растений позволит разработать искусственные микроРНК для использования в качестве эффективных инструментов для контроля экспрессии генов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование современных подходов, дополняющих методы традиционной селекции, способствует более эффективному созданию сортов льна с улучшенными свойствами (рис. 2.). Разработка новых

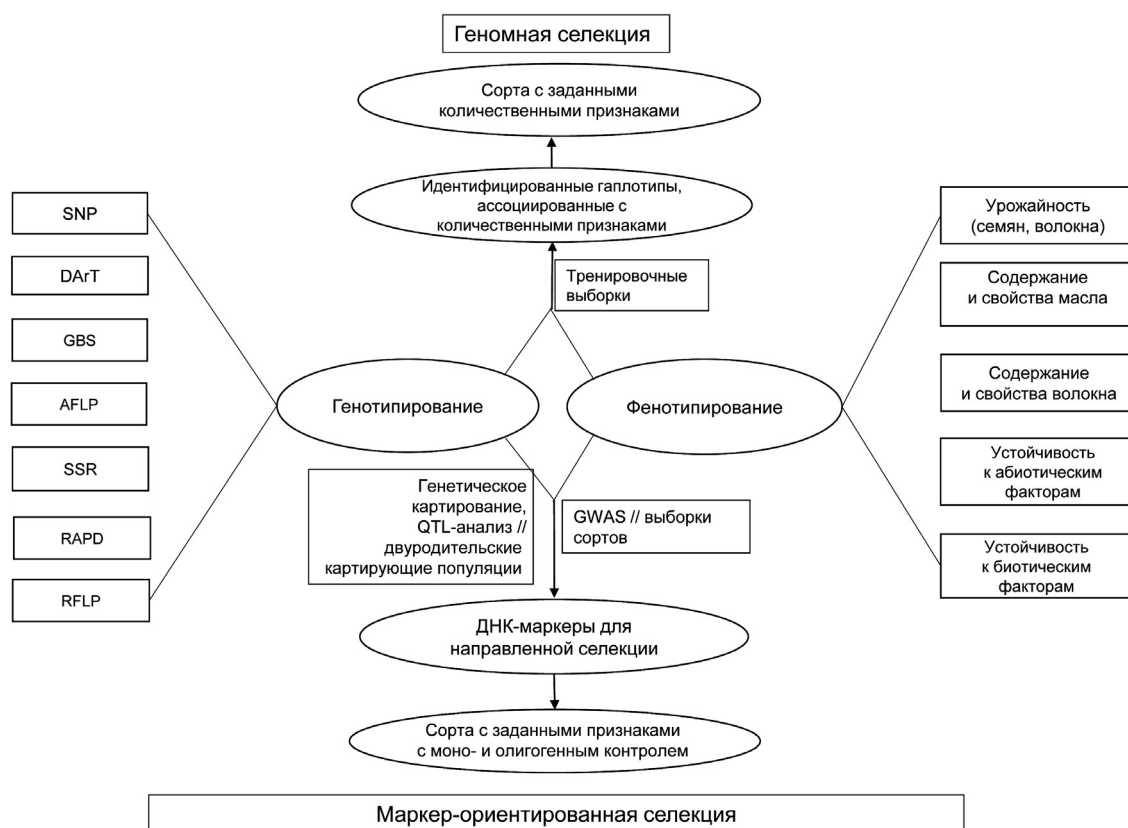


Рис. 2. Схематическое представление современных селекционных подходов, основанных на использовании комбинирования подходов для маркер-ориентированной и геномной селекции. SNP — single nucleotide polymorphism (однонуклеотидный полиморфизм), DArT — diversity arrays technology (ДНК-чип технология для изучения разнообразия), GBS — Genotyping by Sequencing (генотипирование путем секвенирования), AFLP — amplified fragment length polymorphism (полиморфизм длины амплифицированных фрагментов), SSR — simple sequence repeat (однонуклеотидный полиморфизм), RAPD — random amplification of polymorphic DNA (случайно амплифицированная полиморфная ДНК), RFLP — restriction fragment length polymorphism (полиморфизм длины рестрикционных фрагментов), QTL — quantitative trait loci (локус количественных признаков), GWAS — genome-wide association studies (полногеномный анализ ассоциаций)

генетических маркеров для селекции и выявления новых генов-мишеней для генетического редактирования, несомненно, будет содействовать расширению работ, основанных на применении методов высокопроизводительного секвенирования в количественной генетике, транскриптомике льна. Получаемые в этом направлении результаты также представляют фундаментальный интерес, ведущий к пониманию особенностей филогении рода *Linum*, эволюции геномов представителей этого рода, механизмов, лежащих

в основе онтогенетического развития растения и фенотипической изменчивости, а также разнообразия реакций на различные стимулы окружающей среды.

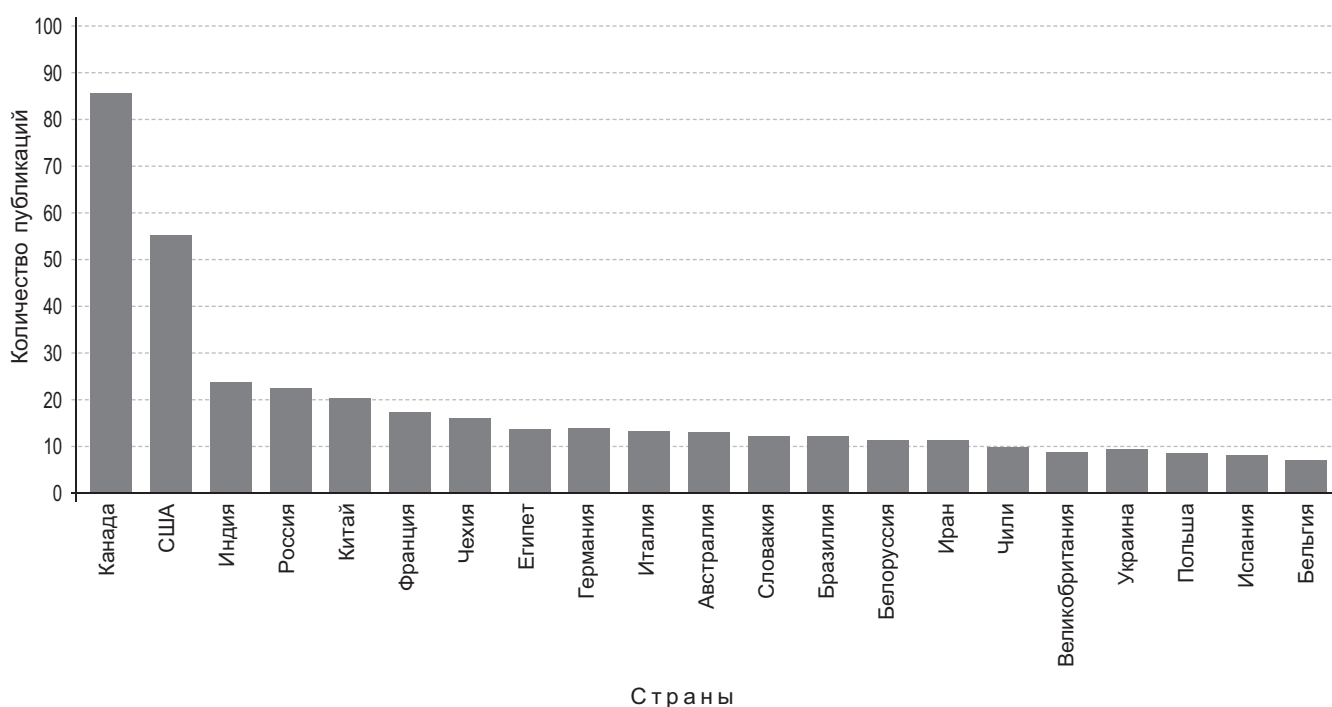
Благодарности

Данный обзор был проведен в рамках государственного задания по теме № 0481-2019-0001.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Приложение 1

Использование ДНК-маркеров льна в исследованиях в разных странах. Составлено на основе поиска публикаций в базе данных Scopus (www.scopus.com, дата обращения 01.02.2019) по пересечению ключевых слов «Marker» и «Linum»



Приложение 2

Электронные ресурсы, содержащие данные полногеномного секвенирования льна

Результаты секвенирования и сборки генома, а также последние данные о сборке псевдомолекул *L. usitatissimum*, доступны в базе нуклеотидных последовательностей NCBI GenBank под идентификатором GenomeProject #68161 [18]. Номера доступа от CP027619 до CP027633 для каждой из 15 хромосом. Секвенированные последовательности, полученные на основе фосмидных и ВАС-библиотек, были представлены в GenBank под номерами HQ902252, JN133299-JN133301 и JX174444-JX174449.

Последовательность аннотированного генома и информация о кодирующих генах также доступны в базе данных Phytozome [13, 15, 19]. Характеристики сборки: общая длина собранных последовательностей ~318,3 млн п. н., количество скаффолдов — 88420,

количество контигов — 11 0390. Аннотированный геном содержит 43 471 гена и 43 484 транскрипта. Кроме того, в базе представлены EST из NCBI GenBank, картированные на геном при помощи PASA (the program to assembly spliced alignments) [15].

Некоторые данные о геномах видов льна можно найти в Европейском архиве нуклеотидных последовательностей (ENA) [20]. Например, здесь представлены необработанные парные прочтения, полученные в результате секвенирования методом shotgun таких диких видов льна, как *L. leonii* (SRR1592650), *L. lewissii* (SRR1592654), *L. perenne* (SRR1592548), *L. narbonne* (SRR1592545), *L. grandiflorum* (SRR1592647), *L. decumbens* (SRR1592610) и *L. angustifolium* (SRR1592607).

Гены-кандидаты, ассоциированные с хозяйственно ценными признаками льна

Признак	Ген-кандидат, ассоциированный с признаком	Кодируемый продукт	Интерпретация ассоциации	Использованный метод	Литературная ссылка
Содержание пальмитиновой кислоты	<i>PIP5K (Lus10022606)</i> (<i>PHOSPHATIDYLINOSITOL-4-PHOSPHATE 5-KINASE</i>)	Фосфатидилинозитол-4-фосфат-5-киназа	PIP5K участвует в метаболизме инозитолфосфата, в результате гидролиза которого образуются предшественники пальмитиновой кислоты	GWAS	[56]
Высота растения	<i>ABC (Lus10016125)</i> (<i>ATP-BINDING CASSETTE</i>)	АТФ-связывающие кассетные транспортеры	Обеспечивают транспорт липидов, сахаров, аминокислот и др., таким образом играют важную роль в развитии и росте растений.	GWAS	[56]
	<i>UGT (UDP-GLYCOSYLTRANSFERASE)</i>	UDP-гликозилтрансфераза	Избыточная экспрессия <i>UGT84B1</i> и <i>UGT74E2</i> у арабидопсиса приводит к образованию короткого стебля с большим количеством ветвей. Влияет на развитие растения, участвуя в метаболизме ауксина.	GWAS	[57]
	<i>PL (PECTATE LYASE)</i>	Пектатлиаза	У риса и арабидопсиса ген <i>PL</i> тесно связан с ростом и развитием растений за счет регуляции скорости деления клеток и участия модификации клеточной стенки	GWAS	[57]
Содержание волокна	<i>Lus10016354</i>	Ксантоксиндегидрогеназа	Участвует в синтезе абсцизовой кислоты (АБК). Ранее сообщалось о влиянии АБК на снижение синтеза гемицеллюлозы и целлюлозы.	GWAS	[56]
Содержание стеариновой кислоты	<i>Lus10021171</i>	Протеинфосфатаза	У льна с пониженной экспрессией гена наблюдается повышенное содержание стеариновой кислоты	GWAS, RNA-seq	[56]
Масса 1000 семян	<i>PHO1 (PHOSPHATE PERMEASE)</i>	Фосфатпермеаза	Участвует в передаче фосфора от корней к надземным частям растений. Увеличение потребляемого фосфора увеличивает размер семян	GWAS	[56]
Ветвистость стебля растения	<i>GRAS (GIBBERELLIC ACID INSENSITIVE + REPRESSOR OF GA1-3 + SCARECROW)</i>	Транскрипционные факторы семейства GRAS (GIBBERELLIC ACID INSENSITIVE + REPRESSOR OF GA1-3 + SCARECROW)	Играют ключевую роль в развитии и передаче сигналов. LS и MOC1 — члены семейства белков GRAS. Отсутствие экспрессии гена <i>LS</i> ингибирует образование пазушной меристемы и уменьшает количество пазушных почек. Отсутствие экспрессии гена <i>MOC1</i> приводит к почти полному отсутствию кущения у риса (<i>O. sativa</i>), так как продукт гена участвует регуляции клеточного цикла.	GWAS	[57]
	<i>XTH (XYLOGLUCAN ENDOTRANSGLUCOSYLASE / HYDROLASE)</i>	Ксилоглюкан эндо-трансглюкозилаза/гидролаза	У <i>A. thaliana</i> ген <i>XTH9</i> экспрессируется в апикальной меристеме цветочных почек и цветоножек и связан с удлинением этих частей растения; уменьшение экспрессии приводит к короткой длине междоузлия	GWAS	[57]

Продолжение приложения 3

Признак	Ген-кандидат, ассоциированный с признаком	Кодируемый продукт	Интерпретация ассоциации	Использованный метод	Литературная ссылка
Содержание слизи в се- мени	<i>GATL5 (Lus10009311)</i> (<i>GALACTUROSYL TRANSFERASE-LIKE 5</i>)	Белок, подобный галактозилтрансфе- разе 5	Участвует в синтезе остова рамно- галактуронана I.	GWAS	[55]
	<i>MUM4 (Lus10009288)</i> (<i>MUCILAGE-MODIFIED 4</i>)	UDP-L-рамноз- синтаза	Необходим для производства рам- нозы — ключевого субстрата для биосинтеза слизи.	GWAS	[55]
	<i>PME36 (Lus10009287)</i> (<i>PECTIN METHYLESTERASE 36</i>)	Метилэстераза пектина 36	Участвует в синтезе пектина и мо- дификациях клеточной стенки.	GWAS	[55]
	<i>SBT1.7 (Lus10009313, Lus10007083)</i> (<i>SUBTILISIN-LIKE SERINE PROTEASE</i>)	Субтилизинподобная сериновая протеаза	Запускает активацию ферментов, модифицирующих клеточную стен- ку для выделения слизи.	GWAS	[55]
	<i>TT8 (Lus10007101)</i> (<i>TRANSPARENT TESTA 8</i>)	Семейство транскрип- ционных факторов TT	Наряду с транскрипционным фак- тором GLABRA2 (GL2) регулирует экспрессию гена <i>MUM4</i>	GWAS	[55]
Содержание семенной кожуры	<i>AGL62 (Lus10035456)</i> (<i>AGAMOUS-LIKE MADS- BOX PROTEIN</i>)	Семейство транскрип- ционных факторов AGL	Мутанты по AGL62 могут иници- ировать образование зародыша и эндосперма, но не в состоянии сформировать семенную оболочку.	GWAS	[55]
	<i>GH17 (Lus10018306)</i> (<i>GLYCOSYL HYDROLASE FAMILY 17</i>)	Гликозилгидролаза 17	Экспрессируется совместно с TT12, ANA10 и BAN, которые могут модифицировать гликозили- рованные флаван-3-ол мономеры, что приводит к накоплению проан- тоцианидинов в оболочке семян.	GWAS	[55]
	<i>UGT79B1 (Lus10026926)</i> (<i>UDP-GLUCOSE FLAVONOL 3-O-GLU- COSYLTRANSFERASE</i>)	UDP-глюкоза: флавоноид 3-O-глю- козилтрансфераза	Ключевой фермент, катализирует конечную стадию биосинтеза антоцианинов	GWAS	[55]
Устой- чивость к высокой кислотности почвы	<i>CAX3 (Ca²⁺/H⁺-EXCHANGER)</i>	Ca ²⁺ /H ⁺ -антипортер	Участвует в регуляции роста растений и усвоения питательных веществ, а также в регуляции транспорта фосфатов. CAX3 нахо- дится в тонопласте. CAX3 мутанты <i>A. thaliana</i> чувствительны к стрес- су, вызванному повышенной соленостью и кислотностью. CAX1 и CAX3 участвуют в регуляции pH в апопласте	RNA-seq	[78]

Продолжение приложения 3

Признак	Ген-кандидат, ассоциированный с признаком	Кодируемый продукт	Интерпретация ассоциации	Использованный метод	Литературная ссылка
Устойчивость к токсичному действию алюминия	<i>GST (GLUTATHIONE S-TRANSFERASE)</i>	Глутатион-S-трансфераза	Участвует в реакции на стресс, включая окислительный, и может действовать как глутатион-зависимая пероксидаза. Воздействие алюминия на растения в условиях пониженного pH приводит к образованию активных форм кислорода и перекисному окислению липидов. В ответ на повышенное содержание алюминия увеличивается экспрессия гена <i>GST</i> как у устойчивых, так и у чувствительных к токсичному действию этого вещества у кукурузы, арабидопсиса и др. Наблюдалось повышение экспрессии гена <i>GST</i> у льна при Al-стрессе, особенно у устойчивых сортов.	RNA-seq	[77]
	<i>CAX3 (CA²⁺/H⁺-EXC)</i>	Ca ²⁺ /H ⁺ -антипортер	Выявлена повышенная регуляция гена <i>CAX3</i> у льна, толерантного к алюминию. Активация гена <i>CAX3</i> способствует компартментализации Ca ²⁺ в вакуоли. Это может быть механизмом, обеспечивающим устойчивость льна к стрессу, вызванному повышенными концентрациями алюминия.	RNA-seq	[78]
	<i>UGT (UDP-GLYCOSYLTRANSFERASE)</i>	UDP-гликозилтрансфераза	Участвуют в биосинтезе вторичных метаболитов, гормональном гомеостазе, детоксикации ксенобиотиков и в реакции растений на стресс. Изменения в экспрессии <i>UGT</i> при воздействии повышенных концентраций алюминия наблюдались на рисе, кукурузе, льне и других культурах. Участвуют в биосинтезе лигнанов и детоксикации клеток от вторичных метаболитов реактивных форм кислорода, что может быть механизмом устойчивости льна к Al-стрессу	RNA-seq	[77]
Устойчивость к <i>Fusarium oxysporum</i>	<i>WRKY3, WRKY70, WRKY75</i>	Транскрипционные факторы семейства WRKY	Сверхэкспрессия этих генов у <i>A. thaliana</i> наблюдается при биотическом стрессе. Транскрипция ортологов <i>WRKY75</i> , усиливается у <i>Brassica napus</i> после заражения <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> и <i>Alternaria brassicae</i> .	RNA-seq	[80]
	<i>MYB113, MYB108</i>	Транскрипционные факторы семейства MYB	Ранее показано, что у <i>A. thaliana</i> <i>MYB113</i> индуцируется при инокуляции <i>F.oxysporum</i> и имеет решающее значение для производства антоцианов, которые включают специфические стадии метаболизма фенилпропанонидов	RNA-seq	[80]

Окончание приложения 3

Признак	Ген-кандидат, ассоциированный с признаком	Кодируемый продукт	Интерпретация ассоциации	Использованный метод	Литературная ссылка
Устойчивость к <i>Fusarium oxysporum</i>	<i>ERF1</i> , <i>ERF14</i> (<i>ETHYLENE RESPONSE FACTOR</i>)	Семейство транскрипционных факторов, отвечающих на этилен	Наблюдается повышенная экспрессия генов из семейства <i>ERF</i> у зараженных растений. При инокуляции растений <i>Fusarium</i> наблюдалась активация генов <i>ERF</i> . Ген <i>ERF1</i> , вероятно, является одним из наиболее важных генов, участвующих в защите растений от грибковых патогенов, и связан с устойчивостью арабидопсиса к <i>F. oxysporum</i> sp. <i>conglutinans</i> и <i>F. oxysporum</i> sp. <i>lycopersici</i> .	RNA-seq	[80]
	<i>CYP79B2</i> , <i>CYP79B3</i> (<i>CYTOCHROME P450</i>)	Цитохром P450	CYP450 способствует превращению триптофана в индол-3-ацетальдоксим (предшественник индол-3-уксусной кислоты — ауксина). Активация пула ауксина имеет решающее значение для прорастания и роста растений, что в свою очередь так же может сказать на защите от патогенов.	RNA-seq	[80]
	<i>PRX52</i> (<i>PEROXIDASE 52</i>)	Пероксидаза	Участвует в образовании лигнина. Наблюдали усиление экспрессии гена более чем в 40 раз при инфицировании арабидопсиса <i>Verticillium longisporum</i> .	RNA-seq	[80]
	<i>CHS</i> (<i>CHALCONE SYNTHASE</i>)	Халконсинтаза	Ключевой фермент биосинтеза флавоноидов, которые обладают высокой антиоксидантной способностью. Это используется для создания форм с повышенной устойчивости к <i>F. oxysporum</i> и <i>F. culmorum</i> посредством конструирования трансгенного льна с мультиконструкцией, включающей халконсинтазу (<i>CHS</i>), халконизомеразу (<i>CHI</i>) и дигидрофлавонол редуктазу (<i>DFR</i>) петунии.	RNA-seq	[80]
	<i>DFR</i> (<i>DIHYDROFLAVONOL REDUCTASE</i>)	Дигидрофлаванол редуктаза	Один из ключевых ферментов синтеза антоцианов. Используется, как и <i>CHS</i> .	RNA-seq	[80]
	<i>RIPK</i> (<i>RPMI-INDUCED PROTEIN KINASE</i>)	Протеинкиназа индуцируемая RPM-1	Ген является ортологом гена <i>A. thaliana</i> <i>ATG05940</i> , который кодирует протеинкиназу, активирующую эффекторный иммунитет	RNA-seq	[80]

ЛИТЕРАТУРА

1. Кутузова С.Н., Чухина И.Г. Уточнение внутривидовой классификации культурного льна (*Linum usitatissimum* L.) методами классической генетики //

Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. — 2017. — Т. 178. — № 3. — С. 97-109. [Kutuzova SN, Chukhina IG. Updating the intraspecific classification of cultivated flax (*Linum usitatissimum* L.) using

- methods of classical genetics. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii*. 2017;178(3):97-109. (In Russ.)). <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2017-3-97-109>.
2. FAOSTAT [Internet]. Food and Agriculture Organization of the United Nation; 2017. [cited 2019 May 14] Available from: <http://www.fao.org/faostat/ru/#data/QC>.
3. Лукомец В.М., Пивень В.Т., Тишков Н.М. Интегрированный подход к защите посевов льна масличного от вредных организмов // Защита и карантин растений. — 2010. — № 5. — С. 52-56. [Lukomets VM, Piven' VT, Tishkov NM. Integrirrovanny podkhod k zashchite posevov l'na maslichnogo ot vrednykh organizmov. *Zashchita i karantin rasteniy*. 2010;(5): 52-56. (In Russ.)]
4. Рябенко Л.Г., Мошненко Е.В., Зеленцов В.С., и др. Выделение морозоустойчивых форм льна с пониженной фотопериодической чувствительностью // Междунар. научно-практ. конф. «Инновационные исследования и разработки для научного обеспечения производства и хранения экологически безопасной сельскохозяйственной и пищевой продукции». — Краснодар, 2015. — 463 с. [Ryabenko LG, Moshnenko YeV, Zelentsov VS, et al. Vydeleniye morozoustoychivyykh form l'na s ponizhennoy fotoperiodicheskoy chuvstvitel'nost'yu. (Conference proceedings) Mezhdunar. nauchno-prakt. konf. "Innovatsionnyye issledovaniya i razrabotki dlya nauchnogo obespecheniya proizvodstva i khraneniya ekologicheskii bezopasnoy sel'sko-khozyaystvennoy i pishchevoy produktsii". Krasnodar; 2015. 463 p. (In Russ.)]
5. Кишлян Н.В., Рожмина Т.А., Кудрявцева Л.П., Киселева Т.С. Изучение сортообразцов в коллекции масличного льна на устойчивость к почвенной кислотности // Масличные культуры. — 2010. — № 2. — С. 107–112. [Kishlyan NV, Rozhmina TA, Kudryavtseva LP, Kisilyova TS. Studying of oil flax varieties in collection on resistance to soil acidity. *Maslichnyye kul'tury*. 2010;(2):107-122. (In Russ.)]
6. Dmitriev AA, Kudryavtseva AV, Krasnov GS, et al. Gene expression profiling of flax (*Linum usitatissimum* L.) under edaphic stress. *BMC Plant Biol*. 2016;16(S3):237. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0927-9>.
7. Sauer NJ, Narváez-Vásquez J, Mozoruk J, et al. Oligonucleotide-mediated genome editing provides precision and function to engineered nucleases and antibiotics in plants. *Plant Physiol*. 2016;170(4):1917-1928. <https://doi.org/10.1104/pp.15.01696>.
8. Jannink JL, Lorenz AJ, Iwata H. Genomic selection in plant breeding: from theory to practice. *Brief Funct Genomics*. 2010;9(2):166-177. <https://doi.org/10.1093/bfpg/elq001>.
9. He L, Xiao J, Rashid K, et al. Evaluation of genomic prediction for pasmo resistance in flax. *Int J Mol Sci*. 2019;20(2):359. <https://doi.org/10.3390/ijms20020359>.
10. Rogers CM. The systematics of *Linum* sect. *Linopsis* (*Linaceae*). *Plant Syst Evol*. 1982;140(2-3):225-234. <https://doi.org/10.1007/BF02407299>.
11. Muravenko OV, Yurkevich OY, Bolsheva NL, et al. Comparison of genomes of eight species of sections *Linum* and *Adenolinum* from the genus *Linum* based on chromosome banding, molecular markers and RAPD analysis. *Genetica*. 2009;135(2):245-255. <https://doi.org/10.1007/s10709-008-9273-7>.
12. Bolsheva NL, Melnikova NV, Kirov IV, et al. Evolution of blue-flowered species of genus *Linum* based on high-throughput sequencing of ribosomal RNA genes. *BMC Evol Biol*. 2017;17(S2):253. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-1105-x>.
13. You FM, Xiao J, Li P, et al. Chromosome-scale pseudomolecules refined by optical, physical and genetic maps in flax. *Plant J*. 2018;95(2):371-384. <https://doi.org/10.1111/tpj.13944>.
14. Ragupathy R, Rathinavelu R, Cloutier S. Physical mapping and BAC-end sequence analysis provide initial insights into the flax (*Linum usitatissimum* L.) genome. *BMC Genom*. 2011;12(1):217. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-12-217>.
15. Wang Z, Hobson N, Galindo L, et al. The genome of flax (*Linum usitatissimum* L.) assembled *de novo* from short shotgun sequence reads. *Plant J*. 2012;72(3):461-473. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2012.05093.x>.
16. Aston C, Mishra B, Schwartz DC. Optical mapping and its potential for large-scale sequencing projects. *Trends Biotechnol*. 1999;17(7):297-302. [https://doi.org/10.1016/S0167-7799\(99\)01326-8](https://doi.org/10.1016/S0167-7799(99)01326-8).
17. de Santana Lopes A, Pacheco TG, Santos KG, et al. The *Linum usitatissimum* L. plastome reveals atypical structural evolution, new editing sites, and the phylogenetic position of Linaceae within Malpighiales. *Plant Cell Rep*. 2018;37(2):307-328. <https://doi.org/10.1007/s00299-017-2231-z>.

18. BioProject [Internet]. Bethesda (MD): National Library of Medicine (US). *Linum usitatissimum* CDC Bethune genome sequencing project [cited 2019 Jun 12]. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/bioproject/68161>.
19. Phytozome [Internet]. The Regents of the University of California; 1997-2017 [cited 2019 Apr 23]. Available from: https://phytozome.jgi.doe.gov/pz/portal.html#?info?alias=Org_Lusitatissimum.
20. EMBL-EBI [Internet]. Hinxton: European Molecular Biology Laboratory(UK) [cited 2019 Jun 18]. Available from: <https://www.ebi.ac.uk/>.
21. Khlestkina EK, Salina EA. [SNP markers: methods of analysis, ways of development, and comparison on an example of common wheat (In Russ.)]. *Genetika*. 2006;42(6):725-736. <https://doi.org/10.1134/s1022795406060019>.
22. Cortés AJ, Chavarro MC, Blair MW. SNP marker diversity in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Theor Appl Genet*. 2011;123(5):827-845. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1630-8>.
23. Kumar S, You FM, Cloutier S. Genome wide SNP discovery in flax through next generation sequencing of reduced representation libraries. *BMC Genom*. 2012;13(1):684. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-13-684>.
24. Galindo-González L, Pinzón-Latorre D, Bergen EA, et al. Ion torrent sequencing as a tool for mutation discovery in the flax (*Linum usitatissimum* L.) genome. *Plant Methods*. 2015;11(1):19. <https://doi.org/10.1186/s13007-015-0062-x>.
25. Peterson G, Dong Y, Horbach C, et al. Genotyping-by-sequencing for plant genetic diversity analysis: a lab guide for SNP genotyping. *Diversity*. 2014;6(4):665-680. <https://doi.org/10.3390/d6040665>.
26. Fu Y-B, Dong Y, Yang MH. Multiplexed shotgun sequencing reveals congruent three-genome phylogenetic signals for four botanical sections of the flax genus *Linum*. *Mol Phylogenetics Evol*. 2016;101:122-132. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.05.010>.
27. Yi L, Gao F, Siqin B, et al. Construction of an SNP-based high-density linkage map for flax (*Linum usitatissimum* L.) using specific length amplified fragment sequencing (SLAF-seq) technology. *PLoS One*. 2017;12(12):e0189785. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189785>.
28. Yang H, Li C, Lam HM, et al. Sequencing consolidates molecular markers with plant breeding practice. *Theor Appl Genet*. 2015;128(5):779-795. <https://doi.org/10.1007/s00122-015-2499-8>.
29. Sun X, Liu D, Zhang X, et al. SLAF-seq: an efficient method of large-scale *de novo* snp discovery and genotyping using high-throughput sequencing. *PLoS One*. 2013;8(3):e58700. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058700>.
30. Zhang J, Long Y, Wang L, et al. Consensus genetic linkage map construction and QTL mapping for plant height-related traits in linseed flax (*Linum usitatissimum* L.). *BMC Plant Biol*. 2018;18(1):160. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1366-6>.
31. Wu J, Zhao Q, Zhang L, et al. QTL mapping of fiber-related traits based on a high-density genetic map in flax (*Linum usitatissimum* L.). *Front Plant Sci*. 2018;9:1-10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00885>.
32. Barbazuk WB, Emrich SJ, Chen HD, et al. SNP discovery via 454 transcriptome sequencing. *Plant J*. 2007;51(5):910-918. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2007.03193.x>.
33. Wiedmann RT, Smith TP, Nonneman DJ. SNP discovery in swine by reduced representation and high throughput pyrosequencing. *BMC Genet*. 2008;9(1):81. <https://doi.org/10.1186/1471-2156-9-81>.
34. Maughan PJ, Yourstone SM, Jellen EN, et al. SNP discovery via genomic reduction, barcoding, and 454-pyrosequencing in amaranth. *Plant Genome*. 2009;2(3):260. <https://doi.org/10.3835/plantgenome2009.08.0022>.
35. Hyten DL, Song Q, Fickus EW, et al. High-throughput SNP discovery and assay development in common bean. *BMC Genom*. 2010;11:475. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-11-475>.
36. Fu YB, Peterson GW. Developing genomic resources in two *Linum* species via 454 pyrosequencing and genomic reduction. *Mol Ecol Resour*. 2012;12(3):492-500. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2011.03100.x>.
37. Miller MR, Dunham JP, Amores A, et al. Rapid and cost-effective polymorphism identification and genotyping using restriction site associated DNA (RAD) markers. *Genome Res*. 2007;17(2):240-248. <https://doi.org/10.1101/gr.5681207>.
38. Baird NA, Etter PD, Atwood TS, et al. Rapid SNP discovery and genetic mapping using sequenced rad markers. *PLoS One*. 2008;3(10):e3376. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003376>.

39. Trebbi D, Maccaferri M, de Heer P, et al. High-throughput SNP discovery and genotyping in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Theor Appl Genet.* 2011;123(4):555-569. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1607-7>.
40. Elshire RJ, Glaubitz JC, Sun Q, et al. A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PLoS One.* 2011;6(5):e19379. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019379>.
41. Zhang Y, Wang L, Xin H, et al. Construction of a high-density genetic map for sesame based on large scale marker development by specific length amplified fragment (SLAF) sequencing. *BMC Plant Biol.* 2013;13(1):141. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-141>.
42. Li B, Tian L, Zhang J, et al. Construction of a high-density genetic map based on large-scale markers developed by specific length amplified fragment sequencing (SLAF-seq) and its application to QTL analysis for isoflavone content in *Glycine max*. *BMC Genom.* 2014;15(1):1086. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-1086>.
43. Liu T, Guo L, Pan Y, et al. Construction of the first high-density genetic linkage map of *Salvia miltiorrhiza* using specific length amplified fragment (SLAF) sequencing. *Sci Rep.* 2016;6(1):24070. <https://doi.org/10.1038/srep24070>.
44. Wei Q, Wang Y, Qin X, et al. An SNP-based saturated genetic map and QTL analysis of fruit-related traits in cucumber using specific-length amplified fragment (SLAF) sequencing. *BMC Genom.* 2014;15(1):1158. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-1158>.
45. Jiang B, Liu W, Xie D, et al. High-density genetic map construction and gene mapping of pericarp color in wax gourd using specific-locus amplified fragment (SLAF) sequencing. *BMC Genom.* 2015;16(1):1035. <https://doi.org/10.1186/s12864-015-2220-y>.
46. Ma JQ, Huang L, Ma CL, et al. Large-scale SNP discovery and genotyping for constructing a high-density genetic map of tea plant using specific-locus amplified fragment sequencing (SLAF-seq). *PLoS One.* 2015;10(6):e0128798. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128798>.
47. Bohra A, Saxena RK, Gnanesh BN, et al. An intra-specific consensus genetic map of pigeonpea [*Cajanus cajan* (L.) Millspaugh] derived from six mapping populations. *Theor Appl Genet.* 2012;125(6):1325-1338. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-1916-5>.
48. Cloutier S, Ragupathy R, Miranda E, et al. Integrated consensus genetic and physical maps of flax (*Linum usitatissimum* L.). *Theor Appl Genet.* 2012;125(8):1783-1795. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-1953-0>.
49. Asgarinia P, Cloutier S, Duguid SR, et al. Mapping quantitative trait loci for powdery mildew resistance in flax. *Crop Sci.* 2013;53(6):2462. <https://doi.org/10.2135/cropsci2013.05.0298>.
50. Würschum T. Mapping QTL for agronomic traits in breeding populations. *Theor Appl Genet.* 2012;125(2):201-210. <https://doi.org/10.1007/s00122-012-1887-6>.
51. Pauli D, Muehlbauer GJ, Smith KP, et al. Association mapping of agronomic QTLs in U.S. Spring barley breeding germplasm. *Plant Genome.* 2014;7(3):1-15. <https://doi.org/10.3835/plantgenome2013.11.0037>.
52. Atwell S, Huang YS, Vilhjálmsson BJ, et al. Genome-wide association study of 107 phenotypes in *Arabidopsis thaliana* inbred lines. *Nature.* 2010;465(7298):627-631. <https://doi.org/10.1038/nature08800>.
53. Tian F, Bradbury PJ, Brown PJ, et al. Genome-wide association study of leaf architecture in the maize nested association mapping population. *Nat Genet.* 2011;43(2):159-162. <https://doi.org/10.1038/ng.746>.
54. Gondro C, Julius HJ, van der Werf J, Hayes BJ. Genome-wide association studies and genomic prediction. Humana Press; 2013. <https://doi.org/10.1007/978-1-62703-447-0>.
55. Soto-Cerda B, Cloutier S, Quian R, et al. Genome-wide association analysis of mucilage and hull content in flax (*Linum usitatissimum* L.) seeds. *Int J Mol Sci.* 2018;19(10):2870. <https://doi.org/10.3390/ijms19102870>.
56. Xie D, Dai Z, Yang Z, et al. Genomic variations and association study of agronomic traits in flax. *BMC Genom.* 2018;19(1):512. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-4899-z>.
57. Xie D, Dai Z, Yang Z, et al. Genome-wide association study identifying candidate genes influencing important agronomic traits of flax (*Linum usitatissimum* L.) using SLAF-seq. *Front Plant Sci.* 2018;8:1-13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02232>.
58. He L, Xiao J, Rashid KY, et al. Genome-wide association studies for pasmo resistance in flax (*Linum usitatissimum* L.). *Front Plant Sci.* 2019;9:1-15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01982>.
59. You F, Xiao J, Li P, et al. Genome-wide association study and selection signatures detect genomic regions

- associated with seed yield and oil quality in flax. *Int J Mol Sci.* 2018;19(10):2303. <https://doi.org/10.3390/ijms19082303>.
60. Xie W, Wang G, Yuan M, et al. Breeding signatures of rice improvement revealed by a genomic variation map from a large germplasm collection. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2015;112(39):e5411-5419. <https://doi.org/10.1073/pnas.1515919112>.
 61. Robertsen C, Hjortshøj R, Janss L. Genomic selection in cereal breeding. *Agronomy.* 2019;9(2):95. <https://doi.org/10.3390/agronomy9020095>.
 62. You FM, Booker HM, Duguid SD, et al. Accuracy of genomic selection in biparental populations of flax (*Linum usitatissimum* L.). *Crop J.* 2016;4(4):290-303. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2016.03.001>.
 63. Soltis DE, Gitzendanner MA, Stull G, et al. The potential of genomics in plant systematics. *Taxon.* 2013;62(5):886-898. <https://doi.org/10.12705/625.13>.
 64. Emerson KJ, Merz CR, Catchen JM, et al. Resolving postglacial phylogeography using high-throughput sequencing. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2010;107(37):16196-16200. <https://doi.org/10.1073/pnas.1006538107>.
 65. Andolfatto P, Davison D, Erezylmaz D, et al. Multiplexed shotgun genotyping for rapid and efficient genetic mapping. *Genome Res.* 2011;21(4):610-617. <https://doi.org/10.1101/gr.115402.110>.
 66. Ruhsam M, Rai HS, Mathews S, et al. Does complete plastid genome sequencing improve species discrimination and phylogenetic resolution in *Araucaria*? *Mol Ecol Resour.* 2015;15(5):1067-1078. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12375>.
 67. Ekblom R, Galindo J. Applications of next generation sequencing in molecular ecology of non-model organisms. *Heredity* (Edinb). 2011;107(1):1-15. <https://doi.org/10.1038/hdy.2010.152>.
 68. Straub SC, Parks M, Weitemier K, et al. Navigating the tip of the genomic iceberg: Next-generation sequencing for plant systematics. *Am J Bot.* 2012;99(2):349-364. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100335>.
 69. Bolsheva NL, Melnikova NV, Kirov IV, et al. Characterization of repeated DNA sequences in genomes of blue-flowered flax. *BMC Evol Biol.* 2019;19(S1):49. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1375-6>.
 70. Wang Z, Gerstein M, Snyder M. RNA-Seq: a revolutionary tool for transcriptomics. *Nat Rev Genet.* 2009;10(1):57-63. <https://doi.org/10.1038/nrg2484>.
 71. Haas BJ, Zody MC. Advancing RNA-Seq analysis. *Nat Biotechnol.* 2010;28(5):421-423. <https://doi.org/10.1038/nbt0510-421>.
 72. Wang L, Li P, Brutnell TP. Exploring plant transcriptomes using ultra high-throughput sequencing. *Brief Funct Genom.* 2010;9(2):118-128. <https://doi.org/10.1093/bfpg/elp057>.
 73. Wu J, Zhao Q, Sun D, et al. Transcriptome analysis of flax (*Linum usitatissimum* L.) undergoing osmotic stress. *Ind Crops Prod.* 2018;116:215-223. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2018.02.035>.
 74. Yu Y, Huang W, Chen H, et al. Identification of differentially expressed genes in flax (*Linum usitatissimum* L.) under saline-alkaline stress by digital gene expression. *Gene.* 2014;549(1):113-122. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2014.07.053>.
 75. Wu J, Zhao Q, Wu G, et al. Comprehensive analysis of differentially expressed unigenes under nacl stress in flax (*Linum usitatissimum* L.) using RNA-Seq. *Int J Mol Sci.* 2019;20(2):369. <https://doi.org/10.3390/ijms20020369>.
 76. Durrant A. The environmental induction of heritable change in *Linum*. *Heredity.* 1962;17:27-61. <https://doi.org/10.1038/hdy.1962.2>.
 77. Dmitriev AA, Krasnov GS, Rozhmina TA, et al. Glutathione S-transferases and UDP-glycosyltransferases are involved in response to aluminum stress in flax. *Front Plant Sci.* 2016;7:1-10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01920>.
 78. Zyablitsin AV, Dmitriev AA, Krasnov GS, et al. [CAX3 gene is involved in flax response to high soil acidity and aluminum exposure. (In Russ.)]. *Mol Biol.* 2018;52(4):514-519. <https://doi.org/10.1134/S0026893318040192>.
 79. Dmitriev AA, Krasnov GS, Rozhmina TA, et al. Flax (*Linum usitatissimum* L.) response to non-optimal soil acidity and zinc deficiency. *BMC Plant Biol.* 2019;19(S1):54. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1641-1>.
 80. Galindo-González L, Deyholos MK. RNA-Seq transcriptome response of flax (*Linum usitatissimum* L.) to the pathogenic fungus *Fusarium oxysporum* f. sp. *lini*. *Front Plant Sci.* 2016;7:1-22. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01766>.
 81. Dmitriev AA, Krasnov GS, Rozhmina TA, et al. Differential gene expression in response to *Fusarium oxysporum* infection in resistant and susceptible genotypes of flax (*Linum usitatissimum* L.). *BMC Plant*

- Biol.* 2017;17(S2):253. <https://doi.org/10.1186/s12870-017-1192-2>.
82. Zhang N, Deyholos MK. RNA-Seq analysis of the shoot apex of flax (*Linum usitatissimum* L.) to identify phloem fiber specification genes. *Front Plant Sci.* 2016;7:1-5. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00950>.
83. Mokshina N, Gorshkov O, Ibragimova N, et al. Cellulosic fibres of flax recruit both primary and secondary cell wall cellulose synthases during deposition of thick tertiary cell walls and in the course of graviresponse. *Funct Plant Biol.* 2017;44(8):820. <https://doi.org/10.1071/FP17105>.
84. Shivaraj SM, Deshmukh RK, Rai R, et al. Genome-wide identification, characterization and expression profile of aquaporin gene family in flax (*Linum usitatissimum*). *Sci Rep.* 2017;7(1):46137. <https://doi.org/10.1038/srep46137>.
85. Dash PK, Rai R, Mahato AK, et al. Transcriptome landscape at different developmental stages of a drought tolerant cultivar of flax (*Linum usitatissimum*). *Front Chem.* 2017;5:1-4. <https://doi.org/10.3389/fchem.2017.00082>.
86. Gorshkova T, Chernova T, Mokshina N, et al. Transcriptome analysis of intrusively growing flax fibers isolated by laser microdissection. *Sci Rep.* 2018;8(1):14570. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32869-2>.
87. Sequence Read Archive [Internet]. Bethesda (MD): National Library of Medicine (US) [cited 2019 Jun 12]. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/sra>.
88. Gene Expression Omnibus [Internet]. Bethesda (MD): National Library of Medicine (US) [cited 2019 Jun 12]. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/geo/>.
89. Jones-Rhoades MW, Bartel DP, Bartel B. MicroRNAs and their regulatory roles in plants. *Annu Rev Plant Biol.* 2006;57(1):19-53. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105218>.
90. Sunkar R, Chinnusamy V, Zhu J, et al. Small RNAs as big players in plant abiotic stress responses and nutrient deprivation. *Trends Plant Sci.* 2007;12(7):301-309. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2007.05.001>.
91. Guleria P, Mahajan M, Bhardwaj J, et al. Plant small RNAs: biogenesis, mode of action and their roles in abiotic stresses. *Genomics Proteomics Bioinformatics.* 2011;9(6):183-199. [https://doi.org/10.1016/S1672-0229\(11\)60022-3](https://doi.org/10.1016/S1672-0229(11)60022-3).
92. Khraiweh B, Zhu JK, Zhu J. Role of miRNAs and siRNAs in biotic and abiotic stress responses of plants. *Biochim Biophys Acta.* 2012;1819(2):137-148. <https://doi.org/10.1016/j.bbagr.2011.05.001>.
93. Melnikova NV, Dmitriev AA, Belenikin MS, et al. Identification, expression analysis, and target prediction of flax genotroph micrnas under normal and nutrient stress conditions. *Front Plant Sci.* 2016;7:399. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00399>.
94. Yu Y, Wu G, Yuan H, et al. Identification and characterization of miRNAs and targets in flax (*Linum usitatissimum*) under saline, alkaline, and saline-alkaline stresses. *BMC Plant Biol.* 2016;16(1):124. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0808-2>.
95. Dmitriev AA, Kudryavtseva AV, Bolsheva NL, et al. miR319, miR390, and miR393 are involved in aluminum response in flax (*Linum usitatissimum* L.). *BioMed Res Int.* 2017;2017:1-6. <https://doi.org/10.1155/2017/4975146>.
96. Melnikova NV, Dmitriev AA, Belenikin MS, et al. Excess fertilizer responsive miRNAs revealed in *Linum usitatissimum* L. *Biochimie.* 2015;109:36-41. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2014.11.017>.
97. miRBase [Internet]. Manchester: University of Manchester (UK) [cited 2019 Jul 19]. Available from: <http://www.mirbase.org/textsearch.shtml?q=Linum>.

✿ Информация об авторе

Алёна Олеговна Ахметшина — младший научный сотрудник, лаборатория постгеномных исследований. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. SPIN: 3947-2772. E-mail: akhmetshinaalena@gmail.com.

✿ Author and affiliations

Alena O. Akhmetshina — Junior Researcher, Postgenomic Research Department. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Saint Petersburg, Russia. SPIN: 3947-2772. E-mail: akhmetshina-alena@gmail.com.

✿ Информация об авторе

Ксения Владимировна Стрыгина — канд. биол. наук, старший научный сотрудник, лаборатория постгеномных исследований. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. E-mail: k.strygina@nw.vir.ru.

Елена Константиновна Хлесткина — профессор, д-р биол. наук, врио директора ВИР, заведующая лабораторией постгеномных исследований. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. SPIN: 3061-1429. E-mail: khlest@bionet.nsc.ru.

Елизавета Александровна Пороховинова — канд. биол. наук, старший научный сотрудник, отдел ГР масличных и прядильных культур. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. SPIN: 5033-3263. E-mail: e.porohovnova@mail.ru.

Нина Борисовна Брutch — д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник, отдел ГР масличных и прядильных культур. ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург. SPIN: 1753-4382. E-mail: n.brutch@vir.nw.ru.

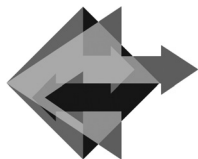
✿ Author and affiliations

Ksenia V. Strygina — PhD, Senior Researcher, Postgenomic research department. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Saint Petersburg, Russia. E-mail: k.strygina@nw.vir.ru.

Elena K. Khlestkina — Prof., Doctor of Science, Director, Head of the Postgenomic Research Department. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Saint Petersburg, Russia. SPIN: 3061-1429. E-mail: khlest@bionet.nsc.ru.

Elizaveta A. Porokhovinova — PhD, Senior Researcher, Oil and Fibre Crops Department. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Saint Petersburg, Russia. SPIN: 5033-3263. E-mail: e.porohovnova@mail.ru.

Nina B. Brutch — Doctor of Science, Main Researcher, Oil and Fibre Crops Department. Federal Research Center “N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources”, Saint Petersburg, Russia. SPIN: 1753-4382. E-mail: n.brutch@vir.nw.ru.



ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

НАСТОЯЩИЕ ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ ЯВЛЯЮТСЯ ИЗДАТЕЛЬСКИМ ДОГОВОРОМ

Условия настоящего Договора (далее — «**Договор**») являются публичной офертой в соответствии с п. 2 ст. 437 Гражданского кодекса Российской Федерации. Данный **Договор** определяет взаимоотношения между редакцией журнала «Ecological genetics/Экологическая генетика», зарегистрированной Государственным комитетом Российской Федерации по печати (свидетельство о регистрации № 77-65617 от 04 мая 2016 года), именуемой в дальнейшем «**Редакция**» и являющейся структурным подразделением ООО «Эко-Вектор», и **Автором** и/или Авторским коллективом (или иным правообладателем), именуемым в дальнейшем «**Автор**», принявшим публичное предложение (оферту) о заключении **Договора**.

I. ПОЛИТИКА ЖУРНАЛА

При рассмотрении полученных авторских материалов **Редакция** руководствуется:

рекомендациями Международного комитета редакторов медицинских журналов (ICMJE.org);

правилами для авторов журнала «Экологическая генетика»;

этическими принципами проведения научных медицинских исследований при использовании животных или с участием человека, соответствующими требованиям Регионального этического комитета.

II. АВТОРСКИЕ ПРАВА

Редакция отбирает, готовит к публикации и публикует переданные **Авторами** материалы. Авторское право на конкретную статью принадлежит авторам статьи.

Авторский гонорар за публикации статей в Журнале не выплачивается. **Автор** передает, а **Редакция** принимает авторские материалы на следующих условиях:

1) **Редакция** передается право на оформление, издание, передачу Журнала с опубликованным материалом **Автора** для целей реферирования статей из него в Реферативном журнале ВИНИТИ, РИНЦ и базах данных, распространение Журнала/авторских материалов в печатных и электронных изданиях, включая размещение на выбранных либо созданных **Редакцией** сайтах в сети Интернет в целях доступа к публикации в интерактивном режиме любого заинтересованного лица из любого места и в любое время, а также на распространение Журнала с опубликованным материалом **Автора** по подписке;

2) территория, на которой разрешается использовать авторский материал, — Российская Федерация и сеть Интернет;

3) срок действия **Договора** — 5 лет. По истечении указанного срока **Редакция** оставляет за собой, а **Автор** подтверждает бессрочное право **Редакции** на продолжение размещения авторского материала в сети Интернет;

4) **Редакция** вправе по своему усмотрению без каких-либо согласований с **Автором** заключать договоры и соглашения с третьими лицами, направленные на дополнительные меры по защите авторских и издательских прав;

5) **Автор** гарантирует, что использование **Редакцией** предоставленного им по настоящему **Договору** авторского материала не нарушит прав третьих лиц;

6) **Автор** оставляет за собой право использовать предоставленный по настоящему **Договору** авторский материал самостоятельно, передавать права на него по договору третьим лицам, если это не противоречит настоящему **Договору**;

7) **Редакция** предоставляет **Автору** возможность безвозмездного получения одного авторского экземпляра из вышедшего тиража печатного издания с публикацией материалов **Автора** или получения справки с электронными адресами его официальной публикации в сети Интернет;

8) при перепечатке статьи или ее части ссылка на первую публикацию в Журнале обязательна;

9) **Редакция** вправе издавать Журнал любым тиражом.

III. ПОРЯДОК ЗАКЛЮЧЕНИЯ ДОГОВОРА И ИЗМЕНЕНИЯ ЕГО УСЛОВИЙ

Заключением **Договора** со стороны **Редакции** является опубликование рукописи данного **Автора** в журнале «Экологическая генетика» и размещение его текста в сети Интернет. Заключением **Договора** со стороны **Автора**, то есть полным и безоговорочным принятием **Автором** условий **Договора**, является передача **Автором** рукописи и сопроводительных документов.

Конфиденциальность

Имена и контактные данные, указанные Вами при регистрации на официальном сайте журнала, будут использованы исключительно для технических целей: контакта с Вами или с редакторами в процессе подготовки Вашей статьи к публикации. До публикации они не будут предоставлены другим лицам и организациям.

ПОРЯДОК ПРЕДОСТАВЛЕНИЯ РУКОПИСИ

Журнал «Экологическая генетика» работает на платформе Open Journal System и принимает рукописи исключительно в электронной форме.

НА САЙТ НЕОБХОДИМО ЗАГРУЗИТЬ:

Основной файл

- ✓ файл с текстом рукописи с нумерацией строк (формат Microsoft Word или совместимый с ним), содержащий все рисунки и таблицы;
 - ✓ **сопровождающие файлы:**
 - ✓ файлы микрофотографий — формат tiff, для графиков — формат pdf или eps. Файлы должны быть сохранены в этих форматах из тех программ, в которых они созданы (сохранить, как...);
 - ✓ файл, содержащий:
 - название статьи и порядок авторов. Если в написании рукописи принимали участие авторы из разных учреждений, необходимо соотнести названия учреждений и Ф. И. О. авторов путем добавления цифровых индексов в верхнем регистре перед названиями учреждений и фамилиями соответствующих авторов. Фамилию, имя, отчество следует писать полностью;
 - необходимо привести официальное ПОЛНОЕ название учреждения (без сокращений). После названия учреждения через запятую необходимо написать название города, страны и адрес местонахождения организации;
- В англоязычной части файла*
- Ф. И. О. необходимо писать в соответствии с заграничным паспортом или так же, как в ранее опубликованных в зарубежных журналах статьях. Авторам, публикующимся впервые и не имеющим заграничного паспорта, следует воспользоваться стандартом транслитерации bgn/rcsp (см. ниже);
 - необходимо указывать ОФИЦИАЛЬНОЕ АНГЛО-ЯЗЫЧНОЕ НАЗВАНИЕ УЧРЕЖДЕНИЯ. Наиболее полный список названий учреждений и их официальных англоязычных версий можно найти на сайте РИНЦ;
 - ✓ файл сопроводительного письма (формат pdf), составленного по образцу;

- ✓ при загрузке файлов должно быть заполнено поле «комментарий к файлу»;
- ✓ комментарий должен содержать информацию о содержании файла. Например, «рисунок 1» (fig. 1).

Датой поступления Рукописи в Журнал считается дата получения полного комплекта файлов, оформленных в полном соответствии с данными правилами. Предварительное рассмотрение рукописи, не заказанной Редакцией, не является фактом заключения издательского Договора между сторонами.

Сопроводительные документы

Сопроводительное письмо должно быть подписано руководителем организации, в которой выполнена работа. Оно может быть выполнено на официальном бланке учреждения.

Письмо должно содержать:

- ✓ название организации;
- ✓ фразу о том, что рукопись направлена в журнал «Экологическая генетика»;
- ✓ Ф. И. О. авторов;
- ✓ название рукописи;
- ✓ название предполагаемой рубрики;
- ✓ данные автора, ответственного за переписку:
 - служебный и/или домашний адрес;
 - телефон/факс (моб. телефон);
 - адрес электронной почты (обязателен);
- ✓ **Ф. И. О. и «живые» подписи авторов.**

В письме должно содержаться заверение, что:

- ✓ препятствий для опубликования и распространения представленных материалов в открытой печати не имеется;
- ✓ статья прочитана и одобрена всеми авторами;
- ✓ все авторы уверены, что рукопись отражает действительно проделанную работу;
- ✓ данная рукопись ранее нигде не была опубликована;
- ✓ в случае принятия рукописи к публикации авторы обязуются при размещении статьи на ресурсах открытого доступа всегда указывать DOI.

Обращаем ваше внимание на то, что подписи авторов в сопроводительном письме означают, что все авторы действительно внимательно прочитали рукопись и несут ответственность за ее содержание.

ПОДГОТОВКА РУКОПИСИ

Структура обзорно-теоретической статьи обычно включает следующие разделы:

- ✓ введение;
- ✓ изложение основного материала;
- ✓ заключение;
- ✓ литература.

Статья экспериментального характера должна содержать разделы:

- ✓ введение;
- ✓ материал и методы;
- ✓ результаты;
- ✓ обсуждение;
- ✓ литература.

Объем рукописи обзорно-теоретической статьи не должен превышать 60 000 знаков, включая пробелы (40 000 для экспериментальной работы), машинописного текста через два интервала, 12 кеглем (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам и резюме на английском языке), поля не менее 25 мм.

Колонтитул (верхний) должен содержать сокращенный заголовок статьи, содержащий не более 40 знаков (включая пробелы) и нумерацию страниц.

Заглавие должно быть кратким (не более 150 знаков, включая пробелы), точно отражающим содержание статьи.

Резюме (до 1500 знаков, включая пробелы) на русском языке.

Резюме не требуется при публикации персональных, рецензий, отчетов о конференциях, информационных писем. При превышении предельного размера резюме рукопись будет отклонена.

Заглавие на английском языке.

Резюме на английском языке помещают после заглавия рукописи на английском языке. **Резюме экспериментальной статьи** на английском языке обязательно должно включать следующие разделы: Background, Materials and methods, Results, Conclusion. Объем резюме должен быть в пределах 200 слов (2000 знаков).

Ключевые слова помещаются под каждым резюме на соответствующем языке с подзаголовками «ключевые слова»/«keywords».

Необходимо указать от 3 до 10 ключевых слов или коротких фраз, которые будут способствовать корректному перекрестному индексированию статьи. Для выбора ключевых слов используйте термины из *списка медицинских предметных заголовков (MESH)*. Если в этом списке отсутствуют подходящие обозначения для недавно введенных терминов, выберите наиболее близкие из имеющихся.

Требования к разделу «Материал и методы». Описывайте методы и процедуры достаточно детально для того, чтобы другие исследователи могли воспроизвести ваши результаты.

При описании использованных приборов и реактивов указывайте производителя.

При первом упоминании бинарного видового названия приводите его полностью с указанием автора. При последующих упоминаниях родовое название сокращайте до одной буквы.

Статистические методы описывайте с достаточным количеством деталей, чтобы грамотный читатель, имеющий доступ к исходным данным, смог бы воспроизвести публикуемые результаты. Недопустимы фразы вроде «материал обрабатывали общепринятыми методами вариационной статистики».

Сопровождайте описание статистических методов ссылками на стандартные общеизвестные издания с обязательным указанием страницы либо ссылками на общедоступные сайты, на которых используемые формулы представлены в явном виде.

Количественную оценку результатов наблюдений всегда сопровождайте показателями точности оценки (стандартной ошибкой или доверительным интервалом). Пример: $27,9 \pm 0,47$; $27,9_{27,46}^{28,40}$; $0 + 0,78$, $100 - 0,53$. Значение *p*-value необходимо указывать точно, кроме случаев, когда $p < 0,0001$.

Старайтесь не полагаться только на оценку гипотезы, такую как значение *p* (*p*-value), которая не передает важную информацию о размере эффекта (effect size), вероятности воспроизведения (Prep), вероятности статистически значимого воспроизведения (Psrep), соотношении

правдоподобий (Likelihood Ratio), вероятности справедливости нулевой гипотезы.

Дайте определения всем применяемым терминам, сокращениям и символам. Укажите использованное программное обеспечение. Единицы измерения приводите в соответствии с Международной системой единиц — СИ.

Иллюстрации и таблицы

Все графы в таблицах должны иметь заголовки. Не следует повторять одни и те же данные в тексте, на рисунках и в таблицах.

Фотографии (черно-белые) должны быть представлены в графическом формате tiff (разрешение не менее 300 dpi (точек на дюйм)), а графики, схемы, диаграммы — в векторных форматах: pdf (предпочтительно), либо ai, eps, cdr. Обратите внимание на то, что в некоторых версиях Microsoft Office есть возможность сохранять созданные рисунки в формате pdf. Размер иллюстраций не должен превышать 170 × 230 мм.

Иллюстрации и таблицы должны быть представлены в вариантах рассчитанных на восприятие русскоязычными и англоязычными читателями.

Англоязычные варианты рисунков (и таблиц) будут использованы при публикации англоязычной версии статьи.

Число рисунков не должно превышать пяти. В подписях под рисунками должны быть сделаны объяснения значений всех кривых, букв, цифр и прочих условных обозначений на том языке, на котором написана статья.

Библиография

Основные правила

1. В списке литературы все работы перечисляются в порядке цитирования, а НЕ в алфавитном порядке.
2. В тексте статьи библиографические ссылки даются в квадратных скобках арабскими цифрами.
3. Авторы цитируемых источников в списке литературы должны быть указаны в том же порядке, что и в первоисточнике (в случае, если у публикации более четырех авторов, то после третьего автора необходимо поставить сокращение «... и др.» или «... , et al.»).

4. Недопустимо сокращать название статьи и название отечественного журнала. Название англоязычных журналов следует приводить в сокращении в соответствии с каталогом названий базы данных MedLine (NLM Catalog). Если журнал не индексируется в MedLine, необходимо указывать его полное название.

5. Для описания даты выхода, тома, номера журнала и страниц, на которых опубликована статья, следует использовать сокращенный формат записи — для иностранных источников и полный формат записи — для русскоязычной части описания русскоязычных источников.

6. Библиографические описания ссылок на иностранные источники следует составлять в формате Vancouver в версии AMA (AMA style, <http://www.amamanualofstyle.com>).

7. Библиографические описания ссылок на русскоязычные источники должны состоять из двух частей: русскоязычной и латиноязычной (подряд). При этом сначала следует приводить русскоязычную часть описания, затем — латиноязычную [в квадратных скобках].

- Русскоязычную часть библиографического описания русскоязычного источника в списке литературы следует оформлять в соответствии с требованиями РИНЦ (см. «Примеры оформления»).

8. Во всех случаях, когда у цитируемого материала есть *цифровой идентификатор* (Digital Object Identifier — DOI), его необходимо указывать в самом конце библиографической ссылки. Формат представления: <https://doi.org/10.9734/BMRJ/2014/5635>.

9. Проверять наличие DOI у статьи следует на сайте <http://search.crossref.org/> или <https://www.citethisforme.com>. Для получения DOI нужно ввести в поисковую строку название статьи на английском языке. Последний сайт, помимо DOI, автоматически генерирует правильно оформленное библиографическое описание статьи на английском языке в стиле цитирования AMA. Подавляющее большинство зарубежных журнальных статей с 2000 г. и многие русскоязычные статьи (опубликованные после 2013 г.) зарегистрированы в системе CrossRef и имеют уникальный DOI.

Правила подготовки библиографических описаний.

Если статья написана на латинице (на английском, немецком, финском, датском, итальянском

и т. д.), она должна быть процитирована **в оригинальном виде**.

Если статья написана **НЕ на латинице** — на кириллице (в том числе на русском), иероглифами и т. д. и если у статьи есть **ОФИЦИАЛЬНЫЙ ПЕРЕВОД НАЗВАНИЯ**, его нужно вставить в квадратных скобках после оригинального написания библиографической ссылки на источник. Проще всего проверить наличие официального перевода названия статьи, отыскав статью в РИНЦ.

Если у статьи нет **ОФИЦИАЛЬНОГО ПЕРЕВОДА**, то нужно **ПРИВЕСТИ ТРАНСЛИТЕРАЦИЮ** всей ссылки в квадратных скобках сразу после правильно оформленной ссылки в оригинальном написании. Англоязычная часть библиографического описания ссылки на русскоязычный источник должна находиться непосредственно после русскоязычной части в квадратных скобках [...]. Фамилии и инициалы всех авторов на латинице и название статьи на английском языке следует приводить так, как они даны в оригинальной публикации. Транслитерацию следует проводить в стандарте bsi (автоматически транслитерация в стандарте bsi производится на странице <http://ru.translit.net/?account=bsi>) с сохранением стилового оформления русскоязычного источника. Далее следует транслитерированное название русскоязычного журнала в стандарте bsi, затем — выходные данные: год;том(номер):страницы. В самом конце англоязычной части библиографического описания в круглые скобки помещают указание на исходный язык публикации, например: (In Russ.). В конце библиографического описания (за квадратной скобкой) помещают DOI статьи, если таковой имеется.

Примеры оформления

- Обычная журнальная статья на русском языке, есть официальный перевод на английский язык.

Сендек Д.С., Новоселов А.П., Бознак Э.И. Генетическая дифференциация сиговых рыб в реке Печоре // Сибирский экологический журнал. — 2016. — Т. 23. — № 2. — С. 194–201. [Sendek DS, Novoselov AP, Boznak EI. Genetic differentiation of coregonid fishes in Pechora River. *Contemporary Problems of Ecology*. 2016;9(2):166–171. (In Russ.)]. doi: 10.15372/SEJ20160203.

- Обычная журнальная статья на русском языке, нет официального перевода на английский язык, транслитерация.

Боровикова Е.А., Махров А.А. Систематическое положение и происхождение сигов (*Coregonus*, *Coregonidae*, *Osteichthyes*) Европы. Генетический подход // Успехи современной биологии. — 2009. — Т. 129. — № 1. — С. 58–66. [Borovikova EA, Makhrov AA. Sistematicheskoe polozhenie i proiskhozhdenie sigov (*Coregonus*, *Coregonidae*, *Osteichthyes*) Evropy. *Geneticheskii podkhod. Uspekhi sovremennoi biologii*. 2009;129(1):58–66. (In Russ.)]

- Обычная журнальная статья на иностранном языке, преимущественно на английском.

Liviac D, Creus A, Marcos R. Genotoxic evaluation of the non-halogenated disinfection by-products nitrosodimethylamine and nitrosodiethylamine. *Journal of Hazardous Materials*. 2011;185(2-3):613–618. doi: 10.1016/j.jhazmat.2010.09.062.

- Книга на русском языке.

Стегний В.Н. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. — Новосибирск: Изд-во Новосибирского ун-та, 1993. — 143 с. [Stegnii VN. Arkhitektonika genoma, sistemnye mutatsii i evolyutsiya. Novosibirsk: Izdatel'stvo Novosibirskogo universiteta; 1993. 143 p. (In Russ.)]

- Книга на иностранном языке, преимущественно на английском.

Sutton P, Perron J, Giudice LC, Woodruff TJ. Pesticides matter: a primer for reproductive health physicians. San Francisco (CA): University of California, San Francisco; 2011. 25 p.

- Диссертация.

Коломиец Т.М. Отбор исходного материала риса для селекции на иммунитет к пирикулярнозу: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Голицино, 1990. — 21 с. [Kolomiec TM. Otbor iskhodnogo materiala risa dlya selekcii na immunitet k pirikulyariozu. [dissertation] Golicino; 1990. 21 p. (In Russ.)]

- Материалы конференции.

Костылев П.И., Краснова Е.В., Редькин А.А., и др. Объединение в одном генотипе риса пяти генов устойчивости к пирикулярнозу с помощью ДНК-маркеров // 8-я Междунар. научно-практ. конф. «Биологическая защита растений — основа стабилизации агроэкосистем». — Краснодар, 2014. — С. 25–28. [Kostylev PI, Krasnova EV, Redkin AA, et al. Combined in one rice genotype

five blast resistance genes with DNA markers. 8 Mezhdunar. nauchno-prakt. konf. "Biologicheskaya zashhita rastenij — osnova stabilizacii agroekosistem". (Conference proceedings) Krasnodar; 2014. P. 25-28. (In Russ.)]

- Ссылка на интернет-ресурс — русскоязычный источник.

Манн — Уитни, автоматический расчет. Доступно по: <http://www.psychol-ok.ru/statistics/mann-whitney/>. Ссылка активна на 27.09.2016.

- Ссылка на интернет-ресурс — зарубежный источник.
Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*. 2000;155:945-959. Available at: http://web.stanford.edu/group/pritchardlab/structure_software/release_versions/v2.3.4/html/structure.html. Accessed September 1, 2016.

Ответственность за корректность библиографических ссылок несут авторы.