

Письма

в

**ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ
ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ**

Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding

2021
И Ю Н Ь

Обзоры • Оригинальные статьи • Воспоминания

Том 7
№2

PISMAVAVILOV@BIONET.NSC.RU

ПИСЬМА В ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

Научный рецензируемый журнал
Лисьма



ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

Основан в 2015 году
Периодичность один раз в квартал

DOI 10.18699/LettersVJ2021-7-13

Учредитель

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук» (ИЦиГ СО РАН)

Главный редактор

А.В. Кочетов – чл.-кор. РАН, д-р биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

Заместители главного редактора

Н.П. Гончаров – академик РАН, д-р биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

Е.А. Салина – д-р биол. наук, профессор (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

Ответственный секретарь

О.Ю. Шоева – канд. биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

Редакционная коллегия

О.С. Афанасенко – академик РАН, д-р биол. наук, профессор (Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург, Пушкин, Россия)

М.А. Вишнякова – д-р биол. наук, профессор (Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Россия)

Т.А. Гавриленко – д-р биол. наук, профессор (Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Россия)

Ю.Э. Гербек – канд. биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

Е.И. Гултыяева – д-р биол. наук (Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург, Пушкин, Россия)

Н.И. Дубовец – чл.-кор. НАН Беларуси, д-р биол. наук, доцент (Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Беларусь)

И.К. Захаров – д-р биол. наук, профессор (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

К.В. Крутовский – канд. биол. наук, профессор (Гёттингенский университет им. Георга-Августа, Гёттинген, Германия)

А.М. Кудрявцев – д-р биол. наук (Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия)

С.А. Лашин – канд. биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

А.Ю. Летягин – д-р мед. наук, профессор (НИИКЭЛ – филиал СО РАН, Новосибирск, Россия)

П.Н. Мальчиков – д-р с.-х. наук (Самарский НИИ сельского хозяйства им. Н.М. Тулайкова, пос. Безенчук, Россия)

Е.А. Орлова – канд. с.-х. наук (СибНИИРС – филиал ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

А.С. Пилипенко – канд. биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

Ю.И. Рагино – чл.-кор. РАН, д-р мед. наук, профессор (НИИТПМ – филиал ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

И.Д. Рашаль – академик Латвийской АН, д-р биол. наук, профессор (Институт биологии Латвийского университета, Саласпилс, Латвия)

Р.Р. Садоян – д-р биол. наук, доцент (Армянский государственный педагогический университет им. Хачатура Абовяна, Ереван, Армения)

А.А. Соловьев – д-р биол. наук, профессор (Всероссийский НИИ сельскохозяйственной биотехнологии, Москва, Россия)

Н.А. Сурин – академик РАН, д-р с.-х. наук, профессор (Федеральный исследовательский центр КНЦ СО РАН – обособленное подразделение Красноярский НИИ сельского хозяйства, Россия)

В.А. Трифонов – д-р биол. наук, профессор (Институт молекулярной и клеточной биологии СО РАН, Новосибирск, Россия)

В.С. Фишман – канд. биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

С.В. Шеховцов – канд. биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

Scientific Peer Reviewed Journal

Letters

to **VAVILOV JOURNAL
OF GENETICS AND BREEDING**

Founded in 2015

Published once a quarter

DOI 10.18699/LettersVJ2021-7-13

Founder

Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch
of the Russian Academy of Sciences (ICG SB RAS)

Editor-in-Chief

A.V. Kochetov – Dr. Sci. in Biol., Corr. Member of the RAS (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

Deputy Editors-in-Chief

N.P. Goncharov – Dr. Sci. in Biol., Full Member of the RAS (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

E.A. Salina – Dr. Sci. in Biol., Professor (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

Executive Secretary

O.Yu. Shoeva – Cand. Sci. in Biol. (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

Editorial board

O.S. Afanasenko – Dr. Sci. in Biol., Full Member of the RAS Professor (All-Russia Research Institute for Plant Protection, St. Petersburg, Russia)

M.A. Vishnyakova – Dr. Sci. in Biol., Professor (N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia)

T.A. Gavrilenko – Dr. Sci. in Biol., Professor (N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia)

Yu.E. Herbeck – Cand. Sci. in Biol. (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

E.I. Gulyaeva – Dr. Sci. in Biol. (All-Russia Research Institute for Plant Protection, St. Petersburg, Russia)

N.I. Dubovets – Dr. Sci. in Biol., Corr. Member of the NASB, Docent (Institute of Genetics and Cytology of National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus)

I.K. Zakharov – Dr. Sci. in Biol., Professor (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

K.V. Krutovsky – Cand. Sci. in Biol., Professor (Georg-August University of Gottingen, Gottingen, Germany)

A.M. Kudryavtsev – Dr. Sci. in Biol. (Vavilov Institute of General Genetics, RAS, Moscow, Russia)

S.A. Lashin – Cand. Sci. in Math. Biol. Bioinf. (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

A.Y. Letyagin – Dr. Sci. in Med., Professor (Research Institute of Clinical and Experimental Lymphology – Branch of the Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

P.N. Malchikov – Dr. Sci. in Agricul. (Tulaikov Research Institute of Agriculture, Russian Agricultural Academy, Bezenchuk, Russia)

E.A. Orlova – Cand. Sci. in Agricul. (Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding – Branch of the Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

A.S. Pilipenko – Cand. Sci. in Biol. (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

Yu.I. Ragino – Dr. Sci. in Med., Corr. Member of the RAS, Professor (Research Institute of Internal and Preventive Medicine – Branch of the Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

I. Rashal – Dr. Sci. in Biol., Full Member of the LAS, Professor (Institute of Biology, University of Latvia, Salaspils, Latvia)

R.R. Sadoyan – Dr. Sci. in Biol., Docent (Armenian State Pedagogical University after Kh. Abovyan, Yerevan, Armenia)

A.A. Soloviev – Dr. Sci. in Biol., Professor (All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology, Moscow, Russia)

N.A. Surin – Dr. Sci. in Agricul., Corr. Member of the RAS, Professor (Krasnoyarsk Research Institute of Agriculture – Division of Federal Research Center "Krasnoyarsk Scientific Center, SB RAS", Krasnoyarsk, Russia)

V.A. Trifonov – Dr. Sci. in Biol., Professor (Institute of Molecular and Cellular Biology of the Siberian Branch of the RAS, Novosibirsk, Russia)

V.S. Fishman – Cand. Sci. in Biol. (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

S.V. Shekhovtsov – Cand. Sci. in Biol. (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)

СОДЕРЖАНИЕ • 2021 • 7 • 2

- Физиологическая генетика**
- 71 Оценка корректности взятия дорзальной и вентральной частей гиппокампа у лисиц для молекулярно-генетических исследований
Ю.В. Александрович, Ю.В. Маковка, Л.В. Мейстер, Ю.Э. Гербек
- Генетические ресурсы растений**
- 75 Коллекция генетических ресурсов льна Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова
Е.А. Пороховинова, С.Н. Кутузова, А.В. Павлов, А.А. Слободкина, Т.В. Якушева, Н.Б. Брач
- Клеточная биология**
- 91 Черная окраска семян сорта яровой вики посевной (*Vicia sativa* L.) Обская 16 обусловлена накоплением синих антоцианов в макросклеридях
С.Р. Мурсалимов, А.В. Гончарова, А.Ю. Глаголева, О.Ю. Шоева (на англ. языке)
- 96 Вера Вениаминовна Хвостова и зарождение генетики мейоза
И.Н. Голубовская
- Дискуссионные статьи**
- 109 Активность мобильных элементов – причина или следствие внутривидового гибридного дисгенеза у дрозофилы?
Л.П. Захаренко

CONTENTS • 2021 • 7 • 2

- Physiological genetics**
- 71 Assessing the correctness of dorsal and ventral hippocampal sampling in foxes
Yu.V. Alexandrovich, Yu.V. Makovka, L.V. Meister, Yu.E. Herbeck
- Plant genetic resources**
- 75 Collection of flax genetic resources of the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources
E.A. Porokhovinova, S.N. Kutuzova, A.V. Pavlov, A.A. Slobodkina, T.V. Yakusheva, N.B. Brutch
- Cell biology**
- 91 Black seed color of the spring common vetch (*Vicia sativa* L.) cultivar Obskaya 16 is caused by blue anthocyanins accumulating in macrosclereids
S.R. Mursalimov, A.V. Goncharova, A.Yu. Glagoleva, O.Yu. Shoeva
- 96 Vera V. Khvostova and origin of genetics of meiosis
I.N. Golubovskaya
- Discussion articles**
- 109 Doubts about the involvement of transposable elements in the induction of hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*
L.P. Zakharenko

 pismavavilov.ru

DOI 10.18699/LettersVJ2021-7-08

Физиологическая генетика

Оценка корректности взятия дорзальной и вентральной частей гиппокампа у лисиц для молекулярно-генетических исследований

Ю.В. Александрович¹, Ю.В. Маковка^{1,2}, Л.В. Мейстер¹, Ю.Э. Гербек¹

Аннотация: В статье представлен эффективный молекулярно-генетический инструмент для оценки чистоты раздельного сбора образцов дорзальной и вентральной частей гиппокампа и его оболочек у лисиц (*Vulpes vulpes*). Данный метод основан на определении экспрессии генов *NR2F2*, *HSD11B1* и *ALDH1A2* и необходим при исследовании механизмов гиппокамп-зависимого поведения, стресса и нейрогенеза в гиппокампе.

Ключевые слова: лисицы; дорзальный гиппокамп; вентральный гиппокамп; оболочки гиппокампа.

Благодарности: Исследование выполнено в рамках бюджетного проекта № 0259-2021-0016. Авторы выражают благодарность А.В. Владимировой, А.В. Харламовой, И.В. Пивоваровой, Т.И. Семёновой и всему персоналу ЦКП «Генофонды пушных и сельскохозяйственных животных» за помощь в работе.

Для цитирования: Александрович Ю.В., Маковка Ю.В., Мейстер Л.В., Гербек Ю.Э. Оценка корректности взятия дорзальной и вентральной частей гиппокампа у лисиц для молекулярно-генетических исследований. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;7(2):71-74. DOI 10.18699/LettersVJ2021-7-08

Physiological genetics

Assessing the correctness of dorsal and ventral hippocampal sampling in foxes

Yu.V. Alexandrovich¹, Yu.V. Makovka^{1,2}, L.V. Meister^{1,2}, Yu.E. Herbeck¹

Abstract: The article presents an effective molecular genetic tool for assessing the purity of separate collection of samples of the dorsal and ventral parts of the hippocampus and its envelopes in foxes (*Vulpes vulpes*). This method is based on the determination of *NR2F2*, *HSD11B1*, and *ALDH1A2* gene expression and is essential in the study of mechanisms of hippocampal-dependent behavior, stress, and neurogenesis in the hippocampus.

Key words: foxes; dorsal hippocampus; ventral hippocampus; hippocampal meninges.

For citation: Alexandrovich Yu.V., Makovka Yu.V., Meister L.V., Herbeck Yu.E. Assessing the correctness of dorsal and ventral hippocampal sampling in foxes. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;7(2):71-74. DOI 10.18699/LettersVJ2021-7-08 (in Russian)

Введение

Изучение поведения и нейрофизиологии лисиц на современном этапе развития науки требует исследования молекулярно-генетических механизмов этих процессов. Одной из важных структур мозга, участвующих в создании ряда форм поведения мозга, служит гиппокамп, отличающийся

от большинства отделов в частности тем, что образование новых нейронов в нем происходит на протяжении всей жизни организма. Гиппокамп характеризуется значительной многофункциональностью: принимает участие в формировании эмоций и консолидации памяти, регуляции стресс-ответов, пространственной памяти, социальном рас-

¹ Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

² Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирск, Россия

¹ Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

² Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

 alexandrovich@bionet.nsc.ru

 Александрович Ю.В., Маковка Ю.В., Мейстер Л.В., Гербек Ю.Э., 2021

Праймеры, использованные для количественной ПЦР

Primers used for real-time PCR analysis

Ген / Gene	Праймеры / Primer set
<i>NR2F2</i>	fNR2F2-F3: 5'-AGCCAAGGAATGTGTCCAAG-3' fNR2F2-R3: 5'-CAATTCAGGAACCTAAGCGGGA-3'
<i>HSD11B1</i>	fHSD11B1-F2: 5'-GCAAGGGGATTGGAGAACAG-3' fHSD11B1-R2: 5'-GGTGCCAGGAATGTAGTGTG-3'
<i>ALDH1A2</i>	fALDH1A2-F5: 5'-GGGAGAGTGTTCCTGTCTA-3' fALDH1A2-R5: 5'-GCACCGCTTTGTCTATGTCT-3'
<i>CANX</i>	CANX-F1: 5'-GATGCCCTGCTAAGATTCC-3' CANX-R1: 5'-CTTCATCCCAATCCTCTGGC-3'

познавании и принятии решений (Amaral, Lavenex, 2007). Однако важной характеристикой гиппокампа является его морфофункциональная неоднородность: в частности, вдоль дорзовентральной оси функциональное значение гиппокампа меняется (Cembrowski et al., 2016). Считается, что дорзальная (верхняя) часть в большей степени связана с формированием пространственной памяти, а вентральная (нижняя) – с регуляцией ответа на стресс. Вероятно, эти функциональные различия во многом вызваны положением гиппокампа и его частей в мозге. Так, дорзальная часть имеет больше проекций в кору головного мозга, где формируются когнитивные реакции, а вентральная – в структуры лимбической системы, такие как миндалина и гипоталамус, играющие существенную роль в регуляции ответа на стресс и эмоциональном окрашивании поведенческих реакций. Кроме того, к гиппокампу прилегают сосудистая оболочка и центральный сосуд, выполняющие определенные функции. Например, кровь переносит в клетки оболочки витамин А, из которого синтезируется ретиноевая кислота, необходимая для инициации нейрогенеза (Mishra et al., 2018).

Молекулярно-генетические исследования частей гиппокампа необходимо проводить отдельно и контролировать чистоту взятия образцов. Например, при диссекции зубчатой извилины у мышей разработана система проверки корректности взятия образцов с помощью анализа экспрессии специфических генов (Nagihara et al., 2009). В известных нам исследованиях очистку от оболочек и корректность взятия дорзальной и вентральной частей проверяли лишь визуально (Stoney et al., 2016), что могло привести к ряду недочетов.

В статье предложен точный метод определения корректности и чистоты взятия образцов гиппокампа лисиц, основанный на сравнении экспрессии генов *NR2F2* и *HSD11B1* в вентральном и дорзальном гиппокампе и оценке экспрессии гена *ALDH1A2*, характерного для сосудистых оболочек гиппокампа.

Материалы и методы

Экспериментальные животные

Исследование проведено на трех группах серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*): domesticируемых, агрессивных и неселекционируемых. Лисиц содержали на экспериментальной ферме в ЦКП «Генофонды пушных и сельскохозяйственных животных» ИЦиГ СО РАН (Новосибирск, Россия).

Селекцию ведут более 50 лет на эмоционально-положительную (у domesticируемых) или агрессивно-оборонительную (у агрессивных) реакции по отношению к человеку (Трут и др., 2004). Интактных 7-8-месячных самцов умерщвляли путем введения 5.0% раствора тиопентала натрия. Для исследования взяты оболочки гиппокампа, а также фрагменты его дорзальной и вентральной частей. Все образцы хранили при температуре –70 °С. Эксперименты проводили в соответствии с международными европейскими биоэтическими стандартами (Директива 2010/63/EU).

Выделение РНК и обратная транскрипция

РНК выделяли с помощью TRI Reagent (Molecular Research Center, США) согласно инструкции производителя. Концентрацию РНК, а также ее чистоту определяли с помощью спектрофотометра NanoPhotometer N50 (Implen, Германия) по соотношениям A260/A280 и A260/A230. Далее удаляли геномную ДНК из образцов РНК с использованием DNase I, RNase-free (Thermo Fisher Scientific, Литва). кДНК синтезировали в объеме 20 мкл с использованием 0.2 мкг РНК с помощью набора для полимеразной цепной реакции в реальном времени, совмещенной с обратной транскрипцией (ОТ-ПЦР), Maxima First Strand cDNA Synthesis Kit (Thermo Fisher Scientific, Литва).

ПЦР в реальном времени

Последовательности праймеров к исследуемым генам подобраны с помощью инструмента Primer-BLAST (Ye et al., 2012) (таблица). ПЦР в реальном времени проводили на амплификаторе Roche LightCycler 96 (Roche Diagnostics, Германия) с помощью 2.5-кратной реакционной смеси в присутствии красителя SYBR Green I, кат. № M-427 (ООО «Синтол», Россия) на 96-луночных плашках. Для каждого образца ПЦР выполнена в двух технических повторах в объеме 20 мкл, содержащих 4 мкл образцов кДНК (разведенных в 20 раз), 0.3 мкл праймеров (10 пкмоль/мкл), 7.4 мкл ddH₂O и 8 мкл 2.5-кратной реакционной смеси. Амплификация проведена по следующей схеме: преинкубация при температуре 95 °С в течение 300 с; 40 циклов трехэтапной амплификации, денатурация при 95 °С, 15 с, ренатурация при 60 °С, 30 с, и элонгация при 72 °С, 30 с; плавление продукта для проверки специфичности ПЦР: при температуре 95 °С в течение 10 с, при 65 °С 60 с, непрерывная детекция флуоресценции при температуре, достигающей 97 °С. Результаты обработаны с

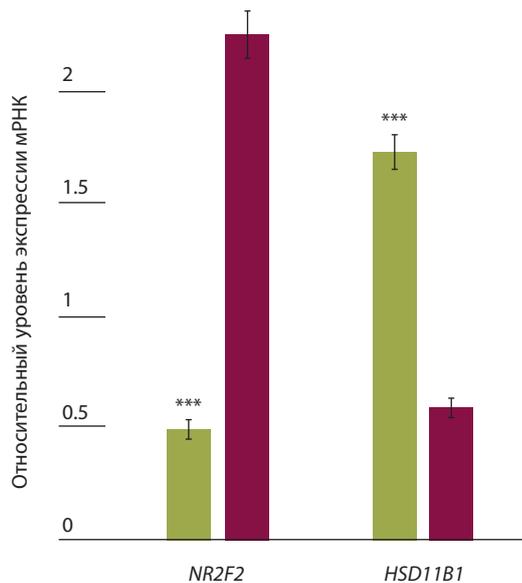


Рис. 1. Различия в экспрессии генов *NR2F2* и *HSD11B1* между дорзальной и вентральной частями гиппокампа: зеленым отмечен дорзальный гиппокамп, бордовым – вентральный (n = 18 в каждой группе) *** $p < 0.001$

Fig. 1. Differences in *NR2F2* and *HSD11B1* expression between the dorsal and ventral parts of the hippocampus: green indicates dorsal, dark red for ventral (n = 18 in each group). The y-axis represents relative mRNA expression levels *** $p < 0.001$

помощью метода $\Delta\Delta Ct$ (Livak, Schmittgen, 2001). В качестве референсного использовали ген *CANX* (*Calnexin*) ввиду высокого уровня и стабильности экспрессии.

Статистическая обработка данных

Для попарного сравнения результатов ОТ-ПЦР использовали непараметрический тест Манна – Уитни. Для анализа применяли программу GenEx 6.0 (MultiD Analyses AB, Швеция). Во всех случаях величину $p < 0.05$ считали статистически значимой. Данные представлены в виде среднего \pm стандартной ошибки среднего.

Результаты и обсуждение

Гены-маркеры дорзовентральной оси

Для определения корректности отнесения образцов к дорзальной или вентральной частям гиппокампа и чистоты этого разделения исследована экспрессия генов *HSD11B1* (кодирует кортизонредуктазу) и *NR2F2* (кодирует транскрипционный фактор COUP 2) у лисиц. Эти гены, согласно данным параллельного секвенирования транскриптомов, по-разному экспрессируются в дорзальном и вентральном гиппокампе у мышей (Cembrowski et al., 2016) и крыс (Lee et al., 2017).

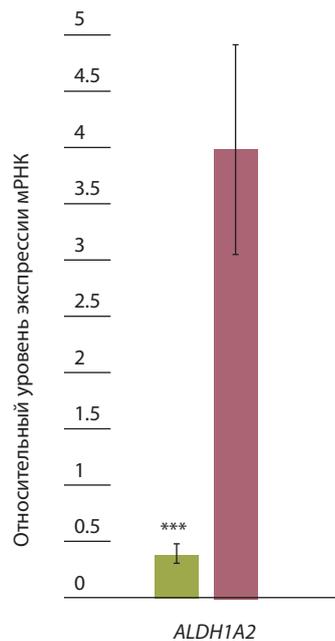


Рис. 2. Различия в экспрессии гена *ALDH1A2* между дорзальным гиппокампом и оболочками: зеленым отмечен дорзальный гиппокамп, светло-красным – оболочки гиппокампа (n = 8 в каждой группе) *** $p < 0.001$

Fig. 2. Differences in *ALDH1A2* expression between the dorsal hippocampus and meninges: green indicates dorsal, light red for ventral (n = 8 in each group). The y-axis represents relative mRNA expression levels *** $p < 0.001$

В представленной работе показано, что у лисиц, как и грызунов, экспрессия *HSD11B1* преобладает в дорзальном гиппокампе, а экспрессия *NR2F2* – в вентральном (рис. 1). При этом уровень экспрессии у *HSD11B1* в дорзальном гиппокампе в среднем выше, чем в вентральном почти в три раза ($p < 0.001$), а экспрессия *NR2F2* в вентральном гиппокампе – более чем в четыре раза по сравнению с дорзальным ($p < 0.001$). Ввиду стабильной разницы (*HSD11B1* всегда выше в дорзальном, *NR2F2* всегда выше в вентральном гиппокампе) эти два гена можно использовать в качестве маркеров частей гиппокампа по дорзовентральной оси.

ALDH1A2 как маркер оболочек гиппокампа

Для того чтобы корректно определить чистоту разделения гиппокампа и его оболочек, исследована экспрессия гена *ALDH1A2* (кодирует ретинальдегиддегидрогеназу 2). Согласно данным, полученным на мышах, белок ALDH1A2 обнаружен в оболочках гиппокампа, но не в самом гиппокампе (Goodman et al., 2012). Однако у человека и белок, и мРНК *ALDH1A2* в гиппокампе хорошо детектируются (Fragoso et al., 2012).

В нашей работе продемонстрировано, что в дорзальном гиппокампе у лисиц экспрессия гена *ALDH1A2* значительно снижена в сравнении с оболочками (рис. 2) – более чем в 10 раз ($p < 0.001$). Экспоненциальная кривая *ALDH1A2* в гиппо-

кампе приближается к уровню неспецифического сигнала – около 34 циклов.

Заключение

Разработана надежная система определения чистоты и корректности взятия образцов гиппокампа лисиц на основе оценки количества мРНК *NR2F2*, *HSD11B1* и *ALDH1A2* с помощью метода полимеразной цепной реакции с обратной транскрипцией в реальном времени. Можно предполагать, что использование данных генов для тех же целей подходит и при работе с грызунами.

Список литературы / References

Трут Л.Н., Плюснина И.З., Оськина И.Н. Эксперимент по одомашиванию лисиц и дискуссионные вопросы эволюции собак. *Генетика*. 2004;40(6):794-807. DOI 10.1023/B:RUGE.0000033312.92773.c1.
[Trut L.N., Plyusnina I.Z., Oskina I.N. An experiment on fox domestication and debatable issues of evolution of the dog. *Rus. J. Genet.* 2004;40(6):644-655. DOI 10.1023/B:RUGE.0000033312.92773.c1. (in Russian)]

Amaral D., Lavenex P. Hippocampal neuroanatomy. In: *The Hippocampus Book*. Oxford University Press, 2007;37-114. DOI 10.1093/acprof:oso/9780195100273.001.0001.

Cembrowski M.S., Wang L., Sugino K., Shields B.C., Spruston N. Hip- poseq: a comprehensive RNA-seq database of gene expression in hippocampal principal neurons. *Elife*. 2016;5:e14997. DOI 10.7554/eLife.14997.

Fragoso Y.D., Shearer K.D., Sementilli A., de Carvalho L.V., McCaffery P.J. High expression of retinoic acid receptors and synthetic enzymes in the human hippocampus. *Brain Struct. Funct.* 2012;217:473-483. DOI 10.1007/s00429-011-0359-0.

Goodman T., Crandall J.E., Nanesco S.E., Quadro L., Shearer K., Ross A., McCaffery P. Patterning of retinoic acid signaling and cell proliferation in the hippocampus. *Hippocampus*. 2012;22:2171-2183. DOI 10.1002/hipo.22037.

Hagihara H., Toyama K., Yamasaki N., Miyakawa T. Dissection of hippocampal dentate gyrus from adult mouse. *J. Vis. Exp.* 2009;(33):1543. DOI 10.3791/1543.

Lee A.R., Kim J.H., Cho E., Kim M., Park M. Dorsal and ventral hippocampus differentiate in functional pathways and differentially associate with neurological disease-related genes during postnatal development. *Front. Mol. Neurosci.* 2017;10:331. DOI 10.3389/fnmol.2017.00331.

Livak K.J., Schmittgen T.D. Analysis of Relative Gene Expression Data Using Real-Time Quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta Ct}$ Method. *Methods*. 2001;25:402-408. DOI 10.1006/meth.2001.1262.

Mishra S., Kelly K.K., Rumian N.L., Siegenthaler J.A. Retinoic Acid Is Required for Neural Stem and Progenitor Cell Proliferation in the Adult Hippocampus. *Stem Cell Reports*. 2018;10:1705-1720. DOI 10.1016/j.stemcr.2018.04.024.

Stoney P.N., Fragoso Y.D., Saeed R.B., Ashton A., Goodman T., Simons C., Gomaa M.S., Sementilli A., Sementilli L., Ross A.W., Morgan P.J., McCaffery P.J. Expression of the retinoic acid catabolic enzyme CYP26B1 in the human brain to maintain signaling homeostasis. *Brain Struct. Funct.* 2016;221:3315-3326. DOI 10.1007/s00429-015-1102-z.

Ye J., Coulouris G., Zaretskaya I., Cutcutache I., Rozen S., Madden T.L. Primer-BLAST: a tool to design target-specific primers for polymerase chain reaction. *BMC Bioinformatics*. 2012;13:134. DOI 10.1186/1471-2105-13-134.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 22.03.2021. После доработки 08.04.2021. Принята к публикации 09.04.2021.

 pismavavilov.ru

DOI 10.18699/LettersVJ2021-7-09

Генетические ресурсы растений

Коллекция генетических ресурсов льна Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова

Е.А. Пороховинова , С.Н. Кутузова , А.В. Павлов , А.А. Слободкина , Т.В. Якушева , Н.Б. Брач 

Аннотация: Сохранение генетических ресурсов культурных растений (ГРП) в основном осуществляют *ex situ*. Наибольшее количество образцов льна в мире (6243) хранится во Всероссийском институте генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР). Коллекция ГРП льна ВИР официально берет начало в 1922 г. В ней собраны льны со всех континентов кроме Антарктиды: больше всего образцов из Европы (1946) и Азии (1695), России (1696); меньше – из Северной (301) и Южной (248) Америк, Африки (220), Австралии и Океании (64). Всего в коллекции представлено разнообразие льна 83 стран мира. Десять процентов коллекции составляют местные формы, 40% – образцы народной селекции, 24% приходится на селекционный материал и 25% – на проработанные сорта и линии, менее 1% коллекции занимают дикие виды льна. Уникальность коллекции льна ВИР заключается в более 1900 образцов, собранных в 55 странах мира в результате более 120 экспедиций ВИР. Создание и пополнение коллекции можно разделить на пять этапов, связанных с историческими событиями. Каждый из них характеризуется особенностями привлекаемого материала. Все образцы льна перед поступлением в коллекцию проходят комплексное изучение по основным морфологическим и хозяйственно ценным признакам. Дополнительное изучение частей коллекции направлено на определение принципов создания и структурирования коллекции, оценку влияния условий среды на развитие льна, определение разными методами качества волокна, изучение биохимического состава семян и генетического контроля признаков льна. Сохранение генетических ресурсов в меняющемся мире – одна из первостепенных задач, стоящих перед всеми государствами. Специалисты ВИР вносят неоценимый вклад в решение этого вопроса.

Ключевые слова: *Linum usitatissimum*; лен; коллекция генетических ресурсов растений; генный банк; образцы коллекции; местные образцы; сорта; географическое происхождение.

Благодарности: Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0001 «Коллекция масличных и прядильных культур ВИР: поддержание, изучение, расширение генетического разнообразия», номер государственной регистрации АААА-А19-119013090159-5. Авторы благодарят д-ра биол. наук В.А. Гаврилову, куратора коллекции подсолнечника ВИР, за поддержку и ценные замечания.

Для цитирования: Пороховинова Е.А., Кутузова С.Н., Павлов А.В., Слободкина А.А., Якушева Т.В., Брач Н.Б. Коллекция генетических ресурсов льна Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;7(2):75-90. DOI 10.18699/LettersVJ2021-7-09

Plant genetic resources

Collection of flax genetic resources of the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources

Е.А. Porokhovinova , S.N. Kutuzova , A.V. Pavlov , A.A. Slobodkina , T.V. Yakusheva , N.B. Brutch 

Abstract: The conservation of crop genetic resources is mainly carried out *ex situ*. The highest numbers of flax accessions in the world (6243) are stored at the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR). The VIR flax collection was officially founded in 1922. It contains flax from all continents except Antarctica, from foreign Europe (1946 accessions) and Asia (1695), Russia (1696), North (301), South (248) Americas, Africa (220), Australia and Oceania (64). In total, the collection presents flax varieties from 83 countries. 10% of the collection are local forms, 40% are primitive selection samples, 24% are breeding material, 25% are developed varieties and

Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия
N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia

 n.brutch@vir.nw.ru

 Пороховинова Е.А., Кутузова С.Н., Павлов А.В., Слободкина А.А., Якушева Т.В., Брач Н.Б., 2021

lines, less than 1% is wild flaxes. The uniqueness of the VIR flax collection lies in the presence of more than 1900 accessions collected in 55 countries during more than 120 VIR expeditions. The replenishment of the collection can be divided into five stages related to historical events against which it took place. Before introduction of the collection, all flax accessions undergo a comprehensive evaluation of the main morphological and economically valuable characters. Additional study of parts of the collection is aimed at determining the principles of creating and structuring the collection, assessing the influence of environmental conditions on the flax development, determining fiber quality by different methods, studying the seeds biochemical composition, genetic control of various flax traits. Conservation of genetic resources in a changing world is one of the primary tasks facing all states. VIR makes the greatest possible contribution to the solution to this task.

Key words: *Linum usitatissimum*; flax; linseed; plants genetic resources collection; gene bank; accessions; landraces; commercial variety; geographical origin.

For citation: Porokhovinova E.A., Kutuzova S.N., Pavlov A.V., Slobodkina A.A., Yakusheva T.V., Brutch N.B. Collection of flax genetic resources of the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;7(2):75-90. DOI 10.18699/LettersVJ2021-7-09 (in Russian)

Введение

Лен – одна из древнейших культур, возделываемых человеком. Самые ранние находки культурного льна датируются 8700–7000 гг. до н. э., а уже в эпоху бронзового и железного веков человек возделывал лен практически по всей Европе, Центральной и Южной Азии, Северной Африке, Закавказью (Зеленцов, 2017). Семена льна использовали в пищу и для получения масла. Из волокна изготавливали одежду, рыболовные снасти, веревки и т. д. В наши дни лен не утратил своего значения: все части растения (волокно, семена, полова, костра) находят применение во многих отраслях промышленности.

В зависимости от основного направления использования выделяют три типа льна: долгунец (на волокно), кудряш (на семена) и межеумок (на семена и волокно). Лен-кудряш в настоящее время практически нигде не возделывают, и под масличным подразумевают лен-межеумок.

По данным FAO¹, в 2019 г. лен-долгунец выращивали на площади почти 260 тыс. га и среди прядильных культур он занимал третье место после хлопчатника и джута. России принадлежит третье после Франции и Беларуси место в мире по площади возделывания прядильного льна. В 2020 г. в России высевали лен-долгунец на 52.6 тыс. га, в основном в Тверской, Смоленской, Нижегородской и Омской областях и Удмуртии. Урожай волокна в среднем составил 8 ц/га, достигая 11.5 ц/га в Алтайском крае (рис. 1, а, с; 2, а)^{2, 3}. Лен масличный в 2019 г. занимал 3.2 млн га в мире, т. е. примерно в 12 раз большую площадь, чем прядильный. Россия находится на втором месте после Казахстана по этому показателю (см. рис. 1, b, c)¹. В 2020 г. в России высевали масличный лен на площади 1030 тыс. га, практически во всех регионах,

но больше всего в Омской и Челябинской областях и Алтайском крае. Урожай семян составил в среднем 8.1 ц/га, достигая 14.5 ц/га в Мордовии (см. рис. 2, b)^{2, 3}.

Посевные площади льна в России можно значительно расширить, так как растение возможно использовать как резервную культуру для восполнения дефицита сырья в случае неурожая подсолнечника и сои (Лукомец и др., 2015). Эта работа должна основываться на создании новых сортов, приспособленных к разнообразным климатическим условиям нашей страны. Основой селекции любой культуры являются выявление и использование ее внутривидового разнообразия. На сегодняшний день наиболее эффективным и широко распространенным методом работы с генетическими ресурсами растений (ГРП) служит их сохранение и изучение *ex situ*. При этом основную часть сохраняемых образцов содержат в специализированных условиях – генных банках, которых во всем мире насчитывают более 1750. Они расположены на всех континентах и включают около 7.4 млн образцов, при этом 20–30% являются оригинальными, а оставшаяся часть – дублиеты других коллекций. В генбанках хранятся различные типы коллекций: национальные коллекции долгосрочного хранения, рабочие коллекции средне- и краткосрочного хранения и др. Около 45% всех образцов, представленных в генбанках мира, – зерновые культуры. Второе место занимают бобовые – 15% общего количества образцов. Овощные, плодовые и кормовые культуры составляют по 6–9%. На долю масличных и прядильных культур приходится по 2–3%. По состоянию на 2010 г., наибольшее количество образцов льна (5282) находится во Всероссийском институте генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР)⁴. В марте 2021 г. количество образцов льна в ВИР достигло 6243.

Внутривидовой состав коллекции

Классификация культурного льна еще до конца не разработана. В коллекции ВИР использована упрощенная классификация Е.В. Эллади (1940) (табл. 1; см. рис. 3, а). Условно лен разделен на три типа: лен-долгунец – одностебельный, высотой 70–140 см, с компактным соцветием, прядильного направления использования; лен-кудряш – многосте-

¹ FAOSTAT domains: "crops processed", element: "Area harvested", crops: linseed, flax. Доступно: <http://www.fao.org/faostat/ru/#data/QC>

² Валовые сборы и урожайность сельскохозяйственных культур по Российской Федерации в 2020 г. Часть 2. Федеральная служба государственной статистики (Росстат). Главный межрегиональный центр. М., 2021. Доступно: https://rosstat.gov.ru/search?q=Валовые+сборы++сельскохозяйственных+культур+в+2020&date_from=&content=on&date_to=&search_by=all&sort=relevance

³ Посевные площади Российской Федерации в 2020 г. Федеральная служба государственной статистики (Росстат). Главный межрегиональный центр. М., 2021. Доступно: https://rosstat.gov.ru/search?q=Посевные+площади+Российской+Федерации++в+2020&date_from=&content=on&date_to=&search_by=all&sort=relevance

⁴ FAO 2010. Второй доклад о состоянии мировых генетических ресурсов растений для производства продовольствия и ведения с.-х. Рим, 2010. Доступно: <http://www.fao.org/3/i1500r/i1500r00.htm>

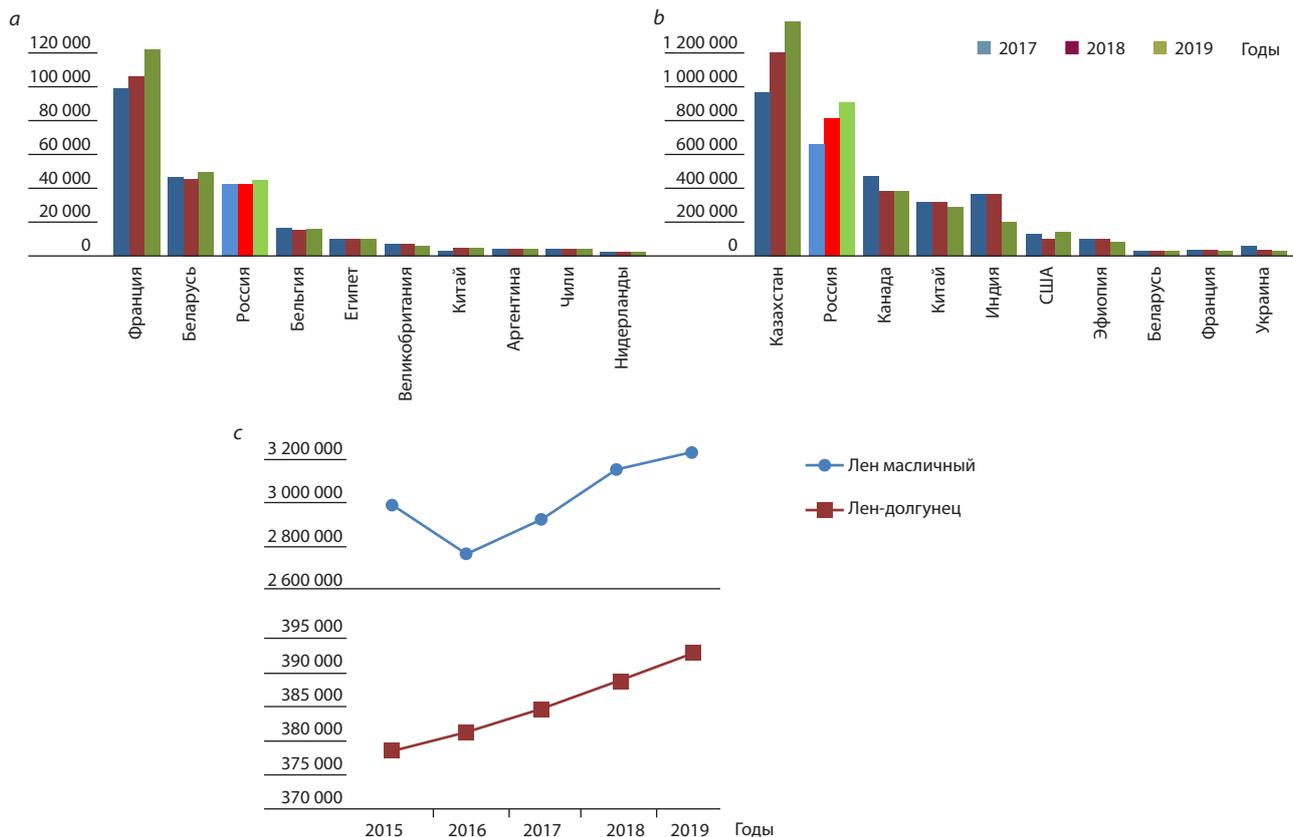


Рис. 1. Площади возделывания (га) льна-долгунца (a) и льна масличного (b) в основных льносеющих странах; мировые площади возделывания (га) льна-долгунца и льна масличного (c), по данным FAO

Fig. 1. Cultivation areas (ha) of fiber flax (a) and linseed (b) in main flax growing countries; world cultivation areas (ha) of fiber flax and linseed (c) according to FAO data

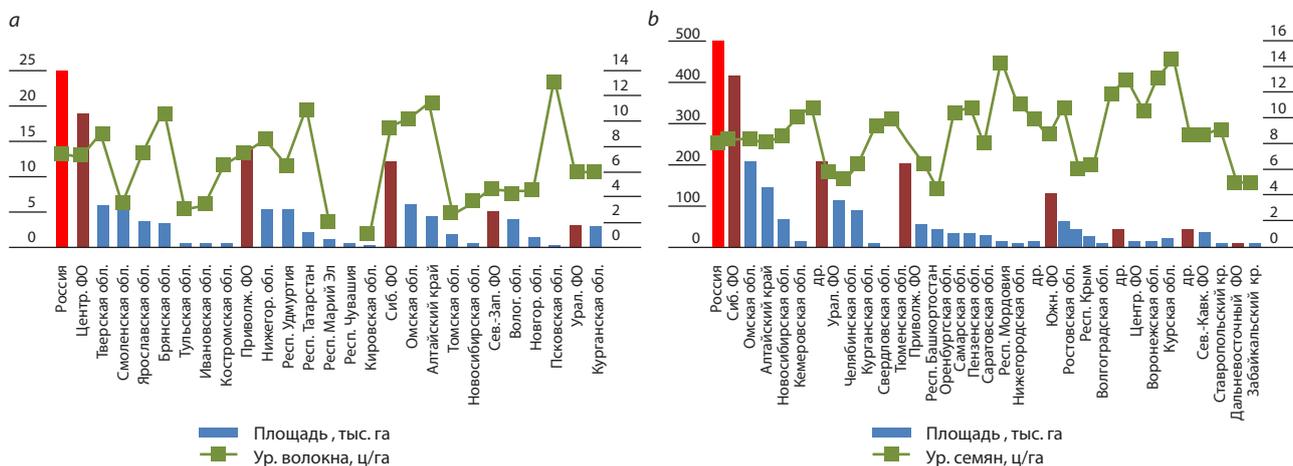


Рис. 2. Площади возделывания (га) и урожайность (ц/га) льна-долгунца (a) и льна масличного (b) в России, по данным Росстата

Fig. 2. Cultivation area (ha) and yield (kg/ha) fiber flax (a) and linseed (b) in Russia according to Rosstat data

бельный, высотой 20–50 см, с большим числом коробочек, масличного направления использования; лен-межеумок – одно- или двустебельный, высотой 50–80 см, с большим числом коробочек масличного направления использования, также рентабельный для производства волокна низкого качества.

Среди межеумков, реже кудряшей, встречаются крупносемянные формы, у большинства из которых объемные цветки и широколанцетные листья. Эти формы, как правило, имеют средиземноморское происхождение и по классификации еще К. Линнея относятся к крупносемянным льнам, которые в нашей коллекции приняты в ранге разновидностей.



Рис. 3. Распределение образцов льна коллекции ВИР по типу (a) и статусу (b) образца
Fig. 3. Distribution of VIR flax accessions according to their type (a) and status (b)

Таблица 1. Биологическая классификация, принятая при описании коллекции льна ВИР
Table 1. Biological classification adopted for describing of the VIR flax collection

Тип льна	Ботаническая классификация					N
	genus	species	variety	subvariety	forma	
Долгунец	Linum L.	usitatissimum L.	elongatum Vav. et Ell.	elongatum	erecta	2481
Долгунец, полуозимый	Linum L.	usitatissimum L.	elongatum Vav. et Ell.	elongatum	prostrata Vav. et Ell.	1
Межеумок	Linum L.	usitatissimum L.	intermedium Vav. et Ell.	intermedium	erecta	1917
Межеумок, крупносемянный	Linum L.	usitatissimum L.	intermedium Vav. et Ell.	latifolium L.	erecta	167
Межеумок, полуозимый	Linum L.	usitatissimum L.	intermedium Vav. et Ell.	intermedium	prostrata Vav. et Ell.	8
Кудряш	Linum L.	usitatissimum L.	humile Mill.	humile	erecta	1572
Кудряш, крупносемянный	Linum L.	usitatissimum L.	humile Mill.	latifolium L.	erecta	2
Кудряш, полуозимый	Linum L.	usitatissimum L.	humile Mill.	humile	prostrata Vav. et Ell.	5
Прыгунец	Linum L.	usitatissimum L.	crepitans Dum.			31
Колхидский	Linum L.	usitatissimum L.	colchicum			7

Еще более мелкая градация, подразновидность, существует для полуозимых форм, которые отличаются повышенной зимостойкостью в мягком климате Южной Европы и при подзимнем посеве осенью образуют стелющуюся розетку. Весной стебли принимают вертикальное положение и практически не отличаются от обычного межеумка. Чем-то похожи на полуозимые формы колхидские льны, считающиеся одним из возможных предков льна-долгунца: высокорослые (~70 см), многостебельные – образуют розетку из нескольких стеблей в зависимости от густоты посева, облиственные, имеют мелкие семена и крайне позднеспелые. Все описанные выше формы хорошо скрещиваются между собой, чего нельзя сказать о последнем подвиде – льне-прыгунце (*L. usitatissimum* var. *crepitans*), особенностью кото-

рого служат растрескивающиеся коробочки, что приводит к резкому выбрасыванию («выпрыгиванию») семян (Кутузова и др., 2015).

Географическое разнообразие происхождения образцов коллекции

Коллекция генетических ресурсов растений льна ВИР официально берет свое начало в 1922 г. с линий-отборов Л.Ф. Альтгаузена, ведущего селекционера льна России, и, по данным на март 2021 г., содержит 6243 образца. В ней присутствуют льны со всех континентов кроме Антарктиды: наибольшее число образцов из Европы (1946) и Азии (1695), России (1696); меньше – из Северной (301) и Южной (248) Америк, Африки (220), Австралии и Океании (64). Всего в

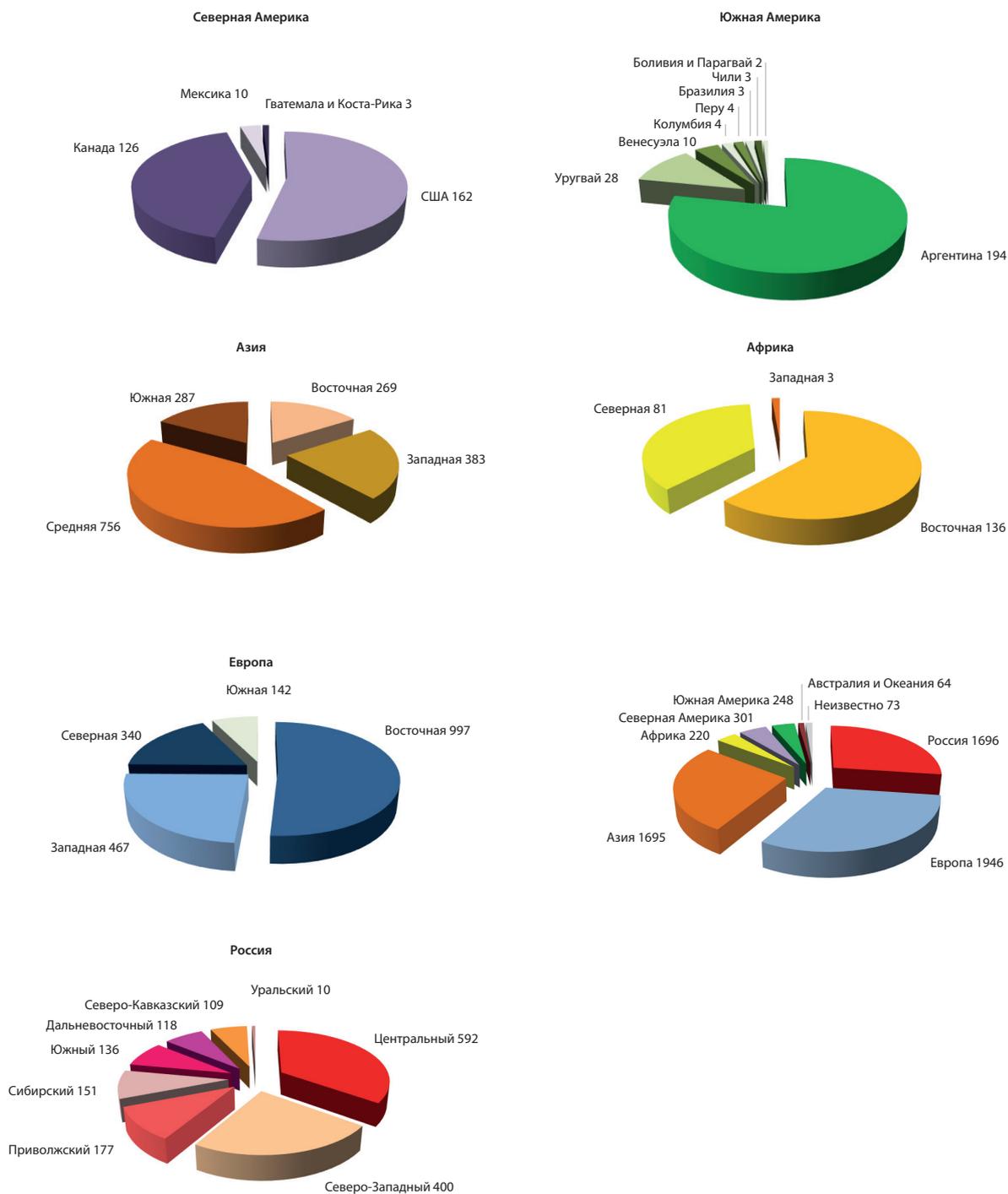


Рис. 4. Географическое происхождение образцов льна коллекции ГРП ВИР
Fig. 4. Geographical origin of flax accessions from the VIR collection

коллекции представлено разнообразие льна 83 стран мира (см. рис. 4; табл. 1). Наибольшее число образцов получено из России (1696), стран бывшего СССР (Украины, Таджикистана, Узбекистана, Литвы, Казахстана, Беларуси и Армении), а также других регионов традиционного возделывания прядильного льна (Чехии, Венгрии, Германии, Нидерландов, Франции, Китая, Турции, Индии, Афганистана, США, Канады, Аргентины).

Русский лен в коллекции ВИР представлен образцами из всех федеральных округов (ФО). Наибольшее число образцов происходят из Центрального (592) и Северо-Западного (400), регионов традиционного возделывания прядильного льна. Кроме того, здесь же расположены три селекционных центра: ВНИИ льна, Смоленская опытная станция, Псковский НИИСХ (в настоящее время входящие в состав ФГБНУ

Таблица 1. Распределение образцов коллекции ГРП льна ВИР по регионам происхождения
Table 1. Distribution of VIR flax accessions according to the regions of origin

Регион	Число образцов	Регион	Число образцов	Регион	Число образцов
Россия	1696	Азия	1695	Западная Африка	3
Европа	1946	Восточная Азия	269	Нигерия	3
Восточная Европа	997	Китай	242	Северная Африка	81
Украина	354	Япония	18	Марокко	40
Чехия	244	Корея	6	Египет	20
Венгрия	138	Монголия	3	Тунис	15
Беларусь	136	Западная Азия	383	Алжир	4
Польша	61	Турция	142	Ливия	2
Румыния	42	Армения	111	Северная Америка	301
Болгария	21	Азербайджан	47	США	162
Словакия	1	Грузия и Абхазия	43	Канада	126
Западная Европа	467	Кипр	13	Мексика	10
Германия	144	Израиль и Палестина	9	Гватемала	2
Нидерланды	138	Ирак	9	Коста-Рика	1
Франция	97	Иран	5	Южная Америка	248
Великобритания	54	Сирия	4	Аргентина	194
Бельгия	20	Средняя Азия	756	Уругвай	28
Австрия	6	Таджикистан	301	Венесуэла	10
Ирландия	4	Узбекистан	266	Колумбия	4
Швейцария	4	Казахстан	152	Перу	4
Северная Европа	340	Киргизия	36	Бразилия	3
Литва	203	Туркмения	1	Чили	3
Швеция	55	Южная Азия	287	Боливия	1
Латвия	44	Индия	166	Парагвай	1
Дания	16	Афганистан	90	Австралия и Океания	64
Эстония	13	Пакистан	28	Австралия	63
Финляндия	8	Бангладеш	1	Новая Зеландия	1
Норвегия	1	Непал	1	Неизвестно	73
Южная Европа	142	Шри-Ланка	1	Всего	6243
Португалия	50	Африка	220		
Хорватия	32	Восточная Африка	136		
Италия	30	Эфиопия	123		
Испания	13	Эритрея	11		
бывш. Югославия	13	Кения	2		
Греция	2				
Мальта	1				
Черногория	1				

Таблица 2. Распределение образцов коллекции ГРП льна ВИР по регионам происхождения в России
Table 2. Distribution of VIR flax accessions according to the regions of their origin in Russian Federation

Регион	Число образцов	Регион	Число образцов
Россия (всего)	1696	Приволжский ФО	177
Центральный ФО	592	Кировская обл.	47
Тверская обл.	264	Самарская обл.	39
Московская обл.	147	Саратовская обл.	29
Смоленская обл.	71	Удмуртская респ.	25
Ярославская обл.	58	Пермский край	14
Воронежская обл.	15	Волго-Вятский р-н	7
Орловская обл.	8	Пензенская обл.	7
Владимирская обл.	6	Ульяновская обл.	3
Костромская обл.	5	Нижегородская обл.	2
Курская обл.	5	Оренбургская обл.	2
Брянская обл.	4	Чувашская Респ.	2
Тамбовская обл.	3	Уральский ФО	10
Тульская обл.	3	Тюменская обл.	9
Ивановская обл.	2	Челябинская обл.	1
Рязанская обл.	1	Сибирский ФО	151
Северо-Западный ФО	400	Алтайский край	66
Ленинградская обл.	163	Томская обл.	29
Псковская обл.	163	Красноярский край	13
Вологодская обл.	38	Респ. Тыва	13
Архангельская обл.	15	Иркутская обл.	11
Новгородская обл.	8	Омская обл.	10
Респ. Карелия	8	Новосибирская обл.	5
Респ. Коми	5	Западная Сибирь	2
Южный ФО	136	Кемеровская обл.	2
Краснодарский край	87	Дальневосточный ФО	118
Ростовская обл.	46	Приморский край	112
Волгоградская обл.	3	Забайкальский край	2
Северо-Кавказский ФО	109	Респ. Саха (Якутия)	2
Ставропольский край	55	Амурская обл.	1
Респ. Дагестан	46	Хабаровский край	1
Респ. Северная Осетия	8	Неизвестно	3

«Федеральный научный центр лубяных культур») и ВИР. Приволжский ФО, как пограничный регион возделывания прядильного и масличного льна (177), занимает третье место по количеству образцов, Сибирский (151) и Дальневосточный (118) округа представлены большей частью прядильным льном, Южный (136) и Северо-Кавказский (109) ФО – масличным. Наименьшее число образцов (10) характерно для Уральского федерального округа (см. рис. 4; табл. 2).

Мобилизация нового материала в коллекцию

В генбанках принято разделять образцы по статусу (Мамедова, Вишнякова, 2020). На данный момент примерно 10% коллекции льна составляют местные формы, 40% – образцы примитивной селекции, 24% приходится на селекционный материал и 25% – на более проработанные сорта и линии, менее 1% коллекции занимают дикие виды льна (см. рис. 3, б).

Коллекция ГРП ВИР охватывает практически все мировое разнообразие льна, что достигнуто в результате последовательной работы кураторов коллекции по привлечению материала.

В довоенные годы проводили тотальный сбор всего семенного материала, который был доступен как благодаря экспедициям, так и на выставках, по перепискам и обмену. В ВИР поступали все районированные сорта. Образцы высеивали один-два года и принимали решение об их внесении в постоянный каталог. Однако часть образцов через несколько поколений репродукции начинала расщепляться, не вызревала или полностью погибала от болезней, поэтому были разработаны жесткие правила внесения образцов льна и многих других культур в постоянный каталог. Все поступившие в ВИР образцы получают интродукционные номера (временный каталог), уникальные и сквозные для всех культур, собранных в ВИРе. Под ними образцы льна изучают три года и только по результатам исследования и при достаточном количестве семян вносят в постоянный каталог, присваивая новый номер.

Все однородные образцы добавляют в коллекцию, даже если на первый взгляд они не несут каких-либо ценных признаков, так как невозможно предсказать, какие их характеристики окажутся важными в будущем. Если поступивший материал неоднороден, то в зависимости от наличия ценных признаков куратор принимает решение списать образец или отобрать из него ценные и необычные формы с последующим присвоением им новых номеров интродукции. Во временном интродукционном каталоге сейчас находятся около 500 единиц хранения льна, из которых около 100 – образцы диких видов, характеризующиеся гетеростилией и самонесовместимостью, а значит, сложностью поддержания; около 300 линий генколлекции и примерно 100 сортов селекционного материала – в первичном изучении.

Уникальность коллекции льна ВИР заключается в наличии более 1900 образцов, собранных в 55 странах мира в результате более чем 120 экспедиций. На данный момент в коллекции находятся 1448 образцов из довоенных сборов И.А. Минкевича (652), Н.И. Вавилова (344), П.М. Жуковского (126), Е.А. Столетова (65) и др.; образцы ранних послевоенных лет (162), сборов Д.В. Тер-Аванесяна (46), Т.Н. Шевчука (30) и др., а также экспедиций с конца 1960-х гг. по настоя-

щее время (319). Это золотой фонд нашей планеты, который в большей степени включает образцы Таджикистана (249), Узбекистана (221), России (199), Украины (147), Турции (127), Армении (104), Индии и Пакистана (115), Эфиопии и Эритреи (94), Китая (75) и Казахстана (72).

В ВИРе до недавнего времени интенсивно проводили обмен и выписку современного селекционного материала как из ведущих научных учреждений мира, так и небольших селекционных станций, поэтому в коллекции репрезентативно представлен проработанный материал (1510 образцов), сорта и линии (1551) разных направлений селекции, актуальных для почти каждого региона мира. В коллекции ВИР хранится большинство районированных в разные периоды на территории бывшего СССР сортов льна – как масличного, так и прядильного использования (Кутузова и др., 2005). Из 66 современных районированных сортов прядильного льна в коллекции представлены 55, а из 44 масличного – 25 образцов⁵. Часть из отсутствующих в каталоге сортов уже изучают в ВИРе и в ближайшее время внесут в постоянный каталог.

Пополнение коллекции ГРП льна ВИР можно разделить на пять этапов (см. рис. 5). Первый этап – довоенный, 1922–1940 гг. Характеризуется массовостью поступления: за год в каталог вносили более 300 образцов местных сортов и кражей – наиболее оригинального материала, созданного народной селекцией до начала эры современной селекции и представляющего золотой фонд важнейших селекционных признаков. Также период включает централизованные поступления с выставок, сортоучастков, обмен образцами с зарубежными исследователями; поступление первых селекционных сортов. На момент начала Великой Отечественной войны коллекция составляла 5522 образца, за годы блокады из них погибли 2606.

Второй этап – 1948–1967 гг. Охватывает послевоенные годы до окончания Зеленой революции в сельском хозяйстве, с одной стороны, и гонений на генетиков в СССР, с другой. Закончился поступлением более 1100 образцов, в основном зарубежных сортов и проработанного селекционного материала. Интересно, что с 1960 г. начинают поступать сорта/линии из генколлекций других стран (США, Великобритания, Нидерланды, Индия), однако генотип прописан в названии сорта. Многие из этих линий были довоенного происхождения, то есть как кураторы, так и мировое сообщество целенаправленно восстанавливали утраченную коллекцию (Сизов и др., 1968).

Третий этап – 1968–1990 гг., 1048 образцов. Означенован расцветом взаимодействия ВИРа с генбанками других стран и ведущими генетиками как СССР, так и зарубежья. В коллекцию по обмену от генбанков поступили линии из Франции (INRA), США, образцы из Германии (IPK), Пакистана. Возобновлены генетические исследования в самом ВИРе: коллекцию пополнили как исходные линии по устойчивости к ржавчине (*Melampsora lini* (Pers.) Lev.), так и первые доноры, созданные с помощью насыщающих скрещиваний этих линий и сорта-эталона качества волокна –

⁵ Государственная комиссия по испытанию и охране селекционных достижений (ФГБУ «Госсорткомиссия»). Доступно: https://gossortrf.ru/wp-content/uploads/2020/03/FIN_reestr_dop_12_03_2020.pdf

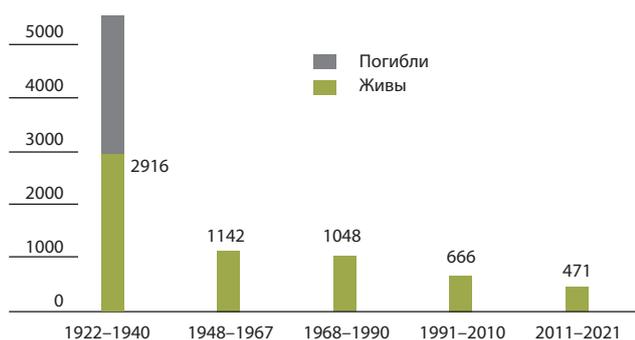


Рис. 5. Поступление образцов льна в коллекцию ВИР с 1922 по 2021 г.

Fig. 5. Receipt of flax accessions in VIR collection from 1922 to 2021

Оршанский 2. В этот период в СССР интенсивно ведут работы по искусственному мутагенезу льна и в коллекцию поступают стабильные линии, полученные с его использованием как селекционерами Литвы (К.П. Бачялис, ЛитНИИЗ, Упите), так и России (И.Я. Шаров, МоВИР, Истра, Московская обл.). В это же время интенсивно создают сорта как прядильного, так и масличного направлений использования, что также отражается в коллекции (Кутузова и др., 1991б; Питько и др., 1994).

Четвертый этап – 1991–2010 гг. Наименее продуктивный (666 образцов), но интересный для коллекции. Последствия развала СССР сказались не сразу: первые годы охарактеризованы значительными поступлениями доноров различных хозяйственно ценных признаков (качества волокна, скороспелости, устойчивости к ржавчине, фузариозу) от селекционеров России, в том числе ВИРа и Украины (Кутузова и др., 2000), а также линий, полученных с помощью мутагенеза в Литве и России. Значительное количество образцов масличного льна поступило из Узбекистана (Бахмальского участка Узбекского НИИ земледелия). Возможно, это связано с тем, что селекционеры пытались спасти свой материал от гибели, передав его в ВИР. В коллекции, наконец, появляются последние линии из генколлекции по устойчивости к ржавчине Г. Флора, однако не из США, а Австралии. Крайне интересный материал получен из канадского генбанка и Индии; начались первые поступления из Китая.

Последний, пятый, этап – 2011–2021 гг. Ознаменован интенсивным обменом образцами с институтами из различных провинций Китая, чешской компанией AGRITEC и французской Terre de Lin – лидерами по селекции и возделыванию льна в своих странах, которые предоставили не только свой селекционный материал, но и образцы другого происхождения. Поступили интересные образцы льна из Канады, в том числе сорт Bethune, геном которого секвенирован (Wang et al., 2012). В коллекцию также внесены последние линии, полученные с помощью мутагенеза в Литве и России. Важно отметить, что химический мутагенез у льна не теряет свои позиции и с его помощью продолжают получать востребованный в селекции материал, но только уже

селекционеры Чехии и на масличном льне. В основную коллекцию включен значительный блок линий из генколлекции ВИР с идентифицированными генами окрасок, а также устойчивости к ржавчине. В очереди на внесение в коллекцию стоят следующие образцы из Чехии и Франции, а также селекционные формы из Китая и Канады; в планах и дальше регистрировать генколлекцию ВИР.

Паспортная часть коллекции доступна на сайте ВИР (<http://db.vir.nw.ru/virdb/maindb>). Для англоязычных пользователей паспортная база данных представлена на сайте European Search Catalogue for Plant Genetic Resources (EURISCO) (https://eurisco.ipk-gatersleben.de/apex/f?p=103:11:::::P11_AEGIS,P11_MLS:999,999).

Базовое изучение образцов коллекции ГРП льна ВИР

Все образцы коллекции льна проходят трехлетнее изучение на делянках площадью 1 м² (Кутузова, Питько, 1988). Оценивают их единообразие по морфологическим признакам (см. рис. 6, 7) – окраске гипокотыля, окраске, размеру и форме цветка, семянам, растрескиваемости коробочек, времени начала и полного цветения и созревания растений (5 и 75%). Рассчитывают периоды всхода – цветения, цветения – созревания и всхода – созревания. Измеряют общую и техническую длину растения, кустистость; определяют продуктивность по семенам и массу 1000 зерен (см. рис. 8), устойчивость к полеганию. До 1990 г. проводили сквозное исследование коллекции на содержание масла и его йодное число (показатель ненасыщенности жирных кислот масла). Большая часть коллекции льна-долгунца изучена по продуктивности по соломе и волокну, а также качеству длинного волокна (разрывной нагрузке, гибкости, тонине, номеру волокна, относительной разрывной нагрузке) (см. рис. 9). Около 500 образцов коллекции изучено по жирнокислотному составу масла. Все новые образцы льна-долгунца и часть масличного исследуют на искусственном инфекционном фоне по ржавчине (*M. lini*) (Кутузова и др., 2020). До 1980-х гг. изучение коллекции льна проводили на искусственном инфекционном фоне по фузариозу (*Fusarium oxysporum* Schl. f. *lini* (Boll.)).

Практически по всем исследованным признакам размах изменчивости между образцами в коллекции превышает среднее значение сорта-стандарта в 1.5–2 раза (см. рис. 9), что указывает на широкий охват представленного в ней внутривидового разнообразия.

Компетенции (продвинутое изучение образцов) коллекции ГРП льна ВИР

Коллекцию льна активно изучают в ВИРе и других научных учреждениях. Наиболее исследованы следующие направления (представлены ссылки на первоначальные работы сотрудников ВИРа и современные публикации).

- Создание и структурирование коллекции:
 - экспедиционный сбор и анализ связи географического происхождения с фено- и генотипом льна (Вавилов, 1926; Эллады, 1940);
 - разработка принципов работы с коллекцией генетических ресурсов льна (Кутузова, Питько, 1988; Брач, Пороховина, 2011а; Nozkova et al., 2016);



Рис. 6. Разнообразие образцов ГРП льна ВИР по окраске и форме цветка
Fig. 6. Variety of VIR flax accessions by color and flower shape



Рис. 7. Разнообразие образцов ГРП льна ВИР по растрескиваемости коробочек, размеру и цвету семян

Fig. 7. Variety of VIR flax accessions according to dehiscence of bolls, size and color of seeds

- внутривидовая классификация льна (Эллади, 1940; Синская, 1954; Кутузова и др., 2015);
- анализ доместикиации льна (Вавилов, 1926; Эллади, 1940) и возможность стабилизации его фенотипов в генколлекции (Пороховина и др., 2018).
- Влияние условий среды на развитие льна:
 - эколого-географическое изучение льна (Иванов, 1926; Лебедев, Эверт, 1928; Кутузова и др., 1991а; Гаврилова и др., 2007; Брач и др., 2015б; Пороховина и др., 2016);
 - изучение фотопериодической чувствительности льна (Сизов, 1955; Синская, 1954; Доманович и др., 2010; Брач и др., 2015а, б; Pavlov et al., 2018; Brach et al., 2020);
 - влияние изменения климатических условий на проявление признаков льна (Новикова и др., 2013);
 - устойчивость льна к засухе (Кутузова и др., 2009);
 - устойчивость льна к кадмию (Брач и др., 2018);
 - влияние биологических препаратов на урожайность и качество волокна льна (Павлов и др., 2019).
- Качество волокна льна:
 - комплексная оценка качества волокна льна (Лебедев, Эверт, 1928; Брач и др., 2010, 2011а, б);
 - биохимический состав волокна льна и его качество (Brutch et al., 2008; Забивалова и др., 2009);
 - анатомическое строение стебля льна и его связь с хозяйственно ценными признаками (Сизова, 1952; Доманович и др., 2010; Pavlov et al., 2018);
 - подбор исходного материала для селекции льна (Кутузова и др., 1991б, 2010, 2018; Брач и др., 2015б; Попова и др., 2015).
- Биохимический состав семян льна:
 - биологическое разнообразие льна по биохимическому составу масла семян (Иванов, 1926; Брач и др., 2016) и молекулярно-генетическое исследование низкой линоленовости масла семян льна (Пороховина и др., 2019б);
 - биохимический состав и физические свойства слизи семян льна (Pavlov et al., 2014; Пороховина и др., 2017);

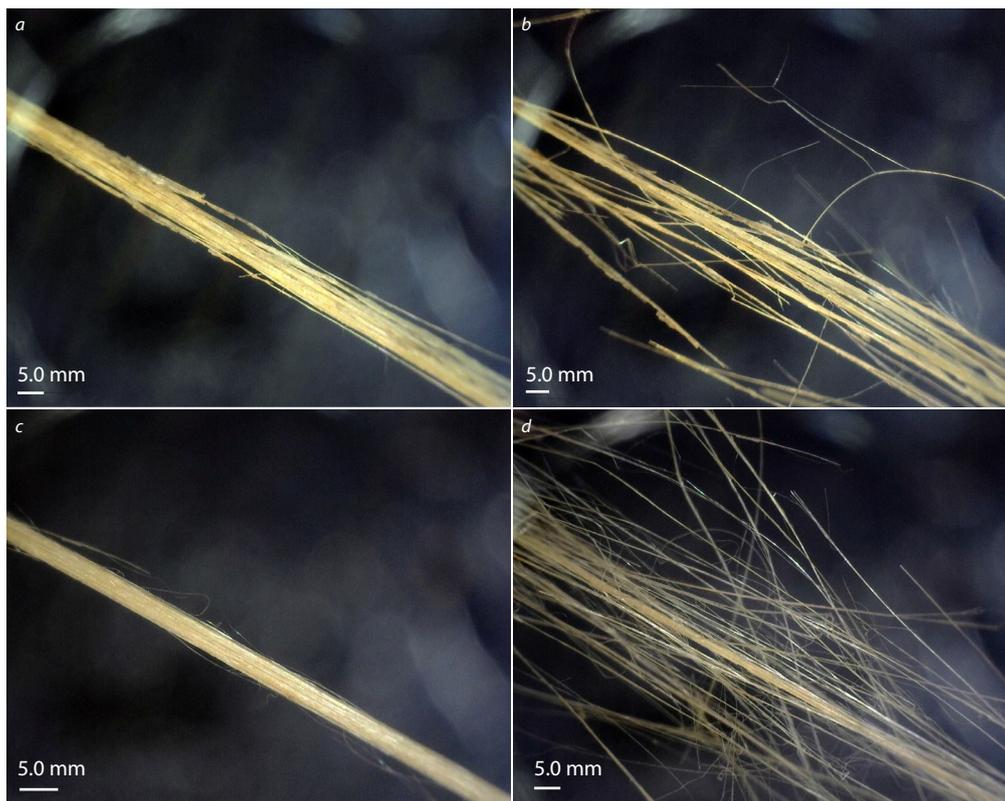


Рис. 8. Волокно льна, контрастное по качеству

a – волокно плохого качества до испытания на разрыв; *b* – волокно плохого качества после испытания на разрыв; *c* – волокно хорошего качества до испытания на разрыв; *d* – волокно хорошего качества после испытания на разрыв

Fig. 8. Flax fiber of contrasting quality

a – poor quality fiber before tensile test; *b* – poor quality fiber after tensile test; *c* – fiber of good quality before breaking test; *d* – good quality fiber after tensile test

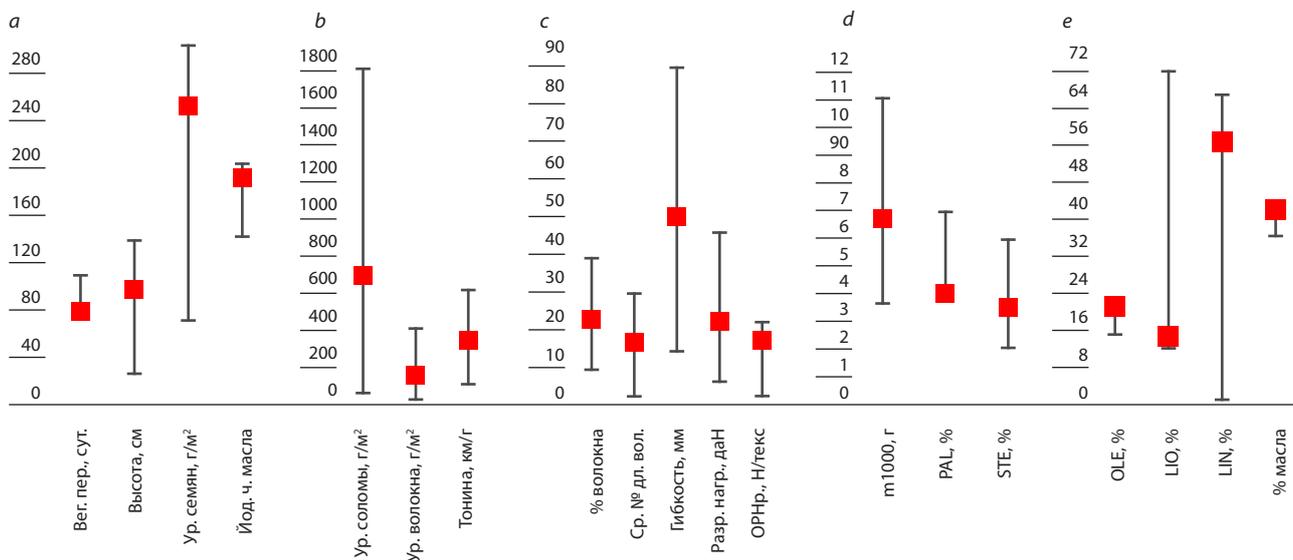


Рис. 9. Разнообразие образцов ГРП льна по хозяйственно ценным признакам

Ср. № дл. вол. – средний номер длинного волокна; ОРНр – расчетная относительная разрывная нагрузка; m1000 – масса 1000 семян; PAL, STE – пальмитиновая и стеариновая кислоты в масле; OLE, LIO, LIN – олеиновая, линолевая и линоленовая кислоты в масле; % масла в семенах льна (Кутузова и др., 1991b, 2000, 2018; Низова и др., 2006; Пит'ко и др., 1994; Брач и др., 2011a; Пороховинова и др., 2019b)

Fig. 9. Variety of VIR flax accessions according to economically valuable traits

a – growing season, days; total height, cm; seed yield, g/m²; iodine number of oil; *b* – straw and fiber yield, g/m²; long fiber fineness, km/g; *c* – total fiber yield, %; breaking load, daN; flexibility, mm; average number of long fibers; relative breaking load, calculated, N/tex; *d* – the mass of 1000 seeds, g; % palmitic and stearic acids in oil; *e* – the percentage of oleic, linoleic, linolenic acids in the oil; % oil in flax seeds (Kutuzova et al., 1991b, 2000, 2018; Pit'ko et al., 1994; Nizova et al., 2006; Brutch et al., 2011a; Porokhvinova et al., 2019b)

- изучение метаболома семян льна (Пороховинова и др., не опубликовано).
- Генетический контроль признаков льна:
 - создание на основе коллекции ГРП льна ВИР генетической коллекции по различным признакам (Кутузова, 1978; Пороховинова и др., 2013, 2018);
 - изучение и генетический контроль устойчивости льна к ржавчине, создание доноров устойчивости к ржавчине (Кутузова, 1978; Kutuzova et al., 2019);
 - изучение высоты растения и продолжительности фаз вегетационного периода и их генетический контроль; создание доноров скороспелости (Брач, 2005);
 - генетический контроль морфологических признаков льна (Пороховинова и др., 2019а);
 - ЦМС и восстановление фертильности у льна (Рыкова, 1979; Пороховинова, 2015);
 - изучение связи морфологических и хозяйственно ценных признаков льна (Брач, Пороховинова, 2011б; Пороховинова и др., 2017; Pavlov et al., 2018).

Заключение

Коллекция ГРП льна ВИР – динамически развивающаяся структура, в которой неразделимо связаны интродукция, сохранение и изучение образцов, включая всестороннее фенотипирование, анализ происхождения и родословных, а также сведений, полученных из литературных источников. Только хорошо проработанная коллекция может служить для целей как фундаментальной науки, так и селекции. К сожалению, в наших знаниях еще остаются белые пятна, связанные с изучением льна и большим объемом работ в довоенные годы, репрессиями против Н.И. Вавилова и его соратников. В ВИРе создают базы данных по изучению коллекции ГРП льна, но они достаточно фрагментарны и из-за правового вакуума по их представлению и визуализации практически не доступны широкой общественности. Сохранение генетических ресурсов в изменяющемся мире – одна из первоочередных задач, стоящих перед всеми государствами. Специалисты Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова вносят неоценимый вклад в решение этого вопроса.

Список литературы / References

Брач Н.Б., Брач Е.А., Забегаяева О.Н. Вариативность устойчивости сортов льна к различным концентрациям кадмия в фазе проростков. В: Генофонд и селекция растений. Материалы IV Международной научно-практической конференции. 2018;54-58. [Brutch N.B., Brutch E.A., Zabegaeva O.N. Variability of flax varieties resistance to different cadmium concentrations in seedlings stage. In: Gene pool and plant breeding. Materials of the IV International Scientific and Practical Conference. 2018;54-58. (in Russian)]

Брач Н.Б. Создание доноров скороспелости льна-долгунца. В: Генетические ресурсы культурных растений. Проблемы мобилизации, инвентаризации, сохранения и изучения генофонда важнейших сельскохозяйственных культур для решения приоритетных задач селекции. Тезисы докладов Международной научно-практической конференции. Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова. 2001;218-220. [Brutch N.B. Creation of fiber flax donors of earliness. In: Genetic resources of cultivated plants. Problems of mobilization, inventory, conservation and evaluation of the gene pool of the most important agricultural crops for solving priority problems of breeding.

Abstracts of the International Scientific and Practical Conference. N.I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry. 2001;218-220. (in Russian)].

Брач Н.Б. Влияние условий выращивания на проявление и наследование признаков льна-долгунца. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1999;156:40-45. [Brutch N.B. Influence of the conditions of growth on manifestation and inheritance of fibre-flax characters. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1999;156:40-45. (in Russian)]

Брач Н.Б. Изучение динамики цветения льна в условиях юга Португалии. *Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур*. 2005;2(133):69-75. [Brutch N.B. Evaluation of flax flowering dynamics in conditions of southern Portugal. *Oil crops. Scientific and Technical Bulletin of VNIIMK*. 2005;2(133):69-75. (in Russian)]

Брач Н.Б., Домантович А.В., Кошкин В.А., Павлов А.В., Матвиенко И.И. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 822. Линии генетической коллекции льна в условиях длинного и короткого дня. СПб: Изд-во ВИР, 2015а. [Brutch N.B., Domantovich A.V., Koshkin V.A., Pavlov A.V., Matvienko I.I. Catalog of VIR world collection. Issue 822. Lines of flax genetic collection in conditions of long and short day. St. Petersburg: VIR, 2015a. (in Russian)]

Брач Н.Б., Домантович А.В., Кошкин В.А., Санин А.А., Косых Л.А. Интенсивность роста и развития линий льна с различной фотопериодической чувствительностью на широтах, традиционных для выращивания льна-долгунца и линеда. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2015б;176(2):210-224. DOI 10.30901/2227-8834-2015-2-210-224. [Brutch N.B., Domantovich A.V., Koshkin V.A., Sanin A.A., Kosykh L.A. Intensity of growth and development of flax lines with different photosensitivity in the latitudes traditional for flax and linsed. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2015б;176(2):210-224. DOI 10.30901/2227-8834-2015-2-210-224. (in Russian)]

Брач Н.Б., Павлов А.В., Кутузова С.Н., Пороховинова Е.А. Перспективы селекционного улучшения качества льноволокна. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2011;167:58-77. [Brutch N.B., Pavlov A.V., Kutuzova S.N., Porokhvinova E.A. Prospects of flax fibre quality improvement by breeding. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2011;167:58-77. (in Russian)]

Брач Н.Б., Пороховинова Е.А. Метод сравнительного анализа результатов изучения количественных признаков образцов растений, выращенных в различные годы (метод приведенных средних). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2011а;167:36-40. [Brutch N.B., Porokhvinova E.A. Method of comparative analysis used to assess the results of evaluating quantitative characters of plant accessions grown in different years (method of reduced average values). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2011а;167:36-40. (in Russian)]

Брач Н.Б., Пороховинова Е.А. Связи морфологических и хозяйственно ценных признаков у гибридов между линиями льна, контрастными по этим характеристикам. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2011б;167:78-89. [Brutch N.B., Porokhvinova E.A. Links between the morphological and agronomic characters in hybrids of lines with different manifestation of these traits. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2011б;167:78-89. (in Russian)]

Брач Н.Б., Пороховинова Е.А., Шеленга Т.В. Инновационные возможности селекции масличного льна, ориентированной на различный состав масла. *Достижения науки и техники АПК*. 2016;30(6):5-8. [Brutch N.B., Porokhvinova E.A., Shelenga T.V. Innovative possibilities of oil flax breeding orientated at the different oil composition. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*. 2016;30(6):5-8. (in Russian)]

Брач Н.Б., Шаров И.Я., Павлов А.В., Пороховинова Е.А. Разнообразие признаков льна, связанных с формированием волокна, и влияние условий выращивания на их проявление. *Экологическая генетика*. 2010;8(1):25-35. [Brutch N.B., Sharov I.Y., Pavlov A.V., Porokhvinova E.A. Diversity of flax characters associated with fibre formation and environmental

- influence on their formation. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2011;1(5):361-370. DOI 10.1134/S2079059711050042]
- Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1926;16(2):5-138. [Vavilov N.I. Centers of cultivated plants origin. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1926;16(2):5-138. (in Russian)]
- Гаврилова В.А., Дубовская А.Г., Конькова Н.Г., Подольная Л.П., Григорьев С.В., Брач Н.Б., Селиванов Д.Г., Рубина Т.В., Низова Г.К., Пороховинова Е.А. Изменчивость хозяйственно ценных признаков масличных культур при эколого-географических испытаниях. *Сельскохозяйственная биология*. 2007;42(5):26-40. [Gavrilova V.A., Dubovskaya A.G., Kon'kova N.G., Podol'naya L.P., Grigor'ev S.V., Brach N.B., Selivanov D.G., Rubina T.V., Nizova G.K., Porokhovinova E.A. Variability of economic determinants in oil-bearing crops during ecologo-geographic tests. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2007;42(5):26-40. (in Russian)]
- Домантович А.В., Брач Н.Б., Кошкин В.А. Влияние короткого дня на признаки, связанные с формированием волокна, у линий льна генетической коллекции ВИР. В: Генетические ресурсы растений и селекция. Материалы конференции молодых ученых и аспирантов. ВИР, 2010;95-104. [Domantovich A.V., Brutch N.B., Koshkin V.A. Short day influence on the characters connected with fiber formation in lines of VIR flax genetic collection. In book: Plants genetic resources and breeding. Abstracts of the young scientists and PhD students Conference. VIR, 2010;95-104. (in Russian)]
- Забивалова Н.М., Бочек А.М., Кутузова С.Н., Лаврентьев В.К. Влияние химического состава и структурной организации волокон льна разных сортов на их деформационно-прочностные и физико-химические свойства. *Вестник Санкт-Петербургского государственного университета технологии и дизайна*. 2009;2(17):44-49. [Zabivalova N.M., Bochek A.M., Kutuzova S.N., Lavrentiev V.K. Influence of chemical composition and structural organization in flax fibers of different sorts on their deformation-strength and physico-chemical properties. *Vestnik of St. Petersburg State University of Technology and Design*. 2009;2(17):44-49. (in Russian)]
- Зеленцов С.В. История культуры льна в мире и России. *Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур*. 2017;1(169):93-103. [Zelentsov S.V. History of flax crop in the world and Russia. *Oil crops. Scientific and Technical Bulletin of VNIIMK*. 2017;1(169):93-103. (in Russian)]
- Иванов Н.Н. Изменчивость в химическом составе семян масличных растений в зависимости от географических факторов. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1926;16:3-59. [Ivanov N.N. Variability of oil plants seeds chemical composition depending on geographical factors. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1926;16:3-59. (in Russian)]
- Кутузова С.Н. Генетический анализ устойчивости льна-долгунца к ржавчине *Melampsora lini* (Pers.) Lev. *Генетика*. 1978;14(9):1620-1624. [Kutuzova S.N. Genetic-analysis of fiber flax resistance to rust (*Melampsora lini* (Pers.) Lev. *Russian Journal of Genetics*. 1978;14(9):1620-1624. (in Russian)]
- Кутузова С.Н., Брач Н.Б., Пороховинова Е.А., Низова Н.К., Шаров И.Я., Крат Т.Е., Логинова Л.А., Жученко А.А., Лошакова Н.И., Рожмина Т.А., Курчакова Л.П., Крылова Т.В., Александрова Т.А., Кудрявцева Л.И., Никандрова М.Л., Рысева Т.А. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 714. Доноры хозяйственно ценных признаков для селекции льна-долгунца. СПб: Изд-во ВИР, 2000. [Kutuzova S.N., Brutch N.B., Porokhovinova E.A., Nizova N.K., Sharov I.Ya., Krat T.A., Loginova L.A., Zhuchenko A.A., Loshakova N.I., Rozhmina T.A., Kurchakova L.P., Krylova T.V., Aleksandrova T.A., Kudryavtseva L.I., Nicandrova M.L., Ryseva T.A. Catalog of VIR world collection. Issue 714. Donors of agronomical valuable characters for fiber flax breeding. St. Petersburg: VIR, 2000. (in Russian)]
- Кутузова С.Н., Брач Н.Б., Пороховинова Е.А., Павлов А.В. Исходный материал льна-долгунца в коллекции ФГБНУ ФИЦ ВНИИР и его использование в селекции. В: Научное обеспечение производства прядильных культур: состояние, проблемы и перспективы. Сборник научных трудов. Тверь, 2018;81-87. [Kutuzova S.N., Brutch N.B., Porokhovinova E.A., Pavlov A.V. Initial material of fiber flax in VIR collection and its utilization in breeding. In: Scientific support for the production of fiber crops: state, problems and prospects. Tver, 2018;81-87. (in Russian)]
- Кутузова С.Н., Брач Н.Б., Пороховинова Е.А., Павлов А.В., Шаров И.Я. Проблемы селекции льна-долгунца и исходный материал для их решения в коллекции ВИР. В: Научные достижения – льноводству. Материалы научно-практической конференции «Основные результаты и направления развития научных исследований по льну-долгунцу», посвященной 80-летию образованию ВНИИ льна. 2010;29-35. [Kutuzova S.N., Brutch N.B., Porokhovinova E.A., Pavlov A.V., Sharov I.Ya. Problems of fiber flax breeding and the initial material for their solution in VIR collection. In: Scientific achievements for flax production. Proceedings of scientific practical conference "The main results and directions of development of scientific research on flax", dedicated to the 80th anniversary of the Flax Research Institute foundation. 2010;29-35. (in Russian)]
- Кутузова С.Н., Брач Н.Б., Пороховинова Е.А., Шаров И.Я., Павлов А.В. Сравнительная характеристика сортов льна-долгунца, районированных с 1932 по 2000 гг. В: Проблемы повышения технологического качества льна-долгунца. Материалы Международной научно-технической конференции. 2005;40-48. [Kutuzova S.N., Brutch N.B., Porokhovinova E.A., Sharov I.Ya., Pavlov A.V. Comparative characteristics of fiber flax varieties delivered in 1932–2000. In: Problems of fiber flax technological quality improvement. Proceedings of international scientific conference 2005;40-48. (in Russian)]
- Кутузова С.Н., Брач Н.Б., Тихвинский С.Ф., Доронин С.В., Шаров И.Я., Питько А.Г. Географическая изменчивость хозяйственно ценных признаков льна. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1991a;144:40-48. [Kutuzova S.N., Brach N.B., Tikhvinskiy S.F., Doronin S.V., Sharov I.Ya., Pit'ko A.G. Geographical variability of economically valuable characters in flax. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1991a;144:40-48. (in Russian)]
- Кутузова С.Н., Куликова А.Е., Брач Н.Б., Рыкова Р.П. и др. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 582. Лен-долгунец (Характеристика образцов по комплексу хозяйственно ценных признаков). Л.: Изд-во ВИР, 1991б. [Kutuzova S.N., Kulikova A.E., Brutch N.B., Rykova R.P. et al. Catalog of VIR world collection. Issue 582. Fiber flax (Accessions characteristics according to the complex of economically valuable traits. Leningrad: VIR, 1991b. (in Russian)]
- Кутузова С.Н., Питько А.Г. Изучение коллекции льна (*Linum usitaissimum* L.). Методические указания. Л.: Изд-во ВИР, 1988. [Kutuzova S.N., Pit'ko A.G. Evaluation of flax (*Linum usitaissimum* L.) collection. Methodological guidelines. Leningrad: VIR, 1988. (in Russian)]
- Кутузова С.Н., Пороховинова Е.А., Брач Н.Б., Павлов А.В. Мировой генофонд льна-долгунца ВИР и селекция устойчивых к ржавчине сортов. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(2):57-64. DOI 10.30901/2227-8834-2020-2-57-64. [Kutuzova S.N., Porokhovinova E.A., Brutch N.B., Pavlov A.V. World-wide gene pool of fiber flax at VIR and breeding of rust-resistant varieties. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(2):57-64. DOI 10.30901/2227-8834-2020-2-57-64. (in Russian)]
- Кутузова С.Н., Пороховинова Е.А., Пендинен Г.И. Происхождение и эволюция вида *Linum usitatissimum* L. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2015;176:107-117. DOI 10.30901/2227-8834-2015-4-436-455. [Kutuzova S.N., Porokhovinova E.A., Pendinen G.I. Origin and evolution of *Linum usitatissimum* L. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2015;176:107-117. DOI 10.30901/2227-8834-2015-4-436-455. (in Russian)]
- Кутузова С.Н., Санин А.А., Косых Л.А. Источники устойчивости к засухе в коллекции льна для селекции льна масличного. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2009;166:534-540. [Kutuzova S.N., Sanin A.A., Kosykh L.A. Source of drought resistance in flax collection VIR for selection of linseed. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2009;166:534-540. (in Russian)]

- Лукомец В.М., Зеленцов С.В., Кривошлыков К.М. Перспективы и резервы расширения производства масличных культур в Российской Федерации. *Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур*. 2015;4(164):81-102. [Lukomets V.M., Zelentsov S.V., Krivoslykov K.M. Outlook and reserves the expansion of oil crops production in the Russian Federation. *Oil crops. Scientific and Technical Bulletin of VNIIMK*. 2015;4(164):81-102. (in Russian)]
- Лебедев А.Д., Эверт А.Ф. Географическое распределение льноводных регионов СССР по качеству волокна в связи с температурой и осадками вегетационного периода. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1928;18(1):371-396. [Lebedev A.D., Evert A.F. Geographical distribution of flax-growing regions of the USSR by fiber quality in connection with temperature and precipitation of the growing season. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1928;18(1):371-396. (in Russian)]
- Мамедова С.М., Вишнякова М.А. Генетическое разнообразие коллекции бобов (*Vicia faba*) ВИР и его использование в селекции. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(3):181-189. DOI 10.30901/2227-8834-2020-3-181-189. [Mamedova S.M., Vishnyakova M.A. Genetic diversity of broad beans (*Vicia faba*) in the collection of the Vavilov Institute and its use in breeding. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(3):181-189. DOI 10.30901/2227-8834-2020-3-181-189. (in Russian)]
- Низова Г.К., Кутузова С.Н., Ярош Н.П., Жаворонкова А.А., Калугина А.Ф., Брач Н.Б., Пороховина Е.А., Питько Г.Г. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 775. Лен (характеристика образцов по биохимическим признакам). СПб: Изд-во ВИР, 2006. [Nizova G.K., Kutuzova S.N., Yarosh N.P., Zhavoronkova A.A., Kalugina A.F., Brutch N.B., Porokhovina E.A., Pit'ko G.G. Catalog of VIR world collection. Issue 775. Flax (accessions biochemical characteristics). St. Petersburg: VIR, 2006. (in Russian)]
- Новикова Л.Ю., Дюбин В.Н., Лоскутов И.Г., Зуев Е.В., Ковалева О.Н., Пороховина Е.А., Сеферова И.В., Булынец С.В., Артемьева А.М., Киру С.Д., Рогозина Е.В., Наумова Л.Г. Анализ динамики хозяйственно-ценных признаков сортов сельскохозяйственных культур в условиях изменения климата. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2013;173:102-119. [Novikova L.YU., Dyubin V.N., Loskutov I.G., Zuev E.V., Kovaleva O.N., Porokhovina E.A., Seferova I.V., Bulyntsev S.V., Artemieva A.M., Kiru S.D., Rogozina E.V., Naumova L.G. Analysis of economical valuable characters of cereals cultivars under climate change conditions. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2013;173:102-119. (in Russian)]
- Павлов А.В., Кутузова С.Н., Брач Н.Б., Пороховина Е.А., Шаров И.Я. Анализ коллекции льна-долгунца ВИР для решения проблемы селекции на повышение качества волокна. *Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук*. 2007;3:16-19. [Pavlov A.V., Kutuzova S.N., Brutch N.B., Porokhovina E.A., Sharov I.Ya. Analysis of the VIR fiber flax collection to solve the problem of breeding for improvement of fiber quality. *Reports of the Russian Academy of Agricultural Sciences*. 2007;3:16-19. (in Russian)]
- Павлов А.В., Пороховина Е.А., Щербakov А.В. Влияние биологических препаратов на урожайность и качество волокна льна-долгунца. В: 125 лет прикладной ботаники в России. Сборник тезисов. Министрство науки и высшего образования РФ, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, 2019;173. [Pavlov A.V., Porokhovina E.A., Sherbakov A.V. The effect of biological preparations on the yield and quality of flax fiber. Proceedings of the conference 125 years of applied botany in Russia. VIR, 2019;173. (in Russian)]
- Питько Г.Г., Кутузова С.Н., Рыкова Р.П., Брач Н.Б., Мусорина Л.И. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 664. Лен масличный (Характеристика образцов по комплексу хозяйственно ценных признаков). СПб: Изд-во ВИР, 1994. [Pit'ko G.G., Kutuzova S.N., Rykova R.P., Brutch N.B., Musorina L.I. Catalog of VIR world collection. Issue 664. Linseed (Characteristics of accessions according to the complex of economically valuable characters). St. Petersburg: VIR, 1994. (in Russian)]
- Попова Г.А., Мичкина Г.А., Рогальская Н.Б., Трофимова В.М., Брач Н.Б. Использование мировых генетических ресурсов льна коллекции ВИР в создании сортов томской селекции. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2015;176(1):76-87. DOI 10.30901/2227-8834-2015-1-76-87. [Popova G.A., Michkina G.A., Rogalskaya N.B., Trofimova V.M., Brach N.B. Involvement of worldwide flax genetic resources from VIR's collection in the development of cultivars in Tomsk. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2015;176(1):76-87. DOI 10.30901/2227-8834-2015-1-76-87. (in Russian)]
- Пороховина Е.А. Генетический контроль восстановления фертильности пыльцы у линий льна (*Linum usitatissimum* L.) с цитоплазматической мужской стерильностью. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2017;178(1):68-81. DOI 10.30901/2227-8834-2017-1-68-81. [Porokhovina E.A. Genetic control of fertility restoration in CMS lines of flax (*Linum usitatissimum* L.). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2017;178(1):68-81. DOI 10.30901/2227-8834-2017-1-68-81. (in Russian)]
- Пороховина Е.А., Шеленга Т.В., Косых Л.А., Санин А.А., Казарина А.В., Кутузова С.Н., Павлов А.В., Брач Н.Б. Биохимическое разнообразие льна по жирнокислотному составу семян в генетической коллекции ВИР и влияние условий среды на его проявление. *Экологическая генетика*. 2016;14(1):13-26. DOI 10.17816/ecogen14113-26. [Porokhovina E.A., Shelenga T.V., Kosykh L.A., Sanin A.A., Kazarina A.V., Kutuzova S.N., Pavlov A.V., Brach N.B. Biochemical diversity of fatty acid composition in flax from VIR's genetic collection and effect of environment on its development. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2017;7(6):626-639. DOI 10.1134/S2079059717061017]
- Пороховина Е.А., Павлов А.В., Кутузова С.Н., Брач Н.Б. Взаимодействие генов, контролируемых некоторые морфологические признаки льна (*Linum usitatissimum* L.). *Генетика*. 2019a;55(11):1335-1349. DOI 10.1134/S0016675819110109. [Porokhovina E.A., Pavlov A.V., Kutuzova S.N., Brutch N.B. Interaction of genes controlling some morphological features of flax (*Linum usitatissimum* L.). *Russian Journal of Genetics*. 2019a;55(11):1335-1397. DOI 10.1134/S0016675819110109]
- Пороховина Е.А., Кутузова С.Н., Павлов А.В., Бузовкина И.С., Брач Н.Б. Разнообразие морфологических признаков льна в генетической коллекции ВИР как результат его доместикиции. *Экологическая генетика*. 2018;16(4):33-50. [Porokhovina E.A., Kutuzova S.N., Pavlov A.V., Buzovkina I.S., Brutch N.B. Diversity of flax morphological characters in VIR genetic collection as a result of crop domestication. *Ecological Genetics*. 2018;16(4):33-50. DOI 10.17816/ecogen16433-50. (in Russian)]
- Пороховина Е.А., Павлов А.В., Брач Н.Б., Морван К. Углеводный состав слизи из семян льна и его связь с морфологическими признаками. *Сельскохозяйственная биология*. 2017;52(1):161-171. DOI 10.15389/agrobiology.2017.1.161rus. [Porokhovina E.A., Pavlov A.V., Brach N.B., Morvan C. Carbohydrate composition of flax mucilage and its relation to morphological characters. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2017;52(1):161-171. DOI 10.15389/agrobiology.2017.1.161eng]
- Пороховина Е.А., Морван К., Брач Н.Б., Кутузова С.Н. Генетическая коллекция льна в ВИР: фундаментальное и прикладное использование. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2013;174:107-116. DOI 10.17816/ecogen14113-26. [Porokhovina E.A., Morvan C., Brutch N.B., Kutuzova S.N. VIR flax genetic collection: fundamental and applied use. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2013;174:107-116. DOI 10.17816/ecogen14113-26. (in Russian)]
- Пороховина Е.А., Шеленга Т.В., Матвеева Т.В., Павлов А.В., Григорьева Е.А., Брач Н.Б. Полиморфизм генов, контролируемых низкое содержание линоленовой кислоты, у линий генетической коллекции льна ВИР. *Экологическая генетика*. 2019b;17(2):5-19. DOI 10.17816/ecogen1725-19. [Porokhovina E.A., Shelenga T.V., Matveeva T.V., Pavlov A.V., Grigorieva E.A., Brutch N.B. Polymorphism of genes controlling low level of linolenic acid in lines from VIR flax genetic collection. *Ecological Genetics*. 2019b;17(2):5-19. DOI 10.17816/ecogen1725-19]
- Рыкова Р.П. Источники цитоплазматической мужской стерильности льна. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1979;64(2):52-58.

- [Rykova R.P. The sources of cytoplasmic male sterility in flax. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1979;64(2):52-58. (in Russian)]
- Сизов И.А., Гращенко М.Г., Рыкова Р.П. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 40. Лен-долгунец. Л.: Изд-во ВИР, 1968. [Sizov I.A., Grashenko M.G., Rykova R.P. Catalog of VIR world collection. Issue 40. Fiber flax. Leningrad: VIR, 1968. (in Russian)]
- Сизов И.А. Лен. М.-Л.: Сельхозгиз, 1955;256. [Sizov I.A. Linum. Moscow – Leningrad: Selhospubl., 1955;256. (in Russian)]
- Сизова М.А. Динамика образования лубоволокнистых пучков в стебле различных сортов льна в зависимости от условий выращивания. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1952;29(2):52-61. [Sizova M.A. Dynamics of the bast fiber bundles formation in the stem of various flax varieties, depending on the growing conditions. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1952;29(2):52-61. (in Russian)]
- Синская Е.Н. Классификация льна как исходного материала для селекции и его эволюция В: Сборник работ биологии развития и физиологии льна. М.: Сельхозгиз, 1954;45-102. [Sinskaya E.N. Classification of flax as source material for breeding and its evolution. In: Collection of works on flax biology and physiology. Moscow: Selhospubl., 1954;45-102. (in Russian)]
- Чернова Т.Е., Гурьянов О.П., Брач Н.Б., Павлов А.В., Пороховинова Е.А., Кутузова С.Н., Чемикосова С.Б., Горшкова Т.А. Вариабельность состава тканеспецифического галактана волокон льна. *Физиология растений*. 2007;54(6):876-884. [Chernova T.E., Gur'yanov O.P., Chemikosova S.B., Gorshkova T.A., Brach N.B., Pavlov A.V., Porokhovinova E.A., Kutuzova S.N. Variability in the composition of tissue-specific galactan from flax fibers. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2007;54(6):782-789. DOI 10.1134/S1021443707060106]
- Эллади Е.В. *Linum usitatissimum* L. consp. nov. Лен. В: Культурная флора СССР. М.-Л.: 1940;5:109-208. [Elladi E.V. *Linum usitatissimum* L. consp. nov. Flax. In: Flora of cultivated plants. Moscow – Leningrad: 1940;5:109-208. (in Russian)]
- Brach N.B., Matvienko I., Porokhovinova E., Pavlov A., Nozkova J., Koshkin V. Effect of photoperiod on *Linum usitatissimum* L. characters. *Journal of Natural Fibers*. 2020;17(9):1345-1354. DOI 10.1080/15440478.2019.1568345.
- Brutch N.B., Porokhovinova E.A., Sharov I.Y., Soret-Morvan O., Morvan C. Characters of fibre quality in lines of flax genetic collection. *Journal of Natural Fibers*. 2008;5(2):95-126. DOI 10.1080/1544047801928939.
- Kutuzova S.N., Porokhovinova E.A., Brutch N.B., Pavlov A.V. Localization of rust resistance genes in old local Russian flaxes by methods of classical genetics. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(6):650-655. DOI 10.18699/VJ19.537.
- Nozkova Ja., Pavelek M., Bjelkova M., Brutch N., Tejklova E., Porokhovinova E., Brindza J. Descriptor list for flax (*Linum usitatissimum* L.). Nitra, 2016.
- Pavlov A., Paynel F., Rihouey C., Porokhovinova E., Brutch N., Morvan C. Variability of seed traits and properties of soluble mucilages in lines of the flax genetic collection of Vavilov institute. *Plant Physiol. Biochem*. 2014;80:348-361. DOI 10.1016/j.plaphy.2014.04.020.
- Pavlov A., Matvienko I., Brutch N., Nozkova J., Savrtkova M. Photoperiod influence on the stem structure of fibre flax. *Agriculture (Polnohospodárstvo)*. 2018;64(4):160-172. DOI 10.2478/agri-2018-0017.
- Wang Z., Hobson N., Galindo L., Zhu S., Shi D., McDill J., Yang L., Hawkins S., Neutelings G., Datla R., Lambert G., Galbraith D. W., Grassa C. J., Geraldine A., Cronk Q. C., Cullis C., Dash P. K., Kumar P.A., Cloutier S., Sharpe A. G., Wong G.K.-S., Wang J., Deyholos M.K. The genome of flax (*Linum usitatissimum*) assembled de novo from short shotgun sequence reads. *Plant J*. 2012;72:461-473. DOI 10.1111/j.1365-313X.2012.05093.x.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 26.04.2021. После доработки 17.05.2021. Принята к публикации 20.05.2021.

 pismavavilov.ru

DOI 10.18699/LettersVJ2021-7-10

Cell biology

Black seed color of the spring common vetch (*Vicia sativa* L.) cultivar Obskaya 16 is caused by blue anthocyanins accumulating in macrosclereids

S.R. Mursalimov¹, A.V. Goncharova², A.Yu. Glagoleva¹, O.Yu. Shoeva¹

Abstract: In legumes, the color of seed coat is an important agronomic trait that affects dormancy, germination rate, and resistance to pathogens. In the current study, the black-coated seeds of spring common vetch cultivar Obskaya 16 were analyzed by qualitative tests to define the nature of pigmentation and were studied by microscopy to trace pigmentation development. It was shown that the black color of seeds in this cultivar is caused by blue anthocyanins starting to accumulate in the macrosclereids (epidermal cells) at the yellow pod developmental stage. Observed dark dots on the seed surface at this stage correspond to clusters of macrosclereids with blue pigment inside, while at the brown pod developmental stage, totally black seeds have all the macrosclereids with blue pigment. The chlorophyll and PsbA fluorescent signals which are characteristics of chloroplasts did not colocalize with blue pigment in macrosclereids at any developmental stages. Moreover, there was no correlation between blue pigment accumulation and plastid development and their functional activity. The data implies that chloroplasts do not involve in the blue pigment synthesis.

Key words: anthocyanins; light microscopy; macrosclereids; plastids; PsbA.

Acknowledgments: The cytological analysis was carried out at the Joint Access Center for Microscopy of Biological Objects supported by the Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, project No. 0259-2021-0011.

For citation: Mursalimov S.R., Goncharova A.V., Glagoleva A.Yu., Shoeva O.Yu. Black seed color of the spring common vetch (*Vicia sativa* L.) cultivar Obskaya 16 is caused by blue anthocyanins accumulating in macrosclereids. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;7(2):91-95. DOI 10.18699/LettersVJ2021-7-10

Клеточная биология

Черная окраска семян сорта яровой вики посевной (*Vicia sativa* L.) Обская 16 обусловлена накоплением синих антоцианов в макросклеридях

С.Р. Мурсалимов¹, А.В. Гончарова², А.Ю. Глаголева¹, О.Ю. Шоева¹

Аннотация: У бобовых окраска оболочки семян служит важным сельскохозяйственным признаком: влияет на период покоя, скорость прорастания и устойчивость к патогенам. В данной работе семена ярового сорта вики обыкновенной Обская 16 проанализированы с помощью качественных тестов для определения природы черной пигментации и изучены с помощью микроскопии в динамике развития. Показано, что черный цвет семян этого сорта обусловлен синими антоцианами, которые начинают накапливаться в макросклеридях (эпидермальных клетках) на молочно-восковой стадии развития боба, когда он приобретает желтую окраску. Наблюдаемые темные точки на поверхности семян на данной стадии соответствуют скоплениям макросклерид с синими пигментами внутри. На стадии зрелого боба, когда семена имеют плотную черную окраску, все макросклериды несут синие пигменты. Ни на одной из проанализированных стадий флуоресцентные сигналы хлорофилла и белка

¹ Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

² Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding – Branch of the Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoobsk, Novosibirsk region, Russia

¹ Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

² Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал Федерального исследовательского центра Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, р. п. Краснообск, Новосибирская область, Россия

 mursalimov@bionet.nsc.ru

 Mursalimov S.R., Goncharova A.V., Glagoleva A.Yu., Shoeva O.Yu., 2021

PsbA, которые характерны для хлоропластов, не локализовались совместно с синим пигментом в макросклеридах. Более того, не выявлено корреляции между накоплением синего пигмента и развитием пластид и их функциональной активностью. Полученные данные свидетельствуют о том, что хлоропласты не участвуют в синтезе синего пигмента.

Ключевые слова: антоцианы; световая микроскопия; макросклериды; пластиды; PsbA.

Introduction

Spring common vetch (*Vicia sativa* L.) is an important annual forage legume. It is mainly cultivated as a cover crop, green manure, pasture, and for silage and hay production, but since γ -glutamyl- β -cyano-alanine toxins accumulating in the seeds it does not use for feeding purposes (Huang et al., 2017). Among the *Vicia* plants, it is the widely cultivated species in the world with high genetics and phenotypic variability including color variations of the seed coat (Dong et al., 2016; Tiryaki et al., 2016). The pigmentation of vetch seeds may vary from light (grey to slightly green and bright to slightly yellow) to strong (bright brown, brown, dark brown, or black) with a different level of tint intensity (Grela et al., 2021).

In legumes, pigmentation of the seed coat is an important agronomic trait. It is associated with physical dormancy often called as hardseededness which involves the development of a water-impermeable seed coat, caused by the presence of phenolics- and suberin-impregnated layers of palisade cells of the epidermis (Smykal et al., 2014). In many species, unpigmented seeds were shown to deteriorate more rapidly and to be more susceptible to imbibition damage in comparison to pigmented ones. For example, black-coated soybean seeds are characterized by slower initial imbibition rates, higher resistance to field deterioration, thicker and tougher testas, higher lignin content and fungicidal properties in comparison with non-black seed coated cultivars (Souza, Marcos-Filho, 2001). Besides dormancy, the pigmentation affects resistance to pathogens. For example, white beans, which lack any coloration, are more susceptible to root rots and other infections (Smykal et al., 2014).

The seed coat color of legume species was shown to be determined mainly by flavonoid glycosides, anthocyanins and proanthocyanidins, known either as condensed tannins, which can be accumulated in epidermal cells called as macrosclereids (Smykal et al., 2014). The content of condensed tannins and anthocyanins can vary significantly between different bean genotypes and some relationship between the level of these components and seed color was found (Díaz et al., 2010). It was demonstrated that dark seed coats have higher concentration of anthocyanins and proanthocyanidins than lighter colored white seed coats (Nurzyńska-Wierdak et al., 2019). Association of tannin content with imbibition rate was described (Kantar et al., 1996).

In common vetch, the varieties with the black color are known, but the pigments were not extracted and development of the black pigmentation by microscopy has not been studied yet. In the current study, we tested chemically the pigments in black-coated seeds of common vetch variety Obskaya 16 bred for Siberian region and analyzed by microscopy the pigmentation development and plastid activity in these seeds.

Material and methods

Plant material

The cultivar of spring common vetch (*Vicia sativa* L.) Obskaya 16 released in 2019 by Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding – Branch of the Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Krasnoobsk, Novosibirsk region, Russia) (Goncharova, 2020) was used to study seeds pigmentation development. The cultivar produced 92% of seeds having black velvet color and 8% – brown color. The seeds are characterized by smooth surface and low gloss.

Cytological analysis

All the steps of cytological analysis, including cryosections preparation, assessment of the visible pigments, immunostaining and detection of the fluorescent signals, were performed according to the earlier developed protocols with the identical equipment and with no modifications (Shoeva et al., 2020; Mursalimov et al., 2021).

Qualitative chemical analysis

To test the pigments accumulating in the seeds coat of common vetch the qualitative chemical tests were performed. The crashed seeds were soaked in 800 μ L of alkaline and acidic solvents, such as 1 N NaOH and 1% HCl/methanol, respectively (Downie et al., 2003; Castañeda-Ovando et al., 2009).

Results

The seed coat anatomy of cultivar Obskaya 16 at different developmental stages was studied by light microscopy on cryosections. Four distinct cell layers were observed outside of cotyledon: aleurone (endosperm remains), macro-, osteosclereids and parenchyma (Fig. 1). The distribution of visible pigments as well as plastid development were assessed in all the mentioned cell layers. Visible pigments were observed by common light microscopy. Immunosignal of PsbA protein and autofluorescence of chlorophyll were analyzed by fluorescent microscopy.

It was shown that at the early stage of seed development (*mid-full seed*) the seeds were bright green inside and outside and had no any dark pigments (see Fig. 1, *a*). Individual cell layers of the seed coat were easily distinguishable at this stage. The biggest amount of visible green pigment was observable in osteosclereids. In the same time, strong chlorophyll autofluorescence as well as PsbA immunosignal were detectable in all the layers including cotyledon. At the following *full seed* stage the seeds became dark green inside and outside (see Fig. 1, *b*). Still no dark pigments were observed. Chlorophyll autofluorescence and PsbA immunosignal were in the same level as at previous stage in all the cell layers. At the *yellow pod* stage the seeds be-

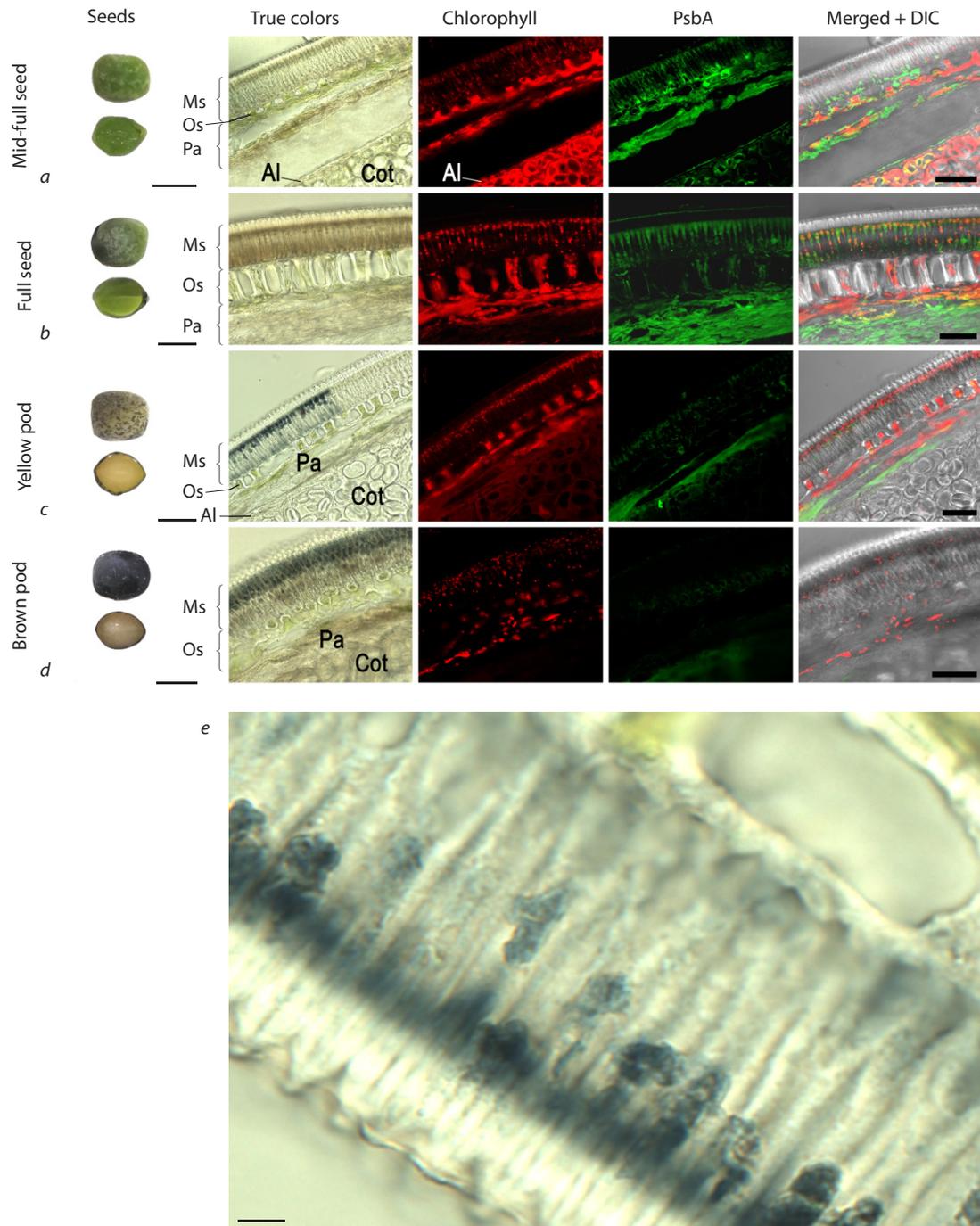


Fig. 1. The seeds and cross-sections of the seeds of common vetch cultivar Obskaya 16 at different developmental stages (a–d) and magnified macrosclereids with the blue pigment inside (e)

Al: aleurone, Cot: cotyledon, Ms: macrosclereids, Os: osteosclereids, Pa: parenchyma. Merged section combines chlorophyll autofluorescence (red), PsbA immunosignal (green) and DIC (differential interference contrast microscopy) tissue images. Scale bars for the seeds are 5 mm, 50 μ m for the micrographs a–d and 5 μ m for e

came brownish-green inside and outside (see Fig. 1, c). Dots of dark pigment were presented on the seed surface at this stage. On the cryosections the presence of blue pigment was observed in some of macrosclereids (see Fig. 1, c, e). Macrosclereids with the blue pigment were not distributed uniformly but clusters of them were formed. The green pigment was distinctly seen

in osteosclereids at this stage. The intensity of the chlorophyll autofluorescence and PsbA immunosignal decreased in all the cell layers. The green pigment as well as both of the fluorescent signals did not colocalize with blue pigment in macrosclereids. Blue pigment inside of individual macrosclereids did not form any types of crystals and was localized in vacuole-like struc-



Fig. 2. Qualitative testing vetch seed pigments by soaking crashed seeds in basic (left tube) and acidic (right tube) solutions

tures with no regular shape (see Fig. 1, e). At *brown pod* stage the seeds were brown inside and black outside (see Fig. 1, d). All the macrosclereids had blue pigment at this stage. The green pigment still was observed in osteosclereids. In the same time, the chlorophyll autofluorescence decreased significantly at this stage and only small amount of individual plastids were detected in macro-, osteosclereids and parenchyma. PsbA immunosignal was barely detectable in all the seed coat layers; however it was still noticeable in cotyledon cells.

Qualitative chemical test was performed to determine the nature of the pigments accumulating in the vetch seed coat. The basic solution was stained brown and the acidic solution – pink (Fig. 2).

Discussion

Previously in the seed coat of common vetch only three cell layers were identified on the epoxy resin embedded material (Büyükkartal et al., 2013). Using cryosections we observed one more cell layer that was identified as aleurone. The red chlorophyll autofluorescence made aleurone visible. Thus, cryosections provide more information than resin embedded section. Cryosectioning also allows to preserve native pigment profile and does not demand additional staining. Using this approach we observed two visible pigments in the developing seeds of common vetch. Expectedly, we identified the green pigment as chlorophyll owing to its colocalization with red autofluorescence characteristic for chlorophyll (Krause, Weis, 1991). It was shown that black color of the seeds of cultivar Obskaya 16 forms by blue pigment accumulating in macrosclereids.

As seeds extract in the alkaline solution was stained brown, while it in the acidic solution – pink, the pigments in the vetch seeds coat were identified as anthocyanins unlike melanins, that keeps the acidic solution transparent and stains the alkaline solution brown (Downie et al., 2003; Castañeda-Ovando et al., 2009). Previously, anthocyanins delphinidin 3-glucoside, petunidin 3-glucoside, and malvidin 3-glucoside were shown to be responsible for black color of beans (Takeoka et al., 1997).

The involvement of macrosclereids in flavonoid biosynthesis was revealed in *Medicago truncatula* by high performance liquid chromatography-mass spectrometry and microarray assays (Fu et al., 2017). In the present work, we directly observed vacuole-like structures with the blue pigment in macrosclereids. We found that the pigment accumulation in macrosclereids is not uniform process and clusters of the pigmented macrosclereids were formed initially. It fits well with the observed dot-like distribution of the dark pigment on the seed surface. No blue pigment were detectable in any cells expect of macrosclereids at any stages of seed development. It proves the role of macrosclereids as the defense barrier (Fu et al., 2017). There were not detected any correlation with blue pigment accumulation and plastid development and their functional activity.

In terms of plastid activity and development of their internal structure that were determined by presence of chlorophyll and a thylakoid membrane marker PsbA, surprisingly the lowest amount of chlorophyll and poorly developed internal membranes were detected in macrosclereids which are exposed to the light the most. In the same time, the biggest amount of chlorophyll and the most developed plastid internal structure were detected in cotyledon cells which are hid from the light by seed coat. During seed development, chlorophyll signal drastically decreases in all the cell types in the same time PsbA signal presented in cotyledon even in the *brown pod* stage. It allowed to conclude that plastids in cotyledon cells preserve their well-developed internal membrane structure in the absence of chlorophyll and could be transformed in chloroplasts quite fast.

References

- Büyükkartal H., Çölgeçen H., Pınar N.M., Erdoğan N. Seed coat ultrastructure of hard-seeded and soft-seeded varieties of *Vicia sativa*. *Turk. J. Bot.* 2013;37:270-275. DOI 10.3906/bot-1111-6.
- Castañeda-Ovando A., Pacheco-Hernández M.L., Páez-Hernández M.E., Rodríguez J.A., Vidal G.-C. Chemical studies of anthocyanins: A review. *Food Chem.* 2009;113:859-871. DOI 10.1016/j.foodchem.2008.09.001.
- Díaz A.M., Caldas G.V., Blair M.W. Concentrations of condensed tannins and anthocyanins in common bean seed coats. *Food Res. Int.* 2010;43:595-601. DOI 10.1016/j.foodres.2009.07.014.
- Dong R., Jahufer M.Z.Z., Dong D.K., Wang Y.R., Liu Z.P. Characterization of the morphological variation for seed traits among 537 germplasm accessions of common vetch (*Vicia sativa* L.) using digital image analysis. *New Zeal. J. Agr. Res.* 2016;59:422-435. DOI 10.1080/00288233.2016.1229682.
- Downie A.B., Zhang D., Dirk L.M., Thacker R.R., Pfeiffer J.A., Drake J.L., Levy A.A., Butterfield D.A., Buxton J.W., Snyder J.C. Communication between the maternal testa and the embryo and/or endosperm affect testa attributes in tomato. *Plant Physiol.* 2003;133:145-160. DOI 10.1104/pp.103.022632.
- Fu F., Zhang W., Li Y.-Y., Wang H.L. Establishment of the model system between phytochemicals and gene expression profiles in Macrosclereid cells of *Medicago truncatula*. *Sci. Rep.* 2017;7:2580. DOI 10.1038/s41598-017-02827-5.
- Goncharova A.V. Spring common vetch sowing cultivar Obskaya 16. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2020;6(1):15-17. DOI 10.18699/Letters2020-6-03. (in Russian)
- Grela E.R., Samolińska W., Rybiński W., Kiczorowska B., Kowalczyk-Vasilev E., Matras J., Wesolowska S. Nutritional and anti-nutritional factors in *Vicia sativa* L. Seeds and the variability of phenotypic and morphological characteristics of some vetch accessions cultivated in European countries. *Animals.* 2021;11:44. DOI 10.3390/ani11010044.

- Huang Y.F., Gao X.L., Nan Z.B., Zhang Z.X. Potential value of the common vetch (*Vicia sativa* L.) as an animal feedstuff: a review. *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr. (Berl.)*. 2017;101:807-823. DOI 10.1111/jpn.12617.
- Kantar F., Pilbeam C.J., Hebblethwaite P.D. Effect of tannin content of faba bean (*Vicia faba*) seed on seed vigour, germination and field emergence. *Ann. Appl. Biol.* 1996;128:85-93. DOI 10.1111/j.1744-7348.1996.tb07092.x.
- Krause G.H., Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 1991;42:313-349. DOI 10.1146/annurev.pp.42.060191.001525.
- Mursalimov S., Glagoleva A., Khlestkina E., Shoeva O. Chlorophyll deficiency delays but does not prevent melanogenesis in barley seed melanoplasts. *Protoplasma*. 2021. DOI 10.1007/s00709-021-01669-3. Online ahead of print.
- Nurzyńska-Wierdak R., Łabuda H., Buczkowska H., Sałata A. Pericarp of colored-seeded common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) varieties a potential source of polyphenolic compounds. *Agron. Res.* 2019;17(5):2005-2015. DOI 10.15159/AR.19.187.
- Shoeva O.Y., Mursalimov S.R., Gracheva N.V., Glagoleva A.Y., Börner A., Khlestkina E.K. Melanin formation in barley grain occurs within plastids of pericarp and husk cells. *Sci. Rep.* 2020;10:179. DOI 10.1038/s41598-019-56982-y.
- Smykal P., Vernoud V., Blair M.W., Soukup A., Thompson R.D. The role of the testa during development and in establishment of dormancy of the legume seed. *Front. Plant Sci.* 2014;17:351. DOI 10.3389/fpls.2014.00351.
- Souza F.H., Marcos-Filho J. The seed coat as a modulator of seed-environment relationships in Fabaceae. *Braz. J. Bot.* 2001;24:365-375. DOI 10.1590/S0100-84042001000400002.
- Takeoka G.R., Dao L.T., Full G.H., Wong R.Y., Harden L.A., Edwards R.H., Berrios J.D.J. Characterization of black bean (*Phaseolus vulgaris* L.) anthocyanins. *Agric. Food Chem.* 1997;45:3395-3400. DOI 10.1021/jf970264d.
- Tiryaki G.Y., Cil A., Tiryaki I. Revealing seed coat colour variation and their possible association with seed yield parameters in common vetch (*Vicia sativa* L.). *Int. J. Agron.* 2016:1804108. DOI 10.1155/2016/1804108.

Conflict of interest. The authors declare no conflict of interest.

Received May 24, 2021. Revised May 28, 2021. Accepted May 31, 2021.

 pismavavilov.ru

DOI 10.18699/LettersVJ2021-7-11

Клеточная биология

Вера Вениаминовна Хвостова и зарождение генетики мейоза

И.Н. Голубовская 

Аннотация: Статья рассказывает, как профессор Вера Вениаминовна Хвостова организовала в ИЦиГ СО АН СССР в начале 1960-х годов лабораторию цитогенетики растений, как обучала молодых сотрудников постижению этой захватывающей области генетики, поддерживала все новое и помогала выбрать путь в науке и жизни. Освещены этапы зарождения и становления генетики мейоза – нового направления в цитогенетике растений, которое появилось лишь при благословении и полной поддержке Веры Вениаминовны. Работа проиллюстрирована примерами исследований автора по цитогенетике мутаций мейоза у кукурузы на

уровне электронной микроскопии и молекулярной цитологии с использованием FISH (флуоресцентная гибридизация *in situ*) и иммуноокраски с антителами против белков синаптонемального комплекса.

Ключевые слова: В.В. Хвостова; мейоз у растений; гомологичная конъюгация; синаптонемальный комплекс; центромер; сестринские хроматиды; гомеологичные геномы.

Благодарности: Автор благодарит мужа, Михаила Давидовича Голубовского, за поддержку и помощь в редактировании текста; Николая Петровича Гончарова за внимательное прочтение текста и ценные советы по оформлению рукописи; редакцию «Писем в Вавиловский журнал генетики и селекции» за прекрасную коммуникацию.

Для цитирования: Голубовская И.Н. Вера Вениаминовна Хвостова и зарождение генетики мейоза. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;7(2):96-108. DOI 10.18699/LettersVJ2021-7-11



Вера Вениаминовна Хвостова. Новосибирск, Академгородок, 1974

Cell biology

Vera V. Khvostova and origin of genetics of meiosis

I.N. Golubovskaya 

Abstract: The purpose of the article is to tell by my own experience how Professor Vera V. Khvostova organized at the Institute of Cytology and Genetics (Novosibirsk, Russia) in the early 1960-s laboratory of plant cytogenetics. How she has taught us young fellows how to comprehend this fascinated area of genetics. She supported everything new and helped to choose ours own path in science and life. I highlighted the first steps in the birth and coming into being of genetics of meiosis – a new direction in plant cytogenetics. It appears to be possible only

Университет Калифорнии в Беркли, Беркли, Калифорния, США
 University of California, Berkeley, California, USA

 innagol@yahoo.com

 Голубовская И.Н., 2021

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

with the blessing and full support of Vera Khvostova. The article is illustrated with some examples of my studies of the cytogenetics of meiotic maize mutants at the level of transmission electron microscopy and molecular cytology with FISH and immunostaining with antibodies against synaptonemal complex proteins.

Key words: Vera Khvostova; meiosis in plants; homologous synapsis; synaptonemal complex; centromere; sister chromatids; homeologous genomes.

For citation: Golubovskaya I.N. Vera V. Khvostova and origin of genetics of meiosis. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;7(2):96-108. DOI 10.18699/LettersVJ2021-7-11 (in Russian)

Вера Вениаминовна – какой я ее знала

Вера Вениаминовна Хвостова – уникальный человек и ученый. Писать о ней трудно, ибо она имела столько друзей и учеников, что все хорошие слова уже разобраны и все о ней сказано (100-летие со дня рождения..., 2003; Шумный и др., 2010, 2012). Новые слова трудно придумать, а старые повторять не хочется. В представленных заметках я расскажу о запомнившихся эпизодах исследований, выполненных с коллегами в лаборатории цитогенетики Института цитологии и генетики (ИЦиГ) СО АН СССР, которую возглавляла Вера Вениаминовна. Подобно Пигмалиону, она лепила из нас, учеников, восторженных экспериментаторов, учила критически мыслить и отстаивать свою точку зрения. На памятных примерах из собственного опыта я поделюсь тем, как нелегко в ходе исследований рождается истина и сколь велика была роль нашего учителя в ее познании.

В.В. была не только моим учителем-наставником, но и доверенным другом. Ей можно было поведать тайные надежды и устремления, твердо зная, что она немножко пошутит, если это глупость, и поддержит, если это интересно и имеет смысл. Влияние Веры Вениаминовны на мою судьбу и исследования огромно. В.В. с первых минут нашей встречи, когда я была еще студенткой, восприняла меня как личность. Затем, последующие 15 лет, неизменно излучала доброжелательность, терпение и любовь, дарованные ей от Бога, и помогла мне обрести себя в науке.

Встреча с Верой Вениаминовной – предопределение

Кажется, моя встреча с В.В. предопределена всем ходом событий, связанных с обучением на кафедре генетики и селекции биофака Ленинградского государственного университета (ЛГУ). В конце 1950-х годов кафедра во главе с профессором М.Е. Лобашевым была единственной в Советском Союзе, где студенты могли получить классическое генетическое образование (Инге-Вечтомов и др., 1997). До середины 1960-х в биологической науке сохранялась монополия Т.Д. Лысенко – гонителя генетики. Новых учебников по генетике не писали, а если и писали, то им ставили жесткие препоны; старые были сожжены или хранились в спецхранах.

Провидение привело меня на эту кафедру. Всю жизнь я благодарна за это судьбе. Помимо общего курса профессора и ассистенты кафедры читали лекции по частной генетике растений, животных и микроорганизмов, изучали все появляющиеся оригинальные статьи. Лекции содержали новые данные, часто из последних публикаций. Это был труд подвижников: только люди, влюбленные в науку, могли осилить такую нагрузку.

Знаменитый растениевод, сподвижник Н.И. Вавилова Петр Михайлович Жуковский читал нам захватывающий и незабываемый курс «Происхождение культурных растений». Профессор Михаил Ефимович Лобашов преподавал общую классическую генетику. Он освещал историю генетических школ Москвы и Ленинграда, которые процветали до разгрома после известной сессии ВАСХНИЛ в августе 1948 года. Именно на этих лекциях я впервые услышала о Вере Вениаминовне Хвостовой. В 1930-е годы она работала в Институте экспериментальной биологии, возглавляемом Н.К. Кольцовым. Будучи аспиранткой Н.П. Дубинина, В.В. выполнила выдающееся цитогенетическое исследование влияния эффекта положения гена *cubitus interruptus* у дрозофилы. Открытие вошло в историю генетики вместе с именем автора, ставшим авторитетом в цитогенетике.

После разгрома классической генетики в СССР вместе с творцами науки были забыты или утрачены не только знания, но и методики. Особенно пострадала цитогенетика, ибо в ней, как в никакой другой области генетики, важно не только смотреть в микроскоп, но и понимать увиденное. Необходимы непосредственный контакт и передача накопленного опыта от учителя к ученику. В 1961 году мы, студенты третьего курса, специализировавшиеся на генетике растений, напрямую столкнулись с этой проблемой. Перед нами была поставлена задача изучить мейоз у полиплоидной ржи (*Secale cereale* L.), которую создал на кафедре опытный генетик и селекционер Василий Сергеевич Федоров, ученик Н.И. Вавилова. В.С. Федоров читал нам прекрасный курс по генанализу и учил постигать суть менделизма (Захаров-Гезехус, 2018).

Нам пришлось эмпирически устанавливать фазу развития колосков диплоидных растений ржи, содержащих пыльники с клетками на разных стадиях мейоза, а также осваивать методику приготовления временных препаратов. Светлана Соснихина, Михаил Голубовский и я занимались этим все лето. Мы приносили в поле на петергофской базе университета микроскоп, предметные и покровные стекла со спиртовкой и ацето-карминовым красителем, готовили временные препараты и там же смотрели их под микроскопом. Какое было счастье, когда, наконец, удалось найти колоски со всеми стадиями мейоза и увидеть под микроскопом цикл мейоза от профазы до тетрад прямо в поле. Вместе с нами испытывали радость наши наставники – В.С. Федоров (руководитель дипломных работ) и генетик Виктор Георгиевич Смирнов (прошел стажировку в США, читал сложный спецкурс цитогенетики и был правой рукой Василия Сергеевича). Я на всю жизнь полюбила мейоз, его гармонию и совершенство, и была заинтригована, как воз-

никают синхронность деления всех клеток и порядок смены стадий.

Катализирующим событием оказался приезд Ии Ивановны Кикнадзе в альма-матер – на кафедру генетики и селекции ЛГУ – в феврале 1962 года. Бывшая студентка ныне заведовала лабораторией цитологии в новом Институте цитологии и генетики СО АН в Академгородке под Новосибирском. Городок и Институт еще всю строились, но первые эшелоны ученых из лучших научных учреждений СССР уже формировали свои команды. Ия Ивановна приехала из Академгородка в Ленинград с важной миссией: заинтересовать выпускников кафедры генетики и селекции поехать в центр науки в Сибири. Она с таким энтузиазмом рассказывала об Академгородке и о возможностях для молодых стажеров, что у нас с мужем Мишей загорелись глаза и мы дали свое согласие (тем более что в Академгородке молодым семьям предоставляли отдельное жилье). Услышав, что я хочу работать в области цитогенетики растений, И.И. Кикнадзе радостно воскликнула: «Инна, вам повезло. Вера Вениаминовна Хвостова ищет нового сотрудника для исследований по цитогенетике пшеницы». «Хвостова! – произнесла я. – Об этом можно только мечтать». Ия Ивановна дала мне номер телефона и московский адрес В.В. и посоветовала немедленно с ней связаться.

Мостик, связующий судьбы

Начну с нашей первой встречи. Я написала письмо В.В. о своем желании изучать мейоз у растений. В ответном письме она подтвердила нужду в кадрах и пригласила меня на свой доклад на конференции по генетике и селекции растений, который состоялся осенью 1962 года во Всесоюзном институте растениеводства (ВИР) в Ленинграде. Темой ее сообщения стали новейшие достижения в цитогенетике отдаленных гибридов злаков. В.В. пообещала поговорить со мной после доклада. Я с нетерпением ждала конференции. Прослушав доклад В.В., была сражена ее логикой, ясностью мысли и качеством иллюстраций. Мне стало ясно – здесь моя судьба.

В перерыве после доклада В.В. обступили сотрудники ВИР и других институтов, забросав вопросами. Было видно – все хорошо ее знают, восхищены ее исследованиями геномного анализа таких сложных отдаленных гибридов, как пшенично-ржаные (тритикале) и пшенично-пырейные гибриды. Вера Вениаминовна вместе с московскими сотрудниками фактически возрождали в стране цитологический и геномный анализ пшеницы и ее отдаленных гибридов. Цитогенетические подходы были утрачены в России с разгромом школ Г.Д. Карпеченко и Г.А. Левицкого. Слушатели долго не отпускали В.В. после доклада. Но дошла очередь и до меня. Смущаясь, я подошла к В.В. со словами: «Я и есть Инна, мечтаю с вами работать». Доброта и свет исходили из ее ласковых лучистых голубых глаз. Меня совсем не удивило, что В.В. повела со мной беседу, как будто мы знакомы всю жизнь. Она рассказала о новых публикациях по амфидиплоидам у злаков, хлопчатника и пасленовых культур. Мы уже начали обсуждать план моей работы в ее лаборатории, и я вдруг осознала, что у меня впереди еще год до защиты диплома в университете. «Ну и что же, – сказала В.В. –

Вы и не заметите, как пролетит время. Я хочу, чтобы вы думали в этом направлении, читали и подготовили себя». На этой ноте мы дружески расстались с обещанием держать эпистолярную связь.

Приезд в Академгородок

В августе 1963 года после окончания ЛГУ мы с мужем Михаилом оказались в Академгородке. На въезде в него было начертано «Российское могущество прирастать будет Сибирью...» Молодежь Академгородка искрилась энергией. Оптимизм и культ науки составляли атмосферу повседневной жизни. Коллектив городка был молод и состоял в основном из энтузиастов, выпускников лучших учебных заведений страны. Все равны, никакого чиновничества, уважение к учителям и общая идея и цель – прогресс науки. Из писем Веры Вениаминовны я знала, что пока она останется в Москве. Ей было нужно время довести аспирантов до защиты диссертаций и передать московскую лабораторию в надежные руки. Она будет навещаться в Новосибирск периодически, а в ее отсутствие мы, сотрудники, будем находиться под опекой И.И. Кикнадзе – заведующей лабораторией общей цитологии (Захаров и др., 2010).

В 1963 году в группе В.В. было всего трое исследователей: Алла Лункина, Фатима Шкутина, на год раньше меня окончившая кафедру генетики и селекции ЛГУ, и я. Меня приняли вместо цитолога Галины Ячевской, которая незадолго до моего приезда перешла в Московский НИИСХ «Немчиновка» – центр селекции и семеноводства зерновых культур центральных районов Нечерноземной зоны России. Г.Л. Ячевская стала нашим связующим звеном с создателями отдаленных гибридов злаков, известными селекционерами В.Е. Писаревым и Г.Д. Лапченко. Она работала непосредственно с Г.Д. Лапченко и восхищалась его неутомимой энергией и преданностью своему селекционному творению – пшенично-пырейным гибридам (Лапченко, 1967).

Мы, трое сотрудников будущей лаборатории цитогенетики растений, подружались и дорожили нашим мини-коллективом. Как мы ожидали приездов Веры Вениаминовны! Возможность общения с ней, обсуждения результатов и планов на будущее делала ее приезды праздниками. Вера Вениаминовна привозила новые сведения в области цитогенетики отдаленных гибридов злаков, рассказывала о новых методах и находках в генетике высших растений.

Эпизод из исследований отдаленных гибридов злаков

Вера Вениаминовна была перфекционистом, особенно в оформлении и демонстрации результатов опытов. Она хотела, чтобы мы следовали ее критериям в практике. Однажды она привезла фото, подаренное ей Галиной Ячевской, – кариотип из 28 бивалентов метафазы I пшенично-пырейного гибрида ($2n = 8x = 56$). Биваленты были отчетливо видны и легко могли быть рассчитаны даже непрофессионалом. Мы с Фатимой ахнули от восторга. Как же это совершенство было достигнуто? В.В. рассказала о новой методике фиксации колосков злаков: пропионовая кислота, заменяя уксусную, резко улучшает качество препаратов. Хромосомы не собираются в клубок, а лежат отдельно, облегчая их

подсчет и анализ в клетке. Мы кинулись в отдел снабжения заказывать этот химикат. Оказалось, заказать его можно, но получить – только в следующем году. Вернулись сокрушенные и разочарованные и поделились с В.В. Она успокоила: «Не волнуйтесь, девочки. В этом году я обязательно приеду в городок ко времени фиксации материала и привезу вам бутылку пропионовой кислоты». Вера Вениаминовна привезла нам пропионку как раз вовремя. Однако все ее вещи и чемоданчик были непоправимо испорчены. Мы очень сокрушались вместе с ней, но первые же препараты, приготовленные с помощью нового метода, заставили В.В. забыть все огорчения. Мы не могли нарадоваться на метафазные пластинки 5b-хромосомных амфидиплоидов – так хороши они были и так легко их было анализировать.

Вера Вениаминовна в Академгородке

В 1966 году Вера Вениаминовна, наконец, переехала в Академгородок. Она со всей энергией и энтузиазмом включилась в работу лаборатории. Были приняты новые сотрудники: Екатерина Борисовна Будашкина, Антонина Ивановна Щапова и Клавдия Кузминична Сидорова. В это же время на должность препаратора мне в помощь зачислили Валентину Горбачеву, тогда 17-летнюю застенчивую девочку. Она стала моей незаменимой помощницей, ни минуты не могла сидеть без работы, всегда правдива и сопровождала меня во всех экспедициях.

Вера Вениаминовна полностью погрузилась в ход наших исследований. Мы обсуждали каждую деталь, вместе рассматривали трудно интерпретируемые картины гибридных кариотипов, особенно характер синапсиса хромосом. Задача состояла в умении научиться понимать увиденное под микроскопом. Опыт и эрудиция В.В. очень помогали. Много для нашего понимания дал детальный анализ работ и публикаций знаменитых в то время цитогенетиков пшеницы – Эрнеста Сирса (США) и Ральфа Райли (Великобритания). К тому времени Э. Сирс завершил классификацию всей 21 хромосомы гексаплоидной мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по трем ABD-геномам. Он определил, что хромосомы этой пшеницы распределяются по семи гомеологичным группам, по три хромосомы в каждой (1A, 1B, 1D ... 7A, 7B, 7D), по одной от каждого генома. Помимо теоретического вклада огромной важности Э. Сирс разработал основы изучения генетики и цитологии пшеницы. Искусными методами хромосомной инженерии он создал серии анеуплоидных линий: нуллисомики ($2n = 40$), моносомики ($2n = 41$), трисомики ($2n = 43$) и тетрасомики ($2n = 44$) – по каждой из 21 хромосомы мягкой пшеницы! Кроме того, сконструировал серии линий-телоцентриков ($2n = 40 + 2t$) по обоим плечам всех хромосом. Тем самым Э. Сирс фактически создал набор хромосом – специфичных маркеров пшеницы (как ныне делают в молекулярной цитологии и генетике). Тогда это было особенно важно цитогенетикам (Sears, 1954). Я с удовольствием штудировала все эти нелегкие для понимания, но прекрасные цитогенетические эксперименты.

Гексаплоидная пшеница ведет себя в мейозе как диплоидная, образуя 21 бивалент в метафазе I. Такое поведение гомологов оказалось под контролем хромосомы 5B. Эффект запрета на гомеологичную конъюгацию 5B-хромосомой был

независимо и одновременно открыт Райли и Сирсом в 1958 году. При отсутствии 5B-хромосомы этот запрет снимается, и гомеологи включаются в конъюгацию наравне с гомологами. В результате кроме бивалентов появляются уни- и мультиваленты (Riley, Chapman, 1958; Sears, Okamoto, 1958). Позднее была найдена мутация, *Ph1*, которая контролирует конъюгацию хромосом у полиплоидных пшениц. Она оказалась делецией в длинном плече хромосомы 5B размером в 60 Мб. Ее появление облегчило работу исследователей, заменив использование нуллисомиков по 5B (Sears, 1977).

С этого момента английские цитогенетики стали досконально исследовать функцию *Ph1*-локуса хромосомы 5B на мейоз у мягкой пшеницы, ее сородичей и отдаленных гибридов между ними. Поток работ (одна интереснее другой) захлестывал журналы по генетике растений. Мы в лаборатории старались не пропустить ни одной публикации. В.В. живо интересовалась достижениями в этом направлении и обычно спрашивала нас с Фатимой: «Ну, что вы прочли новенького?» И светилась радостью, если мы показывали очередной номер журнала с новой статьей лаборатории Райли или других авторов (Feldman, 1968; Wall et al., 1971; Riley, 1974). Анализ работ и методов ведущих цитогенетиков пшениц, их сопоставление с собственными исследованиями цитогенетики октоплоидных ($2n = 8x = 56$) пшенично-ржаных и пшенично-пырейных гибридов, курирование Веры Вениаминовны помогли нам стать грамотными цитогенетиками.

Позднее, к 2000 году, молекулярную природу *Ph1*-локуса стали изучать в лаборатории Грэма Мура в Великобритании (John Innes Centre, Norwich Research Park). Оказалось, что *Ph1*-локус, расположенный в длинном плече хромосомы 5B ближе к теломерному концу, содержит кластер из семи вариантов *cdk*-типа генов (cyclin-dependent kinase), между которыми внедрена вставка субтеломерного гетерохроматина. *Cdk*-гены пшеницы по молекулярной структуре ближе всего (гомологичны) *Cdk2*-гену млекопитающих, хорошо изученному у человека. *Cdk2*-ген контролирует преобразование хроматина при репликации и конформацию гетерохроматина. Функции *Cdk2*-гена и *Ph1*-локуса сходны особенно в эффекте на репликацию, конформацию хроматина и рекомбинацию (Griffiths et al., 2006; All-Kaff et al., 2008; Greer et al., 2012). Работы в этом направлении продолжают до сих пор, ученые все же надеются выделить *Ph1*-ген. Проведено успешное физическое картирование короткого плеча хромосомы 5B. В настоящее время сотрудники лаборатории Елены Салиной в ИЦиГ СО РАН активно включены в изучение молекулярной сущности ДНК хромосомы 5B (Sergeeva et al., 2014). Продолжение этого исследования для длинного плеча хромосомы 5B, в котором расположен локус *Ph1*, возможно, позволит понять особенности его молекулярной структуры (Salina et al., 2018).

Совместные поездки на конференции и симпозиумы

Незабываемы совместные поездки на конференции: два-три дня в поезде по маршруту Новосибирск – Москва – Ленинград – Киев и обратно. Мы обычно размещались в одном купе, и три дня общения с Верой Вениаминовной были га-

рантированы. О себе она не любила говорить, но о коллегах и совместных исследованиях могла рассказывать долго. Мы готовы были слушать ее бесконечно – под умиротворяющий перестук колес и переключку гудков. Как она любила и уважала своих учителей и друзей-коллег молодости! Только несколько имен: Н.К. Кольцов, А.С. Серебровский, В.В. Сахаров, Н.П. Дубинин, Н.Н. Соколов, Б.Н. Сидоров, И.В. Паншин. Восхищение и гордость за судьбу, которая свела ее с такими талантливыми и интересными людьми, рефреном звучала в ее воспоминаниях. Много мы узнали и о невзгодах, выпавших на долю генетиков, друзей и соратников Веры Вениаминовны, в годы лысенкоизма. Думаю, взаимное уважение, сочувствие и преданность друг другу старшего поколения ученых помогли быстрее восстановить классическую генетику в России после снятия Н.С. Хрущева и монополии Т.Д. Лысенко в 1964 г. Из этих бесед сложился образ нашего наставника как многосторонне образованной личности, влюбленной в науку, хорошо знающей языки, литературу, музыку, живопись и театр.

Защита и опора

Веру Вениаминовну интересовали все сферы жизни сотрудников. Любящая бабушка, она была неравнодушна к нашим детишкам, всех знала по именам и, навещая, не забывала о подарочках. Помню восклицания нашей маленькой дочки Юлечки: «Мама, мама, Вера Миновна пришла с гостинцами».

В.В. была доброжелательная и справедливая, но и строгая. В 1968 году меня выбрали в детский сектор в местком ИЦиГ. Местком СО АН СССР обделял Институт местами в детских садах и яслях. Меня попросили поработать в этом направлении, и, конечно, я немного увлеклась, относясь к этим обязанностям серьезно. Ходила в «большой» местком на все заседания комиссии по распределению мест в детсадах с длинным списком нуждающихся в них детей сотрудников ИЦиГ. В итоге проблему удалось сдвинуть с места: к концу года мне предложили поработать в детской комиссии «большого» месткома. Такая общественная нагрузка отнимала бы гораздо больше времени, но, не желая обижать коллег моментальным отказом, я ответила, что посоветуюсь с руководителем.

Рассказав В.В. о полученном приглашении, по выражению лица я поняла, что она не одобряет эту затею. Вера Вениаминовна заинтересовалась, что меня связывает с месткомом. «Только получить больше мест в садиках для наших детей», – отчеканила я, не задумываясь. В.В. ответила: «Оставьте эти глупости! Вы человек увлеченный наукой, у вас все хорошо получается. Оставьте это тем, кто ищет другой путь в жизни. Вы его нашли и следуйте ему. И не дурите, Инна, не огорчайте меня». Этот урок я запомнила на всю жизнь и очень благодарна моему учителю. Оберегла от суеты сует.

Второй случай оказался решающим в моей научной судьбе. Это произошло в октябре 1970 года после защиты кандидатской диссертации по цитогенетике пшенично-пырейных гибридов. Думаю, у каждого ученого возникают вопросы, что делать дальше и куда идти. Желая обсудить тематику моих будущих исследований, Вера Вениаминовна посоветовала

продолжать работать с отдаленными гибридами, у которых множество неразрешенных проблем. Я ждала этого разговора и была рада, что В.В. сама подняла эту тему.

Несомненно, цитогенетика отдаленных гибридов была хорошей школой познания мейоза. Многие типы аномалий мейоза, которые встретились у таких генетически сложных объектов, были мной изучены. В 1971 году под редакцией В.В. Хвостовой и П.М. Жуковского вышла книга «Цитогенетика пшениц и ее гибридов». В наших статьях, опубликованных в этой коллективной монографии, были подведены итоги семилетней работы лаборатории с отдаленными гибридами злаков. Мы определили, что основной причиной низкой плодовитости октоплоидных гибридов по сравнению с мягкой пшеницей являются аномалии мейоза. Даже у лучших, селекционированных на высокую плодовитость гибридов аномалии мейоза колебались от 15 до 30%, следовательно, отдаленные гибриды можно использовать лишь как доноров генов желаемых признаков (холодоустойчивость, устойчивость к болезням, засухе, ранним заморозкам и т. д.) (Голубовская, 1971).

Для меня погружение в цитогенетику *Ph1*-локуса и его регуляторного действия на поведение хромосом в мейозе послужили стимулом для будущего поиска и систематического исследования других генов мейоза. Как оказалось, зная функции одного гена, можно управлять синапсисом хромосом и их рекомбинацией, целенаправленно получая транслокации между хромосомами пшеницы и ее сородичами. Эти размышления и определили выбор направления моих будущих исследований.

Моя программа: поиск и анализ генов, контролирующих мейоз у растений

Мне стало ясно, что без знания генетического контроля мейоза нельзя понять и преодолеть причины нарушений мейоза у амфидиплоидов. Я думала о мейозе как об универсальном генетически контролируемом процессе. Какие гены контролируют два деления мейоза от начала до окончания? Каковы ключевые события мейоза, в какой последовательности они совершаются и взаимодействуют друг с другом?

Я наметила для себя долговременную задачу систематического поиска и цитогенетического анализа мейотических мутантов (мей-мутантов). Для задуманного проекта следовало выбрать подходящий модельный объект с хорошей генетикой и цитологией. Таким объектом среди растений я видела только кукурузу (*Zea mays* L.): этот вид начиная с 1910-х годов лучше всех изучен среди высших растений. Кукуруза в равной степени и перекрестник, и самоопылитель, поэтому можно было получать и работать на чистых линиях. Я мечтала создать коллекцию разных мейотических мутантов и заняться их детальной цитогенетикой. Таковы были мои дерзкие устремления и планы на будущее. Конечно, я нервничала, озвучивая их Вере Вениаминовне. Меня одолевала сомнения, поддержит ли меня мой учитель. Вера Вениаминовна выслушала не прерывая и строго сказала: «Инна, вы замахнулись на огромную и интересную, но сложную проблему. Уверены ли вы в успехе? Как вы получите мутанты? Где вы будете выращивать кукурузу? Как вы одна справитесь с такой сложной задачей?»

Я была готова к таким естественным сомнениям и ответила, что много думала об этом. Мой план – связаться с Михаилом Ивановичем Хаджиновым – блестящим генетиком и селекционером кукурузы, который прошел в 1930-х годах школу Н.И. Вавилова и Г.Д. Карпеченко. Именно ему в 1932 году Н.И. Вавилов доверил вести богатейшую ВИРовскую коллекцию кукурузы и заняться ее генетикой. М.И. Хаджинов – сооткрыватель цитоплазматической мужской стерильности. В его распоряжении было множество линий кукурузы, которые проявляли стерильность и среди которых можно было найти желаемые мей-мутации. В то время Михаил Иванович работал в Краснодарском НИИ сельского хозяйства заведующим отделом селекции и семеноводства кукурузы. Также его отдел занимался радиационным и химическим мутагенезом кукурузы. Вполне вероятно, что среди разных мутантов кукурузы могли быть линии с выщеплением стерильных метелок. Среди них я планировала отыскать и изолировать семьи, стерильность которых определяется аномалиями генов мейоза.

«Главное, – сказала я Вере Вениаминовне, – чтобы в институте мне разрешили выезды в полевые экспедиции в Краснодар и опорный пункт в совхозе «Южные культуры» в Адлере». В те годы совхоз сдавал в аренду поля ИЦиГ для посевов и размножения опытного материала, в основном кукурузы, которая не успевала в условиях короткого сибирского лета давать полноценные семена. В.В. внимательно выслушала мои планы и в целом их одобрила. Она обещала поговорить в дирекции о разрешении и финансировании моих регулярных выездов в Краснодарский край. После просьбы Веры Вениаминовны дирекция ИЦиГ во главе с Дмитрием Константиновичем Беляевым поддержала наши начинания. И все же В.В. была полна сомнений и, я бы сказала, опасений. Конечно, волновалась за меня. Она решила на год не включать в планы лаборатории новую тематику, посоветовав мне дождаться первых положительных результатов. Так родилось новое направление «Генетика мейоза» в лаборатории цитогенетики растений, руководимой В.В. Хвостовой.

В.В. Хвостова и М.И. Хаджинов у колыбели проекта «Генетика мейоза»

Помощь двух выдающихся ученых и личностей, людей редчайшей доброжелательности и знаний, стала благословением и залогом удачи в рождении и развитии этого нового направления в цитогенетике растений. Я не ошиблась в своих ожиданиях. При первой же встрече в Краснодаре Михаил Иванович полностью одобрил идею проекта и сразу же предоставил для цитологического исследования 50 семей, которые выщепляли стерильные метелки. Материал, накопленный его сотрудниками, был безвозмездно передан мне в руки А.С. Машенковым – бывшим аспирантом и затем сотрудником Хаджинова и моим соавтором. Ровно 50 лет назад, в апреле 1971 года, на полях совхоза «Южные культуры» я сделала первый посев кукурузы для поиска и анализа мутаций с нарушениями мейоза.

Какое это было радостное время и какой замечательный коллектив молодых и талантливых исследователей ИЦиГ работал в то время в экспедиции по генетике и селекции

кукурузы! Станислав Малецкий (это была его прекрасная идея создать опорный селекционно-генетический пункт на базе адлеровского совхоза), Владимир и Эмма Шумные, Валерий Семенов, Лена Половинкина, Эмма Денисова, Галина Похмельных – все они, энергичные, увлеченные идеями, помогали мне. Ведь я впервые работала с кукурузой и нуждалась в практических советах, а они уже имели опыт. В следующем сезоне на опорном пункте появились более молодые сотрудники: Женя Левитес, Сережа Вепрев и Наташа Вайсман. Приятно вспоминать наши вагончики в поле и замечательный товарищеский настрой экспедиции. Женя Левитес, открытая душа, помогал в любой ситуации. Зеленоглазый добродушный насмешник Сережа Вепрев и погруженная в себя и музыку Наташа Вайсман тоже были надежными и добрыми коллегами.

Мне повезло: в первом же сезоне работы на опорном пункте из 50 семей кукурузы удалось найти и изолировать 13 мутантов с нарушенным мейозом. Потом я работала на полях Краснодара (КНИИСХ). Михаил Иванович Хаджинов, святой человек, помогал спасать мутанты от засухи. Он (уже тогда академик ВАСХНИЛ, заслуженный селекционер и вице-президент ВОГиС) самолично приезжал на лошаденке и подвозил к моим крошечным по сравнению с необъятными кукурузными полями Института делянкам бочку с водой. И пока я поливала из шланга увядающие от засухи растения, Михаил Иванович расспрашивал о фенотипах новых мей-мутантов, с интересом слушал об их цитологии и подбадривал меня. Так была проложена моя тропа в неизведанную область систематического поиска и цитогенетического анализа мей-мутантов. Вера Вениаминовна поддерживала меня во всех начинаниях, и загадки, которые выкидывали мутанты, мы решали вместе.

Вера Вениаминовна была экспансивной натурой. Увидев красивый препарат с необычной конфигурацией хромосом, расшифрованной нами, она моментально возбуждалась и спешила поделиться радостью с друзьями и молодыми коллегами. Всех собирала вокруг микроскопа и с жаром показывала и объясняла видимое на слайдах. Природный педагогический дар ярко проявлялся даже в повседневной исследовательской работе. Бескорыстная, вникающая в мелочи лабораторной жизни, В.В. всегда была рада любому нашему успеху.

Загадка гена *afd1*: блок первого деления мейоза. Гетерохрония и эволюционный консерватизм

Расскажу о ходе цитологического анализа лишь одного удивительного мей-мутанта, моего фаворита. Этот мутант я обозначила как *afd1* (*the absence of the first division*). Сейчас мне трудно вновь пережить состояние настроения души того далекого времени. Теперь загадка фенотипа мутанта кажется такой ясной. Как же я сразу не догадалась?

Исследуя процесс мейоза у мутанта *afd1*, я долго ломала голову над тем, что же я вижу под микроскопом. А видела я следующее: при отсутствии характерных для мейоза стадий профазы I (лепто- и пахитены) все хромосомы были сплетены в плотный клубок. Столь обычная для нормального мейоза конъюгация гомологичных хромосом полностью отсутствовала. Однако на стадии диакинеза все хромосо-

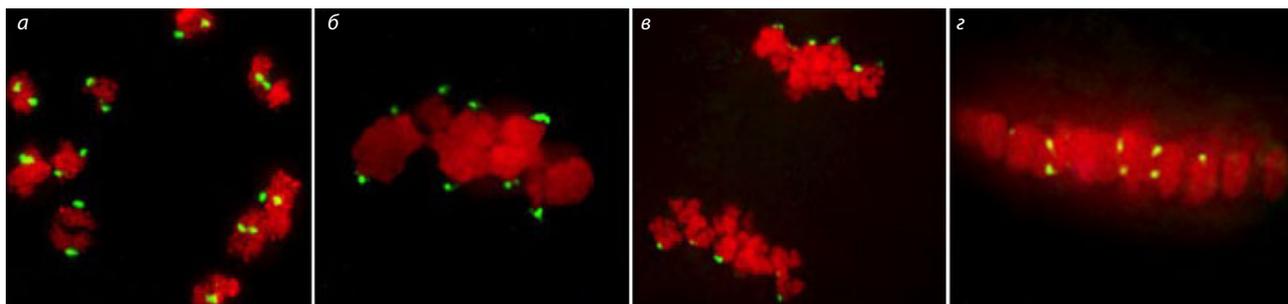


Рис. 1. Мейотические клетки кукурузы в первом делении мейоза в норме (а, б, в) и у *afd1*-мутанта (г). Флуоресцентная окраска: хромосомы (DAPI) отмечены красным цветом, центромеры (FITC) – желтым

а – диакinesis, 10 бивалентов и реплицированные центромеры хромосом в виде двойных точек; б – метафаза I, метафазная пластинка и центромеры каждого бивалента ориентированы к противоположным полюсам; в – анафаза I, правильное редукционное расхождение гомологичных хромосом; г – *afd1*-мутант, метафаза I, 20 хромосом образуют метафазную пластинку, и их сестринские хроматиды ориентированы центромерами к противоположным полюсам. Эквационное митотическое деление заменило редукционное

мы неожиданно визуализировались в виде 20 унивалентов и совершенно непредсказуемо в метафаза I вместо случайного разброса по клетке 20 унивалентов хромосомы в виде колечек, похожих на биваленты, выстраивались в одну линию в центре клетки. Они формировали метафазную пластинку с центромерами, ориентированными к противоположным полюсам. В анафаза I мейоза хромосомы без редукции расходились 20 + 20 между двумя полюсами. Диады, продукт мейоза I, не отличались от диад нормального мейоза.

Первое, что пришло на ум наблюдая под микроскопом данный парадокс, – это феномен полиплоидии за счет возможной премейотической репликации хромосом в ходе дифференциации премейотических клеток. Однако подсчеты числа хромосом в клетках тапетума (они имеют то же происхождение, что и мейотические клетки) и клетках тканей пыльника показывали нормальное диплоидное число в 20 хромосом. Полиплоидия исключалась.

Мои коллеги, а также Вера Вениаминовна и Ия Ивановна Кикнадзе видели препараты этого загадочного мутанта – всех смущало отсутствие конъюгации гомологов и в то же время упорядоченное расхождение хромосом в анафаза I с нормальными диадами после первого деления мейоза. Оставалось неясным, откуда вместо ожидаемых 10 бивалентов взялись 20 кольцеобразных хромосом, похожих на биваленты. Озарение осенило меня среди глубокой ночи. Я не могла дождаться утра и сразу поспешила рассказать о возможном решении загадки В.В. «Эврика! Я поняла! – воскликнула я, врываясь в маленький закуток на третьем этаже у лифта, бывший временным пристанищем В.В., и выпалила возбужденно: – У *afd1*-мутанта нет редукционного деления, оно заменено эквационным делением, похожим на митоз». Рис. 1 подтверждает это предположение.

Если гипотеза верна, то все увиденное под микроскопом легко объяснимо. Мистические 20 хромосом в метафаза I, образующие в центре клетки метафазную пластинку, – это хромосомы, которые не вступили в синапсис со своими гомологами и миновали редукцию числа хромосом – непременное условие первого мей-деления. Преждевременное

расхождение центромер сестринских хроматид в анафаза I объясняет их кольцеобразную форму. Сестринские хроматиды ориентированы центромерами к противоположным полюсам. Натяжение, создаваемое нитями веретена, придает им форму вытянутых колечек. В норме же это событие происходит только в анафаза второго деления.

Убедительным критерием проверки правильности гипотезы могло быть сравнение структуры хромосом нормы и *afd1*-мутанта во втором делении мейоза. В норме хромосомы в профазе второго деления сохраняют X-образную структуру. Профаза II удобна для изучения, хромосомы не так сильно спирализированы и достаточно протяженные. Каждая хромосома состоит из двух сестринских хроматид, которые удерживаются вместе только в районе центромер. Подобная структура сохраняется вплоть до расхождения центромер сестринских хроматид в анафаза II. Если гипотеза правильная и у *afd1*-мутанта центромеры сестринских хроматид преждевременно разошлись в первом делении мейоза, то ожидается, что все 20 хромосом профазы II будут представлены одной хроматидой. Действительно, хромосомы *afd1*-мутанта в профазе II представляли собой отдельные хроматиды. Гипотеза подтвердилась.

Чтобы исключить возражение, что любая унивалентная хромосома ведет себя как у *afd1*-мутанта, я исследовала хромосомы профазы II другого найденного десинаптического мей-мутанта *dsy1* (*desynaptic1*). При значительно нарушенной конъюгации хромосом в MI сохранялся нормальный редукционный характер их расхождения. Как же я обрадовалась, когда увидела, что хромосомы нормальных растений и хромосомы десинаптического *dsy1*-мутанта в профазе II неотличимы и состоят из двух хроматид, соединенных центромерой. Мутант *afd1* уникален! У него нарушены два ключевых события мейоза: нет редукции числа хромосом и центромеры сестринских хроматид преждевременно расходятся в анафаза I. Подобный феномен называется «гетерохрония» – преждевременное или более позднее, чем в норме, действие гена. Гетерохрония хорошо известна в генетике развития и возникает, когда нарушается нормальное расписание работы генов. Для нормального

онтогенеза каждый ген должен действовать в данное время, в данном месте и с данной экспрессивностью.

Приготовив все препараты и микроскоп, я снова пришла к Вере Вениаминовне, попросив посмотреть препараты и послушать мою интерпретацию. В.В. все бросила, и мы поторопились к микроскопу. Когда Вера Вениаминовна увидела у *afd1*-мутанта одиночные хроматиды во множестве клеток профазы II, а у нормы и *dsy1*-мутанта двуххроматидные хромосомы, вся просияв, она с облегчением вздохнула и сказала: «Поздравляю, Инна, вы молодец. Все логично объясняется, и все встает на свои места. Неординарный, уникальный феномен. Скорее нужно подготовить публикацию об *afd1*-мутанте».

Написав текст и собрав иллюстрации, я принесла материал на редакцию Вере Вениаминовне (без ее одобрения и редактирования мы в лаборатории ничего не публиковали). Через несколько дней В.В. возвратила мне отредактированный текст и сказала: «Я вычеркнула свое имя из списка авторов. Инна, это ваша работа, вы все сделали сама, и я к этому не имею никакого отношения». Я очень расстроилась: «Вера Вениаминовна, это не так. Без ваших советов и помощи, наших обсуждений каждой детали я бы не пришла к правильным выводам. Я не мыслю этой публикации без вас. Пожалуйста, оставайтесь соавтором. Если я что-то сделала не так, я согласна на любые исправления или дополнительные данные». Вера Вениаминовна ответила: «Инна, с отдаленной гибридизацией вы работали над проблемами, которыми я руководила, и вела вас за собой. Проблема генетики мейоза и коллекция мей-мутантов – ваш выбор, стратегия и толкование наблюдений. Да, я помогаю вам, участвую в обсуждениях и даю советы по литературе и методикам. Но это мой долг заведующего лабораторией. На этом и кончим. Я буду вас поддерживать всегда, но не ставьте меня в ваши статьи. Мне своей славы хватает, чужая не нужна». Так раз и навсегда она решила эту проблему вопреки моим желаниям. Я очень огорчилась: быть соавтором учителя всегда было большой гордостью для меня. Но ее «нет» не подлежало обсуждению – мы в лаборатории это все знали. Так была опубликована информация о мутанте *afd1* (Голубовская, Машенков, 1975).

Много ли мы встречали на нашем пути таких принципиальных лидеров? А Михаил Иванович Хаджинов, не считающийся со своей занятостью и самолично спасающий коллегию молодого коллеги из другого института? Не часто увидишь такое сочувствие и сопереживание. Подобные уроки учителей усваиваются на долгие годы лучше, чем представления или тексты книг.

Позднее, в 2006 году, ген *Afd1* был клонирован в лаборатории Зака Канде в Университете Калифорнии (Беркли), с которой я сотрудничала много лет. *Afd1*-ген оказался ортологом гена дрожжей *Rec8*, кодирующего REC8-белок (класса альфа-клейтинов) – разновидность белков когезинов. Этот ген широко распространен у высших и низших организмов: человека, мыши, таких растений, как арабидопсис и рис, червей *Caenorhabditis elegans* Маурас, грибов *Sordaria macrospora* Ауерсва и дрожжей. У всех организмов белок REC8 выполняет одну и ту же функцию: удерживает вместе сестринские хроматиды до их расхождения в анафазе II.

В первом делении мейоза REC8-белок локализуется по всей длине хроматид, но после завершения первого деления сохраняется только в районах центромер, освобождая плечи хромосом. REC8 исчезает после AII, когда сестринские хроматиды разошлись. Этот белок критически важен для осуществления редукции числа хромосом – основной функции мейоза, поэтому ген *Rec8* влияет на все события первого деления мейоза: синапсис гомологов, рекомбинацию, расхождение гомологичных хромосом в анафазе I и центромеров сестринских хроматид в AII. При этом стоит отметить, что только у двух столь разных объектов, как кукуруза и дрожжи *Schizosaccharomyces pombe* Lindner, при мутациях этого гена происходит преждевременное расхождение центромеров сестринских хроматид в анафазе I мейоза вместо анафазы II (Kitajima et al., 2003; Golubovskaya et al., 2006).

Концепция генетического контроля мейоза

К началу 1970-х годов, когда выяснилось, что одни и те же контролируемые генами белки и ферменты могут принимать участие в разных общегенетических процессах, связанных с функцией и поведением ДНК – ее воспроизведением, обменом участками (рекомбинацией), репарацией повреждений в ходе конъюгации хромосомных нитей, их расхождением в дочерние клетки, интерес к мейозу резко возрос. Одновременно с поиском и анализом мутантов мейоза у кукурузы я собрала и проанализировала литературу по мутациям, нарушающим мейоз у дрожжей, насекомых, растений и животных, опубликованную к 1970 году, для написания концептуального обзора. Анализ фенотипов мутаций, нарушающих ход мейоза у разных организмов, привел меня к выводу, что можно выделить по крайней мере семь ключевых этапов мейоза, которые находятся под контролем отдельных генов: запуск или переключение клеточного деления с митоза на мейоз; попарное сближение и синапсис гомологичных хромосом; обмен сегментами гомологичных хромосом или рекомбинация – образование хиазм; расхождение гомологов; инициация второго деления и собственно разделение клетки надвое (цитокinesis). Концепцию генетического контроля мейоза я впервые изложила в статье «Генетический контроль поведения хромосом в мейозе» в книге «Цитология и генетика мейоза» (1975), изданной в Москве под редакцией В.В. Хвостовой и Ю.Ф. Богданова, и позднее в двух международных сводках по цитологии и генетике: *International Review Cytology* (1979) и *Advances in Genetics* (1989). В это время Веры Вениаминовны уже не было с нами.

Поиск и анализ мей-мутаций я продолжила и после переезда в 1986 году в Ленинград. В отделе генетики растений ВИРА, возглавляемом Б.В. Ригиным, у меня появились собственная группа и аспиранты. Здесь я заказала семена всех шести мейотических мутантов, поддерживаемых с 1930-х годов Генетическим центром мутантов кукурузы в Иллинойсе (США). Выполнив тест на аллелизм с моими мутациями, я получила неожиданные результаты: моя мутация *pra1* (*the prophase arrest1*) оказалась новым аллелем хорошо известного гена *ameiotic1* (*am1*), изолированного виднейшим цитогенетиком кукурузы М. Родсом в 1956 г. Указанный факт стал критическим для уточнения функции этого уникаль-

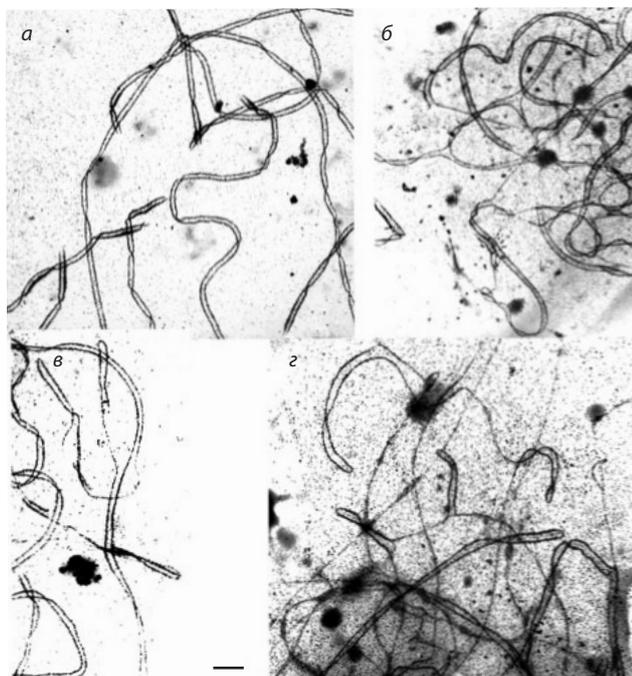


Рис. 2. Электронная микроскопия клеток в профазе I (фрагменты). Синаптонемальный комплекс представлен в пахитене мейоза в норме и у трех разных мутантов кукурузы. Увеличение 1 мкм

a – нормальная клетка: два латеральных элемента комплекса представленной пары гомологичных хромосом следуют параллельно – гомологичный синapsис; *b* – клетка *dsy1*-мутанта: синаптонемальный комплекс выявляет частую смену партнеров спаривания – негомологичный синapsис; *v* – клетка *mtm99-25*-мутанта: участки хромосом складываются в виде шпильки (foldback) – негомологичный синapsис; *z* – клетка *as1*-мутанта: шпильки хромосом разных размеров, иногда вся хромосома складывается пополам

ного гена в инициации мейоза. В дальнейшем изучение *ameiotic1*-мутанта вылилось в прекрасную диссертационную работу аспирантки Зинаиды Гребенниковой, защищенную в 1991 году.

Кроме того, моя группа с помощью электронной микроскопии исследовала все мутации с нарушенным синapsисом гомологичных хромосом и выявила различные аномалии в синаптонемальном комплексе – структуре, необходимой для синapsиса хромосом и специфической для мейоза. По конфигурации синаптонемального комплекса можно было судить о характере синapsиса, который полностью отсутствовал или был негомологичным. В этом случае хромосомы часто меняли партнеров спаривания или предпочитали синapsировать сами на себя, образуя шпилькообразные конфигурации комплекса. Типы нарушений синapsиса представлены на рис. 2.

Работая в летние сезоны 1990–1998 годов на полях университета Северной Дакоты (США), я удвоила мировую коллекцию мей-мутантов у кукурузы, используя для мутагенеза линии кукурузы с мобильными генетическими элементами. В общей сложности коллекция составила 36 генов, многие из которых представлены несколькими аллельными вариантами (от двух у *dsy1* до пяти – шести у *afd1* и *am1* соответ-

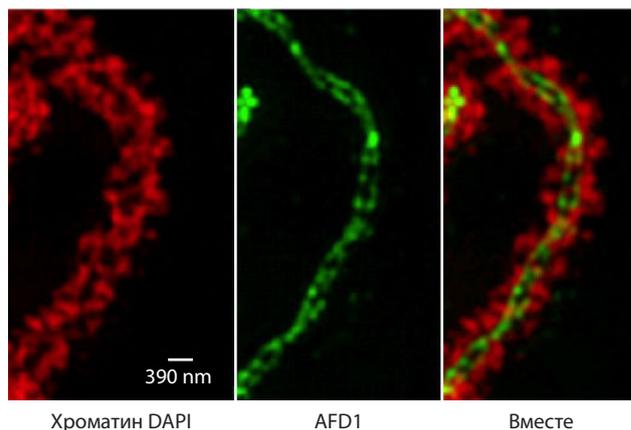


Рис. 3. Фрагмент пахитенной хромосомы кукурузы

Для иммунной окраски использованы антитела против AFD1-белка – компонента осевых и латеральных элементов синаптонемального комплекса. Хромосома (DAPI) отмечена красным цветом, AFD1-белок – зеленым. Белок четко виден в форме скрученной двойной нити. На совмещенном канале белок AFD1 локализован между двумя гомологами

ственно). Гены коллекции охватывали все выделенные мной ключевые события мейоза у кукурузы.

В 1999–2010 годах в отделе клеточной и молекулярной биологии Университета Калифорнии (Беркли) я проводила углубленный молекулярно-цитогенетический анализ коллекции мутантов. Использовала FISH – флуоресцентную *in situ*-гибридизацию с ДНК-маркерами на тело-, центромерные повторы и 5S-rDNA, а также иммуноокраску с антителами против белков синаптонемального комплекса (ASY1, AFD1/REC8, ZYP1) и белков, принимающих участие в рекомбинации (RAD51, SPO11, DMC1). На рис. 3 представлена локализация AFD1-белка в латеральных элементах синаптонемного комплекса пахитенных хромосом кукурузы. Кстати гены, кодирующие перечисленные выше специфичные для мейоза белки, присутствуют и в нашей коллекции и клонированы нами (Golubovskaya et al., 2011).

Педагог

Вернемся в прошлое. Педагогика было неугасимой страстью Веры Вениаминовны. Еще в Москве В.В. давала много советов по организации в Академгородке новосибирского университета. Она любила преподавание. Это, видимо, наследственный дар. Еще до революции ее отец, Хвостов Вениамин Михайлович, был профессором имп. Московского университета, а мать, Надежда Павловна, в 1906 году открыла в Москве частную женскую гимназию и преподавала в ней русский язык. Приехав в Академгородок, Вера Вениаминовна совместно с Ией Ивановной Кикнадзе активно включилась в создание кафедры цитологии и генетики на факультете естественных наук НГУ.

Программы обучения студентов этого факультета были составлены при ее непосредственном участии. Особое внимание В.В. отдавала большому цитогенетическому практи-

куму, составленному в союзе с Михаилом Голубовским. Он был ответственен за генетику дрозофилы, а В.В. – за цитогенетику растений. Она не только составила программу, но и вела практические занятия со студентами. Ей очень хотелось видеть, как молодежь сама готовила и анализировала цитологические препараты под микроскопом. Мы, ее сотрудники, тоже косвенно были вовлечены в занятия со студентами, обеспечивая классы готовым фиксированным материалом.

В 1970 году Вера Вениаминовна загорелась идеей включить в практикум для студентов 4-го курса недавно разработанную технику изучения действия мутагенов на хромосомы вида крепис из семейства сложноцветных. *Crepis capillaris* (L.) Wallr. – вид с тремя парами хромосом ($2n = 6$), четко отличимых друг от друга по размерам и структуре. Цитологический анализ хромосомных мутаций этого вида позволяет детально изучать влияние доз радиоактивного облучения на повреждение хромосом. Можно визуально определить, на какой стадии клеточного цикла произошли разрывы хромосом и когда воздействие радиацией наносит клетке наиболее повреждающий эффект. Новая цитогенетическая техника, с одной стороны, была способом зажечь интерес студентов и к цитологии, и к познанию действия радиации на живую клетку; с другой – ностальгией В.В. по проблемам, которыми она жила и успешно занималась в Москве до переезда в Сибирь. Эти два фактора, видимо, и были причиной ее страстного желания включить новую методику в практикум.

Однажды Вера Вениаминовна стала увлеченно рассказывать мне о идее практикума и спросила, не хотела бы я помочь. Я ответила, что с радостью подготовлю красивые препараты мейоза и митоза. В.В. поблагодарила, но отметила, что мечтает опробовать методику радиационного мутагенеза на метафазных хромосомах *Crepis capillaris*. Я согласилась, что это было бы здорово, однако у нас никто этим методом не владел. Тут В.В. сообщила, что она уже договорилась в Москве с Н.П. Дубининым. Его сотрудница Людмила Немцова, асс этой методики, согласна обучить кого-либо из нашей лаборатории осенью после полевого сезона. В.В. попросила меня поехать в Москву и освоить этот метод. От неожиданности я вошла в ступор: с одной стороны, невозможно отказать в просьбе Вере Вениаминовне, с другой – у меня на руках в то время был 5-месячный младенец, совсем еще крошка. Я попросила время подумать. «Инна, я на вас рассчитываю», – сказала В.В. строго, и мы разошлись. Обсудив ситуацию с Мишей, я поняла, что не могу отказать. Начиналось лето, до осени оставалось пять месяцев – нужно было действовать. Написала письмо маме в Ленинград, объяснила ситуацию и попросила помочь. Мама охотно согласилась взять Юлечку на время моей стажировки.

Осенью в ноябре 1970 года, всего через месяц после защиты кандидатской диссертации, я оказалась в Москве – в лаборатории Н.П. Дубинина в Институте общей генетики АН СССР. Тогда эта лаборатория располагалась на улице Ленина. Людмила Немцова стала моим ментором в освоении новой методики. Мы провели вместе три недели, каждый день работая допоздна. Мне повезло, что гостиница Академии наук, где я поселилась, была расположена совсем недалеко

от Института. На работу можно было ходить пешком. Но возвращаться в гостиницу нужно было до 11 часов вечера, иначе вахтер ложился спать, и разбудить его была проблемой. Людмила никогда не уходила раньше меня, такое у нее было обычное расписание. Мы сидели за микроскопами вдвоем до позднего вечера в почти пустом Институте. К концу второй недели я вполне овладела методикой и даже увлеклась, анализируя всевозможные перестройки хромосом у креписа. Легко различала хромосомные разрывы, появляющиеся до начала репликации, от перестроек хроматид, которые возникают во время клеточного цикла при репликации хромосом. Сделала много фотографий и фактически могла бы уехать, но Немцова считала, что еще не время. Людмила стала привлекать меня к изучению собственных препаратов, которые были сложнее для анализа. Они содержали результаты опытов с модификациями дозы и условий облучения. Немцова приглашала посмотреть в ее микроскоп и дать свое истолкование видимого. Для меня это было самое интересное. Я почувствовала себя на равных, и Людмила, весьма строгая в общении женщина, потеплела. Расстались мы довольные друг другом. Перед отъездом она дала мне много семян и список лучших дозировок для их облучения.

Приехав в Новосибирск, я быстро наладила эту методику, приготовила препараты, и мы любовались митотическими пластинками с перестройками хромосом у облученных корешков креписа. Вера Вениаминовна была счастлива, ее мечта осуществилась. Методика вошла в большой цитогенетический практикум. В течение трех лет В.В. просила меня проводить занятия по перестройкам хромосом у облученных семян креписа. Затем молодые кафедральные ассистенты, Надя Назарова и Людмила Высоцкая, недавно окончившие НГУ, приглашали меня на эти классы, хотя уже хорошо владели методикой. «Так нам спокойнее, мы себя увереннее чувствуем», – объясняли они. Я с радостью окуналась в студенческую атмосферу, когда была свободна. До 1986 года (моего последнего года в ИЦиГ) эту методику использовали в программе практикума.

Просветитель

Вера Вениаминовна любила пропагандировать и распространять на большой круг ученых все новое, полученное в собственных исследованиях или работах коллег. Она умела объединять вокруг себя авторов, предлагая написать коллективную монографию. Так появилась книга «Цитогенетика пшениц и ее гибридов» (1971), в которой были собраны современные на тот период сведения по геномному анализу мягкой пшеницы, ее отдаленных гибридов, а также рассмотрены перспективы использования отдаленной гибридизации для селекции. В 1975 году Вера Вениаминовна совместно с московским цитологом Ю.Ф. Богдановым (он впервые в России стал успешно исследовать синаптомемальный комплекс, необходимый для синапсиса гомологичных хромосом, их рекомбинации и правильного расхождения) подготовили и выпустили монографию «Цитология и генетика мейоза» (1975). В этих двух трудах сотрудники лаборатории В.В. были соавторами. Подготовка статей и обзоров для данных монографий позволяла учиться кратко и ясно выражать свои мысли. Стараться излагать так, чтобы было понятно не

только специалистам этой области. Основной список монографий и книг, написанных в соавторстве или под редакцией Веры Вениаминовны, приведен в публикациях о ней (100-летие..., 2003; Шумный и др., 2010, 2012) (краткий список представлен в Приложении).

Эти монографии-сводки читались специалистами. На одной из конференций по генетике и селекции растений ко мне подошли коллеги из Свердловска, Саратова, Одессы и задали разные вопросы о моем обзоре, представленном в «Цитогенетике пшениц и ее гибридов», который был посвящен использованию методов хромосомной инженерии в генетике и селекции. Те, кто читал обзор, нередко восклицали: «Мы думали вы намного старше, так все обстоятельно и такой обширный список литературы процитирован». Я отвечала, что в этом заслуга В.В. Хвостовой как научного редактора, поскольку она следила, чтобы мы не пропустили ни одной интересной современной работы. «Вам повезло», – отвечали мне. И это чистая правда.

Последние годы

Авторитет и популярность Веры Вениаминовны в Институте цитологии и генетики были огромны. Многим хотелось знать ее мнение о написанной статье или диссертации, готовящейся к защите, или просто обсудить полученные данные. В.В., не жалея сил и не умея никому отказать в помощи, фактически стала консультантом и референтом работ сотрудников растениеводческих лабораторий всего Института. Она нам в шутку говорила, что в последнее время в основном читает неопубликованные статьи и незащищенные диссертации. Однако желание помочь молодому научному поколению превышало и усталость, и ограниченность времени.

В конце 1960-х, период политического потепления, свободнее стали контакты с зарубежными коллегами. Знание Верой Вениаминовной трех основных европейских языков помогало при визитах в Институт иностранных коллег-растениеводов. Без ее помощи не проходила ни одна встреча с научными гостями из Германии, Великобритании и США. Даже здоровый человек с трудом сдюжил бы такую каждодневную нагрузку. А Вера Вениаминовна страдала повышенным давлением, постоянно находилась под наблюдением врачей. В 1970-х годах она каждую осень уезжала в п. Узкое, ее любимое место Подмосковья, на курс санаторного лечения. Однако в последнее время санаторий уже мало помогал. Лечащие врачи Академгородка стали периодически помещать Веру Вениаминовну на обследование в клинику, не обращая внимания на ее яростное сопротивление этому. И так поддерживали ее здоровье последние годы.

И все же болезнь взяла свое. В начале осени 1976 года В.В. попала в больницу с тяжелым гипертоническим кризом. Лучшие врачи академического медицинского центра боролись за ее жизнь. Через недели три В.В. уже могла вставать. Нам троим – Фатиме Шкутиной, Екатерине Будашиной и мне – по просьбе В.В. было разрешено навещать ее. Мы ежедневно посещали ее в отдельной палате столько, сколько разрешали лечащие врачи, помогали как могли. Вера Вениаминовна и в больнице интересовалась в основном событиями Института, преподаванием студентам ее любимой

кафедры. Когда врачи разрешили в начале зимы короткие прогулки на улице, мы усаживали нашу В.В., укутанную в теплое одеяло, на финские санки с полозьями и возили по лесным утоптаным тропинкам городка. Все были счастливы, когда Веру Вениаминовну выписали домой – за пару недель до Нового года.

Наступил роковой 1977-й. Год начался с эпидемии гриппа, которая захватила и Академгородок. 30-го января Институт понес тяжелую утрату: не стало Юрия Яковлевича Керкиса, заведующего лабораторией общей и радиационной генетики, всеми уважаемого и любимого профессора. Вера Вениаминовна приняла эту потерю близко к сердцу. Они были соратниками и друзьями еще со времен их молодости в Москве в 1930-х годах. Оба были опальными генетиками. Пронесли уважение друг к другу сквозь годы насильственного отлучения от любимой работы. Вера Вениаминовна не могла смириться с этой утратой: «Он же моложе меня, такой жизнелюб; как такое могло случиться, какой-то грипп отнял его у нас», – сокрушалась она.

В начале марта В.В. поместили в клинику на ежегодное обследование. Однако на этот раз ее не выписали после 3–4 недель. Определили какие-то нарушения в функции сердца, давление не понижалось. Улучшения не наблюдалось, настроение Веры Вениаминовны было плохим, она теряла веру в выздоровление. Мы пытались вселять в нее оптимизм, и вдруг каким-то чудом ситуация изменилась. В.В. стало получше, ее выписали домой. Стоял апрель. Вера Вениаминовна была очень оживлена, рассказывала, что купила билеты в Москву, соскучилась по дочери Наташе и любимым внукам Володе и Алене и хочет свой день рождения, 29 апреля, отпраздновать в кругу семьи.

И.И. Кикнадзе и мы втроем из лаборатории по-прежнему опекали Веру Вениаминовну. Заботились, чтобы она больше отдыхала и набиралась сил на поездку. Только мы начали немного успокаиваться, и вдруг в один из дней на работу звонит Ия Ивановна и просит срочно быть у В.В., состояние которой ухудшилось. Мы прибежали домой к Вере Вениаминовне и увидели безотрадную картину – так она изменилась за одну ночь. Минут через пятнадцать приехала скорая помощь. Когда санитары с носилками появились в квартире, В.В. поняла, что ее забирают в госпиталь. Она пыталась что-то нам поведать и, показывая рукой куда-то в сторону, хотела что-то объяснить. Речь уже заплеталась, была нечленораздельной, несвязной. Однако я отчетливо разобрала: «Хочуу... Москва». И так она повторяла весь скорбный путь из квартиры на третьем этаже до машины скорой помощи. Это был последний раз, когда мы видели Веру Вениаминовну. Врачи были бессильны ее спасти. 22 апреля 1977 года Веры Вениаминовны не стало. Мы осиротели.

Заключение

Дело, которое началось с благословения Веры Вениаминовны Хвостовой, продолжает успешно развиваться. Прогресс в изучении мейоза, включая проблему генетического контроля, отражен в недавней книге «Консерватизм, изменчивость и эволюция мейоза» (Богданов, Гришаева, 2020) и статье С.А. Симановского и Ю.Ф. Богданова (2018). В этих двух источниках представлены и клонированные мейоти-

ческие гены разных организмов, в том числе кукурузы. Показана функция основных белков специфичных для мейоза, принимающих участие в осуществлении инициации мейоза, конъюгации гомологичных хромосом, их рекомбинации и сегрегации. Цитируют и наши современные статьи о мейотических мутациях генов кукурузы. Думаю, что созданная коллекция мей-мутантов кукурузы послужит благородную службу ученым. В 2010 году коллекция бережно подготовлена и передана мною в Фонд генетических коллекций в Иллинойсе (США) и каталог мировой коллекции ВИР (Санкт-Петербург, Россия).

Список литературы / References

- 100-летие со дня рождения профессора Веры Вениаминовны Хвостовой. *Информационный вестник ВОГис*. 2003;(24-25):24-34. [The 100 years birth anniversary of Professor Vera Veniaminovna Khvostova. *Informatsionny Vestnik VOGiS = The Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeding Scientists*. 2003;(24-25):24-34. (in Russian)]
- Богданов Ю.Ф., Гришаева Т.М. Консерватизм, изменчивость и эволюция мейоза. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2020;342. [Bogdanov Yu.F., Grishaeva T.M. Conservatism, variation and evolution of meiosis. Moscow: KMK Scientific Press, 2020;342. (in Russian)]
- Голубовская И.Н. Цитогенетика отдаленных гибридов и перспективы и использование в селекции. В: Цитогенетика пшениц и ее гибридов. Под ред. П.М. Жуковского, В.В. Хвостовой. М.: Наука, 1971;243-286. [Golubovskaya I.N. Cytogenetics of distant hybrids and perspective their using in breeding. In: Zhukovsky P.M., Khvostova V.V. (Eds.). Cytogenetics wheat and hybrids. Moscow: Nauka Publ., 1971;243-286. (in Russian)]
- Голубовская И.Н., Машенков А.С. Мейотическая мутация у кукурузы *afd1*. *Генетика*. 1975;11:11-17. [Golubovskaya I.N., Mashnenkov A.S. Meiotic mutant of maize *afd1*. *Genetika*. 1975;11:11-17.]
- Захаров И.К., Колчанов Н.А., Шумный В.К. Профессор Ия Ивановна Кикнадзе. К 80-летию со дня рождения и к 55-летию научно-педагогической деятельности. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2010;14(1):11-21. [Zakharov I.K., Kolchanov N.A., Schumny V.K. Professor Iya Ivanovna Riknadze. The 80 years birth anniversary and 55 years of the scientific educational activity. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2010;14(1):11-21. (in Russian)]
- Захаров-Гезехус И.А. Выдвиженец по курсу общей генетики. Василий Сергеевич Федоров и его школа. М., 2018. [Zakharov-Gezekhus I.A. Promoted person in course of General Genetics. Vasily Sergeevich Fedorov and his school. Moscow, 2018. (in Russian)]
- Инге-Вечтомов С.Г., Тихомирова М.М., Кайданов Л.З. Михаил Ефимович Лобашев (к 90-летию со дня рождения). *Генетика*. 1997;33(10):1450-1454. [Inge-Vechtomo S.G., Tikhomirova M.M., Kaidanov L.Z. Mikhail Efimovich Lobashov (The 80 years birth anniversary). *Genetika*. 1997;33(10):1450-1454. (in Russian)]
- Лапченко Г.Д. Применение метода отдаленной гибридизации в селекции озимой пшеницы. *Селекция и семеноводство*. 1967;(2):33-38. [Lapchenko G.D. Application of the method of remote hybridization in the selection of winter wheat. *Selectiya i semenovodstvo*. 1967;(2):33-38. (in Russian)]
- Симановский С.А., Богданов Ю.А. Генетический контроль мейоза у растений. *Генетика*. 2018;54(4):397-411. DOI 10.7868/S0016675818040021. [Simanovsky S.A., Bogdanov Yu.A. Genetics control of meiosis in plants. *Russ. J. Genet*. 2018;54(4):389-402. DOI 10.1134/S1022795418030122.]

- Цитогенетика пшеницы и ее гибридов. Под ред. П.М. Жуковского, В.В. Хвостовой. М.: Наука, 1971;287. [Cytogenetics wheat and hybrids. Zhukovsky P.M., Khvostova V.V. Moscow (Eds.). Moscow: Nauka Publ., 1971;287. (in Russian)]
- Цитология и генетика мейоза. Под ред. В.В. Хвостовой, Ю.Ф. Богданова. М.: Наука, 1975;432. [Cytology and genetics of meiosis. Khvostova V.V., Bogdanov Yu.F. (Eds.). Moscow: Nauka Publ., 1975;432. (in Russian)]
- Шумный В.К., Будашкина Е.Б., Кикнадзе И.И., Захаров И.К. Вера Вениаминовна Хвостова, Учитель и Друг. Новосибирск: Наука, 2010;217. [Schumny V.K., Budashkina E.B., Kiknadze I.I., Zakharov I.K. Vera Veniaminovna Khvostova. Teacher and Friend. Novosibirsk: Nauka Publ., 2010;217. (in Russian)]
- Шумный В.К., Захаров И.К., Кикнадзе И.И., Иванова Л.Н., Попова Н.К., Дымшиц Г.М. Генетика прирастает Сибирью. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012;352. [Schumny V.K., Zakharov I.K., Kiknadze I.I., Ivanova L.N., Popova N.K., Dimshits G.M. Genetics increases with Siberia. Novosibirsk: SO RAN Publ., 2012;352. (in Russian)]
- All-Kaff N., Knight E., Berlin I., Foote T., Hart N., Griffiths S., Moore G. Detailed dissection of the chromosomal region containing the Ph1 locus in wheat *Triticum aestivum* with deletion mutants and expression profiling. *Ann. Bot.* 2008;101(6):863-872. DOI 10.1093/aob/mcm252.
- Feldman M. The effect of chromosomes 5B, 5D, and 5A on chromosomal pairing in *Triticum aestivum*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1968;55(6):1447-1453. DOI 10.1073/pnas.55.6.1447.
- Greer E., Vartin A.C., Pendle A., Colas I., Jones A., Moore G., Shaw P. The Ph1 locus suppresses CDK2-type activity during premeiosis and meiosis in wheat. *Plant Cell*. 2012;24(1):152-162. DOI 10.1105/tpc.111.094771.
- Griffiths S., Sharp R., Foote T., Bertin I., Wanous M., Reader S., Colas I., Moore G. Molecular characterization of Ph1 as a major chromosome pairing locus in polyploid wheat. *Nature*. 2006;439(7077):749-752. DOI 10.1038/nature04434.
- Golubovskaya I.N., Hamant O., Timofejeva L., Wang C.-J.R., Braun D., Meeley R., Cande W.Z. Alleles of *afd1* dissect REC8 functions during meiotic prophase I. *J. Cell Sci*. 2006;119(Pt 16):3306-15. DOI 10.1242/jcs.03054.
- Golubovskaya I.N., Wang R., Timofejeva L., Cande W.Z. Maize meiotic mutants with improper or nonhomologous synapsis due to problems in pairing or synaptonemal complex formation. *J. Exp. Bot.* 2011;62(5):1533-44. DOI 10.1093/jxb/erq292.
- Kitajima T.C., Miyazaki Y., Yamamoto M., Watanabe Y. Rec8 cleavage by separase is required for meiotic nuclear division in fission yeast. *EMBO J*. 2003;22(20):5643-53. DOI 10.1093/emboj/cdg527.
- Riley R. Cytogenetics of chromosome pairing in wheat. *Genetics*. 1974;78(1):193-203.
- Riley R., Chapman V. Genetic control of cytologically diploid behavior of hexaploid wheat. *Nature*. 1958;182:713-715.
- Salina E.A., Nesterov M., Frenkel Z., Kiseleva A.A., Timonova E.M., Magni F., Vrana J., Safat J., Simkova H., Dolezel J., Korol A., Sergeeva E.M. Features of the organization of bread wheat chromosome on 5BS based on physical mapping. *BMC Genome*. 2018;19(Suppl. 3):80.
- Sears E. An induced mutant with homoeologous pairing in common wheat. *Can. J. Genet. Cytol.* 1977;19:585-593.
- Sears E.R. The aneuploids of common wheat. Research Bulletin. University of Missouri, Agricultural Experimental Station, 1954;572:1-58.
- Sears E.R., Okamoto M. Intergenomic relationships in hexaploid wheat. *Proc. X Intern. Congr. Genet.* 1958;2:258-259.
- Sergeeva E.M., Afonnikov D.A., Koltunova M.K., Gusev V.D., Miroshnichenko L.A., Vrana J., Kubalakov M., Poncet C., Sourdille P., Feuillet C., Dolezel J., Salina E.A. Common wheat chromosome 5B composition analysis using low-coverage 454 sequencing. *Plant Genome*. 2014;7(2):1-16.
- Wall A.M., Riley R., Chapman V. Wheat mutants permitting homoeologous meiotic chromosome pairing. *Genet. Res.* 1971;18(3):311-328.

Приложение

Избранные публикации В.В. Хвостовой по цитогенетике пшениц и отдаленных гибридов (1961–1977)

- Хвостова В.В., Ячевская Г.Л. Изучение мейоза у константных 56-хромосомных промежуточных форм пшенично-пырейных гибридов. *Докл. АН СССР*. 1961;138(1):215-218.
- Хвостова В.В., Ячевская Г.Л., Лункина А.И. Мейоз у неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов. В: Полиплоидия и селекция. М.-Л.: Наука, 1965;123-128.
- Хвостова В.В. Индуцированные мутации и их практическое использование. *Генетика*. 1966;2(10):183-188.
- Шкутина Ф.М., Хвостова В.В. Цитологический анализ пшенично-ржаных амфидиплоидов. В: Экспериментальная полиплоидия и селекция растений. Под ред. В.Б. Енкена, А.Н. Луткова, О.И. Майстренко, Г.Ф. Привалова, П.К. Шкварникова. Новосибирск: Наука, 1966;261-266.
- Голубовская И.Н., Никоро З.С., Хвостова В.В. Анализ возможности отбора на повышение плодovitости у константных 56-хромосомных пшенично-пырейных гибридов. *Генетика*. 1966;4(4):86-96.
- Хвостова В.В. Механизмы действия разных видов ионизирующих излучений на семена растений и проблема радиостойчивости. *Изв. СО АН СССР. Сер. биол. нук.* 1967;5(1):118-122.
- Голубовская И.Н., Шкутина Ф.М., Хвостова В.В. Нестабильность числа хромосом, обнаруженная в мейозе у пшенично-ржаных и неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов. *Генетика*. 1967;3(1):25-31.
- Шкутина Ф.М., Голубовская И.Н., Хвостова В.В. Анеуплоидия пшенично-ржаных ($2n = 56$) и неполных пшенично-пырейных ($2n = 56$) амфидиплоидов. *Генетика*. 1967;3(12):20-30.
- Хвостова В.В. Цитогенетический анализ пшенично-ржаных амфидиплоидов и пшенично-пырейных гибридов в связи с проблемой их плодovitости. В: Отдаленная гибридизация растений. Зерновые и зернобобовые культуры. М.: Колос, 1970;274-280.
- Голубовская И.Н., Никоро З.С., Хвостова В.В. Анализ возможности отбора на повышение плодovitости у константных 56-хромосомных пшенично-пырейных неполных амфидиплоидов. Сообщение 2. *Генетика*. 1970;2:5-13.
- Будашкина Е.Б., Коробейникова М.Х., Хвостова В.В. Цитогенетическое изучение межвидовых гибридов пшениц *Triticum aestivum* × *Triticum dicoccum*. Сообщение 1. *Генетика*. 1971;7(9):5-12.
- Khvostova V.V., Shkutina F.M. Cytological investigation of Triticale. *Theor. Appl. Genet.* 1971;41(3):109-119.
- Хвостова В.В., Голубовская И.Н., Шкутина Ф.М. Цитогенетика аллополиплоидов подтрибы *Triticinae* на примере *Triticale* и 56-хромосомных ППГ (неполных амфидиплоидов). В: Полиплоидия и селекция. Минск: Наука и техника, 1972;95-105.
- Хвостова В.В., Будашкина Е.Б. Экспериментальный мутагенез в селекции растений на устойчивость к болезням. *Сиб. вестн. с.-х. науки*. 1972;3(9):36-40.
- Хвостова В.В., Будашкина Е.Б. Экспериментальный мутагенез в селекции растений на устойчивость к болезням. В: Генетические основы селекции растений на иммунитет. М.: Наука, 1973;204-231.
- Голубовская И.Н., Хвостова В.В., Шкутина Ф.М. Десинапсис – основная причина нарушения мейоза амфидиплоидов. В: Половой процесс в эмбриогенезе растений. Материалы всесоюзного симпозиума, посвященного 75-летию открытия академиком С.Г. Навашиним двойного оплодотворения у покрытосеменных растений. М., 1973;53-54.
- Хвостова В.В., Щапова А.И. Дифференциальная окраска хромосом ржи и ее значение в цитогенетике Тритикале. *Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук*. 1974;15(3):70-74.
- Хвостова В.В. Методика исследования мейоза. В: Генетические методы селекции растений. Под ред. Н.В. Турбина. М.: Колос, 1974;192-195.
- Козловская В.Ф., Хвостова В.В. Цитогенетический анализ мутантов 56-хромосомных Тритикале. Сообщение 2. *Генетика*. 1976;12(6):5-13.
- Козловская В.Ф., Хвостова В.В. Цитогенетический анализ мутантов 56-хромосомных Тритикале. Сообщение 3. *Генетика*. 1976;12(7):8-15.
- Першина А.А., Хвостова В.В. Феногенетика мутантов гороха с изменчивой структурой стебля. В: Цитогенетика гибридов, мутации и эволюция кариотипов. Новосибирск: Наука, 1977;167-181.
- Хвостова В.В., Будашкина Е.Б., Голубовская И.Н., Шкутина Ф.М., Щапова А.И., Усова Т.К. Цитогенетика отдаленных гибридов пшеницы. В: Фундаментальные исследования. Биологические науки. Под ред. В.Ф. Альтергота, И.И. Гительзона, А.Б. Жукова, И.А. Клеванской, Р.В. Ковалева, Л.И. Корочкина, Л.И. Малышева, В.В. Хвостовой, Б.С. Юдина. Новосибирск: Наука, 1977;142-145.

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 12.05.2021. После доработки 19.05.2021. Принята к публикации 21.05.2021.

 pismavavilov.ru

DOI 10.18699/LettersVJ2021-7-12

Дискуссионная статья

Активность мобильных элементов – причина или следствие внутривидового гибридного дисгенеза у дрозофилы?

Л.П. Захаренко 

Аннотация: В статье приведены данные, противоречащие представлению о том, что внутривидовой гибридный дисгенез (ГД) у *Drosophila melanogaster* вызван массовым перемещением мобильных генетических элементов (МГЭ). По немногочисленным данным, скорость перемещения МГЭ при ГД не превышает один-два на геном за поколение. Активность мобильных элементов при ГД в большинстве работ оценена косвенно – по размерам яичника, фенотипическим проявлениям, уровню транскрипции транспозазы или активности генетических конструкций, искусственно внедренных в геном под активным промотором. МГЭ могут внедряться в разные гены, однако фенотипические симптомы ГД однотипны (при РМ ГД – недоразвитие яичников, при ИР ГД – гибель эмбрионов) и для некоторых пар линий воспроизводятся со 100% вероятностью. Обязательным условием РМ ГД является выращивание дисгенного потомства при повышенной температуре, однако перемещение МГЭ под влиянием температуры, если и проявляется, то только при тяжелом тепловом шоке, не совместимом с жизнедеятельностью дрозофилы. Степень выраженности симптомов РМ ГД слабо зависит от количества Р-элементов. Наличие полноразмерного Р-элемента в геноме не гарантирует индукции ГД: подавляющая часть природных линий его содержит, но в качестве индуктора РМ ГД обычно используют референсную линию Harwich. Вклад МГЭ в ГД может быть не за счет массовых перемещений, а вследствие изменения конформации хроматина по соседству с его местом внедрения и, соответственно, смены регуляции активности прилежащих генов. Однако с учетом того что места внедрения МГЭ, как правило, непредсказуемы, а проявления ГД однотипны, требуется дальнейшее исследование характеристик референсных для ГД линий. Гибридный дисгенез значительно влияет на развитие, поэтому его невозможно объяснить только активацией транспозонов. Таким образом, истинную причину дисгенных событий еще предстоит выяснить с использованием современных методов.

Ключевые слова: гибридный дисгенез; скорость транспозиций; мобильные элементы; *Drosophila melanogaster*.

Благодарности: Работа поддержана бюджетным проектом № 0259-2021-0016. Автор благодарит И.К. Захарова за ценные замечания.

Для цитирования: Захаренко Л.П. Активность мобильных элементов – причина или следствие внутривидового гибридного дисгенеза у дрозофилы? *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;7(2):109-114. DOI 10.18699/LettersVJ2021-7-12

Discussion article

Doubts about the involvement of transposable elements in the induction of hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*

L.P. Zakharenko 

Abstract: This article reviews data contradicting to the hypothesis suggesting that the mass migration of transposable elements (TEs) is a cause of the intraspecific hybrid dysgenesis (HD) in *Drosophila melanogaster*. In the vast majority of reports, the activity of TEs at HD is estimated indirectly via the size of ovaries, via phenotypic manifestations, via the level of transposase transcription or the activity of genetic constructs artificially inserted into the genome under the active promoter. A small amount of available estimates of TEs migration at HD suggests the rate of one-two transpositions of definite TE per genome per generation. TEs can be introduced into different genes; however, the phenotypic symptoms of HD are the same (at РМ HD – underdevelopment of ovaries, at ИР HD – embryo death) and for some pairs of lines are reproduced with 100% probability. An obligatory condition of the РМ HD is the progeny cultivation at an elevated temperature; however, the activity of TEs is affected by temperature only when it causes by severe heat shock incompatible with survival of *Drosophila*. The degree of dysgenic symptoms is only weakly associated with the number of

Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
 Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирск, Россия
 Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
 Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

 zakharp@bionet.nsc.ru

 Захаренко Л.П., 2021

P elements. The presence of a full-sized *P* element in the genome does not guarantee the induction of HD: the overwhelming majority of natural lines contain it, but the Harwich reference line is usually used as a HD inducer. The contribution of TEs in HD induction may be connected with the change in the conformation of chromatin adjacent to its implantation site and, respectively, due to a change in the regulation of adjacent genes activity. However, taking into account the fact that the places of introduction of the TEs are usually random, and the type of HD manifestations are the same, further investigation of characteristics of the reference for HD lines is required. Hybrid dysgenesis has such serious developmental consequences that it cannot be explained by transposon activation alone. So, the true cause of the dysgenic events has yet to be clarified using modern methods.

Key words: hybrid dysgenesis; transposable elements; transposition rate; *Drosophila melanogaster*.

For citation: Zakharenko L.P. Doubts about the involvement of transposable elements in the induction of hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;7(2):109-114. DOI 10.18699/LettersVJ2021-7-12 (in Russian)

Возникновение гипотезы о причастности мобильных элементов к индукции гибридного дисгенеза

Синдром внутривидового гибридного дисгенеза (ГД) у дрозофилы, наблюдаемый при скрещивании некоторых пар линий только в одном направлении скрещивания и проявляющий неменделевский характер наследования, известен с 1970-х гг. Две группы исследователей на разных линиях *Drosophila melanogaster* описали два независимых типа ГД. Один из них назвали РМ ГД, поскольку индуцируется отцовским (Paternal) фактором, взаимодействующим с материнской (Maternal) цитоплазмой (Kidwell et al., 1977), другой – ИР ГД (Inducer-Reactive) (Picard, Pelisson, 1979). В это же время в геноме дрозофилы обнаружили мобильные генетические элементы (Ananiev et al., 1978), которые подходили на роль индуктора ГД, поскольку диспергированы по геному, – этим можно было объяснить неменделевский характер наследования синдрома ГД. Кроме этого, перемещаясь, мобильные генетические элементы (МГЭ) потенциально способны индуцировать с некоторой частотой спектр генетических аномалий, сопровождающих синдром ГД (мутации за счет внедрения мобильных элементов в соответствующие гены, нерасхождение хромосом как результат рекомбинаций между МГЭ). Версия о причастности МГЭ к индукции ГД подкреплялась обнаружением независимо возникших видимых мутаций в потомстве от скрещивания референсных линий. В случае РМ ГД в четырех из семи независимых мутантов в гене *white* обнаружены встройки последовательностей, различающихся по длине в диапазоне 0.5–1.4 Кб (O'Hare, Rubin, 1983). Эти последовательности оказались дефектными производными мобильного элемента. Авторы предположили, что это дефектные производные Р-фактора и по аналогии с Р-фактором назвали данный мобильный элемент Р-элементом. Из девяти видимых мутаций, обнаруженных у дисгенных самок при ИР ГД, в одном случае совпадали локализации I-фактора и I-элемента (Pélisson, 1979). Таким образом, название МГЭ образовано от наименований типов ГД. Однако I-элемент и I-фактор или Р-элемент и Р-фактор – это не одно и то же.

Менее известен так называемый НЕ (Hobo-Empty) ГД, в котором индуктором считается *hobo*-транспозон (Yanopoulos et al., 1987). Однако однозначной связи между количеством мобильных элементов *P* и *hobo* и степенью выраженности симптомов ГД не обнаружено (Onder, Kasap, 2014;

Kozeretska et al., 2016; Bergman et al., 2017; Srivastav, Kelleher, 2017). Более того, скрещивание самцов из линий с большим количеством *hobo*-элементов с самками, не содержащими элемент *hobo*, показало, что полученные гибриды более плодовиты, чем их родители (Zakharenko, Perepelkina, 2009).

Р-фактор и Р-элемент – разные понятия

Распространенность Р- или I-фактора в популяции нельзя автоматически считать распространенностью Р- или I-элемента. Необходимо отметить, что в работах прошлых лет, на которые сейчас ссылаются как на доказательство индукции ГД мобильными элементами, версия о причастности МГЭ к ГД сформулирована очень осторожно – как потенциальная возможность такой связи (Pélisson, 1979; Seleme et al., 1999).

Дополнительным аргументом в пользу МГЭ как индуктора ГД послужил тот факт, что в референсной I-линии нашли полноразмерный I-элемент, а в R-линии – только дефектные копии (Busseau et al., 1994). При РМ ГД Р-элементы обнаружены в референсной отцовской линии из природы (Harwich), при этом в материнской лабораторной линии (Canton-S) их не было (O'Hare, Rubin, 1983). Позднее оказалось, что полноразмерные Р-элементы содержатся практически во всех линиях из природы, однако только редкие линии могут индуцировать ГД (Itoh et al., 1999, 2001, 2004) и не все линии без Р-элемента отвечают на индукцию (Ignatenko et al., 2015). Несоответствие между цитотипом и наличием/отсутствием МГЭ в линиях стали объяснять тем, что в одних линиях есть репрессоры в виде малых РНК, а в других они отсутствуют.

Малые РНК и их влияние на активность МГЭ

Стандартное объяснение ГД состоит в том, что яйцеклетки материнских линий не имеют piРНК к соответствующим МГЭ, которые, предположительно, индуцируют ГД. Однако на примере *D. virilis* показано, что устойчивость к ГД не может быть объяснена материнским пулом piРНК (Funikov et al., 2018).

По другим данным, piРНК, которая должна регулировать активность МГЭ, не влияет на уровень транскрипции Р-элемента в ходе РМ ГД (Teixeira et al., 2017). Предполагается, что разница в процессинге Р-элемента в соматических и генеративных тканях обусловлена конформацией ДНК. Как это может сказаться на скорости перемещения Р-элемента, в работе не исследовано.

Связь между количеством рiРНК и делением линий на цитотипы во время РМ ГД обнаружена К.Т. Wakisaka и коллегами (2017). По данным авторов, линии с материнским цитотипом М' содержали в геноме Р-элемент и проявили низкий уровень индукционности при скрещивании с самцами линии Harwich (13–28% дисгенных мух F1) по сравнению со скрещиванием Canton-S/Harwich (100% дисгенных мух F1). Однако соотношение рiРНК/Р-элемент в родительских линиях не изучено. Важно отметить, что потомки разных линий, одинаково индифферентных к индукции ГД (так называемые Q-линии), разделились на два класса и имели достоверно различающийся уровень рiРНК/Р-элемент как в овариолах, так и эмбрионах F1 от скрещивания с самцами Harwich (Wakisaka et al., 2017).

Корреляция между реактивностью линий в системе IR ГД и уровнем рiРНК обнаружена у *D. melanogaster* (Ryazansky et al., 2017). Чем больше рiРНК, по современным представлениям блокирующей активностью соответствующего мобильного элемента, тем меньше реактивность линии, измеренная по доле стерильных самок в потомстве от дисгенного скрещивания. Чем меньше реактивность линии, тем ниже должна быть скорость перемещения I-элемента, предположительно вызывающего IR-гибридный дисгенез. Однако скорость перемещения I-элемента в данной работе не исследуется, сообщается лишь, что R-линии с разной реактивностью содержат одинаковое количество копий дефектного I-элемента. Активность (скорость перемещения) I-элемента, таким образом, оценивается косвенно, по проценту стерильных дисгенных самок.

Если активность МГЭ регулируется малыми РНК, то на скорость перемещения МГЭ влияет не столько уровень транскрипции МГЭ, сколько количество малых РНК или соотношение этих показателей. В ооцитах недисгенных самок при IR ГД рiРНК I-элемента накапливается больше, чем в ооцитах дисгенных самок, однако, несмотря на это, в овариолах недисгенных самок транспозаза тоже синтезируется, но накапливается не в ооцитах, а питающих клетках (Brennecke et al., 2008). То есть в потомстве, полученном от межлинейных скрещиваний в разных направлениях, транспорт этого белка из питающих клеток в ооцит различается. Другие белки, влияющие на фертильность гибридного потомства, тоже могут транспортироваться по-разному в клетках потомства, полученного от скрещиваний в разных направлениях. Например, у дисгенных самок *D. virilis* нарушена миграция стволовых генеративных клеток (Sokolova et al., 2013): нет корреляции между распространением Р-фактора (оценивается по стерильности самок F1 от скрещивания тестируемых линий с референсными линиями) и Р-элемента (оценивается молекулярными методами) (Ignatenko et al., 2015).

Во всех вышеперечисленных работах транспозиционную активность МГЭ, предположительно ответственных за ГД, оценивали косвенно, по проценту самок с дисгенными яичниками.

Скорость перемещения МГЭ при ГД

Прямое измерение скорости перемещения МГЭ в геноме клеток дисгенных яичников практически невозможно, поскольку яичники гибридных самок недоразвиты. Такие сам-

ки не дают потомства, в котором можно было бы оценить частоту перемещения МГЭ в генеративных клетках родителей. Одно перемещение Р-элемента на X-хромосому за поколение обнаружено с использованием косвенного подхода у самцов F2, полученных в результате дисгенных скрещиваний (Eggleston et al., 1988). Использование метода полногеномного секвенирования нового поколения дает более высокие оценки скорости перемещения Р-элемента при РМ ГД (Khurana et al., 2011), однако в этой работе ДНК для анализа выделяли из дисгенных недоразвитых яичников, лишенных генеративных клеток, то есть активность Р-элемента фактически оценивали в соматических клетках. Кроме того, результаты анализа ДНК дисгенных яичников сравнивали не с реципрокным скрещиванием, а родителями, хотя известно, что гибридизация сама по себе может влиять на скорость перемещения МГЭ за счет увеличения числа рекомбинаций между ними (Коваленко и др., 2006).

Таким образом, высокую активность МГЭ постулируют, но истинную скорость перемещения МГЭ при ГД фактически никто не знает. Стоит отметить, при IR ГД часть потомков плодовита, однако заметного увеличения частоты движений I-элемента у них не обнаружили. Скорость перемещения I-элемента при IR ГД составляет около 10(–3) на геном за поколение или по крайней мере на порядок меньше, чем одно перемещение на геном (Jensen, Heidmann, 1991; Pelisson et al., 1991; Busseau et al., 1998), что сопоставимо со спонтанной скоростью движения МГЭ (Charlesworth et al., 1992). Даже генетические конструкции на основе I-элемента под хит-шоковым промотором при IR ГД перемещаются всего лишь с частотой 0.5 на геном за поколение, то есть движение I-элемента наблюдается не в каждом геноме (Seleme et al., 1999).

О скорости перемещения МГЭ при ГД судят, как правило, используя косвенные критерии: уровень нестабильности видимых мутаций, опосредованных внедрением МГЭ (Зайнуллин, Юшкова, 2012); уровень транскрипции транспозазы и количество соответствующих малых регуляторных РНК (Erwin et al., 2015) или чаще всего степень недоразвития яичников исходя из предположения, ставшего со временем догмой, что ГД индуцируется I- или Р-элементом.

Насколько правомочны такие косвенные оценки? Нестабильность видимых мутаций чаще связана с рекомбинациями между МГЭ, а не их перемещением (Eggleston et al., 1988, 1996; Zakharenko et al., 2004). Также без объяснения остается тот факт, что I-элемент, перемещающийся в изогенной линии у *cn bw sp* без скрещиваний с другими линиями, не индуцирует при этом симптомов ГД (Moschetti et al., 2010), а Р-элемент перемещается в геноме М-линии, при этом цитотип линии не меняется (Biémont, 1994).

Редкие транспозиции МГЭ в различные гены и высокая воспроизводимость симптомов ГД

К настоящему времени известно, что мобильные элементы занимают значительную часть генома дрозофилы и по большей части нейтральны, поскольку локализованы преимущественно в межгенных пространствах и мало влияют на жизнедеятельность (Kapitonov, Jurka, 2003). Особи одной и той же популяции с одинаковыми характеристиками уни-

кальны по паттерну распределения МГЭ (Charlesworth et al., 1992). Несмотря на наличие горячих сайтов внедрения (Spradling et al., 2011) и то, что транспозаза *P*-элемента сайт-специфична и распознает консенсус из 8 пар оснований (O'Hare, Rubin, 1983), *P*-элементы могут внедряться практически во все локусы, где есть этот октануклеотид (Cooley et al., 1988). По крайней мере 40% генов *D. melanogaster* удалось «испортить» внедрением вектора на базе *P*-элемента (Bellen et al., 2004).

При низкой частоте перемещений МГЭ (менее одного на геном за поколение) в непредсказуемые сайты всякий раз индуцируются одни и те же физиологические изменения, строго характерные для разных типов ГД. В одном случае скрещивание реактивных R-самок с индукторными I-самцами референсных линий *D. melanogaster* приводит к появлению частичной стерильности самок (Picard, 1976), в другом случае (PM ГД) стерильность характерна для обоих полов (Kidwell et al., 1977; Dorogova et al., 2017). При IR ГД доля стерильных самок уменьшается с возрастом, но у старых самок есть зависимость от температуры содержания. При PM ГД отмечена зависимость от температуры, но нет зависимости от возраста. При PM ГД у самок наблюдается недоразвитие яичников за счет элиминации генеративных половых клеток (Dorogova et al., 2017), при IR ГД гибридные самки откладывают яйца, но из них развиваются эмбрионы, погибающие на ранних стадиях развития (Brennecke et al., 2008). Скрещивание референсной для PM ГД *P*-линии с референсной для IR ГД *R*-линией дает комбинацию симптомов, характерных для этих типов ГД: яичники недоразвиты как при PM ГД, но нет зависимости от температуры для молодых самок, при этом выявлена связь с возрастом самок как при IR ГД (Khurana et al., 2011). Есть предположение, что PM ГД может индуцироваться перемещением не одного, а многих МГЭ (Khurana et al., 2011), однако причастность других МГЭ к индукции PM ГД опровергается исследованиями (Eggleston et al., 1988; Woodruff et al., 1987). Кроме этого, в работах, посвященных изучению природы ГД, всегда сообщают о PM, IR или HE ГД, а следовательно, о конкретных *P*-, *I*- или *hobo*-элементах соответственно.

Влияние температуры на перемещение МГЭ

Почему PM ГД зависит от температуры, неизвестно. Активность по крайней мере 11 МГЭ не меняется при температуре 28 °С, необходимой для индукции ГД (Alonso-González et al., 2006; Vázquez et al., 2007). Изменения в скорости перемещения МГЭ 412 на два порядка по сравнению с контролем до 10(–2) на сайт на геном за поколение или не более одного перемещения на геном за поколение наблюдали лишь при кратковременном тяжелом тепловом шоке (37 °С) (Колесникова и др., 1991; Ratner et al., 1992).

Между тем изменение температурного режима может влиять на множество ферментативных процессов, которые, в частности, могут приводить к недоразвитию гонад в одном направлении скрещивания за счет материнских эпигенетических эффектов, поскольку белки теплового шока играют ведущую роль в реакции клетки на стресс и контроле качества (Morozov et al., 2017).

Заключение

Гипотеза о причастности массовых перемещений МГЭ к ГД, предложенная полвека назад, казалась логичной и сыграла заметную роль в развитии генной инженерии благодаря использованию векторов, созданных на основе мобильных элементов, и исследованию характеристик самих мобильных элементов. Однако возникают сомнения, насколько хорошо обоснована концепция, согласно которой транспозиции МГЭ ответственны за ГД. Если референсные для ГД линии дрозофил используют для изучения регуляции активности МГЭ, то это не значит, что изменение количества транспозонов МГЭ приводит к смене числа их перемещений.

Возникает вопрос, не является ли синдром ГД прерогативой ограниченного числа референсных линий, различающихся по некоторым параметрам, дисрегулирующим взаимодействие материнской цитоплазмы с отцовским геномом. Причины гибридного дисгенеза для каждой пары линий, скорее всего, уникальны и не связаны с перемещением мобильных элементов. Логично предположить, что линии, содержащие и не содержащие тот или иной мобильный элемент, могут генетически заметно различаться и вследствие значительной генетической дистанции между родителями у гибридного потомства могут возникать симптомы ГД. В природном генофонде *D. melanogaster* существует значительный запас скрытой несовместимости, то есть внутривидовой антагонистической эпистаз у дрозофилы – явление обычное (Corbett-Detig et al., 2013).

Причину ГД, на наш взгляд, необходимо искать в генетической гетерогенности скрещиваемых линий: в первую очередь, важен анализ геномов и транскриптомов референсных линий.

В последние годы систему ГД активно используют для оценки регуляции активности МГЭ у дисгенных гибридов, полученных от скрещивания референсных линий. Вероятно, факторы невыясненной природы влияют не только на проявление симптомов ГД, но и активность МГЭ, особенно если исследование уровня транскрипции и трансляции МГЭ сопровождается измерением скорости их транспозиций. Так, по крайней мере у транспозазы *P*-элемента пока не обнаружено другой функции кроме вырезания или встраивания.

Гибридный дисгенез значительно влияет на развитие, поэтому его невозможно объяснить только активацией транспозонов. Истинную причину дисгенных событий еще предстоит выяснить с использованием современных методов (Malone et al., 2015).

Список литературы / References

- Зайнуллин В.Г., Юшкова Е.А. Оценка радиационно-индуцированного уровня транспозиций *P*-элементов в экспериментальных популяциях и лабораторных линиях *Drosophila melanogaster*. *Генетика*. 2012;48:561-565.
 [Zainullin V.G., Iushkova E.A. Estimation of the levels of radiation-induced *P*-element transposition in *Drosophila melanogaster* experimental populations and laboratory strains. *Genetika = Russ. J. Genet.* 2012;48:561-565. (in Russian)]
- Захаренко Л.П., Захаров И.К., Волошина М.А., Романова О.М., Алексеенко А.А., Георгиев П.Г. Причина сохранения высокой нестабильности по гену *yellow* в линиях *Drosophila melanogaster*, выделенных в период «моды на мутацию» в популяции Умани. *Генетика*. 2004;40:316-321.

- [Zakharenko L.P., Zakharov I.K., Voloshina M.A., Romanova O.M., Alekseenko A.A., Georgiev P.G. Cause for maintaining high instability at the *yellow* gene in *Drosophila melanogaster* lines, isolated during the "mode for mutation" period in Uman populations. *Genetika = Russ. J. Genet.* 2004;40:316-321. (in Russian)]
- Колесникова О.В., Забанов С.А., Васильева Л.А., Ратнер В.А. Индукция транспозиций МГЭ *Dm-412* в геноме дрозофилы при помощи теплового шока. *Генетика.* 1991;27:1547-1555.
- [Kolesnikova O.V., Zabanov S.A., Vasil'eva L.A., Ratner V.A. Transposition induction of the mobile genetic element *Dm412* in the *Drosophila* genome using heat shock. *Genetika = Russ. J. Genet.* 1991;27:1547-1555. (in Russian)]
- Коваленко Л.В., Захаренко Л.П., Волошина М.А., Карамышева Т.В., Рубцов Н.Б., Захаров И.К. Поведение транспозонов *hobo* и *P* в нестабильной линии *yellow-2-717 Drosophila melanogaster* и ее производных после скрещивания с лабораторной линией. *Генетика.* 2006;42:748-756.
- [Kovalenko L.V., Zakharenko L.P., Voloshina M.A., Karamysheva T.V., Rubtsov N.B., Zakharov I.K. Behavior of *hobo* and *P* transposons in *yellow2-717* unstable line of *Drosophila melanogaster* and its derivatives after crossing with a laboratory strain. *Genetika = Russ. J. Genet.* 2006;42:748-756. (in Russian)]
- Alonso-González L., Domínguez A., Albornoz J. Direct determination of the influence of extreme temperature on transposition and structural mutation rates of *Drosophila melanogaster* mobile elements. *Genetica.* 2006;128:11-19. DOI 10.1007/s10709-005-2480-6.
- Ananiev E.V., Gvozdev V.A., Ilyin Yu.V., Tchurikov N.A., Georgiev G.P. Reiterated genes with varying location in intercalary heterochromatin regions of *Drosophila melanogaster* polytene chromosomes. *Chromosoma.* 1978;70:1-17. DOI 10.1007/BF00292211.
- Bellen H.J., Levis R.W., Liao G., He Y., Carlson J.W., Tsang G., Evans-Holm M., Robin H.P., Schulze K.L., Rubin G.M., Hoskins R.A., Spradling A.C. The *BDGP* gene disruption project: single transposon insertions associated with 40% of *Drosophila* genes. 2004;167(2):761-81. DOI 10.1534/genetics.104.026427.
- Bergman C.M., Nelson M.G., Bondarenko V., Kozeretka I.A. Genomic analysis of *P* elements in natural populations of *Drosophila melanogaster*. *PeerJ.* 2017;5:e3824. DOI 10.7717/peerj.3824.
- Biémont C. Dynamic equilibrium between insertion and excision of *P* elements in highly inbred lines from an *M'* strain of *Drosophila melanogaster*. *J. Mol. Evol.* 1994;39:466-472. DOI 10.1007/BF00173415.
- Busseau I., Chaboissier M.C., Pélisson A., Bucheton A. I factors in *Drosophila melanogaster*: transposition under control. *Genetica.* 1994;93:101-116. DOI 10.1007/BF01435243.
- Busseau I., Malinsky S., Balakireva M., Chaboissier M.C., Teninges D., Bucheton A. A genetically marked *I* element in *Drosophila melanogaster* can be mobilized when *ORF2* is provided in trans. *Genetics.* 1998;148:267-275.
- Brennecke J., Malone C.D., Aravin A.A., Sachidanandam R., Stark A., Hannon G.J. An epigenetic role for maternally inherited piRNAs in transposon silencing. *Science.* 2008;322:1387-1392. DOI 10.1126/science.1165171.
- Charlesworth B., Lapid A., Canada D. The distribution of transposable elements within and between chromosomes in a population of *Drosophila melanogaster*. I element frequencies and distribution. *Genet. Res.* 1992;60:103-114. DOI 10.1017/s0016672300030792.
- Cooley L., Kelley R., Spradling A. Insertional mutagenesis of the *Drosophila* genome with single *P* elements. *Science.* 1988;239:1121-1128.
- Corbett-Detig R.B., Zhou J., Clark A.G., Hartl D.L., Ayroles J.F. Genetic incompatibilities are widespread within species. *Nature.* 2013;504:135-137. DOI 10.1038/nature12678.
- Dorogova N.V., Bolobolova E.U., Zakharenko L.P. Cellular aspects of gonadal atrophy in *Drosophila* P-M hybrid dysgenesis. *Dev. Biol.* 2017;424:105-112. DOI 10.1016/j.ydbio.2017.02.020.
- Eggleston W.B., Johnson-Schlitz D.M., Engels W.R. P-M hybrid dysgenesis does not mobilize other transposable element families in *D. melanogaster*. *Nature.* 1988;331:368-370.
- Eggleston W.B., Rim N.R., Lim J.K. Molecular characterization of *hobo*-mediated inversions in *Drosophila melanogaster*. *Genetics.* 1996;144(2):647-656.
- Erwin A.A., Galdos M.A., Wickersheim M.L., Harrison C.C., Marr K.D., Colicchio J.M., Blumenstiel J.P. piRNAs are associated with diverse transpositional effects on gene and transposon expression in a hybrid dysgenic syndrome of *D. virilis*. *PLoS Genet.* 2015;11(8):e1005332. DOI 10.1371/journal.pgen.
- Funikov S.Y., Kulikova D.A., Krasnov G.S., Rezvykh A.P., Chuvakova L.N., Shostak N.G., Zelentsova E.S., Blumenstiel J.P., Evgen'ev M.B. Spontaneous gain of susceptibility suggests a novel mechanism of resistance to hybrid dysgenesis in *Drosophila virilis*. *PLoS Genet.* 2018;14(5):e1007400. DOI 10.1371/journal.pgen.1007400.
- Ignatenko O.M., Zakharenko L.P., Dorogova N.V., Fedorova S.A. *P* elements and the determinants of hybrid dysgenesis have different dynamics of propagation in *Drosophila melanogaster* populations. *Genetica.* 2015;143:751-759. DOI 10.1007/s10709-015-9872-z.
- Itoh M., Fukui T., Kitamura M., Uenoyama T., Watada M., Yamaguchi M. Phenotypic stability of the P-M system in wild populations of *Drosophila melanogaster*. *Genes. Genet. Syst.* 2004;79:9-18. DOI 10.1266/ggs.79.9.
- Itoh M., Sasai N., Inoue Y., Watada M. *P* elements and P-M characteristics in natural populations of *Drosophila melanogaster* in the southernmost islands of Japan and in Taiwan. *Heredity (Edinb.)*. 2001;86(Pt 2):206-212. DOI 10.1046/j.1365-2540.2001.00817.x.
- Itoh M., Woodruff R.C., Leone M.A., Boussy I.A. Genomic *P* elements and P-M characteristics of eastern Australian populations of *Drosophila melanogaster*. *Genetica.* 1999;106:231-245. DOI 10.1023/a:1003918417012.
- Jensen S., Heidmann T. An indicator gene for detection of germline retrotransposition in transgenic *Drosophila* demonstrates RNA-mediated transposition of the *LINE I* element. *EMBO J.* 1991;10:1927-1937.
- Kapitonov V.V., Jurka J. Molecular paleontology of transposable elements in the *Drosophila melanogaster* genome. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2003;100:6569-6574. DOI 10.1073/pnas.0732024100.
- Kidwell M.G., Kidwell J.F., Sved J.A. Hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*: A syndrome of aberrant traits including mutation, sterility and male recombination. *Genetics.* 1977;86:813-833.
- Khurana J.S., Wang J., Xu J., Koppetsch B.S., Thomson T.C., Nowosielska A., Li C., Zamore P.D., Weng Z., Theurkauf W.E. Adaptation to *P* element transposon invasion in *Drosophila melanogaster*. *Cell.* 2011;147:1551-1563. DOI 10.1016/j.cell.2011.11.042.
- Kozeretka I., Bondarenko V., Shulga V., Serga S., Rozhok A., Protsenko O., Nelson M.G. Phenotypic and genomic analysis of *P* elements in natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Mobile DNA.* 2016. DOI 10.1101/047910.
- Malone C.D., Lehmann R., Teixeira F.K. The cellular basis of hybrid dysgenesis and Stellate regulation in *Drosophila*. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 2015;34:88-94. DOI 10.1016/j.gde.2015.09.003.
- Morozov A.V., Astakhova T.M., Garbuz D.G., Krasnov G.S., Bobkova N.V., Zatssepina O.G., Karpov V.L., Evgen'ev M.B. Interplay between recombinant *Hsp70* and proteasomes: proteasome activity modulation and ubiquitin-independent cleavage of *Hsp70*. *Cell Stress Chaperones.* 2017;22:687-697. DOI 10.1007/s12192-017-0792-y.
- Moschetti R., Dimitri P., Caizzi R., Junakovic N. Genomic instability of *I* elements of *Drosophila melanogaster* in absence of dysgenic crosses. *PLoS One.* 2010;5:e13142. DOI 10.1371/journal.pone.0013142.
- O'Hare K., Rubin G.M. Structures of *P* transposable elements and their sites of insertion and excision in the *Drosophila melanogaster* genome. *Cell.* 1983;34:25-35. DOI 10.1016/0092-8674(83)90133-2.
- Onder B.S., Kasap O.E. *P* Element Activity and Molecular Structure in *Drosophila melanogaster* Populations from Firtina Valley, Turkey. *J. Insect. Sci.* 2014;14:16. DOI 10.1093/jis/14.1.16.
- Pélisson A. The I-R system of hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*: influence on SF females sterility of their inducer and reactive paternal chromosomes. *Heredity (Edinb.)*. 1979;43:423-428. DOI 10.1038/hdy.1979.92.
- Pelisson A., Finnegan D.J., Bucheton A. Evidence for retrotransposition of the *I* factor, a *LINE* element of *Drosophila melanogaster*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1991;88:4907-4910. DOI 10.1073/pnas.88.11.4907.
- Picard G. Non-mendelian female sterility in *Drosophila melanogaster*. Hereditary transmission of *I* factor. *Genetics.* 1976;83:107-123.
- Picard G., Pelisson A. Non-Mendelian female sterility in *Drosophila melanogaster*: characterization of the noninducer chromosomes of inducer strains. *Genetics.* 1979;91:473-489.
- Ratner V.A., Zabanov S.A., Kolesnikova O.V., Vasilyeva L.A. Induction of the mobile genetic element *Dm-412* transpositions in the Dro-

- sophila genome by heat shock treatment. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1992;89:5650-5654. DOI 10.1073/pnas.89.12.5650.
- Ryazansky S., Radion E., Mironova A., Akulenko N., Abramov Y., Morigunova V., Kordyukova M.Y., Olovnikov I., Kalmykova A. Natural variation of piRNA expression affects immunity to transposable elements. *PLoS Genet.* 2017;13(4):e1006731. DOI 10.1371/journal.pgen.1006731.
- Seleme M.C., Busseau I., Malinsky S., Bucheton A., Teninges D. High-frequency retrotransposition of a marked I factor in *Drosophila melanogaster* correlates with a dynamic expression pattern of the ORF1 protein in the cytoplasm of oocytes. *Genetics*. 1999;151:761-771.
- Sokolova M.I., Zelentsova E.S., Shostak N.G., Rozhkov N.V., Evgen'ev M.B. Ontogenetic consequences of dysgenic crosses in *Drosophila virilis*. *Int. J. Dev. Biol.* 2013;57:731-749. DOI 10.1387/ijdb.120189me.
- Spradling A.C., Bellen H.J., Hoskins R.A. *Drosophila P* elements preferentially transpose to replication origins. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2011;108:15948-15953. DOI 10.1073/pnas.1112960108.
- Srivastav S.P., Kelleher E.S. Paternal induction of hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster* is weakly correlated with both *P*-element and *hobo* element dosage. *G3 (Bethesda)*. 2017;7:1487-1497. DOI 10.1534/g3.117.040634.
- Teixeira F.K., Okuniewska M., Malone C.D., Coux R.X., Rio D.C., Lehmann R. piRNA-mediated regulation of transposon alternative splicing in the soma and germ line. *Nature*. 2017;552:268-272. DOI 10.1038/nature25018.
- Vázquez J.F., Albornoz J., Domínguez A. Direct determination of the effects of genotype and extreme temperature on the transposition of *roo* in long-term mutation accumulation lines of *Drosophila melanogaster*. *Mol. Genet. Genomics*. 2007;278:653-664. DOI 10.1007/s00438-007-0282-5.
- Wakisaka K.T., Ichiyanagi K., Ohno S., Itoh M. Diversity of *P*-element piRNA production among M' and Q strains and its association with P-M hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*. *Mob. DNA*. 2017;8:13. DOI 10.1186/s13100-017-0096-x.
- Woodruff R.C., Blount J.L., Thompson J.N.Jr. Hybrid dysgenesis in *D. melanogaster* is not a general release mechanism for DNA transpositions. *Science*. 1987;237:1206-1218. DOI 10.1126/science.2820057.
- Yannopoulos G., Stamatis N., Monastirioti M., Hatzopoulos P., Louis C. *hobo* is responsible for the induction of hybrid dysgenesis by strains of *Drosophila melanogaster* bearing the male recombination factor 23.5MRF. *Cell*. 1987;49:487-495. DOI 10.1016/0092-8674(87)90451-x.
- Zakharenko L., Perepelkina M. The possible effect of transposons on the *Drosophila melanogaster* somatic mutation and recombination test. *Mutat. Res.* 2009;670:1-5. DOI 10.1016/j.mrfmmm.2009.06.015.

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 04.03.2021. После доработки 07.04.2021. Принята к публикации 16.04.2021.

«Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции» – сетевое научное издание открытого доступа. Основано в 2015 году (до 2019 года выходило под названием «Письма в Вавиловский журнал»). На страницах издания публикуются результаты экспериментальных, методических и теоретических исследований, аналитические обзоры по всем разделам генетики и селекции, а также по смежным областям биологических и сельскохозяйственных наук; материалы и документы по истории генетики и селекции; описания сортов растений и пород животных; рецензии; письма, адресованные редактору; персоналии и мемориальные статьи; хроника и информация из региональных отделений Вавиловского общества генетиков и селекционеров.

Всем статьям присваивается DOI.

Входит в РИНЦ и DOAJ.

Цель издания – донести новейшие результаты фундаментальных и прикладных исследований в области генетики растений, животных, человека, микроорганизмов, описание новых методов и селекционных достижений до наибольшего числа ученых, включая специалистов из смежных областей науки и техники, а также до преподавателей вузов, читающих курсы лекций по генетике и селекции.

Регистрационное свидетельство СМИ Эл № ФС77-75536 выдано 08 мая 2019 года Федеральной службой по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор).

Прием статей осуществляется через электронную почту редакции: pismavavilov@bionet.nsc.ru

Адрес издания в сети интернет: <http://pismavavilov.ru/>

При перепечатке материалов ссылка на журнал обязательна.

Учредитель и издатель: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук» (ИЦиГ СО РАН)

Адрес учредителя и издателя: проспект Академика Лаврентьева, 10, Новосибирск, 630090

Адрес редакции: проспект Академика Лаврентьева, 10, Новосибирск, 630090

Телефон редакции: (383) 363 4963, доб. 5316

✉ Электронный адрес редакции: pismavavilov@bionet.nsc.ru

Выпуск подготовлен информационно-издательским отделом ИЦиГ СО РАН

Дата публикации: 25.06.2021