ISSN 2686-8482

2024·10·2

Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding

Генетика • Молекулярная биология • Селекция растений • Итоги конференции «Генофонд и селекция растений»

2024
ИЮНЬ
Том 10
№2

ПИСЬМА В ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

PISMAVAVILOV@BIONET.NSC.RU

2024 • 10 • 2 • Июнь ISSN 2686-8482

Сетевое издание

Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

Основано в 2015 году
Периодичность четыре выпуска в год
DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-9

Учредитель

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

Главный редактор

А.В. Кочетов – академик 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)
О.В. Ваулин – канд. биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)
М.А. Вишнякова – д-р биол. наук, профессор (Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия)
Т.А. Гавриленко – д-р биол. наук, профессор (Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия)
Ю.Э. Гербек – канд. биол. наук (Еврейский университет в Иерусалиме, Реховот, Израиль)
И.М. Горобей – д-р с.-х. наук, профессор РАН (СО РАН, Новосибирск, Россия)
Е.И. Гультяева – 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 НАН 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 – чл.-кор. РАН, д-р биол. наук (Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия)
С.А. Лашин – канд. биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)
А.Ю. Летягин – д-р мед. наук, профессор (ИЦиГ 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 АН Латвии, д-р биол. наук, профессор (Институт биологии Латвийского университета, Саласпилс, Латвия)
Р.Р. Садоян – д-р биол. наук, профессор (Армянский государственный педагогический университет им. Х. Абовяна, Ереван, Армения)
А.А. Соловьев – д-р биол. наук, профессор РАН, профессор (Всероссийский центр карантина растений, 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, Красноярск, 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)

2024 • 10 • 2 • June ISSN 2686-8482

Online edition

Letters to VAVILOV JOURNAL OF GENETICS AND BREEDING

Founded in 2015
Published four issues per year
DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-9

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

Editor-in-Chief
A.V. Kochetov – Full Member of the Russian Academy of Sciences, Dr. Sci. (Biology) (ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)

Deputy Editors-in-Chief
N.P. Goncharov – Full Member of the Russian Academy of Sciences, Dr. Sci. (Biology) (ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)
E.A. Salina – Professor, Dr. Sci. (Biology) (ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)

Executive Secretary
O.Yu. Shoeva – Cand. Sci. (Biology) (ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)

Editorial board
O.S. Afanasenko – Full Member of the RAS, Professor, Dr. Sci. (Biology) (All-Russia Research Institute for Plant Protection, St. Petersburg, Russia)
N.I. Dubovets – Corr. Member of the NAS of Belarus, Associate Professor, Dr. Sci. (Biology) (Institute of Genetics and Cytology, NASB, Minsk, Belarus)
V.S. Fishman – Cand. Sci. (Biology) (ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)
T.A. Gavrilenko – Professor, Dr. Sci. (Biology) (N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia)
I.M. Gorobei – Dr. Sci. (Biology) (Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia)
E.I. Gultyaeva – Dr. Sci. (Biology) (All-Russia Research Institute for Plant Protection, Saint Petersburg, Pushkin, Russia)
Yu.E. Herbeck – Cand. Sci. (Biology) (The Hebrew University of Jerusalem, Rehovot, Israel)
K.V. Krutovsky – Professor, Cand. Sci. (Biology) (Georg-August University of Göttingen, Göttingen, Germany)
A.M. Kudryavtsev – Corr. Member of the RAS, Dr. Sci. (Biology) (Vavilov Institute of General Genetics, RAS, Moscow, Russia)
S.A. Lashin – Cand. Sci. (Biology) (ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)
A.Y. Letyagin – Professor, Dr. Sci. (Medicine) (ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)
P.N. Malchikov – Dr. Sci. (Agricul.) (Tulaikov Research Institute of Agriculture, Russian Agricultural Academy, Bezenchuk, Samara oblast, Russia)
E.A. Orlova – Cand. Sci. (Agricul.) (Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding – Branch of the ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)
A.S. Pilipenko – Cand. Sci. (Biology) (ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)
Yu.I. Ragino – Corr. Member of the RAS, Professor, Dr. Sci. (Medicine) (Research Institute of Internal and Preventive Medicine – Branch of the ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)
I.D. Rashal – Full Member of the LAS, Professor, Dr. Sci. (Biology) (University of Latvia, Salaspils, Latvia)
R.R. Sadoyan – Professor, Dr. Sci. (Biology), Dean of the Faculty of Biology, Chemistry and Geography (Kh. Abovyan Armenian State Pedagogical University, Yerevan, Armenia)
S.V. Shekhovtsov – Cand. Sci. (Biology), Head of the Genogeography Sector of the Palearctic (Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia)
A.A. Soloviev – Professor, Dr. Sci. (Biology), Deputy Director (All-Russian Plant Quarantine Center, Moscow, Russia)
N.A. Surin – Full Member of the Russian Academy of Sciences, Dr. Sci. (Agricul.), Professor, Head of Scientific Direction
V.A. Trifonov – Professor, Dr. Sci. (Biology) (Institute of Molecular and Cellular Biology, SB RAS, Novosibirsk, Russia)
O.V. Vaulin – Cand. Sci. (Biology) (ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)
M.A. Vishnyakova – Professor, Dr. Sci. (Biology) (N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, Russia)
I.K. Zakharov – Professor, Dr. Sci. (Biology) (ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia)

Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ
Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding
2024 • 10 • 2 •91

СОДЕРЖАНИЕ • 2024 • 10 • 2

Генетика

93 Оригинальное исследование
Митохондриальный геном *Eisenia altaica* (Lumbricidae, Annelida)
П.А. Леонов, Г.В. Юрлова, Т.В. Полубоярова, Г.В. Васильев, А.А. Шипова, Е.В. Голованова, С.В. Шеховцов, К.С. Зубко

Молекулярная биология

99 Обзор
Новая-старая эпигенетическая парадигма канцерогенеза
Н.А. Попова, В.П. Николин, Т.И. Меркулова

Селекция растений

105 Оригинальное исследование
Молекулярный скрининг аллелей резистентности *08 To-f*, *Rca2* и *Rpf1* в гибридном потомстве земляники садовой для идентификации форм с комплексной устойчивостью к грибным патогенам
А.С. Лыжин, И.В. Лукъянчук

111 Обзор
Уникальный сибирский генофонд ржи и его использование в селекции зерновых культур
Н.Н. Ермошкина, А.А. Саламатина, Г.В. Артёмова, К.К. Мусинов, А.С. Сурначев, П.И. Стёпочкин

119 Обзор
Использование системы ЦМС-*Rf* в гибридной селекции подсолнечника
Н.В. Трубачеева, Е.А. Салина, В.К. Шумный

Итоги конференции

132 Меморандум GPB 2024

© Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», 2024
© «Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции», 2024

Letters to VAVILOV JOURNAL OF GENETICS AND BREEDING
2024 • 10 • 2 • 92

CONTENTS • 2024 • 10 • 2

Genetics

93 Original article
The mitochondrial genome of *Eisenia altaica* (Lumbricidae, Annelida)
P.A. Leonov, G.V. Yurlova, T.V. Poluboyarova, G.V. Vasiliev, A.A. Shipova, E.V. Golovanova, S.V. Shekhovtsov, K.S. Zubko

Molecular biology

99 Review
The new is the old epigenetic paradigm of carcinogenesis
N.A. Popova, V.P. Nikolin, T.I. Merkulova

Plant breeding

105 Original article
Molecular screening of resistance alleles *08 To-f*, *Rca2* and *Rpf1* in strawberry hybrid progeny for identify forms with complex resistance to fungal pathogens
A.S. Lyzhin, I.V. Luk'yanchuk

111 Review
The unique Siberian gene pool of rye and its use in the breeding of cereals
N.N. Ermoshkina, A.A. Salamatina, G.V. Artemova, K.K. Musinov, A.S. Surnachev, P.I. Stepochkin

119 Review
The use of CMS/*Rf* system for sunflower hybrid breeding
N.V. Trubacheeva, E.A. Salina, V.K. Shumny

Results of the Conference

132 GPB 2024 Memorandum

© Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 2024
© Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding, 2024

Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции
Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding
2024 • 10 • 2 • 93-98

pismavavilov.ru
DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-10

Оригинальное исследование

Митохондриальный геном *Eisenia altaica* (Lumbricidae, Annelida)

П.А. Леонов[1, 2], Г.В. Юрлова[1], Т.В. Полубоярова[1], Г.В. Васильев[1], А.А. Шипова[1], Е.В. Голованова[3], С.В. Шеховцов[1] ✉, К.С. Зубко[4]

Аннотация: Дождевой червь *Eisenia altaica* (Perel, 1968) – один из узкоареальных эндемиков Алтая. Он обитает на севере Республики Алтай в долине р. Катунь. В данном исследовании мы получили образцы *E. altaica* с юга Алтайского края. Мы секвенировали ДНК образца *E. altaica* методом Illumina, собрали и проанализировали его митохондриальный геном. Митохондриальный геном собран в виде непрерывного контига длиной 15,248 п.н. Он содержал типичный для дождевых червей набор генов, кодирующих белки, рибосомальную и транспортную РНК. Все гены располагались на одной цепи ДНК. АТ-состав митохондриального генома (за исключением АТ-тракта) – 62.7 %. Белок-кодирующие гены *nd4* и *nd4l* перекрывались на 7 пар нуклеотидов. Выявлено, что ATG является единственным старт-кодоном. Шесть белок-кодирующих генов (*cox1, atp8, cox3, nd6, nd1* и *nd2*) обладали укороченным стоп-кодоном (T′). Филогенетический анализ, проведенный для видов рода *Eisenia* на основании полных митохондриальных геномов, показал, что виды *E. altaica* и *E. tracta* родственны к одной из ветвей линий комплекса *E. nordenskioldi* (*E. nordenskioldi sensu stricto*). Это указывает на необходимость дробления комплекса *E. nordenskioldi*. Также близость алтайских эндемиков к комплексу *E. nordenskioldi* может свидетельствовать о том, что центр видообразования сибирской ветви рода *Eisenia* находится на Алтае. Контрольный регион мтДНК содержит тракт микросателлита АТ длиной более 150 п.н., который не мог быть собран полностью. Мы провели поиск микросателлитов в митохондриальных геномах других видов дождевых червей и обнаружили, что микросателлит АТ встречается в контрольных регионах представителей других видов, родов и семейств дождевых червей, в то время как другие микросателлиты там не найдены, что указывает на особую роль именно этого типа повторов в функционировании контрольных регионов.

Ключевые слова: *Eisenia altaica*; митохондриальный геном; филогения; контрольный регион.
Для цитирования: Леонов П.А., Юрлова Г.В., Полубоярова Т.В., Васильев Г.В., Шипова А.А., Голованова Е.В., Шеховцов С.В., Зубко К.С. Митохондриальный геном *Eisenia altaica* (Lumbricidae, Annelida). *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;10(2): 93-98. DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-10
Финансирование: Работа поддержана бюджетным проектом FWNR-2022-0022.

Original article

The mitochondrial genome of *Eisenia altaica* (Lumbricidae, Annelida)

P.A. Leonov[1, 2], G.V. Yurlova[1], T.V. Poluboyarova[1], G.V. Vasiliev[1], A.A. Shipova[1], E.V. Golovanova[3], S.V. Shekhovtsov[1] ✉, K.S. Zubko[4]

Abstract: *Eisenia altaica* (Perel, 1968) is one of the local endemics of Altai. It is found in the north of the Altai Republic in the valley of the river Katun. In this study, we obtained samples of *E. altaica* from the south of the Altai Krai. We sequenced the DNA of the *E. altaica* sample using Illumina and assembled and analyzed its mitochondrial genome. The genome was assembled as a 15,248-bp contig. It contained a set of genes typical for earthworms, encoding proteins, ribosomal RNAs and transfer RNAs. All genes were located on

[1] Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
[2] Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирск, Россия
Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia
[3] Омский государственный педагогический университет, Омск, Россия
Omsk State Pedagogical University, Omsk, Russia
[4] Кемеровский государственный университет, Кемерово, Россия
Kemerovo State University, Kemerovo, Russia
✉ shekhovtsov@bionet.nsc.ru

© Леонов П.А., Юрлова Г.В., Полубоярова Т.В., Васильев Г.В., Шипова А.А., Голованова Е.В., Шеховцов С.В., Зубко К.С., 2024

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

the same DNA strand. AT composition of the genome (except for the AT tract) was 62.7 %. The protein-coding genes *nd4* and *nd4l* overlapped by 7 base pairs. The analysis revealed that the ATG codon is the only start codon. Six protein-coding genes (*cox1, atp8, cox3, nd6, nd1, nd2*) had an abbreviated stop codon (T′). Phylogenetic analysis carried out for mitochondrial genomes of the species of the genus *Eisenia* showed that the *E. altaica* and *E. tracta* form a sister group to one of the branches of the *E. nordenskioldi* species complex (*E. nordenskioldi sensu stricto*). This indicates the need for fragmentation of the *E. nordenskioldi* complex. Also, the affinity of the Altai endemics to the *E. nordenskioldi* complex may indicate that the center of speciation of the Siberian branch of the genus *Eisenia* is located in Altai. The mtDNA control region contains an AT microsatellite tract longer than 150 bp, which could not be completely assembled. We searched for microsatellites in the mitochondrial genomes of other earthworm species and found that AT microsatellites occurs in control regions of other many earthworm species belonging to different genera, and families, whereas other microsatellites were not found there. This indicates a special role for this type of repeat in the functioning of control regions.
Key words: *Eisenia altaica*; mitochondrial genome; phylogeny; control region.
For citation: Leonov P.A., Yurlova G.V., Poluboyarova T.V., Vasiliev G.V., Shipova A.A., Golovanova E.V., Shekhovtsov S.V., Zubko K.S. The mitochondrial genome of *Eisenia altaica* (Lumbricidae, Annelida). *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2024;10(2):93-98. DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-10 (in Russian)
Funding: Работа поддержана бюджетным проектом FWNR-2022-0022.

Введение

Дождевые черви – важнейшая группа почвенной фауны, оказывающая значительное влияние на растительность и продуктивность почв. Из-за отсутствия ископаемой летописи для представителей этой группы и невозможности надежно реконструировать филогению при помощи только морфологических признаков (Briones et al., 2009) молекулярно-генетические методы играют важную роль в люмбрикологии. В связи с тем что отдельные гены дают слишком мало информации, а секвенирование наборов ядерных локусов затруднено из-за широко распространенной полиплоидии у дождевых червей, митохондриальные геномы часто используют в качестве основы для филогенетических построений у этой группы. В настоящее время информация о последовательностях мтДНК в основном получена для видов, обитающих в Европе и некоторых регионах Восточной Азии. В связи с этим стало актуальным получение данных для таксонов из других регионов с высоким эндемизмом.

Eisenia altaica (Perel, 1968) – один из узкоареальных эндемиков Алтая. По данным Т.С. Всеволодовой-Перель (1979), он обитает на севере Республики Алтай в долине р. Катунь. Известно, что в Горном Алтае была обнаружена большая генетическая (Шеховцов и др., 2016; Shekhovtsov et al., 2020a) и морфологическая (Е.В. Голованова, неопубл. данные) изменчивость представителей комплекса *Eisenia nordenskioldi* (Eisen, 1879). Исследования показали, что комплекс *E. nordenskioldi* можно разделить на несколько филогенетических линий, возможно, представляющих собой близкородственные виды (Shekhovtsov et al., 2019, 2020a). При этом Т.С. Всеволодовой-Перель (Перель, 1979; Всеволодова-Перель, 1997) на Алтае и Салаирском кряже обнаружено множество эндемичных видов рода *Eisenia*. Степень родства этих эндемиков к комплексу *E. nordenskioldi* непонятна. Этот вопрос могли бы прояснить молекулярно-генетические исследования.

В данной работе мы изучили мтДНК образца *E. altaica* из Алтайского края. Мы секвенировали и собрали митохондриальный геном *E. altaica*, а также проанализировали отношения этого вида с другими видами рода *Eisenia*. Эта информация важна как для понимания появления и эволюции алтайских эндемиков, так и отношений между ними и другими группами люмбрицид.

Материалы и методы

Образцы *E. altaica* собраны в июле 2022 г. в окрестностях с. Никольское Алтайского района Алтайского края (~51.8 °N, 85 °E). ДНК выделяли стандартным фенол-хлороформным методом (Porebski et al., 1997). ПЦР фрагмента гена *cox1* проведена по методике, описанной S.V. Shekhovtsov и коллегами (2020a). Секвенирование ампликона *cox1* выполнено в ЦКП «Геномика» СО РАН.

После проверки видовой принадлежности образца ДНК фрагментировали при помощи соникатора Covaris M220. Затем проведена очистка с применением 1.2 объема реагента AMPureXP (Beckman Coulter, США). Концентрацию ДНК определяли флуометрически на приборе Qubit (Thermo Fisher Scientific, США). Геномные библиотеки получены из 100 нг ДНК набором Roche KAPA Hyper Prep (Roche Holding, Швейцария) в соответствии с протоколом, представленным производителем, с применением двойных баркодов KAPA UDI Adapter. Качество и молярность полученной геномной библиотеки определяли на биоанализаторе BA2100 (Agilent Technologies, США) набором Agilent DNA High Sensitivity (Agilent Technologies, США). Библиотеку секвенировали на приборе Illumina NextSeq550 набором Mid Output Kit v. 2.5 (300 Cycles) парными чтениями 2 × 150 п.н. В результате получено 30,625,495 прочтений.

Для сборки митохондриального генома использовали программу GetOrganelle 1.7.4.1 (Jin et al., 2020). Предварительную аннотацию митохондриального генома выполняли с помощью программы MITOS 2 (Bernt et al., 2013), затем вручную проведено сравнение с аннотированными геномами дождевых червей. Карта генома построена с использованием программы Benchling (https://www.benchling.com/). Вторичные структуры тРНК реконструировали программой MITOS 2 (Bernt et al., 2013). Поиск тандемных повторов проводили при помощи Tandem repeats finder (Benson, 1999). Строение контрольного региона установлено с применением программ RNAfold Web Server (http://rna.tbi.univie.ac.at/cgi-bin/ RNAWebSuite/RNAfold.cgi) и forna (http://rna.tbi.univie. ac.at/forna/forna.html) (Gendron et al., 2001).

Филогенетические деревья реконструированы при помощи методов максимального правдоподобия (maximum likelihood) и байесовского анализа для конкатенированных белковых последовательностей. Использованы последова-

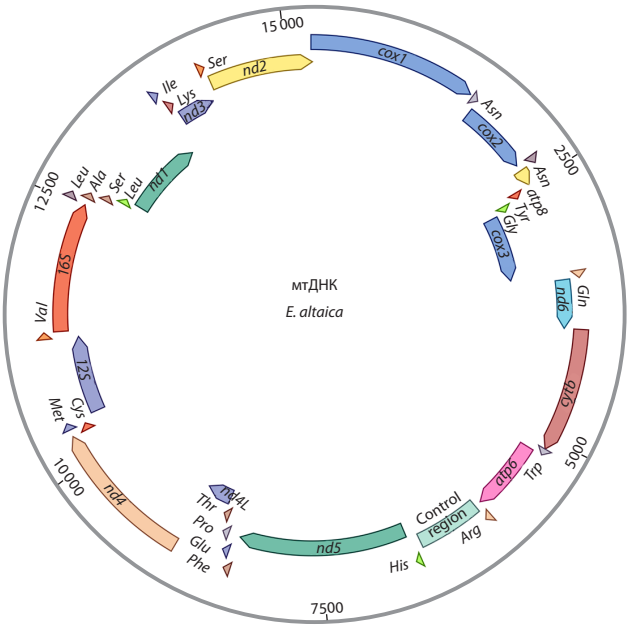

Рис. 1. Организация митохондриального генома *E. altaica*. Стрелками показано направление транскрипции генов. Маленькие стрелки обозначают гены тРНК

Fig. 1. The organization of *E. altaica* mitochondrial genome. Arrows indicate gene transcription directions; small arrows stand for tRNA

тельности митохондриальных геномов дождевых червей, взятые из базы данных GenBank (NC_001673, OL840314, NC_066399, OL840315, MK618509, MK618511, MK618512, MK618513, OM687888, OM687887, OM687890, OM687889, MK642867, MZ857200, MK642869, MK642868, MK642870, NC_065212, OK513069, MZ857198, NC_065213, OK513070, MK642872, OM213999, OM213998, MK618510, MK642871). Для удаления неоднозначно выровненных участков применяли программу Gblocks v. 0.91b (Castresana, 2000). Деревья на основе метода максимального правдоподобия построены при помощи программы RAxML v. 8.2.12 (Stamatakis, 2014), в качестве модели замен автоматически выбрана модель MTMAM, проведено 100 бутстрепных реплик. Байесовский анализ проведен в программе 3.2.7a (Ronquist et al., 2012), выполнено 2 млн реплик.

Результаты

Собранный митохондриальный геном *E. altaica* размещен в базе данных GenBank под номером OR489164. Митохондриальный контиг имел длину 15,148 п.н. со средним покрытием 1910,7. Митохондриальный геном *E. altaica* состоял из характерного набора генов: 13 белок-кодирующих генов (три субъединицы цитохром оксидазы, семь субъединиц дегидрогеназы, две субъединицы АТФ-синтетазы и цитохром b), генов *12S* и *16S* рибосомальной РНК и 22 генов транспортной РНК. Все гены располагались на одной цепи ДНК (рис. 1). АТ-состав митохондриального генома (за исключением АТ-тракта) – 62.7 %; нуклеотидный состав кодирующей цепи: аденин (A) – 32.2 %, тимин (T) – 30.5 %, гуанин (G) – 22.8 %, цитозин (C) – 14.5 %.

Белок-кодирующие гены *nd4* и *nd4l* перекрывались на 7 пар нуклеотидов, как и у большинства животных (Shtolz, Mishmar, 2023). При анализе выявлено, что ATG является единственным старт-кодоном. Шесть белок-кодирующих генов (*cox1, atp8, cox3, nd6, nd1* и *nd2*) обладали укороченным стоп-кодоном (*T'*), который, как считается, достраивается до стоп-кодона TAA путем полиаденилирования. Длина генов транспортных РНК варьировала в пределах от 62 до 73 нуклеотидов, как и в других митохондриальных геномах животных, их предсказанные вторичные структуры изображены на рис. 2.

Контрольный регион прочитан частично: 42 пары нуклеотидов после гена тРНК *Arg* и 540 пар нуклеотидов перед геном тРНК *His*. Он содержал большое количество шпилек (см. рис. 2). Контрольный регион содержал участок микросателлита AT неизвестной длины, но более 150 п.н., из-за чего митохондриальный геном *E. altaica* не удалось собрать полностью.

Поиск микросателлитов в митохондриальных геномах других дождевых червей, представленных в GenBank, показал от 15 до 459 повторов микросателлита AT в контрольных регионах *Dendrobaena veneta* (OQ763213), *E. nordenskioldi f. pallida*, (OM213998 и OM213999), *Lumbricus rubellus* (OX243829 и MN102127), *L. terrestris* (OX457054), *Eisenia fetida* (OK513070), *Aporrectodea caliginosa* (CM035405), *A. icterica* (OY744618), *A. tuberculata* (OM687883) и *A. rosea* (NC_046733). Также они были найдены и у представителей других семейств: различных видах рода *Amynthas* (OR161103, NC_065012, NC_063588, NC_029879, NC_029872, NC_029870, NC_029868, KT429007, KT429008, KT429010, KT429012–KT429014, KM199290, KP688582, NC_025292, NC_029863, NC_027832, NC_027258, NC_029866, KT429016), *Metaphire guillelmi* (NC_029869), *M. californica* (NC_027257), *Tonoscolex birmanicus* (NC_060488), *Duplodicodrilus schmardae* (NC_029867), *Perionyx excavatus* (NC_009631) и *Drawida ghilarovi* (NC_066398, OL840312, OL840313). При этом другие микросателлиты в контрольных регионах не обнаружены.

Филогенетическое дерево, построенное по последовательностям белков, представленных в базе данных GenBank полных последовательностей митохондриальных геномов люмбрицид (рис. 3), показало, что *E. altaica* – родственник *E. tracta* и одной из ветвей *E. nordenskioldi* (*E. nordenskioldi* s. str. по Shekhovtsov et al., 2020a).

Обсуждение

Каждая полученная и аннотированная последовательность митохондриальных геномов дождевых червей – вклад в исследование их глобальной филогении. Хотя деревья, основанные на последовательностях множества ядерных локусов, например при помощи транскриптомики (Novo et al., 2016; Anderson et al., 2017) или anchored phylogenomics (Marchán et al., 2022), имеют большее разрешение, в них крайне сложно было бы впоследствии включить новые данные, полученные другими авторами на других видах. В то же время митохондриальные геномы легко объединить в один массив данных для анализа. В настоящее время в сборе таксонов для секвенирования мтДНК отмечено преобладание

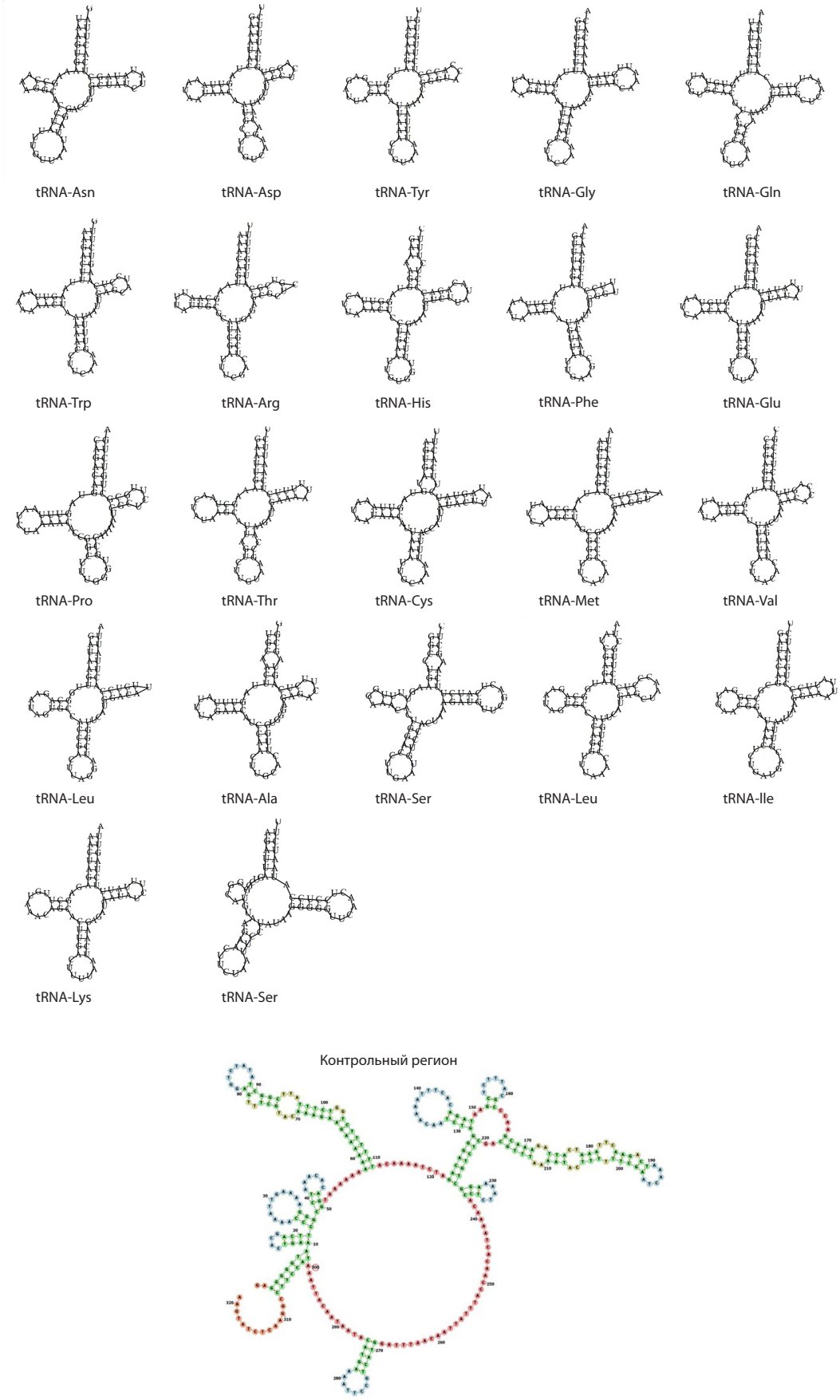

Рис. 2. Вторичные структуры тРНК и контрольного региона мтДНК *E. altaica*

Fig. 2. Secondary structures of tRNAs and the control region of *E. altaica* mitochondrial DNA

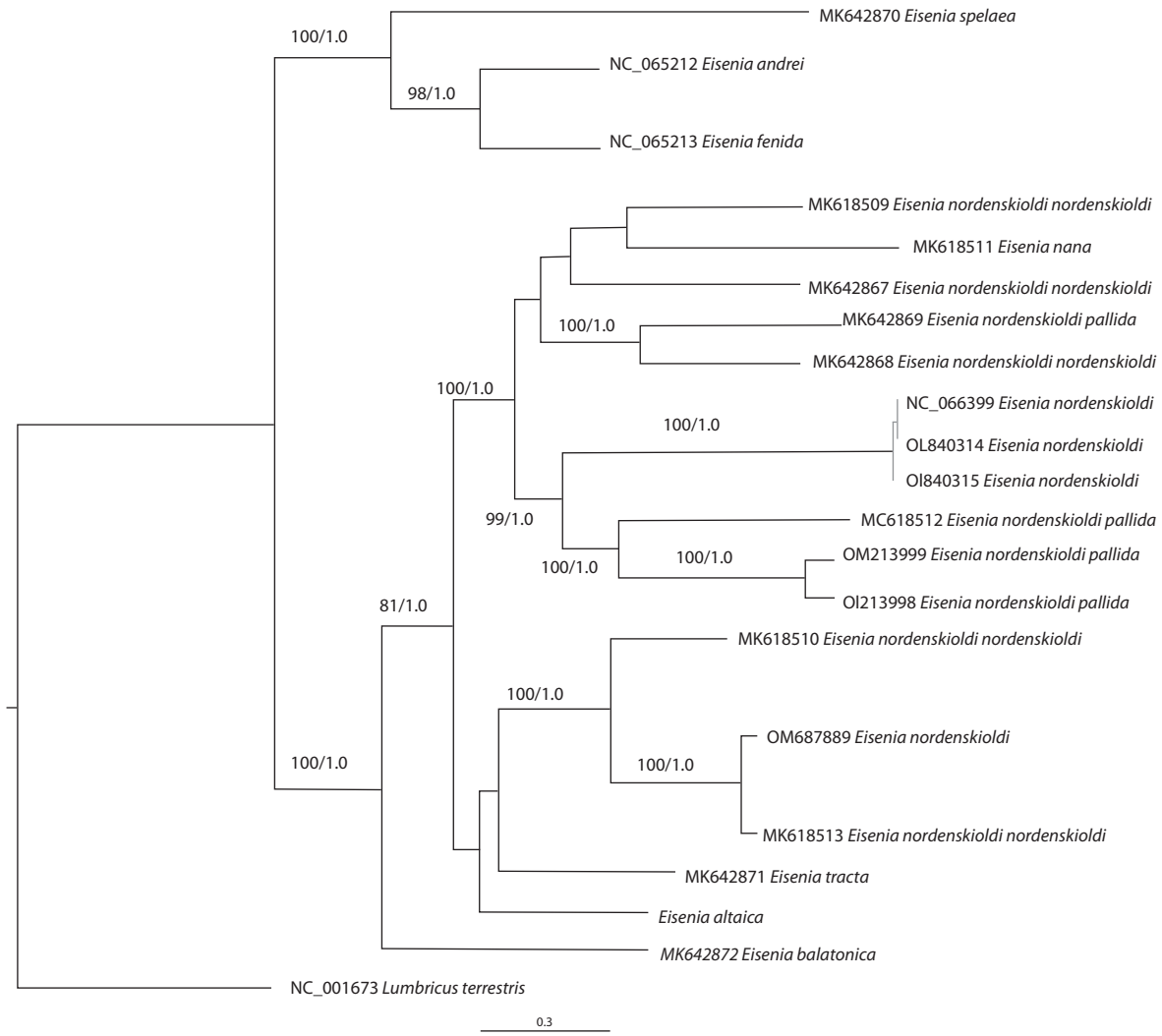

Рис. 3. Филогенетическое дерево, построенное по белковым последовательностям митохондриальных геномов дождевых червей методом максимального правдоподобия. Цифрами обозначены бутстрепная поддержка / байесовская апостериорная вероятность

Fig. 3. Phylogenetic tree based on the amino acid sequences of earthworm mitochondrial protein-coding genes using the maximum likelihood method. Numbers on branches indicate bootstrap support / Bayesian posterior probabilities

Европы и некоторых стран Азии, в то время как многочисленные центры эндемизма по всему миру остаются почти неисследованными. Представленная нами работа призвана в какой-то степени закрыть недостаток данных для сибирских видов.

В данной работе обнаружено, что митохондриальный геном *E. altaica* имеет стандартное для мтДНК дождевых червей строение. Интересен факт нахождения микросателлита AT в контрольном регионе: из известных на момент работы 48 митохондриальных геномов люмбрицид многие также содержат этот микросателлит в объеме от 15 до 459 повторов. При этом никакие другие микросателлиты в контрольных регионах дождевых червей не найдены. С одной стороны, можно было ожидать, что в контрольных регионах будет установлена именно AT-богатая легкоплавкая последовательность. С другой стороны, другие возможные AT-богатые тандемные повторы (например, AAT или ATT) не были обнаружены. Таким образом, именно повторы AT по какой-то причине закрепляются в контрольных регионах дождевых червей.

Результаты филогенетического анализа (рис. 3) интересны тем, что *E. nordenskioldi* разделился на две ветви, как показано и в других работах (Shekhovtsov et al., 2020a, 2020b), и *E. altaica* и *E. tracta* оказались родственны к одной из этих ветвей. Это может означать, что комплекс *E. nordenskioldi* в широком смысле может включать в себя значительное количество других сибирских эндемиков. Если это так, это будет еще одним аргументом для того, чтобы считать *E. nordenskioldi* не видом, а комплексом видов, объединяющим как виды с диагнозом, характерным для *E. nordenskioldi sensu lato*, так и другие виды с достаточными морфологическими отличиями. Для того чтобы прояснить этот вопрос, потребуются сборы других алтайских таксонов.

Список литературы / References

Всеволодова-Перель Т.С. Дождевые черви России: кадастр и определитель. М.: Наука, 1997
[Vsevolodova-Perel T.S. The Earthworms of the Russian Fauna: Cadaster and Key. Moscow: Nauka Publ., 1997 (in Russian)]

Перель Т.С. Дождевые черви в почвах лесов Северо-Западного Кавказа. В: Влияние животных на продуктивность лесных биогеоценозов. М.: Наука, 1966;146-165
[Perel T.S. Earthworms in forest soils of the Northwestern Caucasus. In: The Impact of Animals on the Productivity of Forest Cenoses. Moscow: Nauka Publ., 1966;146-165 (in Russian)]

Шеховцов С.В., Базарова Н.Э., Берман Д.И., Булахова Н.А., Голованова Е.В., Коняев С.В., Кругова Т.М., Любечанский И.И., Пельтек С.Е. ДНК-штрихкодирование: сколько видов дождевых червей живет на юге Западной Сибири? *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2016;20(1):125-130. DOI 10.18699/VJ15.110
[Shekhovtsov S.V., Bazarova N.E., Berman D.I., Bulakhova N.A., Golovanova E.V., Konyaev S.V., Krogova T.M., Lyubechanskii I.I., Peltek S.E. DNA barcoding: How many earthworm species are there in the south of West Siberia? *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2017;7(1):57-62. DOI 10.1134/S2079059717010130]

Шеховцов С.В., Рапопорт И.Б., Полубоярова Т.В., Гераськина А.П., Голованова Е.В., Пельтек С.Е. Морфотипы и генетическая изменчивость *Dendrobaena schmidti* (Lumbricidae, Annelida). *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020;24(1):48-54. DOI 10.18699/VJ20.594
[Shekhovtsov S.V., Rapoport I.B., Poluboyarova T.V., Geraskina A.P., Golovanova E.V., Peltek S.E. Morphotypes and genetic diversity of *Dendrobaena schmidti* (Lumbricidae, Annelida). *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(1):48-54. DOI 10.18699/VJ20.594 (in Russian)]

Anderson F.E., Williams B.W., Horn K.M., Erséus C., Halanych K.M., Santos S.R., James S.W. Phylogenomic analyses of Crassiclitellata support major Northern and Southern Hemisphere clades and a Pangaean origin for earthworms. *BMC Evol. Biol.* 2017;17(1):123. DOI 10.1186/s12862-017-0973-4

Benson G. Tandem repeats finder: a program to analyze DNA sequences. *Nucleic Acids Res.* 1999;27(2):573-580. DOI 10.1093/nar/27.2.573

Bernt M., Donath A., Jühling F., Externbrink F., Florentz C., Fritzsch G., Pütz J., Middendorf M., Stadler P.F. MITOS: Improved *de novo* metazoan mitochondrial genome annotation. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2013;69(2):313-319. DOI 10.1016/j.ympev.2012.08.023

Briones M.J.I., Morán P., Posada D. Are the sexual, somatic and genetic characters enough to solve nomenclatural problems in lumbricid taxonomy? *Soil Biol. Biochem.* 2009;41(11):2257-2271. DOI 10.1016/j.soilbio.2009.07.008

Eisen G. On the Oligochaeta collected during the Swedish expeditions to the arctic regions in the years 1870, 1875 and 1876. *Kongl. Sv. Vetensk. Akad. Handl.* 1879;15:1-49

Gendron P., Lemieux S., Major F. Quantitative analysis of nucleic acid three-dimensional structures. *J. Mol. Biol.* 2001;308(5):919-936. DOI 10.1006/jmbi.2001.4626

Jin J.J., Yu W.B., Yang J.B., Song Y., DePamphilis C.W., Yi T.S., Li D.Z. GetOrganelle: a fast and versatile toolkit for accurate de novo assembly of organelle genomes. *Genome Biol.* 2020;21:241. DOI 10.1186/s13059-020-02154-5

Marchán D.F., James S.W., Lemmon A.R., Lemmon E.M., Novo M., Domínguez J., Cosín D.J.D., Trigo D. A strong backbone for an invertebrate group: anchored phylogenomics improves the resolution of genus-level relationships within the Lumbricidae (Annelida, Crassiclitellata). *Org. Divers. Evol.* 2022;22(4):915-924. DOI 10.1007/s13127-022-00570-y

Novo M., Fernández R., Andrade S.C.S., Marchán D.F., Cunha L., Díaz Cosín D.J. Phylogenomic analyses of a Mediterranean earthworm family (Annelida: Hormogastridae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 2016;94(Pt. B):473-478. DOI 10.1016/j.ympev.2015.10.026

Porebski S., Bailey L.G., Baum B.R. Modification of a CTAB DNA extraction protocol for plants containing high polysaccharide and polyphenol components. *Plant Mol. Biol. Rep.* 1997;15(1):8-15. DOI 10.1007/BF02772108

Shtolz N., Mishmar D. The metazoan landscape of mitochondrial DNA gene order and content is shaped by selection and affects mitochondrial transcription. *Commun. Biol.* 2023;6(1):93. DOI 10.1038/s42003-023-04471-4

Shekhovtsov S.V., Ershov N.I., Vasiliev G.V., Peltek S.E. Transcriptomic analysis confirms differences among nuclear genomes of cryptic earthworm lineages living in sympatry. *BMC Evol. Biol.* 2019;19(1):13-22. DOI 10.1186/s12862-019-1370-y

Shekhovtsov S.V., Shipova A.A., Poluboyarova T.V., Vasiliev G.V., Golovanova E.V., Geraskina A.P., Bulakhova N.A., Szederjesi T., Peltek S.E. Species delimitation of the *Eisenia nordenskioldi* complex (Oligochaeta, Lumbricidae) using transcriptomic data. *Front. Genet.* 2020a;11:598196. DOI 10.3389/fgene.2020.598196

Shekhovtsov S.V., Golovanova E.V., Ershov N.I., Poluboyarova T.V., Berman D.I., Bulakhova N.A., Szederjesi T., Peltek S.E. Phylogeny of the *Eisenia nordenskioldi* complex based on mitochondrial genomes. *Eur. J. Soil Biol*. 2020b;96:103137. DOI 10.1016/j.ejsobi. 2019.103137

Stamatakis A. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*. 2014;30(9):1312-1313. DOI 10.1093/bioinformatics/btu033

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 04.12.2023. После доработки 18.02.2024. Принята к публикации 26.02.2024.

Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции
Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding
2024 • 10 • 2 • 99-104

pismavavilov.ru
DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-11

Обзор

Новая-старая эпигенетическая парадигма канцерогенеза

Н.А. Попова [1, 2] ✉, В.П. Николин[1], Т.И. Меркулова[1]

Посвящается памяти
Василия Ивановича Каледина,
исповедовавшего эпигенетическую
парадигму канцерогенеза

Аннотация: На протяжении многих лет рак рассматривался как такое же универсальное заболевание, как инфекционное, метаболическое или генетическое. С момента признания открытия вируса саркомы Рауса широкое распространение получила концепция вирусного происхождения опухолей. Впоследствии выяснилось, что раковые заболевания характеризуются высоким уровнем нестабильности генома, которая связана с повышенной частотой мутаций, вызываемых как онкогенными вирусами, так и различными канцерогенными факторами. Мутационная теория оставалась основной парадигмой, объясняющей канцерогенез, обусловленный мутациями ДНК. Однако еще много лет назад предполагалось, что опухолевый фенотип вполне может сформироваться также и за счет эпигенетических изменений. Исследования, проведенные за последние годы, продемонстрировали важность эпигенетических механизмов на различных стадиях развития рака, что явилось основанием для признания эпигенетической дисрегуляции при раке ключевым фактором злокачественности. Эпигенетические изменения модифицируют хроматин и механизмы, влияющие на регуляцию генов без изменения последовательности нуклеотидов в ДНК. Эти механизмы, включая широкий круг процессов, таких как метилирование ДНК, посттрансляционные модификации гистонов и регуляция, опосредованная некодирующими РНК, модулируют биологические события, которые имеют решающее значение для развития рака. Многие из признаков рака (злокачественное самообновление, блокада дифференцировки, уклонение от гибели клеток и тканевая инвазия) находятся под глубоким влиянием изменений в эпигеноме. Растущее количество фактических данных свидетельствует о том, что механизмы эпигенетической модификации, нарушенные при раке, могут быть мишенями при лечении онкозаболеваний.

Ключевые слова: онковирусы; мутационная теория; эпигенетика; метилирование; некодирующие РНК; транспозоны.

Для цитирования: Попова Н.А., Николин В.П., Меркулова Т.И. Новая-старая эпигенетическая парадигма канцерогенеза. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;10(2):99-104. DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-11

Финансирование: Работа выполнена в рамках бюджетного проекта FWNR-2022-0016.

Review

The new is the old epigenetic paradigm of carcinogenesis

N.A. Popova [1, 2] ✉,V.P. Nikolin[1], T.I. Merkulova[1]

It is dedicated to the memory of Vasily Ivanovich Kaledin,
who professed the epigenetic paradigm of carcinogenesis

Abstract: For many years, cancer has been regarded as the same universal disease as infectious, metabolic or genetic. Since the recognition of the discovery of the Rous sarcoma virus, the concept of the viral origin of tumors has become widespread. Subsequently, it turned out that cancer diseases are characterized by a high level of genome instability, which is associated with a high frequency of mutations caused by oncogenic viruses or various carcinogenic factors. Mutation theory was the main paradigm explaining the carcinogenesis caused by DNA mutations. However, many years ago it was assumed that the tumor phenotype may well be formed due to epigenetic changes. Studies conducted in recent years have revealed the importance of epigenetic mechanisms at various

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

✉ nelly@bionet.nsc.ru

© Попова Н.А., Николин В.П., Меркулова Т.И., 2024

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

stages of cancer development, providing a basis for the recognition of epigenetic dysregulation in cancer as a key factor of malignancy. Epigenetic changes modify chromatin and mechanisms that affect gene regulation without altering the DNA sequence itself. These mechanisms, including a wide range of processes such as DNA methylation, posttranslational modifications of histones and non-coding RNAs, modulate biological events that are crucial for the development of cancer. Many of the signs of cancer – malignant self-renewal, differentiation blockade, evasion of cell death and tissue invasion – are profoundly influenced by changes in the epigenome. A growing body of evidence suggests that epigenetic modification mechanisms disrupted in cancer may be targets in the treatment of oncological diseases.

Key words: oncoviruses; mutational theory; epigenetics; methylation; non-coding RNAs; transposons.

For citation: Popova N.A., Nikolin V.P., Merkulova T.I. The new is the old epigenetic paradigm of carcinogenesis. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2024;10(2):99-104. DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-11 (in Russian)

Funding: This work was supported by the budget project FWNR-2022-0016.

Вирусогенетическая парадигма канцерогенеза

Заболевания человека злокачественными опухолями известны с глубокой древности. Упоминания об этом заболевании встречаются в древнем папирусе, датируемом XVI в. до нашей эры (Breasted, 1922). Первая концепция, объясняющая причины возникновения злокачественных опухолей на основании экспериментальных данных, появилась в первой половине XX в., после того, как в 1911 г. П. Раус (Rous, 1911) обнаружил вирус, способный вызывать саркомы у кур. Потом были открыты многие онкогенные вирусы животных, особенно лабораторных мышей. У человека первый онкогенный вирус (вирус лимфомы Беркетта) был описан в 1964 г. (Epstein et al., 1964). Затем были найдены и другие онкогенные вирусы: вирус герпеса типа 8, вызывающий саркому Капоши, вирус гепатита С, причастный к развитию гепатомы, вирусы папилломы типов 16 и 18, обусловливающие развитие рака шейки матки, вирус агрессивного рака кожи Меркеля и вирус Т-клеточного лейкоза. В результате была сформулирована вирусогенетическая теория канцерогенеза, в развитии которой большую роль сыграл наш соотечественник Л.А. Зильбер (Зильбер, 1968). Согласно этой теории, онкогенный вирус не является инфекционным агентом, а служит переносчиком нуклеиновой кислоты, которая, встраиваясь в геномную ДНК клетки, трансформирует ее, создавая опухолевый фенотип. Вирусогенетическая теория происхождения опухолей не стала всеобщей концепцией канцерогенеза, но, заложив основы иммунологии рака, сыграла большую роль в борьбе с опухолевыми заболеваниями. Идентификация онкогенных вирусов позволила создать на основе вакцинации методы профилактики, снижающие риск возникновения опухолей (Баранов и др., 2017).

Несмотря на меры общественного здравоохранения, онкогенные вирусы остаются важными факторами, вызывающими множественные типы рака. По данным Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ), семь онкогенных вирусов, вызывающих образование 20 типов опухолей, обусловливают развитие 13–20 % всех опухолей у человека. Причинно-следственная связь между опухолями и указанными вирусами установлена на основании результатов многочисленных клинических, экспериментальных и эпидемиологических исследований (Schiller, Lowy, 2021). Были сделаны выводы, что в результате хронической вирусной инфекции через большой промежуток времени после первичного инфицирования вирус может вызывать развитие злокачественных опухолей в тканях, соответствующих его тропизму.

Понимание того, как онкогенные вирусы вызывают рак, стало более конкретным в связи с исследованием роли в канцерогенезе эпигенетических механизмов (Flanagan, 2007). Развитие опухоли может как быть результатом непосредственного встраивания вирусной ДНК в геном клеток (инсерционный мутагенез), так и обусловливаться экспрессией специфических вирусных генов, продукты которых вызывают дисрегуляцию генов хозяина, критических для злокачественной трансформации клеток (Murphy et al., 2022; MacLennan, Marra, 2023).

Мутационная парадигма канцерогенеза

В настоящее время общепринятой является мутационная теория канцерогенеза, основоположником которой считается германский ученый-биолог Т. Бовери. В 1914 г. Т. Бовери высказано предположение, что причина злокачественной трансформации клеток – хромосомные мутации (Balmain, Harris, 2000). На протяжении последующих лет ученые находили подтверждения того, что возникновение злокачественных опухолей является следствием любого типа геномных мутаций. Одним из доказательств роли генетических мутаций в канцерогенезе служили так называемые наследственные опухоли, развивающиеся вследствие мутаций в половых клетках и передающиеся по наследству по аутосомно-доминантному типу в семьях из поколения в поколение. Частота таких опухолей среди всех неоплазий составляет 3–10 % (Knudson, 1971; Baudi, 2013). Наследственный рак молочной железы – самая частая разновидность семейных опухолевых заболеваний. Гены *BRCA1* и *BRCA2*, продукты которых играют роль в репарации повреждений ДНК, признаны генами предрасположенности к раку молочной железы. Так, средние кумулятивные риски для носителей мутаций в гене *BRCA1* достигают 87 % в отношении развития рака молочной железы и 47 % – рака яичника (Любченко и др., 2014).

Всеобщее принятие мутационной теории рака научным миром сопровождалось постоянными дискуссиями относительно фактов, не укладывавшихся в ее постулаты или противоречащих им. В частности, это касалось наличия негенотоксических, или немутагенных канцерогенов (Zeiger, 2001; Barnes et al., 2018), что противоречило основному постулату мутационной теории, согласно которому рак начинается с инициирующей мутации после воздействия ДНК-повреждающего агента. Абсолютизация представления о мутационном действии канцерогенов привлекала исследователей также и возможностью раннего обнаружения

опасных веществ в краткосрочных тестах на мутагенность. Однако в этих тестах зачастую неканцерогенные вещества проявляли мутагенную активность, а многие канцерогены не обладали мутагенной активностью. По мнению некоторых исследователей (Bouck et al., 1984), немутагенные канцерогены влияют на экспрессию генов, не вызывая мутаций, но делая клетку более чувствительной к мутагенам.

Факт, что канцерогены могут напрямую связываться с белками, и уровень связывания коррелирует с их канцерогенной активностью, высказывался онкологами Э. и Дж. Миллерами более 50 лет назад (Miller, 1978; Miller E.C., Miller J.A., 1981). Подобное утверждение вполне согласуется с современными представлениями о том, что опухолевый фенотип может сформироваться за счет эпигенетических изменений в процессе дифференцировки клетки. Это делает клетку автономной и фактически враждебной организму, так как приводит к утрате ее нормальных функций и обеспечивает накопление эгоистических функций (Каледин, 2015). При этом может стимулироваться и пролиферативная активность.

Результаты международного проекта «Геном человека» сделали возможным сравнение геномов нормальных и опухолевых клеток (Garraway, Lander, 2013). Было показано, что в опухолевых клетках мутации возникают в десятки раз чаще, чем в нормальных клетках. Выделены две группы генов – онкогены и гены-супрессоры опухолей. Онкогены – потенциальные индукторы онкогенеза. Это нормальные клеточные гены, мутации и последующая гиперэкспрессия которых вызывают нарушение контроля клеточного деления, что приводит к аномальной пролиферации и в конечном итоге – к образованию опухоли. Как правило, это гены ростовых факторов, гены рецепторов ростовых факторов и гормонов и другие, причастные к запуску белковых каскадов, ответственных за клеточное деление и неконтролируемую пролиферативную активность. Гены-супрессоры опухолей кодируют белки, сдерживающие пролиферацию клеток, способные остановить клеточный цикл, пока не прошла репарация ДНК, или вызвать апоптоз клеток с поврежденной ДНК. В злокачественных опухолях наблюдаются активация экспрессии онкогенов и подавление экспрессии генов-супрессоров. Практически каждая опухоль содержит мутации в генах-супрессорах в форме как делеций, так и микромутаций, причем инактивирующие повреждения супрессорных генов встречаются гораздо чаще, чем активирующие мутации в онкогенах. К 2013 г. уже было известно более 30 генов онкосупрессоров и 100 онкогенов (Майборода, 2013).

Мутации в онкогенах – весомый аргумент в пользу мутационной теории канцерогенеза. По данным международного консорциума по геному рака, около 10 млн мутаций ассоциированы с опухолями (Ledford, 2015). Вместе с тем изучение сети мутаций в геномах опухолей показывает, что их частота зависит также и от тканевых особенностей транскрипции генов (Iranzo et al., 2018). Специфичность канцерогенов может определяться специфическими наборами белков, характерных для данной ткани у данного вида, что свидетельствует об участии эпигенетических механизмов в эффектах канцерогенов (Soto, Sonnenschein, 2004).

Эпигенетическая парадигма канцерогенеза

Совершенно очевидно, что онкогенные вирусы, а также множественные канцерогенные факторы являются причинами индукции злокачественных опухолей. Как вирусы, так и канцерогены могут индуцировать мутации, изменяющие экспрессию критических генов, отвечающих за регуляцию клеточного цикла, репарацию ДНК, апоптоз, дифференцировку и пролиферацию. Однако такие же нарушения могут быть вызваны не только мутациями, но и эпигенетическими изменениями. Основной принцип онкологии: рак – это заболевание, инициируемое и вызываемое генетическими аномалиями, остается неоспоримым, но при этом важную роль в онкогенезе играют также эпигенетические пути. Об этом свидетельствует множество мутаций в эпигенетических регуляторах, включая хроматин-ремоделирующие комплексы. Многие из признаков рака, такие как злокачественное самообновление, блокада дифференцировки, уклонение от гибели клеток и тканевая инвазия, находятся под глубоким влиянием изменений в эпигеноме (Dawson, Kouzarides, 2012).

Информация, полученная с помощью протеомных и геномных методов, подтвердила многие гипотезы относительно молекулярных причин рака и поставила под сомнение другие гипотезы. В научной литературе накапливается все больше данных, свидетельствующих о том, что мутации не являются единственным и обязательным условием злокачественной трансформации, важную роль в канцерогенезе играют эпигенетические факторы. Эпигенетические механизмы без изменения структуры ДНК обеспечивают нормальное развертывание программы экспрессии генов при дифференцировке клеток. Эпигенетические изменения временны и обратимы. Предполагается, что своеобразный эпигенетический ландшафт может стать начальным событием канцерогенеза с последующей генетической нестабильностью, приводящей к всплеску мутаций (Dawson, Kouzarides, 2012). Именно эпигенетические события контролируют включение и выключение онкогенов и генов-супрессоров. Наряду с мутациями эпигенетические изменения приводят к перестройкам хроматинового ландшафта, что и определяет аберрантный транскриптом и поддерживает канцерогенез (Wang et al., 2007a, b; Karaman et al., 2023).

События клеточного перепрограммирования, такие как переход эпителия в мезенхиму и стволовость рака, не только обеспечивают раковым клеткам обратимую фенотипическую пластичность и преимущество в выживаемости при цитотоксическом воздействии, но также приводят к агрессивности, метастазированию, клинической резистентности и рецидиву опухоли. Временный и обратимый характер процессов клеточного перепрограммирования и их контролируемое взаимодействие с эпигенетическими регуляторными комплексами убедительно подтверждают участие динамической эпигенетической регуляторной сети в управлении клеточным перепрограммированием и связанной с ним приобретенной химиорезистентностью (Ponnusamy et al., 2019).

В механизмы эпигенетической регуляции генов вовлечены многочисленные типы некодирующих РНК. Все больше накапливается данных о ключевой роли РНК в процессах ре-

пликации и репарации ДНК, удлинении теломер, регуляции экспрессии широкого спектра генов, регуляции структуры хромосом и формировании динамических структур хроматина (Murashko et al., 2021). В раковых клетках наблюдаются изменения в экспрессии генов, вызываемые регуляторными микроРНК (миРНК), которые регулируют пролиферацию, гибель и выживание. Их экспрессия усиливается в опухолевых клетках и в микроокружении опухоли.

МиРНК обладают способностью стимулировать канцерогенез посредством подавления генов-супрессоров опухолей и, следовательно, ингибирования путей клеточной гибели, таких как апоптоз (Caserta et al., 2023). Обычно миРНК являются негативными регуляторами экспрессии генов. Взаимодействуя с комплементарными участками информационных РНК, они либо приводят к деградации матриц, либо препятствуют их трансляции в рибосомах. В зависимости от того, работу какого гена подавляет миРНК, эффект ее может быть сходным с действием онкогенов и генов-супрессоров и имитировать мутации в них. Недавние сообщения показали, что миРНК влияют на признаки рака, не только действуя как опухолевые супрессоры и промоторы, но также повышая и понижая регуляцию различных сигнальных путей опухолевых стволовых клеток (Sonawala et al., 2022).

Нарушения в работе генов, обусловленные миРНК, обнаружены при многих заболеваниях. При этом все больше фактов указывает на большое значение дерегуляции миРНК в инициации и прогрессировании опухолей. Эпигенетическое подавление генов миРНК путем аберрантного метилирования ДНК – частое событие в раковых клетках (Vrba et al., 2013).

Мысль об эпигенетической природе рака высказывалась неоднократно много лет назад (Каледин, 1986; MacLeod, 1996): допускалось, что опухолевый фенотип вполне может сформироваться за счет эпигенетических изменений. Понимание сложности и пластичности эпигенетической регуляции стало более глубоким за последние годы в связи с разработкой новейших биотехнологий. Одним из описанных эпигенетических механизмов регуляции генов является механизм ковалентной модификации ДНК – метилирование по 5-му положению пиримидинового кольца цитозина углеродных остатков цитозина (5mC) в динуклеотидах CpG (Robertson, 2005; Baylin, Jones, 2011). При этом гиперметилирование CpG-островков приводит к возрастанию частоты мутаций вследствие нестабильности 5-метилцитозина с заменой пар G-C на A-T.

Аберрантное метилирование CpG-островков – раннее событие в процессе возникновения опухоли. На основании составления общегеномных карт метилирования ДНК в нормальном эпиландшафте (метилом ДНК) делается заключение о том, что в нормальных клетках метилирование затрагивает цетромеры, теломеры, X-хромосому у женских особей млекопитающих, повторяющиеся элементы, транспозоны (Robertson, 2005). У млекопитающих 70 % CpG-обогащенных последовательностей ДНК метилировано (Li, Zhang, 2014).

В опухолевых клетках в основном наблюдается глобальное гипометилирование, в то же время область промоторов многих генов гиперметилирована (Jones, Baylin, 2002). Вопреки существовавшей догме о подавлении экспрессии генов метилированием ДНК выяснено, что при этом важны контекст и состояние конформации хроматина. Так, многие высокоэкспрессирующиеся гены имеют высокий статус метилирования. Сайты метилированной ДНК привлекают ДНК-связывающие белки, а те в свою очередь привлекают хроматин-ремоделирующие белки. Последние изменяют ландшафт хроматина, делая отдельные его участки доступными или недоступными для реализации информации и влияя, таким образом, на экспрессию генов; это, в принципе, может оказывать тот же эффект, что и мутации. Как показали результаты полногеномного анализа различных типов рака, метилирование ДНК и модификации гистонов оказывают влияние на глобальное регулирование миРНК, а те в свою очередь контролируют соответствующие компоненты эпигенетической системы (Samantarrai et al., 2013).

Предполагается, что участниками этой регуляционной эпигенетической сети являются также и транспозоны, одни из главных источников инсерционного механизма генетической геномной нестабильности (Мустафин, Хуснутдинова, 2017). Активность транспозонов может затронуть экспрессию любого гена. Дисбаланс эпигенетического контроля транспозиций мобильных элементов наблюдается в наиболее агрессивных опухолях с высоким метастатическим потенциалом. Кроме этого, транспозоны регулируют экспрессию генов на посттранскрипционном уровне путем продукции регуляторных миРНК (Gim et al., 2014). В совокупности эпигенетические механизмы модифицируют структуру и стабильность хроматина, подобно драйверным мутациям, и вместе с ними программируют канцерогенез. Они обеспечивают дифференциальную и потенциально обратимую экспрессию генов без изменения последовательности ДНК.

Эпигенетическая парадигма возникновения злокачественных опухолей становится все более популярной среди онкологов (Butera et al., 2021). Признание участия эпигенетических механизмов в индукции и прогресссии опухолей открывает новую стратегию в лечении злокачественных новообразований – возможность восстановления репрограммирования нарушенной эпигеномной регуляции и восстановления нормального эпигенетического ландшафта. В разработке находятся эпигенетические препараты, действие которых направлено на эпигенетические мишени, – это ингибиторы метилирования ДНК, метилирования и ацетилирования гистонов, миРНК (Miranda Furtado et al., 2019).

Ранее в экспериментах на мышах с опухолью LS нами показано, что запуск апоптоза химиопрепаратом в чувствительных к нему опухолевых клетках является одним из наиболее перспективных путей в лечении злокачественных опухолей (Николин и др., 2002; Каледин и др., 2018). Есть основания полагать, что запуск апоптоза в опухоли может быть осуществлен при использовании эпигенетических препаратов, восстанавливающих активность генов апоптоза. Так, согласно данным (Karlic et al., 2014), деметилирование промоторов генов *FAS* и *DAPK1* (медиаторов апоптоза) способствует повышению их экспрессии и увеличению апоптоза в линиях лейкозных клеток (HL-60, KG1). Два гипометелирующих агента одобрены Управлением по санитарному надзору за качеством пищевых продуктов и медикаментов США (FDA) для лечения пациентов с миелодиспластическим син-

дромом, а также пациентов с острым миелоидным лейкозом (Navada et al., 2014). Сообщалось также о терапевтической активности и апоптотических эффектах ингибиторов ДНК-метилтрансферазы, таких как аналоги цитозиновых нуклеозидов, 5-аза-2′-дезоксицитидин (децитабин, DAC), 5-азацитидин (азацитидин, 5AC) и пиримидин-2-OH рибофуранозид (зебуларин, Zeb), при различных видах рака (Flotho et al., 2009; Sanaei, Kavoosi, 2023).

Дальнейшая разработка подобных эпигенетических препаратов, включая оптимизацию продолжительности лечения, способа введения и поиск рациональных комбинаций, даст представление о том, как эти препараты могут быть использованы более эффективно.

Заключение

Изучение молекулярных основ канцерогенеза демонстрирует разные механизмы в индукции злокачественной опухоли, развитие которой в конечном итоге является следствием генетических и эпигенетических изменений. Индуцируемые различными факторами изменения в геноме приводят к его нестабильности, гетерогенности и пластичности клеток, что обусловливает их неограниченную пролиферацию, инвазию, метастазирование, репликативное бессмертие и другие свойства, в совокупности представляющие собой все признаки злокачественного роста. Такой же конечный результат может давать нестабильность 5mC в составе CpG-динуклеотидов, приводящая к эпимутациям. Это значит, что метилирование, являясь эпигенетической модификацией ДНК, в случае нарушения может приводить к аналогичным изменениям в геноме, делая очевидной взаимосвязь между генетическими и эпигенетическими процессами при возникновении и развитии опухоли.

Исследование роли генетических и эпигенетических событий в индукции злокачественной трансформации клеток, а также роли клеточного микроокружения в этом процессе – главная задача, от решения которой зависит разработка новых методов лечения онкозаболеваний, – сочетания репрограммирования генома с химио- и иммунотерапией. Все больший интерес вызывает необходимость использования биомаркеров опухоли для диагностики и выбора стратегии лечения. С медицинской точки зрения нарушение паттерна метилирования, проявляющееся на ранних стадиях злокачественной трансформации, открывает возможности для ранней диагностики и лечения заболевания, тем более что, в отличие от мутаций, эпигенетически обусловленные модификации ДНК принципиально обратимы.

Список литературы / References

Баранов А.А., Намазова-Баранова Л.С., Таточенко В.К., Вишнёва Е.А., Федосеенко М.В., Селимзянова Л.Р., Чемакина Д.С., Лобзин Ю.В., Харит С.М., Брико Н.И., Лопухов П.Д., Сухих Г.Т., Уварова Е.В., Прилепская В.Н., Поляков В.Г., Гомберг М.А., Краснопольский В.И., Зароченцева Н.В., Костинов М.П., Белоцерковцева Л.Д., Мельникова А.А., Батыршина Л.Р. Вакцинопрофилактика заболеваний, вызванных вирусом папилломы человека: позиции доказательной медицины. Обзор клинических рекомендаций. *Вопросы современной педиатрии*. 2017;16(2):107-117. DOI 10.15690/vsp.v16i2.1711

[Baranov A.A., Namazova-Baranova L.S., Tatochenko V.K., Vishneva E.A., Fedoseenko M.V., Selimzianova L.R., Chemakina D.S., Lobzin Yu.V., Kharit S.M., Briko N.I., Lopukhov P.D., Sukhikh G.T., Uvarova E.V., Prilepskaya V.N., Polyakov V.G., Gomberg M.A., Krasnopolskiy V.I., Zarochentseva N.V., Kostinov M.P., Belotserkovtseva L.D., Melnikova A.A., Batyrshina L.R. Vaccinal prevention of the diseases caused by human papillomavirus: evidence-based medicine. Review of clinical guidelines. *Voprosy Sovremennoy Pediatrii = Current Pediatrics*. 2017;16(2):107-117. DOI 10.15690/vsp.v16i2.1711 (in Russian)]

Зильбер Л.А. Вирусо-генетическая теория возникновения опухолей. М.: Наука, 1968

[Silber L.A. The Virogenetic Theory of the Occurrence of Tumors. Moscow: Nauka Publ., 1968 (in Russian)]

Каледин В.И. К вопросу о сущности изменений, лежащих в основе опухолевого роста. В: IV Всесоюзный съезд онкологов. Тезисы докладов. Ленинград, 1986;468-470

[Kaledin V.I. On the question of the essence of the changes underlying tumor growth. In: IV All-Union Congress of Oncologists. Abstracts of Reports. Leningrad, 1986;468-470 (in Russian)]

Каледин В.И. Канцерогенез: новая – старая – парадигма. В: I международная мультидисциплинарная конференция «Актуальные проблемы науки XXI века». Часть 1. М.: Cognitio, 2015;5-10

[Kaledin V.I. Carcinogenesis: a new – the old – paradigm. In: I World Multidisciplinary Conference "Current Problems of Science of the 21st Century". Moscow: Cognitio, 2015;5-10 (in Russian)]

Каледин В.И., Николин В.П., Попова Н.А. Индукция апоптоза как условие радикализации химиотерапии опухолей. *Письма в Вавиловский журнал*. 2018;4(1):1-7

[Kaledin V.I., Nikolin V.P., Popova N.A. Induction of apoptosis as a possible mean for radicalization of cancer chemotherapy. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal*. 2018;4(1):1-7 (in Russian)]

Любченко Л.Н., Батенева Е.И., Воротников И.К., Портной С.М., Крохина О.В., Соболевский В.А., Жукова Л.Г., Хайденко В.А., Тюляндин С.А. Наследственный рак молочной железы: генетическая и клиническая гетерогенность, молекулярная диагностика, хирургическая профилактика в группах риска. *Успехи молекулярной онкологии*. 2014;(2):16-24

[Lyubchenko L.N., Bateneva E.I., Vorotnikov I.K., Portnoy S.M., Krokhina O.V., Sobolevskiy V.A., Zhukova L.G., Khaylenko V.A., Tyulyandin S.A. Hereditary breast cancer: genetic and clinical hetergeneity, genetic testing, prophylactic surgery. *Uspekhi Molekulyarnoy Onkologii = Advances in Molecular Oncology*. 2014;(2):16-24 (in Russian)]

Майборода А.А. Гены и белки онкогенеза. *Сибирский медицинский журнал*. 2013;(2):132-138

[Mayboroda A.A. Genes and proteins of carcinogenesis. *Sibirskiy Meditsinskiy Zhurnal = Siberian Scientific Medical Journal*. 2013;(2):132-138 (in Russian)]

Мустафин Р.Н., Хуснутдинова Э.К. Эпигенетика канцерогенеза. *Креативная хирургия и онкология*. 2017;7(3):60-64. DOI 10.24060/2076-3093-2017-7-3-60-67

[Mustafin R.N., Khusnutdinova E.K. Epigenetics of carcinogenesis. *Kreativnaya Khirurgiya i Onkologiya = Creative Surgery and Oncology*. 2017;7(3):60-64. DOI 10.24060/2076-3093-2017-7-3-60-67 (in Russian)]

Николин В.П., Каледин В.И., Баймак Т.Ю., Галямова М.Р., Попова Н.А., Войцицкий В.Е. Апоптоз-индуцированная и противоопухолевая эффективность циклофосфана, платина и адриомицина при их раздельном применении и в комбинации у мышей с лимфосаркомой LS. *Вопросы онкологии*. 2002;48(2):211-215

[Nikolin V.P., Kaledin V.I., Baĭmak T.Iu., Galiamova M.R., Popova N.A., Voĭtsitskiĭ V.E. Apoptosis-inducing and anti-tumor effect of cyclophosphamide, cisplatin and adriamycin used separately or combined in murine lymphosarcoma LS. *Voprosy Onkologii = Problems in Oncology*. 2002;48(2):211-215 (in Russian)]

Balmain A., Harris C.C. Carcinogenesis in mouse and human cells: parallels and paradoxes. *Carcinogenesis*. 2000;21(3):371-377. DOI 10.1093/carcin/21.3.371

Barnes J.L., Zubair M., John K., Poirier M.C., Martin F.L. Carcinogens and DNA damage. *Biochem. Soc. Trans*. 2018;46(5):1213-1224. DOI 10.1042/BST20180519

Baudi F. Hereditary tumours. *Biomed. Res. Int*. 2013;2013:490357. DOI 10.1155/2013/490357

Baylin S.B., Jones P.A. A decade of exploring the cancer epigenome – biological and translational implications. *Nat. Rev. Cancer*. 2011;11(10):726-734. DOI 10.1038/nrc3130

Bouck N., Kokkinakis D., Ostrowsky J. Induction of a step in carcinogenesis that is normally associated with mutagenesis by nonmutagenic concentrations of 5-azacytidine. *Mol. Cell. Biol*. 1984;4(7):1231-1237. DOI 10.1128/mcb.4.7.1231-1237.1984

Breasted J.N. The Edwin Smith Papirus: Some Preliminapy Observations. Librairie Ancienne Honoré Champion, Edward Champion, 1922

Butera A., Melino G., Amelio I. Epigenetic "Drivers" of cancer. *J. Mol. Biol.* 2021;433(15):167094. DOI 10.1016/j.jmb.2021.167094

Caserta S., Gangemi S., Murdaca G., Allegra A. Gender differences and mirnas expression in cancer: implications on prognosis and susceptibility. *Int. J. Mol. Sci.* 2023;24(14):11544. DOI 10.3390/ijms241411544

Dawson M.A., Kouzarides T. Cancer epigenetics: from mechanism to therapy. *Cell.* 2012;150(1):12-27. DOI 10.1016/j.cell.2012.06.013

Epstein M.A., Achong B.G., Barr Y.M. Virus parnicles in cultured lymphoblasts from Burkitts lymphoma. *Lancet.* 1964;1(7335):702-703. DOI 10.1016/s0140-6736(64)91524-7

Flanagan J.M. Host epigenetic modifications by oncogenic viruses. *Br. J. Cancer*. 2007;96(2):183-188. DOI 10.1038/sj.bjc.6603516

Flotho C., Claus R., Batz C., Schneider M., Sandrock I., Ihde S., Plass C., Niemeyer C.M., Lübbert M. The DNA methyltransferase inhibitors azacitidine, decitabine and zebularine exert differential effects on cancer gene expression in acute myeloid leukemia cells. *Leukemia.* 2009;(6):1019-1028. DOI 10.1038/leu.2008.397

Garraway L.A., Lander E.S. Lessons from the cancer genome. *Cell*. 2013;153(1):17-37. DOI 10.1016/j.cell.2013.03.002

Gim J., Ha H., Ahn K., Kim D.S., Kim H.S. Genomewide identification and classification of microRNAs derived from repetitive elements. *Genomics Inform*. 2014;12(4):261-267. DOI 10.5808/GI.2014.12.4.261

Iranzo J., Martincorena I., Koonin E.V. Cancer-mutation network and the number and specificity of driver mutations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2018;115(26):E6010-E6019. DOI 10.1073/pnas.1803155115

Jones P.A., Baylin S.B. The fundamental role of epigenetic events in cancer. *Nat. Rev. Genet.* 2002;3(6):415-428. DOI 10.1038/nrg816

Karaman E.F., Abudayyak M., Ozden S. The role of chromatin-modifying enzymes and histone modifications in the modulation of *p16* gene in fumonisin B_1-induced toxicity in human kidney cells. *Mycotoxin Res*. 2023;39(3):271-283. DOI 10.1007/s12550-023-00494-2

Karlic H., Herrmann H., Varga F., Thaler R., Reitermaier R., Spitzer S., Ghanim V., Blatt K., Sperr W.R., Valent P., Pfeilstöcker M. The role of epigenetics in the regulation of apoptosis in myelodysplastic syndromes and acute myeloid leukemia. *Crit. Rev. Oncol. Hematol*. 2014;90(1):1-16. DOI 10.1016/j.critrevonc.2013.10.003

Knudson A.G. Jr. Mutation and cancer: statistical study of retinoblastoma. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1971;68(4):820-823. DOI 10.1073/pnas.68.4.820

Ledford H. End of cancer-genome project prompts rethink. *Nature*. 2015;517(7533):128-129. DOI 10.1038/517128a

Li E., Zhang Y. DNA methylation in mammals. *Cold Spring Harb. Perspect. Biol*. 2014;6(5):a019133. DOI 10.1101/cshperspect.a019133

MacLennan S.A., Marra M.A. Oncogenic viruses and the epigenome: how viruses hijack epigenetic mechanisms to drive cancer. *Int. J. Mol. Sci*. 2023;24(11):9543. DOI 10.3390/ijms24119543

MacLeod M.C. A possible role in chemical carcinogenesis for epigenetic, heritable changes in gene expression. *Mol. Carcinog*. 1996;15(4):241-250. DOI 10.1002/(SICI)1098-2744(199604)15:4<241:AID-MC1>3.0.CO;2-J

Miller E.C. Some current perspectives on chemical carcinogenesis in humans and experimental animals: presidential address. *Cancer Res*. 1978;38(6):1479-1496

Miller E.C., Miller J.A. Searches for ultimate chemical carcinogens and their reactions with cellular macromolecules. *Cancer.* 1981;47(10):2327-2345. DOI 10.1002/1097-0142(19810515)47:10<2327::aid-cncr2820471003>3.0.co;2-z

Miranda Furtado C.L., Dos Santos Luciano M.C., Silva Santos R.D., Furtado G.P., Moraes M.O., Pessoa C. Epidrugs: targeting epigenetic marks in cancer treatment. *Epigenetics*. 2019;14(12):1164-1176. DOI 10.1080/15592294.2019.1640546

Murashko M.M., Stasevich E.M., Schwartz A.M., Kuprash D.V., Uvarova A.N., Demin D.E. The role of RNA in DNA breaks, repair and chromosomal rearrangements. *Biomolecules*. 2021;11(4):550. DOI 10.3390/biom11040550

Murphy S.A., Mapes N.J. Jr., Dua D., Kaur B. Histone modifiers at the crossroads of oncolytic and oncogenic viruses. *Mol. Ther*. 2022;30(6):2153-2162. DOI 10.1016/j.ymthe.2022.02.006

Navada S.C., Steinmann J., Lübbert M., Silverman L.R. Clinical development of demethylating agents in hematology. *J. Clin. Invest*. 2014;124(1):40-46. DOI 10.1172/JCI69739

Ponnusamy L., Mahalingaiah P.K.S., Chang Y.W., Singh K.P. Role of cellular reprogramming and epigenetic dysregulation in acquired chemoresistance in breast cancer. *Cancer Drug. Resist*. 2019;2(2):297-312. DOI 10.20517/cdr.2018.11

Robertson K.D. DNA methylation and human disease. *Nat. Rev. Genet*. 2005;6(8):597-610. DOI 10.1038/nrg1655

Rous P. A sarcoma of the fowl transmissible by an agent separable from the tumor cells. *J. Exp. Med.* 1911;13(4):397-411. DOI 10.1084/jem.13.4.397

Samantarrai D., Dash S., Chhetri B., Mallick B. Genomic and epigenomic cross-talks in the regulatory landscape of miRNAs in breast cancer. *Mol. Cancer Res*. 2013;11(4):315-328. DOI 10.1158/1541-7786

Sanaei M., Kavoosi F. Effect of zebularine on apoptotic pathways in hepatocellular carcinoma cell lines. *Int. J. Prev. Med*. 2023;14:63. DOI 10.4103/ijpvm.ijpvm_191_21

Schiller J.T., Lowy D.R. An introduction to virus infections and human cancer. *Recent Results Cancer Res*. 2021;217:1-11. DOI 10.1007/978-3-030-57362-1

Sonawala K., Ramalingam S., Sellamuthu I. Influence of long non-coding RNA in the regulation of cancer stem cell signaling pathways. *Cells*. 2022;11(21):3492. DOI 10.3390/cells11213492

Soto A.M., Sonnenschein C. The somatic mutation theory of cancer: growing problems with the paradigm? *BioEssays*. 2004;26(10):1097-1107. DOI 10.1002/bies.20087

Vrba L., Muñoz-Rodríguez J.L., Stampfer M.R., Futscher B.W. miRNA gene promoters are frequent targets of aberrant DNA methylation in human breast cancer. *PLoS One.* 2013;8(1):e54398. DOI 10.1371/journal.pone.0054398

Wang G.G., Allis C.D., Chi P. Chromatin remodeling and cancer. Part I: Covalent histone modifications. *Trends Mol. Med*. 2007a;13(9):363-372. DOI 10.1016/j.molmed.2007.07.003

Wang G.G., Allis C.D., Chi P. Chromatin remodeling and cancer. Part II: ATP-dependent chromatin remodeling. *Trends Mol. Med*. 2007b;13(9):373-380. DOI 10.1016/j.molmed.2007.07.004

Zeiger E. Mutagens that are not carcinogens: faulty theory or faulty tests? *Mutat. Res.* 2001;492(1-2):29-38. DOI 10.1016/s1383-5718(01)00153-x. Erratum in: *Mutat. Res.* 2001;498(1-2):219

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 19.02.2024. После доработки 02.05.2024. Принята к публикации 08.05.2024.

Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции
Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding
2024 • 10 • 2 • 105-110

pismavavilov.ru
DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-12

Оригинальное исследование

Молекулярный скрининг аллелей резистентности *08 To-f*, *Rca2* и *Rpf1* в гибридном потомстве земляники садовой для идентификации форм с комплексной устойчивостью к грибным патогенам

А.С. Лыжин ✉, И.В. Лукъянчук

Аннотация: Устойчивость к грибным патогенам – одно из важнейших направлений селекции земляники садовой (*Fragaria* ×*ananassa* Duch.). Генетически детерминированная устойчивость позволит минимизировать использование химических средств защиты и повысит качество получаемой продукции. В настоящем исследовании представлены результаты молекулярного скрининга гибридных сеянцев земляники садовой по локусам резистентности к мучнистой росе (*08 To-f*), антракнозу (*Rca2*) и фитофторозу (*Rpf1*) для идентификации форм с комплексной устойчивостью к этим патогенам. В анализируемых комбинациях скрещивания количество сеянцев, совмещающих в генотипе локусы устойчивости *08 To-f* и *Rpf1*, варьировало от 9.3 % (Былинная × Фейерверк) до 30.3 % (Олимпийская надежда × Былинная) при среднем по комбинациям значении 17.2 %. В комбинации скрещивания Былинная × Олимпийская надежда генотип *08 To-f+Rpf1* имеют сеянцы 61-5 и 61-6; в комбинации Былинная × Фейерверк – сеянцы 62-6, 62-33, 62-34, 62-41; в комбинации Олимпийская надежда × Былинная – гибриды 65-1, 65-8, 65-11, 65-14, 65-16, 65-17, 65-21, 65-22, 65-30, 65-35; в комбинации Привлекательная × Былинная – формы 72-17, 72-27, 72-35, 72-59, 72-88; в комбинации Фейерверк × Былинная – сеянцы 69-5, 69-6, 69-7, 69-8, 69-11, 69-35, 69-36, 69-40, 69-47. Количество сеянцев с генотипом *08 To-f+Rca2* составило 18.7 % в комбинации Malwina × Tea (гибриды 3/4-2, 3/4-8, 3/4-17, 3/4-23, 3/4-24, 3/4-31) и 27.5 % в комбинации Florence × Faith (гибриды 3/9-3, 3/9-6, 3/9-11, 3/9-22, 3/9-24, 3/9-25, 3/9-28, 3/9-30, 3/9-33, 3/9-34, 3/9-40). Среднее количество гибридов с генотипом *08 To-f+Rca2* по комбинациям составило 23.1 %. Указанные сеянцы являются перспективными генетическими источниками комплексной устойчивости к мучнистой росе и фитофторозу, мучнистой росе и антракнозу.

Ключевые слова: *Fragaria* ×*ananassa* Duch.; устойчивость; мучнистая роса; антракноз; фитофтороз; молекулярные маркеры.

Для цитирования: Лыжин А.С., Лукъянчук И.В. Молекулярный скрининг аллелей резистентности *08 To-f*, *Rca2* и *Rpf1* в гибридном потомстве земляники садовой для идентификации форм с комплексной устойчивостью к грибным патогенам. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;10(2):105-110. DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-12

Original article

Molecular screening of resistance alleles *08 To-f*, *Rca2* and *Rpf1* in strawberry hybrid progeny for identify forms with complex resistance to fungal pathogens

A.S. Lyzhin ✉, I.V. Luk'yanchuk

Abstract: Resistance to fungal pathogens is one of the most important directions of breeding for strawberry (*Fragaria* ×*ananassa* Duch.). Genetically determined resistance will minimize the use of chemical means of protection and increase the quality of the products. This study presents the results of molecular screening of strawberry hybrid seedlings for resistance loci to powdery mildew (*08 To-f*), anthracnose (*Rca2*) and red stele root rot (*Rpf1*) to identify forms with complex resistance to pathogens. In the analyzed strawberry crossing combinations, the number of seedlings combining the resistance loci *08 To-f* and *Rpf1* varied from 9.3 % (Bylinnaya × Feyyerverk) to 30.3 % (Olimpiyskaya nadezhda × Bylinnaya) with an average number for combinations of 17.2 %. In the cross combination Bylinnaya × Olimpiyskaya nadezhda, genotype *08 To-f+Rpf1* has seedlings 61-5 and 61-6; in the combination Bylinnaya × Feyyerverk – seedlings 62-6, 62-33, 62-34 and 62-41; in the combination Olimpiyskaya nadezhda × Bylinnaya – hybrids 65-1, 65-8, 65-11, 65-14, 65-16, 65-17, 65-21, 65-22, 65-30 and 65-35; in the combination Privlekatelnaya × Bylinnaya – forms 72-17, 72-27, 72-35, 72-59 and 72-88; in the combination Feyyerverk × Bylinnaya – seedlings 69-5, 69-6, 69-7, 69-8, 69-11, 69-35, 69-36, 69-40 and 69-47. The number of strawberry seedlings with genotype *08 To-f+Rca2* was 18.7 % in the combination Malwina × Tea (hybrids 3/4-2, 3/4-8, 3/4-17, 3/4-23,

Федеральный научный центр им. И.В. Мичурина, Мичуринск, Тамбовская область, Россия
I.V. Michurin Federal Scientific Center, Michurinsk, Tambov region, Russia

✉ Ranenburzhetc@yandex.ru
© Лыжин А.С., Лукъянчук И.В., 2024

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

3/4-24 and 3/4-31) and 27.5 % in the combination Florence × Faith (hybrids 3/9-3, 3/9-6, 3/9-11, 3/9-22, 3/9-24, 3/9-25, 3/9-28, 3/9-30, 3/9-33, 3/9-34 and 3/9-40). The average number of strawberry hybrids with genotype *08 To-f+Rca2* for the studied combinations was 23.1 %. These strawberry seedlings are promising genetic sources of complex resistance to powdery mildew and red stele root rot, powdery mildew and anthracnose.

Key words: *Fragaria ×ananassa* Duch.; resistance; powdery mildew; anthracnose; red stele root rot; molecular markers.

For citation: Lyzhin A.S., Luk'yanchuk I.V. Molecular screening of resistance alleles *08 To-f*, *Rca2* and *Rpf1* in strawberry hybrid progeny for identify forms with complex resistance to fungal pathogens. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;10(2):105-110. DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-12 (in Russian)

Введение

Современные сорта земляники садовой (*Fragaria ×ananassa* Duch.) наряду с высокой урожайностью и товарно-потребительскими качествами плодов должны характеризоваться высоким уровнем устойчивости к болезням (Марченко, 2020; Whitaker et al., 2020). Генетически детерминированная устойчивость сорта к патогенам (максимально возможному их числу) позволит минимизировать использование химических средств защиты растений, снизит затраты и повысит качество получаемой продукции (Жученко, 2009; Gorgitano, Pirilli, 2016). Поэтому устойчивость к болезням – одно из важнейших направлений селекции сельскохозяйственных культур, в том числе земляники садовой (Whitaker, 2011; Khan et al., 2020; Марченко, 2021).

Направленная селекция земляники ведется на устойчивость к мучнистой росе (*Sphaerotheca macularis* Mag.) (Айтжанова, Орехова, 2009; Лыжин, Лукьянчук, 2023а), пятнистостям листьев (*Ramularia tulasnei* Sacc., *Marssonina potentillae* (Desm.) P. Magn. f. *fragariae* (Lib.) Ohl.) (Лукъянчук, 2013; Андронова, 2019), антракнозу (*Colletotrichum acutatum* J.H. Simmonds) (Камедько, Пугачев, 2018; Лыжин, Лукъянчук, 2023б), фитофторозу (*Phytophthora fragariae* var. *fragariae* Hickman) (Лыжин, Лукьянчук, 2020; Lyzhin, Luk'yanchuk, 2021). При этом наиболее ценными считаются генотипы, характеризующиеся устойчивостью к комплексу патогенных организмов (Говорова и др., 2008). Повысить эффективность процесса создания и выявления форм земляники с комплексной устойчивостью к патогенам позволяют методы ПЦР-диагностики и ДНК-маркирования, на молекулярном уровне обеспечивающие определение наследственных основ формирования признаков.

В настоящем исследовании представлены результаты молекулярного скрининга гибридных сеянцев земляники по локусам резистентности к мучнистой росе (*08 To-f*), антракнозу (*Rca2*) и фитофторозу (*Rpf1*) для идентификации форм с комплексной устойчивостью к патогенам.

Материалы и методы

Исследования проведены в 2017–2024 гг. Биологическими объектами исследований являлись гибридные сеянцы земляники садовой семи комбинаций скрещивания: Былинная × Олимпийская надежда, Былинная × Фейерверк, Олимпийская надежда × Былинная, Привлекательная × Былинная, Фейерверк × Былинная, Malwina × Tea, Florence × Faith. Общее количество 255 генотипов. В качестве положительного контроля – носителей локусов резистентности – использовались сорт Elianny (ген *Rca2*), дикорастущие виды *F. virginiana* subsp. *platypetala* (Rydb.) Staudt (ген *Rpf1*) и *F. orientalis* Los. (QTL *08 To-f*). Исходные родительские и контрольные формы выделены из генетической коллекции земляники «ФНЦ им. И.В. Мичурина», их характеристика приведена в табл. 1.

Для выявления устойчивых к патогенам генотипов земляники использовали доминантные диагностические ДНК-маркеры, сцепленные с целевыми аллелями локусов устойчивости к патогенам:

- IB535110 – устойчивость к мучнистой росе (QTL *08 To-f*). Локусу резистентности соответствует ампликон размером 500 п. н. (Koishihara et al., 2020);
- SCAR-R1A – устойчивость к фитофторозу (ген *Rpf1*). Аллелю резистентности соответствует ампликон размером 285 п. н. (Haymes et al., 2000);
- STS-Rca2_240 – устойчивость к антракнозу (ген *Rca2*). Аллелю резистентности соответствует ампликон размером 240 п. н. (Lerceteau-Kohler et al., 2005).

Полимеразную цепную реакцию проводили в термоциклере T100 (Bio-Rad, США) с использованием описанных ранее набора реактивов, праймеров и программ амплификации (Лыжин и др., 2019; Лыжин, Лукьянчук, 2020, 2023а). Разделение продуктов амплификации осуществляли методом электрофореза в 2 % агарозном геле. В качестве маркера молекулярного веса использовали ДНК-маркер Step100 («Биолабмикс», Россия).

Фенотипическую оценку устойчивости земляники к антракнозной и фитофторозной гнилям не проводили вследствие отсутствия на экспериментальных участках насаждений очагов инфекции. Однако валидация диагностических маркеров STS-Rca2_240 и SCAR-R1A с использованием геноплазмы отечественных сортов земляники выполнялась другими авторами (Njuguna, 2010; Пикунова, 2011; Храбров и др., 2021), в связи с чем можно говорить о наличии устойчивости у форм с идентифицированными маркерными фрагментами. Валидация маркера IB535110 была проведена нами ранее (Лыжин, Лукъянчук, 2024): установлено, что все генотипы земляники с идентифицированным локусом *08 To-f* характеризуются отсутствием признаков поражения мучнистой росой. В частности, устойчивостью к *S. macularis* обладают дикорастущий вид *F. orientalis* и сорта земляники садовой Былинная, Faith, Florence и Malwina.

Полученные экспериментальные данные обрабатывались методами математической статистики с использованием компьютерной программы Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

Современные сорта земляники садовой должны характеризоваться комплексной устойчивостью к наиболее распространенным заболеваниям (Говорова и др., 2008; Barbey

Таблица 1. Присутствие аллелей резистентности к грибным патогенам у исходных форм земляники
Table 1. Presence of resistance alleles to fungal pathogens in the strawberry initial forms

Генотип	QTL *08 To-f* (устойчивость к мучнистой росе)	Ген *Rpf1* (устойчивость к фитофторозу)	Ген *Rca2* (устойчивость к антракнозу)	Литературный источник
F. orientalis Los. (контроль)	1	0	0	Лукъянчук и др., 2018; Лыжин, Лукъянчук, 2024
Привлекательная	0	0	0	
Фейерверк				
F. virginiana subsp. *platypetala* (Rydb.) Staudt (контроль)	0	1	0	Лукъянчук и др., 2018; Лыжин, Лукьянчук, 2020, 2024
Elianny (контроль)	0	0	1	Лыжин и др., 2019; Лыжин, Лукьянчук, 2020, 2024
Былинная	1	1	0	
Олимпийская надежда	0	0	0	
Faith	1	0	0	Лыжин, Лукъянчук, 2024; Keldibekova et al., 2024; Неопубл. данные
Florence	1	0	1	
Malwina	1	0	1	
Tea	0	0	0	Неопубл. данные

et al., 2019), в связи с чем одной из важнейших задач селекционной работы является объединение в одном генотипе генетических факторов устойчивости к различным патогенам. Локусы *08 To-f* (устойчивость к мучнистой росе), *Rca2* (устойчивость к антракнозной черной гнили), *Rpf1* (устойчивость к фитофторозной корневой гнили) картированы на разных хромосомах (Haymes et al., 2000; Lerceteau-Kohler et al., 2005; Koishihara et al., 2020), поэтому нет препятствий для интрогрессии целевых аллелей в один генотип.

В анализируемых комбинациях скрещивания представлены комбинации двух из трех локусов устойчивости: *08 To-f*+*Rpf1* (Былинная × Олимпийская надежда, Олимпийская надежда × Былинная, Былинная × Фейерверк, Фейерверк × Былинная, Привлекательная × Былинная); *08 To-f*+*Rca2* (Malwina × Tea, Florence × Faith). Источниками аллелей резистентности служат исходные формы Былинная (*08 To-f*+*Rpf1*), Malwina (*08 To-f*+*Rca2*), Florence (*08 To-f*+*Rca2*) и Faith (*08 To-f*) (Лыжин, Лукьянчук, 2020, 2023а, б).

Соответственно, в гибридном потомстве выявлены два варианта комбинаций локусов устойчивости – *08 To-f*+*Rpf1* и *08 To-f*+*Rca2*. При этом необходимо отметить, что все гибриды с идентифицированными аллелями резистентности имеют гетерозиготный генотип. Теоретически гомозиготные по аллелю устойчивости *08 To-f* формы земляники могут присутствовать в комбинации скрещивания Florence × Faith, однако используемые для анализа маркеры не позволяют отличить гетерозиготные генотипы от гомозиготных.

Маркерные фрагменты анализируемых локусов у изучаемых гибридов четко визуализировались на электрофореграммах, размеры соответствовали таковым у контрольных форм. Примеры электрофоретических спектров показаны на рис. 1–3, результаты анализа представлены в табл. 2.

Количество сеянцев с генотипом *08 To-f*+*Rpf1* варьировало от 9.3 % (Былинная × Фейерверк) до 30.3 % (Олимпийская надежда × Былинная) при среднем по комбинациям скрещивания значении 17.2 %. В комбинации скрещивания Былинная × Олимпийская надежда генотип *08 To-f*+*Rpf1* имеют сеянцы 61-5, 61-6; в комбинации Былинная × Фейерверк – сеянцы 62-6, 62-33, 62-34, 62-41; в комбинации Олимпийская надежда × Былинная – гибриды 65-1, 65-8, 65-11, 65-14, 65-16, 65-17, 65-21, 65-22, 65-30, 65-35; в комбинации Привлекательная × Былинная – формы 72-17, 72-27, 72-35, 72-59, 72-88; в комбинации Фейерверк × Былинная – сеянцы 69-5, 69-6, 69-7, 69-8, 69-11, 69-35, 69-36, 69-40, 69-47.

При этом необходимо отметить значительную разницу в количестве гибридов с генотипом *08 To-f*+*Rpf1*: между отдельными комбинациями она достигала 3.3 раза, хотя источником аллелей резистентности во всех вариантах был один и тот же сорт Былинная. Существенная разница в количестве сеянцев с двумя локусами устойчивости отмечена и между гибридными комбинациями в реципрокных скрещиваниях сортов Былинная и Олимпийская надежда, Былинная и Фейерверк: 1.8 и 2.1 раза соответственно. В обоих вариантах большее количество сеянцев с генотипом *08 To-f*+*Rpf1* выявлено при использовании источника целевых локусов в качестве отцовской формы.

Количество сеянцев с генотипом *08 To-f*+*Rca2* составило 18.7 % в комбинации Malwina × Tea и 27.5 % в комбинации Florence × Faith. Среднее значение по комбинациям – 23.1 %. В гибридной семье Malwina × Tea комбинацию локусов *08 To-f* и *Rca2* имеют сеянцы 3/4-2, 3/4-8, 3/4-17, 3/4-23, 3/4-24, 3/4-31; в комбинации Florence × Faith – гибриды 3/9-3, 3/9-6, 3/9-11, 3/9-22, 3/9-24, 3/9-25, 3/9-28, 3/9-30, 3/9-33, 3/9-34, 3/9-40. Большее количество гибридов с двумя локусами

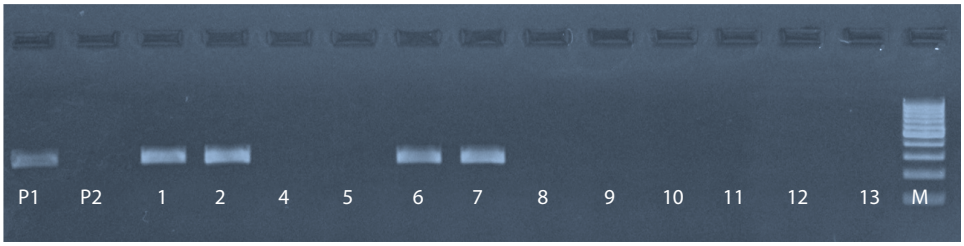

Рис. 1. Электрофоретический профиль маркерных фрагментов гена *Rpf1* у гибридных сеянцев земляники (комбинация скрещивания Былинная × Фейерверк). P1 – Былинная, P2 – Фейерверк, 1–13 – гибридные сеянцы

Fig. 1. Electrophoretic profile of the *Rpf1* gene marker fragments in strawberry hybrid seedlings (crossing combination Bylinnaya × Feyyerverk). P1 – Bylinnaya, P2 – Feyyerverk, 1–13 – hybrid seedlings

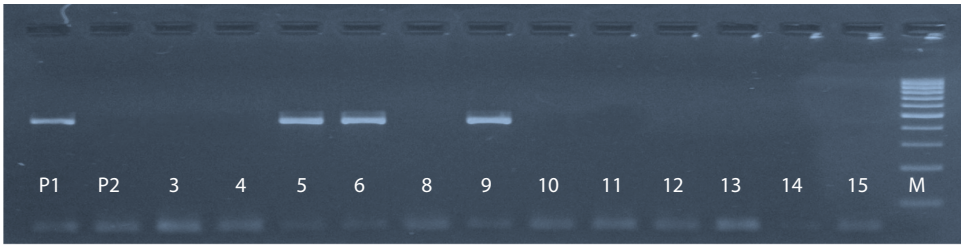

Рис. 2. Электрофоретический профиль маркерных фрагментов локуса *08 To-f* у гибридных сеянцев земляники (комбинация скрещивания Былинная × Олимпийская надежда). P1 – Былинная, P2 – Олимпийская надежда, 3–15 – гибридные сеянцы

Fig. 2. Electrophoretic profile of the *08 To-f* locus marker fragments in strawberry hybrid seedlings (crossing combination Bylinnaya × Olimpiyskaya nadezhda). P1 – Bylinnaya, P2 – Olimpiyskaya nadezhda, 3–15 – hybrid seedlings

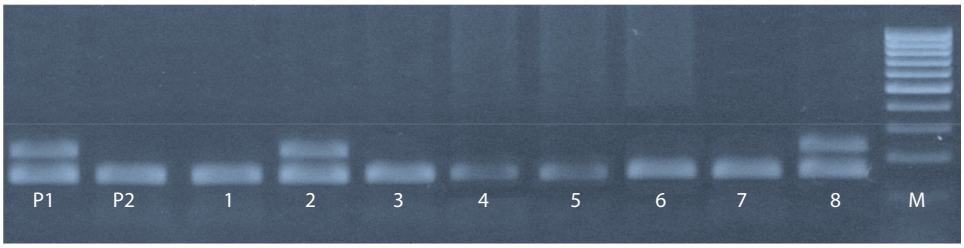

Рис. 3. Электрофоретический профиль маркерных фрагментов гена *Rca2* у гибридных сеянцев земляники (комбинация скрещивания Malwina × Tea). P1 – Malwina, P2 – Tea, 1–8 – гибридные сеянцы

Fig. 3. Electrophoretic profile of the *Rca2* gene marker fragments in strawberry hybrid seedlings (crossing combination Malwina × Tea). P1 – Malwina, P2 – Tea, 1–8 – hybrid seedlings

Таблица 2. Частота совместного наследования локусов резистентности *08 To-f*, *Rca2* и *Rpf1* в гибридном потомстве земляники садовой

Table 2. The frequency of co-inheritance of resistance loci *08 To-f*, *Rca2* and *Rpf1* in hybrid progeny of strawberry

Комбинация скрещивания	Количество сеянцев, %	
	Генотип *08 To-f+Rca2*	Генотип *08 To-f+Rpf1*
Былинная (*08 To-f+Rpf1+rca2*) × Олимпийская надежда (*rpf1 +rca2*)	0	16.667
Былинная (*08 To-f+Rpf1+rca2*) × Фейерверк (*rpf1+rca2*)	0	9.302
Олимпийская надежда (*rpf1+rca2*) × Былинная (*08 To-f+Rpf1+rca2*)	0	30.303
Привлекательная (*rpf1+rca2*) × Былинная (*08 To-f+Rpf1+rca2*)	0	10.417
Фейерверк (*rpf1+rca2*) × Былинная (*08To-f+Rpf1+rca2*)	0	19.149
Malwina (*08 To-f+rpf1+Rca2*) × Tea (*rpf1+rca2*)	18.750	0
Florence (*08 To-f+rpf1+Rca2*) × Faith (*08 To-f+rpf1+rca2*)	27.500	0

резистентности в комбинации Florence × Faith обусловлено тем, что обе родительские формы являются источниками одного из целевых локусов (*08 To-f*).

Несмотря на то что в последнее время молекулярные маркеры локусов устойчивости к патогенам активно используются для изучения генетических коллекций (Sturzeanu et al., 2016; Miller-Butler et al., 2019; Храбров и др., 2021) и маркер-опосредованной селекции земляники (Sturzeanu et al., 2021; Лыжин, Лукъянчук, 2023б; Keldibekova et al., 2024), идентифицированные комплексные генетические источники устойчивости практически отсутствуют. В частности, сочетание генов *Rca2* и *Rpf1* выявлено у сортов Benton, Real, а также у отборных форм 08-14-42 и 08-14-8 (Sturzeanu et al., 2017), однако большинство исследований посвящено идентификации генетических источников отдельных локусов устойчивости.

Сеянцев, совмещающих в генотипе локусы устойчивости *08 To-f*, *Rca2* и *Rpf1*, выявлено не было. Это объясняется тем, что в анализируемых гибридных комбинациях присутствует по два аллеля резистентности. Для получения гибридов земляники с комплексной устойчивостью к *S. macularis* f. *fragariae*, *C. acutatum* и *P. fragariae* var. *fragariae* нами планируется проведение гибридизации между идентифицированными гибридными сеянцами – источниками отдельных локусов устойчивости.

Заключение

В результате проведенных исследований определены частоты совместного наследования в гибридном потомстве земляники локусов *08 To-f*, *Rca2* и *Rpf1* и идентифицированы перспективные сеянцы, совмещающие несколько целевых локусов устойчивости к патогенам:

- *08 To-f* (устойчивость к мучнистой росе) и *Rpf1* (устойчивость к фитофторозной корневой гнили) – сеянцы 61-5, 61-6 (Былинная × Олимпийская надежда), 62-6, 62-33, 62-34, 62-41 (Былинная × Фейерверк), 65-1, 65-8, 65-11, 65-14, 65-16, 65-17, 65-21, 65-22, 65-30, 65-35 (Олимпийская надежда × Былинная), 72-17, 72-27, 72-35, 72-59, 72-88 (Привлекательная × Былинная), 69-5, 69-6, 69-7, 69-8, 69-11, 69-35, 69-36, 69-40, 69-47 (Фейерверк × Былинная);
- *08 To-f* (устойчивость к мучнистой росе) и *Rca2* (устойчивость к антракнозной черной гнили) – гибриды 3/4-2, 3/4-8, 3/4-17, 3/4-23, 3/4-24, 3/4-31 (Malwina × Tea), 3/9-3, 3/9-6, 3/9-11, 3/9-22, 3/9-24, 3/9-25, 3/9-28, 3/9-30, 3/9-33, 3/9-34, 3/9-40 (Florence × Faith).

Список литературы / References

Айтжанова С.Д., Орехова Г.В. Селекционная оценка исходных форм земляники на устойчивость к мучнистой росе. *Плодоводство и ягодоводство России*. 2009;22(1):206-212
[Aytzhanova S.D., Orekhova G.V. Breeding assessment of initial strawberry forms for powdery mildew resistance. *Plodovodstvo i Yagodovodstvo Rossii = Pomiculture and Small Fruits Culture in Russia*. 2009;22(1):206-212 (in Russian)]

Андронова Н.В. Наследование устойчивости к белой пятнистости в гибридном потомстве земляники садовой. *Плодоводство и ягодоводство России*. 2019;56:106-111. DOI 10.31676/2073-4948-2019-56-106-111
[Andronova N.V. Inheritance of resistance to white spot in hybrid offspring of garden strawberry. *Plodovodstvo i Yagodovodstvo Rossii = Pomiculture and Small Fruits Culture in Russia*. 2019;56:106-111. DOI 10.31676/2073-4948-2019-56-106-111 (in Russian)]

Говорова Г.Ф., Говоров В.Н., Говоров Д.Н. Использование селекционно-генетического метода в защите земляники от болезней и вредителей. *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*. 2008;2:53-60
[Govorova G.F., Govorov V.N., Govorov D.N. Selective-genetic method use in protection of garden strawberries from pests and diseases. *Izvestiya Timiryazevskoy Selskokhozyaystvennoy Akademii = Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2008;2:53-60 (in Russian)]

Жученко А.А. Биологизация и экологизация интенсификационных процессов в сельском хозяйстве. *Вестник ОрелГАУ*. 2009;3:8-12
[Zhuchenko A.A. Biologization and ecologization of intensification processes in agriculture. *Vestnik OrelGAU = Bulletin of Orel State Agrarian University*. 2009;3:8-12 (in Russian)]

Камедько Т.Н., Пугачев Р.М. Селекция земляники садовой на устойчивость к антракнозу. *Вестник Белорусской государственной сельскохозяйственной академии*. 2018;2:130-134
[Kamedzko T.N., Puhachov R.M. Strawberry breeding for anthracnose resistance. *Vestnik Belorusskoy Gosudarstvennoy Selskokhozyaystvennoy Akademii = Bulletin of the Belarussian State Agricultural Academy*. 2018;2:130-134 (in Russian)]

Лукъянчук И.В. Комплексная устойчивость земляники к белой и бурой пятнистостям. *Плодоводство и ягодоводство России*. 2013; 36(1):366-369
[Luk'yanchuk I.V. Complex strawberry resistance to white and brown spots. *Plodovodstvo i Yagodovodstvo Rossii = Pomiculture and Small Fruits Culture in Russia*. 2013;36(1):366-369 (in Russian)]

Лукъянчук И.В., Лыжин А.С., Козлова И.И. Анализ генетической коллекции земляники (*Fragaria* L.) по генам *Rca2* и *Rpf1* с использованием молекулярных маркеров. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(7):795-799. DOI 10.18699/VJ18.423
[Luk'yanchuk I.V., Lyzhin A.S., Kozlova I.I. Analysis of strawberry genetic collection (*Fragaria* L.) for *Rca2* and *Rpf1* genes with molecular markers. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(7):795-799. DOI 10.18699/VJ18.423]

Лыжин А.С., Лукьянчук И.В. Анализ полиморфизма генотипов земляники (*Fragaria* L.) по гену устойчивости к фитофторозной корневой гнили *Rpf1* для идентификации перспективных для селекции и садоводства форм. *Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя аграрных навук*. 2020;58(3):311-320. DOI 10.29235/1817-7204-2020-58-3-311-320
[Lyzhin A., Luk'yanchuk I. Analysis of polymorphism of strawberry genotypes (*Fragaria* L.) according to the strawberry red root spot resistance gene *Rpf1* for identification of strawberry forms promising for breeding and horticulture. *Vesti Natsionalnoy Akademii Nauk Belarusi. Seriya Agrarnykh Nauk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Agrarian Series*. 2020;58(3):311-320. DOI 10.29235/1817-7204-2020-58-3-311-320 (in Russian)]

Лыжин А.С., Лукъянчук И.В. Использование ДНК-маркеров в селекции земляники садовой на устойчивость к патогенам (*Sphaerotheca macularis*, *Colletotrichum acutatum*, *Phytophthora fragariae* var. *fragariae*). *Современное садоводство*. 2023а;4:12-22. DOI 10.52415/23126701_2023_0402
[Lyzhin A.S., Luk'yanchuk I.V. The use of DNA markers in strawberry breeding for pathogen resistance. *Sovremennoye Sadovodstvo = Contemporary Horticulture.* 2023a;4:12-22. DOI 10.52415/23126701_2023_0402 (in Russian)]

Лыжин А.С., Лукъянчук И.В. Наследование устойчивости к антракнозу, детерминируемой доминантным геном *Rca2*, в гибридном потомстве земляники садовой. *Таврический вестник аграрной науки*. 2023б;3(35):137-144. DOI 10.5281/zenodo.10141405
[Lyzhin A.S., Luk'yanchuk I.V. Inheritance of anthracnose resistance determined by the dominant *Rca2* gene in strawberry hybrid progeny. *Tavricheskiy Vestnik Agrarnoy Nauki = Taurida Herald of the Agrarian Sciences.* 2023b;3(35):137-144. DOI 10.5281/zenodo.10141405 (in Russian)]

Лыжин А.С., Лукъянчук И.В. Изучение генетической коллекции земляники (*Fragaria* L.) по устойчивости к мучнистой росе. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;28(2):166-174. DOI 10.18699/ vjgb-24-19

[Lyzhin A.S., Luk'yanchuk I.V. Study of a genetic collection of strawberry (*Fragaria* L.) for resistance to powdery mildew. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;28(2):166-174. DOI 10.18699/vjgb-24-19]

Лыжин А.С., Лукъянчук И.В., Жбанова Е.В. Полиморфизм сортов земляники (*Fragaria* × *ananassa*) по гену устойчивости к антракнозу *Rca2*. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(1):73-77. DOI 10.30901/2227-8834-2019-1-73-77

[Lyzhin A.S., Luk'yanchuk I.V., Zhbanova E.V. Polymorphism of the *Rca2* anthracnose resistance gene in strawberry cultivars (*Fragaria* × *ananassa*). *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Selektsii = Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(1):73-77. DOI 10.30901/2227-8834-2019-1-73-77 (in Russian)]

Марченко Л.А. Земляника садовая: оценка отечественного сортимента и направления селекции. *Аграрный вестник Урала*. 2020; 12(203):50-60. DOI 10.32417/1997-4868-2020-203-12-50-60

[Marchenko L.A. Strawberry: evolution of the domestic assortment and direction of selection. *Agrarnyy Vestnik Urala = Agrarian Bulletin of the Urals*. 2020;12(203):50-60. DOI 10.32417/1997-4868-2020-203-12-50-60 (in Russian)]

Марченко Л.А. Методы и способы исследований для решения задач селекции земляники садовой (аналитический обзор). *Вестник КрасГАУ*. 2021;9(174):59-68. DOI 10.36718/1819-4036-2021-9-59-68

[Marchenko L.A. Strawberry: evolution of the domestic assortment and direction of selection (analytical review). *Vestnik KrasGAU = Bulletin KrasSAU*. 2021;9(174):59-68. DOI 10.36718/1819-4036-2021-9-59-68 (in Russian)]

Пикунова А.В. Оценка генетического разнообразия исходного и селекционного материала ягодных культур с помощью молекулярных маркеров: Дис. … канд. биол. наук. СПб., 2011

[Pikunova A.V. Assessment of Genetic Diversity of Source and Breeding Material of Berry Crops Using Molecular Markers. PhD thesis. St. Petersburg, 2011 (in Russian)]

Храбров И.Э., Антонова О.Ю., Шаповалов М.И., Семенова Л.Г. Молекулярный скрининг сортовой коллекции земляники ВИР на наличие маркера гена устойчивости к антракнозной черной гнили *Rca2*. *Биотехнология и селекция растений*. 2021;4(4):15-24. DOI 10.30901/2658-6266-2021-4-o3

[Khrabrov I.E., Antonova O.Yu., Shapovalov M.I., Semenova L.G. Molecular screening of the VIR strawberry varieties collection for the presence of a marker for the anthracnose black rot resistance gene *Rca2*. *Biotekhnologiya i Selektsiya Rasteniy = Plant Biotechnology and Breeding*. 2021;4(4):15-24. DOI 10.30901/2658-6266-2021-4-o3 (in Russian)]

Barbey C.R., Lee S., Verma S., Bird K.A., Yocca A.E., Edger P.P., Knapp S.J., Whitaker V.M., Folta K.M. Disease resistance genetics and genomics in octoploid strawberry. *G3: Genes Genomes Genetics*. 2019;9(10): 3315-3332. DOI 10.1534/g3.119.400597

Gorgitano M.T., Pirilli M. Life cycle economic and environmental assessment for a greening agriculture. *Calitatea*. 2016;17(S1):181-185

Haymes K.M., Van de Weg W.E., Arens P., Maas J.L., Vosman B., Den Nijs A.P.M. Development of SCAR markers linked to a *Phytophthora fragariae* resistance gene and their assessment in European and North American strawberry genotypes. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 2000; 125(3):330-339. DOI 10.21273/JASHS.125.3.330

Keldibekova M., Bezlepkina E., Zubkova M., Dolzhikova M. DNA-screening of strawberry cultivars and hybrids (*Fragaria ananassa* Duch.) for resistance to fungal diseases. *Pak. J. Bot*. 2024;56(2):29. DOI 10.30848/PJB2024-2(29)

Khan A.H., Hassan M., Khan M.N. Conventional plant breeding program for disease resistance. In: Plant Disease Management Strategies for Sustainable Agriculture through Traditional and Modern Approaches. Sustainability in Plant and Crop Protection. Vol. 13. Springer, 2020; 27-51. DOI 10.1007/978-3-030-35955-3_3

Koishihara H., Enoki H., Muramatsu M., Nishimura S., Susumu Y.U.I., Honjo M. Marker associated with powdery mildew resistance in plant of genus *Fragaria* and use thereof. Patent No. US 10,724,093 B2. Washington, DC: U.S. Patent and Trademark Office, 2020

Lerceteau-Kohler E., Guerin G., Denoyes-Rothan B. Identification of SCAR markers linked to *Rca2* anthracnose resistance gene and their assessment in strawberry germplasm. *Theor. Appl. Genet.* 2005;111: 862-870. DOI 10.1007/s00122-005-0008-1

Lyzhin A., Luk'yanchuk I. Marker controlled screening of resistant to red stele root rot (*Rpf1* gene) strawberry selected forms. *BIO Web Conf.* 2021;36:01006. DOI 10.1051/bioconf/20213601006

Miller-Butler M.A., Smith B.J., Kreiser B.R., Blythe E.K. Comparison of anthracnose resistance with the presence of two SCAR markers associated with the *Rca2* gene in strawberry. *Hortic. Sci*. 2019;54(5):793-798. DOI 10.21273/HORTSCI13805-18

Njuguna W. Development and Use of Molecular Tools in *Fragaria*. PhD thesis. Oregon State University, 2010

Sturzeanu M., Coman M., Ciuca M., Ancu I., Cristina D., Turcu A.G. Molecular characterization of allelic status of the *Rpf1* and *Rca2* genes in six cultivars of strawberries. *Acta Hortic.* 2016;1139:107-112. DOI 10.17660/ActaHortic.2016.1139.1

Sturzeanu M., Calinescu M., Fralova L., Klakotskaya N., Ancu I., Sumedrea M., Marin F.C. Assessing some strawberry genotypes used in breeding programme for increasing resistance to diseases. *Fruit Growing Res*. 2017;33:29-34

Sturzeanu M., Ciuca M., Cristina D., Turcu A.G. Use of RAPD and SCAR markers for identification of strawberry genotypes with red stele resistance genes *Rpf1* and fruit rot resistance genes *Rca2* in the hybrid progenies. *Acta Hortic*. 2021;1309:93-100. DOI 10.17660/Acta Hortic. 2021.1309.15

Whitaker V.M. Applications of molecular markers in strawberry. *J. Berry Res*. 2011;1:115-127. DOI 10.3233/BR-2011-013

Whitaker V.M., Knapp S.J., Hardigan M.A., Edger P.P., Slovin J.P., Bassil N.V., Hytönen T., Mackenzie K.K., Lee S., Jung S., Main D., Barbey C.R., Verma S. A roadmap for research in octoploid strawberry. *Hortic. Res.* 2020;7:33. DOI 10.1038/s41438-020-0252-1

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 02.03.2024. После доработки 23.05.2024. Принята к публикации 04.06.2024.

Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции
Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding
2024 • 10 • 2 • 111-118

pismavavilov.ru
DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-13

Обзор

Уникальный сибирский генофонд ржи и его использование в селекции зерновых культур

Н.Н. Ермошкина ✉, А.А. Саламатина, Г.В. Артёмова, К.К. Мусинов, А.С. Сурначев, П.И. Стёпочкин

Аннотация: В статье представлены данные по исследованию и использованию сибирского генофонда ржи для создания сортов озимой ржи, получения озимой тритикале и трансгрессивных форм озимой мягкой пшеницы, превышающих стандартные сорта по урожайности и другим хозяйственно важным признакам и свойствам. В результате селекционной работы созданы конкурентоспособные сорта озимой ржи двух уровней плоидности ($2n = 14$, $2n = 28$), сочетающие в одном генотипе высокую зимостойкость, устойчивость к полеганию, урожайность, качество зерна, а также адаптивность к биотическим и абиотическим стрессам. Для использования в селекционном процессе в условиях Сибири наиболее перспективен сорт озимой ржи Короткостебельная 69. Путем перевода его на тетраплоидный уровень создан зимостойкий, продуктивный, устойчивый к полеганию сорт Тетра короткая, районированный по Западно-Сибирскому и Восточно-Сибирскому регионам. Использование сорта Короткостебельная 69 в отдаленной гибридизации позволило получить зимостойкие короткостебельные сорта озимой тритикале Сирс 57 и Цекад 90 с продуктивностью свыше 6.0 т/га. На основе селекционной линии тритикале ЛМК 462, включающей в родословную сорт Короткостебельная 69, создан сорт озимой мягкой пшеницы Новосибирская 3 с повышенным уровнем зимостойкости.

Ключевые слова: селекция; рожь; тритикале; пшеница; сорт.
Для цитирования: Ермошкина Н.Н., Саламатина А.А., Артёмова Г.В., Мусинов К.К., Сурначев А.С., Стёпочкин П.И. Уникальный сибирский генофонд ржи и его использование в селекции зерновых культур. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;10(2):111-118. DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-13
Финансирование: Работа поддержана бюджетным проектом ИЦиГ СО РАН № FWNR-2022-0018.

Review

The unique Siberian gene pool of rye and its use in the breeding of cereals

N.N. Ermoshkina ✉, A.A. Salamatina, G.V. Artemova, K.K. Musinov, A.S. Surnachev, P.I. Stepochkin

Abstract: The article presents data on the study and use of the Siberian rye gene pool to produce varieties of winter rye, aimed to obtain winter triticale and transgressive forms of winter common wheat that exceed the standard varieties in terms of yield and other economically important traits and properties. As a result of breeding work, competitive varieties of winter rye of two ploidy levels ($2n = 14$, $2n = 28$) have been created, combining in one genotype high winter hardiness, lodging resistance, yield, grain quality, as well as adaptability to biotic and abiotic stresses. The most promising variety for use in the breeding process under Siberian conditions is the winter rye variety Korotkostebelnaya 69. By transferring it to the tetraploid level, a winter-hardy, productive, lodging-resistant variety Tetra Korotkaya was created, zoned in the West Siberian and East Siberian regions. The use of the Korotkostebelnaya 69 variety in distant hybridization made it possible to obtain winter-hardy short-stem winter triticale varieties Sears 57 and Tsekad 90 with a productivity of over 6.0 t/ha. Based on the triticale breeding line LMK 462, which includes the Korotkostebelnaya 69 rye variety in its pedigree, a winter soft wheat variety, Novosibirskaya 3, with an increased level of winter resistance, was produced.

Key words: breeding; rye; triticale; wheat; cultivars.
For citation: Ermoshkina N.N., Salamatina A.A., Artemova G.V., Musinov K.K., Surnachev A.S., Stepochkin P.I. The unique Siberian gene pool of rye and its use in the breeding of cereals. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2024;10(2):111-118. DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-13 (in Russian)
Funding: This work was supported by Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, budget project No. FWNR-2022-0018.

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
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
natali.erm@bk.ru

© Ермошкина Н.Н., Саламатина А.А., Артёмова Г.В., Мусинов К.К., Сурначев А.С., Стёпочкин П.И., 2024

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

Введение

Рожь (*Secale cereale* L.) – важная сельскохозяйственная культура, которая обладает высоким потенциалом продуктивности и уникальными кормовыми, пищевыми и техническими качествами. Как источник питания наиболее ценно зерно ржи: оно содержит полноценные белки, незаменимые аминокислоты, крахмал, витамины, микроэлементы и некрахмальные полисахариды (пентозаны) (Полонский и др., 2018).

Возделывают рожь, прежде всего, в России, Германии, Польше, Беларуси, Украине, Швеции, Дании, Норвегии, Китае, Канаде и США. В последнее время посевные площади под культурой в мире сокращаются, только в Российской Федерации за период 2000–2021 гг. посевные площади уменьшились с 3.5–4.0 до 1.5 млн га (Петрова и др., 2023). Основным ржаносеющим регионом в России является Приволжский федеральный округ, где сосредоточено более 78 % всех посевных площадей этой культуры. Доля остальных федеральных округов в структуре ржаного клина составляет: Южный – 7.7 %, Центральный – 7.2 %, Сибирский – 5.3 %, Уральский – 1.5 %. Незначительные площади заняты под посевы в Северо-Западном, Северо-Кавказском и Дальневосточном федеральных округах (Сафонова и др., 2019).

Западная Сибирь – один из крупных регионов Российской Федерации по производству зерна. Основные посевы сельскохозяйственных культур этого региона сосредоточены в степной и лесостепной зонах, которые отличаются сильной контрастностью климата и резкими колебаниями метеорологических элементов погоды, что обусловливает значительную изменчивость урожайности и валовых сборов (Чекусов, 2020а). Важная роль в стабилизации производства высококачественного зерна озимой ржи в условиях Сибири отводится селекции и семеноводству.

В основе селекции любой сельскохозяйственной культуры лежит разнообразие генетического материала. Генетические ресурсы рода *Secale* L. представлены в мировых коллекциях в количестве 22.2 тыс. образцов (Шлегель, 2015). Сравнительно небольшие размеры коллекции ржи по сравнению с другими зерновыми культурами связаны со сложностью поддержания образцов в чистоте в генных банках, так как рожь относится к аллогамным (перекрёстноопыляющимся) растениям. Поэтому природные популяции ржи представлены преимущественно гетерозиготными растениями. Крупнейший генный банк ржи в мире – Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР) (Россия), он насчитывает 3260 сортообразцов. Коллекция ВИР включает сортовые и другие популяции культурной, сорно-полевой и дикорастущей ржи (Войлоков и др., 2018; Сафонова и др., 2019).

В настоящем обзоре отражены направления формирования уникального сибирского генофонда озимой ржи и его использование в создании новых селекционных форм с хозяйственно ценными признаками и свойствами на основе отдаленной гибридизации.

Селекция диплоидной ржи

Важность ржи для сельского хозяйства России и ряда других стран обусловила ряд исследований, изучающих генетическое разнообразие и структуру популяций ржи (Rabanus-Wallace et al., 2021; Урбан и др., 2022). На первых этапах селекционная работа с этой культурой в Сибири имела важное значение из-за отсутствия стабильности получения урожая, вследствие частичной и полной гибели посевов при перезимовке. Исследования процесса закалки растений, а также динамики признака «морозостойкость» при различной высоте снежного покрова показали, что успешность перезимовки озимой ржи в Сибири определяет уровень ее морозостойкости (Артёмова, 2007). Успешная перезимовка растений ржи связана также с устойчивостью генотипа к низким температурам, длительным анабиозом в зимний период и сохранностью растений.

Основным методом селекции являлся индивидуальный отбор. Поэтому был проведен отбор из местных популяций, которые длительное время возделывали в климатических условиях Сибирского региона, что способствовало естественному отбору мелкосемянных, уникальных по морозо- и зимостойкости форм, длинностебельных и полегающих к периоду созревания (Артёмова, 1999). В результате массового отбора из популяции, полученной при свободном переопылении местных сортов с немецким сортом ржи Шлентитедский, выведен и районирован с 1939 г. сорт Омка, который отличался высокой зимостойкостью, урожайностью 41.5 ц/га и длинностебельностью (Гончаров, 2009).

Дальнейшая селекционная работа была тесно связана с созданием короткостебельных сортов из диплоидных форм ржи для повышения устойчивости к полеганию. При изучении наследования высоты растений озимой ржи были выявлены гены короткостебельности. Наиболее распространен и часто используется в селекции ген короткостебельности *Ddw1* (*Dominant dwarf*), который был обнаружен у естественного мутанта ржи ЕМ-1 (Кобылянский, 1971) и локализован на длинном плече хромосомы 5R (Korzun et al., 1996; Tenhola-Roininen, Tanhuanpaa, 2010). Изначально ему дали название *Hl* (от лат. – *humilus*), однако позже переименовали в *Ddw1*. Помимо снижения высоты доминантный ген *Ddw1* обеспечивает существенное повышение урожайности этой культуры благодаря плейотропному влиянию на многие хозяйственно ценные признаки, а именно: увеличивает длину колоса, число цветков и зерен в колосе, кустистость растений, мощность их корневой системы и площадь листовой поверхности (Кобылянский, 2007; Гончаренко и др., 2019). Возделывание короткостебельных сортов ржи с доминантным геном *Ddw1*, по данным ГСУ, снижает затраты на выращивание 1 га посева на 24 % (Федин, 1984).

У болгарского мутанта ржи К-10028 был обнаружен доминантный ген короткостебельности *Ddw2* (Кобылянский, 1972). Он расположен на хромосоме *7R* (Melz, 1989) и, как и ген *Ddw1*, чувствителен к экзогенному внесению гиббереллиновой кислоты (Börner, Melz, 1988; Börner et al., 1996). Установлено также, что использование доноров с доминантными генами влечет за собой удлинение вегетационного периода (Лисунова, Сергеева, 2001). Для создания неполегающих популяций озимой ржи в СибНИИРС – филиале ИЦиГ СО РАН использовали донор с доминантным контролем короткостебельности – Болгарская низкостебельная (К-10028). На основе популяции К-10028×Омка проведено двукратное насыщающее скрещивание сортом Омка с

Рис. 1. Питомник конкурсного сортоиспытания диплоидной озимой ржи

Fig. 1. The crops of the nursery of the competitive variety testing of diploid winter rye

последующим индивидуально-семейственным отбором. В результате был создан сорт диплоидной ржи Короткостебельная 69, который внесен в Государственный реестр РФ в 1985 г. по Западно-Сибирскому и Дальневосточному регионам[1]. Сорт имел ряд ценных свойств: высокие морозо- и зимостойкость, урожайность 4.1 т/га, устойчивость к полеганию (рис. 1).

Селекция тетраплоидной ржи

После широкого изучения метода полиплоидии растений стало возможным получение новых полиплоидных сортов сельскохозяйственных культур, отличающихся высокими показателями урожайности (Бородкина, 2021). Для решения проблемы мелкозерности сортов диплоидной ржи ($2n = 14$) селекционеры стали переводить их на тетраплоидный уровень ($2n = 28$). У тетраплоидных форм увеличиваются клетки в 1.5–2.0 раза, что ведет к изменению ряда хозяйственно ценных свойств и признаков. Наблюдается увеличение массы растения, зерна, диаметра и толщины стенок соломины, вследствие чего повышается урожайность и устойчивость к полеганию (Мухин, Пугачева, 1967). Среди отрицательных изменений следует отметить увеличение размера пыльцевых зерен, которое приводит к ухудшению перекрестного опыления растений ржи (понижению фертильности) и череззернице в колосе, которая связана с уменьшением озерненности (Попова, 1991).

Особенность сибирского экотипа озимой ржи – высокая морозо- и зимоустойчивость, а также мелкозерность. Масса 1000 зерен диплоидной ржи не превышала 24 г с колоса, а в неблагоприятные засушливые годы имела тенденцию к снижению (Артёмова, 2007). Попытки увеличить размеры зерна путем гибридизации сибирских сортов с европейскими приводили к снижению морозостойкости гибридного материала. После ряда пересевов естественный отбор возвращал гибридные популяции к исходному сибирскому экотипу. При совместной работе В.К. Шумного, И.С. Поповой с Н.С. Владимировым была разработана методика массового получения полиплоидных форм, позволяющая сохранить генетический состав популяций ржи на тетраплоидном уровне и уменьшить череззерницу у полиплоидных растений за счет создания массива пыльцы в популяции C_0 (Артёмова, 1999). На тетраплоидный уровень были переведены сорта Удинская, Бурятская, Долинская, Омка, Вятка, Чулпан, Волжанка, Харьковская 60, Комбайниняй и др. Изучение признаков морозо- и зимостойкости вновь полученных популяций позволило выявить параллелизм изменчивости этих признаков на двух уровнях плоидности. Сибирские формы на тетраплоидном уровне имели высокий уровень сохранности растений после перезимовки и промораживания в холодильных камерах. В 1977–1980 гг. на Государственное испытание были переданы сорта Тетра-Вятка, Тетра-Омка, Тетра-Удинская, Октбрьская 65 (Долинская). Сорт Тетра-Вятка был внесен в Государственный реестр в 1980 г. по Западно-Сибирскому региону. Существенным недостатком полученных тетраплоидных форм была длинная соломина (до 170–180 см) и полегание к периоду созревания, что усложняло уборочные работы и приводило к существенной потере урожайности (Владимиров, 1968; Генетические методы…, 1992).

Поэтому метод автополиплоидии начали сочетать с привлечением в скрещивание источников доминантного типа короткостебельности, что определило новое направление в селекции неполегающих, зимостойких и продуктивных форм ржи, отвечающих требованиям производства. В результате продолжительной селекционной работы на основе удвоения числа хромосом сорта Короткостебельная 69 получена короткостебельная тетраплоидная популяция, из

[1] Реестр селекционных достижений. ФГБУ «ГОССОРТКОМИССИЯ», 2023 [Обновлено 20.10.2023; процитировано 20.10.2023]. Доступно: https://gossortrf.ru/registry/

Рис. 2. Колос и зерно тетраплоидного сорта озимой ржи Тетра короткая (слева) и диплоидного сорта Короткостебельная 69 (справа)

Fig. 2. Ear and grains of the tetraploid variety of winter rye Tetra korotkaya (left) and diploid variety Korotkostebelnaya 69 (right)

которой методом клоновых отборов создан сорт озимой ржи Тетра короткая, включенный в Государственный реестр в 1985 г. по Западно-Сибирскому и Восточно-Сибирскому регионам (Артёмова, 2001). Сорт сохранил свойства морозо- и зимостойкости, устойчивости к полеганию, в то же время увеличилась масса 1000 зерен, превысившая исходный диплоидный сорт по этому показателю в 1.5–2.0 раза, что существенно повысило урожайность до 6 т/га (рис. 2) (Артёмова, 2007).

В 2007 г. внесен в Государственный реестр РФ по Западно-Сибирскому региону тетраплоидный сорт озимой ржи Влада, который создан путем перевода на тетраплоидный уровень диплоидного сорта Чулпан, с последующим индивидуально-семейственным отбором. Средняя урожайность сортов озимой ржи Тетра короткая и Влада на сортоучастках Новосибирской области варьирует от 3.2 до 6.0 т/га, масса 1000 зерен составляет 34.0–42.0 г, зимостойкость 4.2–4.6 балла. Максимальная урожайность 6.3 т/га получена на Маслянинском ГСУ в 2000 г. Сорта Влада и Тетра короткая занимают до 80 % посевных площадей озимой ржи в Новосибирской области, а также широко возделываются в хозяйствах Томской и Кемеровской областях, Алтайском и Красноярском краях (Артёмова и др., 2016). По данным Россельхозцентра РФ, тетраплоидные сорта ржи СибНИИРС – филиала ИЦиГ СО РАН в 2021 г. вошли в рейтинг 10 сортов-лидеров сельскохозяйственных культур по объемам высева в Российской Федерации[2].

Перевод на тетраплоидный уровень местных высокозимо – и морозостойких сортов ржи позволил решить проблему улучшения продуктивности сортов сибирского экотипа за счет увеличения крупности зерна. В настоящее время широкое распространение получила гибридизация тетраплоидных сортов между собой, при этом в качестве материнской формы используют сорта, приспособленные к местным условиям произрастания, а в качестве отцовской – сорта разного эколого-географического происхождения. В Омском аграрном научном центре при создании сорта Сибирь родительскими компонентами были сорта Тетра короткая, Шатиловская тетра и местная репродукция сорта Белта. Особенностью сорта Сибирь являются высокие показатели зимостойкости и качества зерна. Его урожайность была на уровне стандарта Тетра короткая. В последующем был получен сорт Сибирь 4 [Тетра короткая × (Сибирь × Сибирь 3)]. Сорт отличался высокой зимостойкостью и урожайностью (6.72 т/га) (Чекусов, 2020б). Новые тетраплоидные сорта включены в Государственный реестр по Западно-Сибирскому региону в 1999 и 2016 г. соответственно.

[2] Рейтинг 10 сортов (гибридов)-лидеров сельскохозяйственных культур по объемам высева в Российской Федерации. Россельхозцентр; 2023 [Обновлено 20.03.2023; процитировано 20.03.2023]. Доступно: https://rosselhoscenter.ru/files/users/42/Moskva/inf_list/2022/ Информационный_листок__2_b4243.pdf

Селекция зернофуражной ржи

Большинство сортов ржи на территории России относится к категории хлебопекарных с высоким содержанием пентозанов. Зернофуражная рожь в отличие от хлебопекарной должна иметь низкое содержание пентозанов, особенно его водорастворимой фракции (Гончаренко, 2016). Задачи селекции ржи на зернофуражную и хлебопекарную пригодность не совпадают, поэтому необходимо создавать сорта и гибриды, пригодные не только для хлебопечения, но и для использования на корм животным. В коллекции ржи ВИР был проведен поиск источников низкого содержания водорастворимых пентозанов в зерне с использованием оригинального метода клоновых половинок с последующей биохимической оценкой зерна у каждого генотипа. В результате исследования была сформирована популяция из диплоидных сортов ржи Чулпан, Мининская, Енисейка, Короткостебельная 69 с низким содержанием пентозанов (Кобылянский, Солодухина, 2013). Из полученной диплоидной популяции с низким содержанием пентозанов в СибНИИРС – филиале ИЦиГ СО РАН проводится селекционная работа по созданию сортов озимой ржи нового поколения со значительным снижением количества пентозанов в зерне при сохранении хозяйственно ценных признаков и свойств. Создана популяция Новосибирская 17, которая имеет низкое содержание водорастворимых пентозанов (0.5–0.8 %) в зерне. В Красноярском научном центре СО РАН на основе полученного материала В.Д. Кобылянского были созданы зернофуражные (низкопентозановые) сорта диплоидной ржи – Красноярская универсальная и Тагна, которые включены в реестр по Восточно-Сибирскому региону в 2018 и 2023 г. соответственно (Тимина, Плеханова, 2016).

Использование ржи в селекции тритикале

Рожь активно используют в программах по селекции зерновых культур, особенно в межвидовой интрогрессии (Гриб и др., 2014). Благодаря объединения ржи и пшеницы была создана новая зерновая культура тритикале (× *Ttiticosecale* Witmack) (Rimpau, 1891; Würschum et al., 2014).

В ряде случаев гибридные растения имели «промежуточные» признаки и описаны Г.К. Мейстером как нелегитимный ботанический вид *Triticum Secalotriticum saratoviense* Meister (Meister, 1921; Левитский, 1978). Полученные линии тритикале с добавлениями и замещениями хромосом пшеницы хромосомами ржи служат источниками желаемых признаков и хорошей моделью для изучения генов и структурной организации отдельных хромосом ржи (Evtushenko et al., 2019).

В зависимости от плоидности различают окта- и гексаплоидные тритикале. Октаплоидные тритикале (2*n* = 56) получают скрещиванием гексаплоидных пшениц, в основном мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L., с рожью в основном *S. cereale* L. и последующего удвоения числа хромосом у гибридов. Из-за пониженной озерненности колоса сорта октаплоидных тритикале в сельскохозяйственном производстве не используются (Сечняк, Сулима, 1984; Емцева, 2020). В СибНИИРС – филиале ИЦиГ СО РАН в 1981 г. получен гибрид F_1 [(Лютесценс 43 × Мироновская 808) × Короткостебельная 69]. В дальнейшем проростки этого гибрида F_1 обрабатывали водным раствором колхицина для создания тритикале. Полученная тритикале отличалась цитогенетической нестабильностью. В 1989 г. было выделено элитное растение тритикале с гексаплоидным набором хромосом, давшее впоследствии селекционную линию ЛМК 462 (Стёпочкин, 2009). С помощью дифференциального окрашивания хромосом по С-бандингу в кариотипе линии ЛМК 462 определили 28 хромосом пшеницы и 14 хромосом ржи (Стёпочкин, 2012, 2023).

Гексаплоидные тритикале (2*n* = 42) получают при скрещивании 28-хромосомных пшениц (в основном твердой пшеницы *T. durum* Desf.) с рожью *S. cereale* L. с последующим удвоением числа хромосом. Эти формы отличаются более высокой цитологической стабильностью и фертильностью по сравнению с октаплоидными (Lukaszewski, Gustafson, 1987). В СибНИИРС – филиале ИЦиГ СО РАН П.И. Стёпочкиным созданы два озимых короткостебельных сорта зернофуражного направления – Цекад 90 и Сирс 57. Цекад 90 получен методом индивидуального отбора из комбинации скрещивания [(Краснодарская 39 × Цезиум 39) × Короткостебельная 69)] × АД 3/5, который включен в Государственный реестр в 2005 г. по Западно-Сибирскому региону (Стёпочкин, Филатов, 2008). В дальнейшем был создан сорт Сирс 57 из этой же гибридной комбинации с последующим индивидуальным отбором и включен в Государственный реестр в 2009 г. по Западно-Сибирскому региону. Данные сорта характеризуются высокой зимостойкостью, устойчивостью к полеганию, с уровнем продуктивности 4.0–6.0 т/га. Включение в гибридизацию короткостебельного сорта ржи, несущего доминантный ген короткостебельности *Hl* (*Ddw2*), позволило снизить длину соломины на 40–50 см как октаплоидных, так и вторичных гексаплоидных форм тритикале (Артёмова, Стёпочкин, 2009). По данным Россельхозцентра РФ, сорт озимой тритикале Сирс 57 входит в рейтинг 10 сортов лидеров сельскохозяйственных культур по объемам высева в Российской Федерации.

Для повышения хозяйственно ценных свойств пшеницы в качестве источника признаков возможно использовать генетический материал ржи *Secale cereale* L. Присутствие лишь одной хромосомы ржи в геноме пшеницы вызывает различные структурные изменения в кариотипе (Силкова и др., 2014; Иванова и др., 2019). Проводили скрещивания тритикале с пшеницей и получали новые линии пшеницы с замещениями пшеничных хромосом на ржаные. У мягкой пшеницы обнаружены основные транслокации: пшенично-ржаная транслокация *1RS.1BL* и *1RS.1AL* и пшенично-ржаное замещение *1R(1B)* (Моцный и др., 2012). По данным R. Schlegel и V. Korzun (1997) получено более 650 сортов мягкой пшеницы с транслокацией *1RS.1BL* или замещением *1R(1B),* причем среди них с замещением *1R(1B)* лишь около 20 сортов. Хромосома ржи *1R* и ее короткое плечо *1RS* способны полностью компенсировать отсутствие гомеологичных хромосом (плеч) пшеницы у пшенично-ржаных замещенных и транслоцированных форм, обеспечивая цитогенетическую стабильность и высокую фертильность у растений. Наибольшее распространение у сортов мягкой пшеницы получила пшенично-ржаная транслокация *1RS.1BL*., которая описана в основном в сортах европейского происхождения (Yediay et al., 2010). В зависимости от генотипической среды сорта

пшеницы, несущие транслокацию *1RS.1BL*, могут характеризоваться засухоустойчивостью, повышенной урожайностью зерна и увеличением общей биомассы (Hoffmann, 2008).

В СибНИИРС – филиале ИЦиГ СО РАН проведены исследования по созданию сорта озимой мягкой пшеницы Новосибирская 3, несущего пшенично-ржаную транслокацию хромосомы ржи 1R на длинное плечо хромосомы пшеницы 1B. Этот сорт пшеницы получен от скрещивания линии озимой пшеницы Филатовка [(Краснодарская 39 × *Ag. glaucum* × Юбилейная 50] с гексаплоидной тритикале ЛМК 462 [(Лютесценс 43 × Мироновская 808) × Короткостебельная 69] и включен в Государственный реестр в 2014 г. по Западно-Сибирскому и Восточно-Сибирскому регионам (Стёпочкин и др., 2012). Сорт Новосибирская 3 характеризуется повышенным уровнем зимостойкости (более 70 %) и устойчивости к поражению листостебельными патогенами (Артёмова, Лихенко, 2016). При средней урожайности зерна 47.6 ц/га сорт превосходит стандарт на 7.9 ц/га за счет лучшей продуктивной кустистости (до 5.9 шт./м^2) и более крупного зерна (масса 1000 зерен 40.3 г). Растения низкорослые (105–110 см), что обусловливает большую устойчивость к полеганию (4.1 балла).

Заключение

Селекционная работа по ржи в Сибири развивалась в различных направлениях, по которым достигнуты существенные результаты и созданы конкурентоспособные ди- и тетраплоидные сорта озимой ржи, сочетающие в одном генотипе высокую зимостойкость, устойчивость к полеганию, урожайность, качество зерна, а также адаптивность к биотическим и абиотическим стрессам. Для использования в селекционном процессе в резкоконтинентальных условиях Сибири наиболее перспективен сорт озимой ржи Короткостебельная 69. Путем перевода его на тетраплоидный уровень создан зимостойкий, продуктивный, устойчивый к полеганию сорт Тетра короткая, районированный по Западно-Сибирскому и Восточно-Сибирскому регионам. Использование сорта Короткостебельная 69 в отдаленной гибридизации позволило получить зимостойкие короткостебельные сорта озимой тритикале Сирс 57 и Цекад 90 с продуктивностью свыше 6.0 т/га. На основе селекционной линии тритикале ЛМК 462, включающей в родословную сорт Короткостебельная 69, создан сорт озимой мягкой пшеницы Новосибирская 3, с повышенным уровнем зимостойкости. Рассмотренные выше примеры позволяют сделать заключение, что генофонд озимой ржи, включающий сортовые популяции зимостойких форм, служит ценным исходным материалом в селекционных программах по озимой пшенице, ржи и тритикале.

Список литературы / References

Артёмова Г.В. Влияние исходного материала на создание морозостойких форм тетраплоидной ржи. В: Генофонд сельскохозяйственных культур для селекции устойчивых сортов. Новосибирск, 1999;18-21
[Artemova G.V. The influence of the source material on the creation of frost-resistant forms of tetraploid rye. In: The gene pool of agricultural crops for breeding resistant varieties. Novosibirsk, 1999;18-21 (in Russian])

Артёмова Г.В. Результаты и методы селекции зимостойких сортов озимой ржи в условиях Сибири. В: Новые методы селекции озимых колосовых культур. Сб. науч. тр. Уфа: БНИИСХ, 2001;107-113
[Artemova G.V. Results and methods of breeding hardy varieties of winter rye in Siberia. In: New methods of selection of winter cereal crops. Sat. scientific tr. Ufa: BNIISH, 2001;107-113 (in Russian)]

Артёмова Г.В. Результаты и методы селекции озимой ржи в условиях Западной Сибири. *Достижения науки и техники АПК*. 2007;(12):16-17
[Artemova G.V. Results and methods of winter rye breeding in Western Siberia. *Achievements of Science and Technology of Agro-Industrial Complex*. 2007;(12):16-17 (in Russian)]

Артёмова Г.В., Лихенко И.Е. Исторические аспекты и основные результаты научных исследований в СибНИИРС – филиале ИЦИГ СО РАН. *Письма в Вавиловский журнал*. 2016;2(1):23-32
[Artemova G.V., Likhenko I.E. Historical aspects and main results of scientific research at SibNIIRS – branch of ICIG SB RAS. *Letters to Vavilov Journal*. 2016;2(1):23-32 (in Russian)]

Артёмова Г.В., Стёпочкин П.И. Роль Мировой коллекции ржи в создании сибирского генофонда и селекционных форм ржи и тритикале. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2009;166:487-492
[Artemova G.V., Stepochkin P.I. The role of the World collection of rye in Siberian gene pool and breeding forms of rye and triticale producing. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2009;166:487-492 (in Russian)]

Артёмова Г.В., Пономаренко В.И., Стёпочкин П.И. Результаты и методы адаптивной селекции озимых культур в СибНИИРС. В: Генофонд и селекция растений. Тезисы докладов II Международной конференции, посвященной 80-летию СибНИИРС. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2016;9-10
[Artemova G.V., Ponomarenko V.I., Stepochkin P.I. Results and methods of adaptive breeding of winter crops in SiBNIIRS. In: Genepool and Plant Breeding. Abstracts of the II International Conference dedicated to the 80th anniversary of SiBNIIRS. Novosibirsk: ICG SB RAS, 2016;9-10 (in Russian)]

Бородкина А.Г. Полиплоидия – эффективный метод селекции. *Селекция и сорторазведение садовых культур*. 2021;8(1-2):18-20. DOI 10.24411/2500-0454-2021-10105
[Borodkina A.G. Polyploidy is an effective breeding method. *Selektsiya i Sortorazvedeniye Sadovykh Kul'tur*. 2021;8(1-2):18-20. DOI 10.24411/2500-0454-2021-10105 (in Russian)]

Владимиров Н.С. Ускоренное получение растений тетраплоидной ржи. *Селекция и семеноводство*. 1968;(4):41-43
[Vladimirov N.S. Accelerated production of tetraploid rye plants. *Selektsiya i Semenovodstvo*. 1968;(4):41-43 (in Russian)]

Войлоков А.В., Соснихина С.П., Тихенко Н.Д., Цветкова Н.В., Михайлова Е.И., Смирнов В.Г. Петергофская коллекция ржи и ее использование в генетических исследованиях. *Экологическая генетика*. 2018;16(2):40-49. DOI 10.17816/ecogen16240-49
[Voilokov A.V., Sosnikhina S.P., Tikhenko N.D., Tsvetkova N.V., Mikhailova E.I., Smirnov V.G. Peterhof collection of rye and its use in genetic studies. *Ecological Genetics*. 2018;16(2):40-49. DOI 10.17816/ecogen16240-49 (in Russian)]

Генетические методы в селекции растений. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1992
[Genetic methods in plant breeding. Novosibirsk: Nauka. Siberian Branch Publ., 1992 (in Russian)]

Гончаренко А.А. Новые направления в селекции озимой ржи на целевое использование. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2016;2(18):25-32
[Goncharenko A.A. New directions in selection of a winter rye on target use. *Legumes and Groat Crops*. 2016;2(18):25-32 (in Russian)]

Гончаренко А.А., Макаров А.В., Ермаков С.А., Семенова Т.В., Точилин В.Н., Цыганкова Н.В., Скатова С.Е., Крахмалева О.А. Экологическая устойчивость сортов озимой ржи с различным типом короткостебельности. *Российская сельскохозяйственная наука*. 2019;(3):3-9. DOI 10.31857/S2500-2627201933-9
[Goncharenko A.A., Makarov A.V., Ermakov S.A., Semenova T.V., Tochilin V.N., Tsygankova N.V., Skatova S.E., Krakhmaleva O.A. Ecological stability of varieties of winter rye with various type of a short-stems.

Russian Agricultural Science. 2019;(3):3-9. DOI 10.31857/S2500-2627201933-9 (in Russian)]

Гончаров П.Л. Каталог сортов сельскохозяйственных культур, созданных учеными Сибири и включенных в Госреестр РФ (районированных) в 1929–2008 гг. Вып. 4. Новосибирск, 2009
[Goncharov P.L. Catalog of agricultural varieties created by Siberian scientists and included in the State Register of the Russian Federation (zoned) in 1929–2008. Issue 4. Novosibirsk, 2009 (in Russian)]

Гриб С.И., Белько Н.Б., Гордей И.С. Создание новых форм тетраплоидной ржи (*Secale cereale* L., 4x = 28) с включением генетического материала пшеницы (*Triticum aestivum* L.) на основе интрогрессивной гибридизации с тритикале (*Triticosecale Wittm*., 6x = 42). *Земледелие и селекция в Беларуси*. 2014;(50):298-305
[Grib S.I., Belko N.B., Gordey I.S. Development of new tertraploid rye forms (*Secale cereale* L., 4x = 28) involving wheat (*Triticum aestivum* L.) genetic material based on introgressive hybridization with triticale (*Triticosecale Wittm*., 6x = 42). *Zemledeliye i Selektsiya v Belarusi*. 2014;(50):298-305 (in Russian)]

Емцева М.В. Использование генов *Vrn* для создания форм тритикале с разной продолжительностью вегетационного периода (обзор). *Сельскохозяйственная биология*. 2020;55(1):3-14. DOI 10.15389/agrobiology.2020.1.3rus
[Emtseva M.V. The use of *Vrn* genes for creation of triticale forms with different length of vegetation period (review). *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2020;55(1):3-14. DOI 10.15389/agrobiology.2020.1.3eng]

Иванова Ю.Н., Соловей Л.А., Логинова Д.Б., Мирошникова Е.Е., Дубовец Н.И., Силкова О.Г. Создание и характеристика линии мягкой пшеницы с центрической транслокацией *T2DL.2RL*. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;23(7):846-855. DOI 10.18699/VJ19.558
[Ivanova Yu.N., Solovey L.A., Loginova D.B., Miroshnikova E.E., Dubovets N.I., Silkova O.G. The creation and characterization of the bread wheat line with a centric translocation T2DL.2RL. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(7):846-855. DOI 10.18699/VJ19.558 (in Russian)]

Кобылянский В.Д. Новый источник короткостебельности для селекции неполегающей ржи. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1971;(9):58-62
[Kobylyansky V.D. A new source of short-stem for breeding non-growing rye. *Bulletin of Agricultural Science*. 1971;(9):58-62 (in Russian)]

Кобылянский В.Д. К генетике доминантного фактора короткостебельности у ржи. *Генетика*. 1972;8(2):12-17
[Kobylyansky V.D. On genetics of the dominant factor of short-strawed rye. *Genetika*. 1972;8(2):12-17 (in Russian)]

Кобылянский В.Д. Новые селекционные признаки озимой ржи. В: Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке: состояние, проблемы, перспективы. СПб.: ВИР, 2007;476-477
[Kobylyansky V.D. New breeding characteristics of winter rye. In: Genetic resources of cultivated plants in the XXI century: state, problems, prospects. St. Petersburg: VIR, 2007;476-477 (in Russian)]

Кобылянский В.Д., Солодухина О.В. Теоретические основы селекции зернофуражной ржи с низким содержанием водорастворимых пентозанов. *Сельскохозяйственная биология*. 2013;48(2):31-39. DOI 10.15389/agrobiology.2013.2.31rus
[Kobylyansky V.D., Solodukhina O.V. Theoretical foundations of the breeding of grain rye with a low content of water-soluble pentosans. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2013;48(2):31-39. DOI 10.15389/agrobiology.2013.2.31rus (in Russian)]

Левитский Г.А. К истории плодовитых промежуточных константных пшенично-ржаных гибридов. В: Левитский Г.А. Цитогенетика растений. М.: Наука, 1978;251-253
[Levitsky G.A. On the history of prolific intermediate constant wheat-rye hybrids. In: Levitsky G.A. Cytogenetics of Plants. M.: Nauka Publ., 1978;251-253 (in Russian)]

Лисунова С.И., Сергеева О.С. Селекция озимой ржи в Красноярском крае. В: Новые методы селекции озимых колосовых культур. Сб. науч. тр. Уфа: БНИИСХ, 2001;71-80
[Lisunova S.I., Sergeeva O.S. Selection of winter rye in the Krasnoyarsk region. In: New methods of selection of winter cereal crops. Sat. scientific tr. Ufa: BNIISH, 2001;71-80 (in Russian)]

Моцный И.И., Чеботарь С.В., Сударчук Л.В., Галаев А.В., Сиволап Ю.М. Идентификация замены *A (1B)1R* и транслокации *1BL.1RS* в интрогрессионных линиях озимой пшеницы цитогенетическим и молекулярным методами. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012;16(1):217-223
[Motsnyy I.I., Chebotar S.V., Sudarchuk L.V., Galaev A.V., Sivolap Yu.M. Identification of *A (1B)1R* substitution and *1BL.1RS* translocation in winter wheat introgression lines by cytogenetic and molecular methods. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;16(1):217-223 (in Russian)]

Мухин Н.Д., Пугачева Т.И. Результаты селекции озимой тетраплоидной ржи в Беларуссии. *Селекция и семеноводство*. 1967;(5):39-43
[Mukhin N.D., Pugacheva T.I. Results of breeding of winter tetraploid rye in Belarus. *Selektsiya i Semenovodstvo*. 1967;(5):39-43 (in Russian)]

Петрова А.А., Лихенко И.Е., Артёмова Г.В. Актуальность увеличения доли озимой ржи в производственных посевах Западной Сибири. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2023;53(3):53-62. DOI 10.26898/0370-8799-2023-3-6
[Petrova A.A., Likhenko I.E., Artemova G.V. The relevance of increasing the share of winter rye in production crops in Western Siberia. *Siberian Bulletin of Agricultural Science*. 2023;53(3):53-62. DOI 10.26898/0370-8799-2023-3-6 (in Russian)]

Полонский В.И., Лоскутов И.Г., Сумина А.В. Селекция на содержание антиоксидантов в зерне как перспективное направление для получения продуктов здорового питания. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(3):343-352. DOI 10.18699/VJ18.370
[Polonskiy V.I., Loskutov I.G., Sumina A.V. Breeding for antioxidant content in grain as a promising trend in obtaining healthy food products. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(3):343-352. DOI 10.18699/VJ18.370 (in Russian)]

Попова И.С. К методике определения озерненности тетраплоидной ржи. В: Цитогенетические аспекты генетики и селекции растений. Новосибирск, 1991;134-143
[Popova I.S. On the methodology for determining the lake content of tetraploid rye. In: Cytogenetic aspects of genetics and plant breeding. Novosibirsk, 1991;134-143 (in Russian)]

Сафонова И.В., Аниськов Н.И., Кобылянский В.Д. База данных генетических ресурсов коллекции озимой ржи ВИР как средство классификации генетического разнообразия, анализа истории коллекции и эффективного изучения и сохранения. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;23(6):150-156. DOI 10.18699/VJ19.552
[Safonova I.V., Anis'kov N.I., Kobylyansky V.D. The database of genetic resources in the VIR winter rye collection as a means of classification of genetic diversity, analyzing of the collection history and effective study and preservation. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(6):150-156. DOI 10.18699/VJ19.552 (in Russian)]

Сечняк Л.К., Сулима Ю.Г. Тритикале. М., 1984
[Sechnyak L.K., Sulima Yu.G. Triticale. Moscow, 1984 (in Russian)]

Силкова О.Г., Логинова Д.Б., Иванова (Кабаненко) Ю.Н., Бондаревич Е.Б., Соловей Л.А., Штык Т.И., Дубовец Н.И. Интрогрессия хроматина ржи в геном мягкой пшеницы: цитогенетические аспекты. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2014;18(4-1):630-642
[Silkova O.G., Loginova D.B., Ivanova (Kabanenko) Yu.N., Bondarevich E.B., Solovei L.A., Shtyk T.I., Dubovets N.I. Rye chromatin introgression in the bread wheat genome: cytogenetic aspects. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2014;18(4-1):630-642 (in Russian)]

Стёпочкин П.И. Внутривидовая классификация октаплоидных тритикале. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2009;7(199):23-29
[Stepochkin P.I. Intraspecific classification of octoploid triticales subspecies. *Siberian Bulletin of Agricultural Science*. 2009;7(199):23-29 (in Russian)]

Стёпочкин П.И. Создание и селекционное использование генофонда пшеницы и тритикале в СибНИИРС. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012;16(1):33-36
[Stepochkin P.I. The development of a gene pool of wheat and triticale

and its use in breeding. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;16(1):33-36 (in Russian)]

Стёпочкин П.И. Некоторые особенности созданных разными способами тритикале. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;9(3):126-131. DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-16
[Stepochkin P.I. Some peculiarities of triticale made by different ways. *Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;9(3):126-131. DOI 10.18699/LettersVJ-2023-9-16 (in Russian)]

Стёпочкин П.И., Филатов В.И. Характеристика и питательная ценность зерна озимой тритикале Цекад 90. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2008;(2):47-53
[Stepochkin P.I., Filatov V.I. Characteristic and grain nutritive value of the Tsecad 90 of winter triticale. *Siberian Bulletin of Agricultural Science*. 2008;(2):47-53 (in Russian)]

Стёпочкин П.И., Пономаренко В.И., Першина Л.А. Осадчая Т.С., Трубачеева Н.В. Использование отдалённой гибридизации для создания селекционного материала озимой пшеницы. *Достижения науки и техники АПК*. 2012;(6):37-38
[Stepochkin P.I., Ponomarenko V.I., Pershina L.A., Osadchaya T.S., Trubacheeva N.V. Utilization of distant hybridization for development of breeding material of winter wheat. *Achievements of Science and Technology of the Agro-Industrial Complex*. 2012;(6):37-38 (in Russian)]

Тимина М.А., Плеханова Л.В. Результаты изучения перспективного сортономера озимой ржи Красноярская универсальная. *Достижения науки и техники АПК*. 2016;30(6):29-31
[Timina M.A., Plekhanova L.V. Results of the study of a promising variety of winter rye Krasnoyarskaya universalnaya. *Achievements of Science and Technology of Agro-Industrial Complex*. 2016;30(6):29-31 (in Russian)]

Урбан Э.П., Гордей С.И., Артюх Д.Ю., Гордей И.С. Направления, методы и результаты селекции ржи (*Secale cereale* L.) в Беларуси. *Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя аграрных навук*. 2022;60(2):160-170. DOI 10.29235/1817-7204-2022-60-2-160-170
[Urban E.P., Hardzei S.I., Artjukh D.U., Hardzei I.S. Directions, methods and results of rye (*Secale cereale* L.) breeding in Belarus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Agrarian Series*. 2022;60(2):160-170 (in Russian)]

Федин М.А. Государственное сортоиспытание на современном этапе: итоги, задачи, проблемы. *Селекция и семеноводство*. 1984;(6):2-7
[Fedin M.A. State variety testing at the present stage: results, tasks, problems. *Selektsiya i Semenovodstvo*. 1984;(6):2-7 (in Russian)]

Чекусов М.С. История и перспективы развития селекционно-семеноводческого центра ФГБНУ «Омский АНЦ» в юбилейной ретроспективе. *Достижения науки и техники АПК*. 2020а;34(10):5-8
[Chekusov M.S. History and prospects of development of the breeding and seed-growing center of the Omsk ANC in the anniversary retrospective. *Achievements of Science and Technology of Agro-Industrial Complex*. 2020a;34(10):5-8 (in Russian)]

Чекусов М.С. Сорта сельскохозяйственных культур селекции ФГБНУ «Омский АНЦ»: каталог. Омск, 2020б
[Chekusov M.S. Varieties of agricultural crops of the Federal State Budgetary Budgetary Institution «Omsk ASC»: catalog. Omsk, 2020b (in Russian)]

Шлегель Р. Селекция гибридных форм как стимул развития молекулярно-генетических исследований у ржи. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2015;19(5):589-603. DOI 10.18699/VJ15.076
[Shlegel R. Hybrid breeding boosted molecular genetics in rye. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2015;19(5):589-603. DOI 10.18699/VJ15.076 (in Russian)]

Börner A., Melz G. Response of rye genotypes differing in plant height to exogenous gibberellic acid application. *Arch. Züchtungsforsch*. 1988;18(2):71-74

Börner A., Plaschke J., Korzun V., Worland A.J. The relationships between the dwarfing genes of wheat and rye. *Euphytica*. 1996;89(1):69-75. DOI 10.1007/bf00015721

Evtushenko E.V., Lipikhina Y.A., Stepochkin P.I., Vershinin A.V. Cytogenetic and molecular characteristics of rye genome in octoploid triticale (× *Triticosecale* Wittmack). *Comp. Cytogenet*. 2019;13(4):423-434. DOI 10.3897/CompCytogen.v13i4.39576

Hoffmann B. Alteration of drought tolerance of winter wheat caused by translocation of rye chromosome segment 1RS. *Cereal Res. Commun*. 2008;36(2):269-278. DOI 10.1556/CRC.36.2008.2.7

Korzun V., Meltz G., Börner A. RFLP mapping of the dwarfing (*Ddw1*) and hairy peduncle (*Hp*) genes on chromosome 5 of rye (*Secale cereale* L.). *Theor. Appl. Genet*. 1996;92(8):1073-1077. DOI 10.1007/BF00224051

Lukaszewski A.J., Gustafson J.P. Cytogenetics of triticale. In: Janick J. (Ed.). Plant Breeding Reviews. Volume 5. Wiley, 1987;41-93. DOI 10.1002/9781118061022.ch3

Meister G.K. Natural hybridization of wheat and rye in Russia. *J. Hered.* 1921;12(10):467-470. DOI 10.1093/oxfordjournals.jhered. a102049

Melz G. *Beiträge* zur Genetik des Roggens (*Secale cereale* L.). Diss. B, AdL der DDR. Berlin, 1989

Rabanus-Wallace M.T., Hackauf B., Mascher M., Lux T., Wicker T., Gundlach H., Baez M., Houben A., Mayer K.F.X., Guo L., Poland J., Pozniak C.J., Walkowiak S., Melonek J., Praz C.R., Schreiber M., Budak H., Heuberger M., Steuernagel B., Wulff B., Börner A., Byrns B., Čížková J., Fowler D.B., Fritz A., Himmelbach A., Kaithakottil G., Keilwagen J., Keller B., Konkin D., Larsen J., Li Q., Myśków B., Padmarasu S., Rawat N., Sesiz U., Biyiklioglu-Kaya S., Sharpe A., Šimková H., Small I., Swarbreck D., Toegelová H., Tsvetkova N., Voylokov A.V., Vrána J., Bauer E., Bolibok-Bragoszewska H., Doležel J., Hall A., Jia J., Korzun V., Laroche A., Ma X.F., Ordon F., Özkan H., Rakoczy-Trojanowska M., Scholz U., Schulman A.H., Siekmann D., Stojałowski S., Tiwari V.K., Spannagl M., Stein N. Chromosome-scale genome assembly provides insights into rye biology, evolution and agronomic potential. *Nat. Genet*. 2021;53(4):564-573. DOI 10.1038/s41588-021-00807-0

Rimpau W. Kreuzungsprodukte landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. *Landwirthschaftliche Jahrbücher*. 1891;22:335-371

Schlegel R., Korzun V. About the origin of *1RS.1BL* wheat-rye chromosome translocations from Germany. *Plant Breeding*. 1997;116(6):537-540. DOI 10.1111/j.1439-0523.1997.tb02186.x

Tenhola-Roininen T., Tanhuanpaa P. Tagging the dwarfing gene *Ddw1* in a rye population derived from doubled haploid parents. *Euphytica*. 2010;172:303-312. DOI 10.1007/s10681-009-9982-8

Würschum T., Liu W., Alheit K.V., Tucker M.R., Gowda M., Weissmann E.A., Hahn V., Maurer H.P. Adult plant development in triticale ×*Triticosecale* Wittmack) is controlled by dynamic genetic patterns of regulation. *G3 (Bethesda)*. 2014;4(9):1585-1591. DOI 10.1534/g3.114.012989

Yediay F.E., Baloch F.S., Kilian B., Özkan H. Testing of rye-specifc markers located on 1RS chromosome and distribution of 1AL.RS and 1BL.RS translocations in Turkish wheat (*Triticum aestivum* L., *T. durum* Desf.) varieties and landraces. *Genet. Resour. Crop Evol.* 2010;57(1):119-129. DOI 10.1007/s10722-009-9456-9

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 22.11.2023. После доработки 04.03.2024. Принята к публикации 15.03.2024.

Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции
Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding
2024 • 10 • 2 • 119-131

pismavavilov.ru
DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-14

Обзор

Использование системы ЦМС-*Rf* в гибридной селекции подсолнечника

Н.В. Трубачеева [1, 2] ✉, Е.А. Салина [1, 2], В.К. Шумный [1]

Аннотация: Подсолнечник является важнейшей масличной культурой во многих регионах мира благодаря широкой адаптивности к различным агроклиматическим условиям и типам почв, высокому качеству масла, содержанию белка. Доступность цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС), наряду с источниками восстановления фертильности, привела к использованию гетерозисных гибридов в качестве основной технологии возделывания подсолнечника для промышленных целей. К задачам гетерозисной селекции подсолнечника относится создание гибридов, обладающих высокой продуктивностью и комплексной устойчивостью к биотическим и абиотическим стрессовым факторам. Почти все коммерческие гибриды подсолнечника основаны на одном типе ЦМС – PET1, что обусловливает их высокую генетическую однородность и уязвимость к воздействию меняющихся условий среды. Расширение генетического разнообразия родительских линий и выявление альтернативных систем ЦМС-*Rf*, а также разработка и апробация молекулярных маркеров, сцепленных с генами-восстановителями фертильности и специфичных для различных типов цитоплазм, считаются одной из актуальных задач для развития технологии гибридной селекции подсолнечника. Данный обзор посвящен рассмотрению теоретических и практических вопросов, связанных с использованием системы ЦМС-*Rf* в селекции подсолнечника, молекулярно-генетических основ признаков мужской стерильности и восстановления фертильности, и достижений в области молекулярного маркирования данных признаков.
Ключевые слова: подсолнечник; гибридная селекция; цитоплазматическая мужская стерильность; гены восстановления фертильности; молекулярные маркеры.
Для цитирования: Трубачеева Н.В., Салина Е.А., Шумный В.К. Использование системы ЦМС-*Rf* в гибридной селекции подсолнечника. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;10(2):119-131. DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-14
Финансирование: Работа выполнена при финансовой поддержке бюджетного проекта FWNR 2022-0017.

Review

The use of CMS/*Rf* system for sunflower hybrid breeding

N.V. Trubacheeva [1, 2] ✉, E.A. Salina [1, 2], V.K. Shumny [1]

Abstract: Sunflower is a globally significant oilseed crop due to its ability to grow in different agroecological conditions and soil types, high oil quality, and protein content. The discoveries of the first cytoplasmic male sterility (CMS) source and the identification of corresponding restorer genes led to changing sunflower production to hybrid breeding for industrial applications. Basic directions in sunflower hybrid breeding include developing high seed and oil yield hybrids resistant to dominant diseases and tolerant to drought. In sunflower, CMS PET1 is the only CMS cytoplasm worldwide used for hybrid breeding resulting in genetic vulnerability of hybrids to biotic and abiotic stresses. Use of additional CMS/*Rf* sources would diversify the gene pool of the crop and reduce genetic vulnerability, and the development of molecular markers linked to fertility restoration genes and specific to different types of cytoplasm remains a goal of sunflower breeding. In this paper, we give a review of the genetic studies and breeding techniques that are related to the use of the CMS-*Rf* system, the molecular mechanisms of male sterility and fertility restoration, and using modern molecular tools in sunflower breeding.
Key words: sunflower; hybrid breeding; cytoplasmic male sterility; fertility restoration genes; molecular markers.
For citation: Trubacheeva N.V., Salina E.A., Shumny V.K., The use of CMS/*Rf* system for sunflower hybrid breeding. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2024;10(2):119-131. DOI 10.18699/letvjgb-2024-10-14 (in Russian)
Funding: This work was supported by the budget project FWNR 2022-0017.

[1] Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
[2] Курчатовский геномный центр ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия
Kurchatov Genomic Center of ICG SB RAS, Novosibirsk, Russia

✉ natas@bionet.nsc.ru
© Трубачеева Н.В., Салина Е.А., Шумный В.К., 2024

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

Введение

Подсолнечник *Helianthus annuus* L. является одной из основных масличных культур во всем мире и главной – в Российской Федерации. Он был одомашнен в Северной Америке около 4000–5000 лет назад, но в России как масличная культура был выведен в первой половине XX в., когда в селекционных программах В.С. Пустовойта содержание масла в семенах подсолнечника было увеличено с 25–30 до 45–50 % (Пустовойт, 1971). Так, в 1958 г. был создан сорт Передовик с содержанием масла более 50 %, который в числе других сортов послужил основой для селекции высокомасличных и высокоурожайных сортов во многих странах (Fick, Miller, 1997). По объему производства подсолнечное масло занимает четвертое место после пальмового, соевого и рапсового, на его долю приходится 12 % мирового производства растительных масел (Rauf et al., 2017). Хорошая адаптация подсолнечника к различным климатическим и почвенным условиям способствовала его возделыванию в качестве масличного растения во многих регионах мира (Forleo et al., 2018), но основные площади возделывания подсолнечника находятся в Российской Федерации, Украине и Аргентине (Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2024).

Важной стратегией современного производства семян подсолнечника является получение высокопродуктивных гетерозисных гибридов F_1, а целями селекции – высокая урожайность семян и высокое содержание масла в них, а также устойчивость растений подсолнечника к гербицидам, вредителям и болезням (Бочковой и др., 2019). Внедрение гибридных сортов и последующее использование гетерозиса стали прорывом, позволившим увеличить потенциал урожайности примерно на 25 % (López-Pereira et al., 1999). Несмотря на то что были выявлены генетические компоненты урожайности, непосредственно влияющие на урожай семян, такие как масса семян в корзинке и масса 1000 семянок, основные достижения в повышении урожайности подсолнечника в большей степени были связаны с улучшением комбинационной способности родительских форм, а также отбором адаптивных генотипов к неблагоприятным условиям, например с повышенной устойчивостью к болезням (Sadras et al., 2000; Fernández-Martínez et al., 2009).

Для получения коммерческих гибридов подсолнечника используется система генетического контроля опыления растений, состоящая из материнских линий с мужской стерильностью, несущих цитоплазму PET1, и отцовских линий-восстановителей фертильности пыльцы – доноров ядерного гена восстановления фертильности *Rf1* (restoration of fertility) (Dimitrijevic, Horn, 2018). Использование единственной системы ЦМС-*Rf* (цитоплазматическая мужская стерильность – восстановление фертильности пыльцы) делает культуру уязвимой к неблагоприятным факторам из-за генетической однородности. Поэтому одной из ключевых задач селекции подсолнечника считают расширение генетического разнообразия путем привлечения новых генотипов – источников ЦМС и соответствующих ей линий – восстановителей фертильности и закрепителей стерильности (Jan, Vick, 2007).

В задачи настоящего обзора входило рассмотрение вопросов, связанных с использованием системы ЦМС-*Rf* в селекции подсолнечника, молекулярно-генетических механизмов, лежащих в основе проявления признаков мужской стерильности и восстановления фертильности, а также применения современных методов молекулярного маркирования для оптимизации технологии гибридной селекции подсолнечника.

Гибридная селекция подсолнечника

После кукурузы подсолнечник представляет собой вторую по значимости культуру, основанную на гибридной селекции, более 90 % посевов которой выращивается из гибридных семян (Seiler et al., 2017). Это обусловлено тем, что для гибридов F_1, в отличие от сортов-популяций, характерен более высокий потенциал урожайности и выровненность по основным морфологическим признакам (высота растений, наклон корзинки, сроки цветения и созревания), что позволяет снизить затраты на производство продукции (Bohra et al., 2016). Кроме того, в гибриды легче интрогрессировать гены устойчивости к болезням, поскольку большинство таких генов наследуются как доминантные, для передачи которых гибриду достаточно иметь одну родительскую линию с геном устойчивости в гомозиготном состоянии (Таволжанский, 2000). К преимуществам гибридов относят также их повышенную самофертильность, позволяющую получить более высокую урожайность в условиях недостатка насекомых-опылителей. Самофертильность гибридов в настоящее время составляет 75–85 %, тогда как у сортов-популяций этот показатель редко превышает 10 %, что является одним из главных факторов снижения их урожайности (Fick, 1978a; Arshi, 1988; Бочковой и др., 2021).

В гибридной селекции подсолнечника выделяют такие направления, как масличное, масличное с измененным жирнокислотным составом (высокоолеиновые и высокопальмитиновые гибриды), кондитерское (для непосредственного употребления семян), декоративное (Jocic et al., 2015). В последние годы получены гибриды с устойчивостью к гербицидам имидозалиноновой группы, позволяющие эффективно бороться не только с сорняками, но и с растением-паразитом заразихой *Orobanche cumana*. В отличие от большинства культур, у которых устойчивые к гербицидам генотипы создавались с помощью генной инженерии, у подсолнечника устойчивость к гербицидам была обнаружена в природе у дикорастущих форм подсолнечника однолетнего *H. annuus* L. и перенесена в генотип культурных линий путем гибридизации (Miller et al., 2006).

Первые попытки создания гибридов подсолнечника базировались на использовании ГМС (генной, или ядерной, мужской стерильности) и морфологических маркеров. Первоначальные исследования в СССР (Морозов, 1947) и Канаде (Unrau, 1947; Putt, 1962) показали, что экспериментальные гибриды превосходили по урожайности контрольные сорта на 160–189 %. Однако практическому получению гибридных семян препятствовало отсутствие подходящего типа мужской стерильности. Событиями, которые привели к переходу производства семян подсолнечника на основе гибридной селекции, были открытие первого источника ЦМС, а также идентификация источника гена восстановления фертильности пыльцы (Leclercq, 1969; Kinman, 1970). После

этого в США потребовалось всего пять лет для полного перехода от возделывания сортов подсолнечника к гибридам. Схемы селекции всех компонентов гетерозисной селекции (линий-закрепителей стерильности, линий-восстановителей фертильности, самих гибридов) уже были ранее разработаны на кукурузе (Putt, 1978).

Известно, что максимальный эффект гетерозиса обеспечивается при гибридизации генетически разнородного исходного материала, обладающего высокой комбинационной способностью по хозяйственно ценным признакам. Для получения F_1 гибридов подсолнечника в качестве родителей необходимы самоопыленные инбредные линии, которые максимально генетически выровнены, а на их создание должно уходить от 4 до 8 лет (Miladinovic et al., 2012). Процесс создания инбредных линий состоит из двух подэтапов: создания линий-закрепителей стерильности и линий-восстановителей фертильности. Одновременно проводится изучение этих линий по хозяйственно ценным признакам и устойчивости к биотическим и абиотическим факторам. Процесс создания линий-закрепителей стерильности сопровождается их переводом в ЦМС-форму с помощью возвратных скрещиваний с источником ЦМС, чтобы получить две линии с идентичными ядерными геномами, но различающиеся по цитоплазме: с нормальной (B) и стерильной (A). Одновременно с преобразованием в ЦМС-форму проводятся тест-скрещивания с лучшими линиями-восстановителями фертильности для оценки общей комбинационной способности в сравнительном эксперименте в поле (Ткаченко и др., 1991).

Инбредные линии используются главным образом для получения простых межлинейных или трехлинейных гибридов подсолнечника с использованием ЦМС и системы восстановления фертильности. Простые гибриды создают путем опыления мужски стерильной линии (A) линией-восстановителем мужской фертильности (R). Трехлинейные гибриды получают скрещиванием линии A с неродственной линией-закрепителем стерильности (B) для получения мужски стерильного гибрида, который затем скрещивают с линией R для получения трехлинейного мужски фертильного гибрида. Как правило, простые межлинейные гибриды обладают максимальной потенциальной продуктивностью по сравнению с трехлинейными и отличаются большей генетической однородностью (Miller, 1987). Трехлинейные гибриды создают в первую очередь для снижения себестоимости семян, так как выход семян у таких гибридов в 1.5–2.0 раза выше, чем у простых межлинейных, у которых урожайность материнской формы снижена из-за инбредной депрессии (Fick, 1978b). Благодаря более высокой гетерозиготности трехлинейные гибриды считаются более стабильными, чем простые, при выращивании в различных экологических условиях (Schuster, Friedt, 1988).

Необходимо отметить, что потенциальная урожайность семян у гибридов в значительной степени определяется взаимодействием генотип–среда и зависит от почвенно-климатических условий, а также от уровня технологии возделывания (Fernandez et al., 2009; Бочковой и др., 2019). В Российской Федерации сорта-популяции занимают около 30 %, а межлинейные гибриды, в основном зарубежной селекции – около 70 % посевных площадей (Бочковой и др., 2021). Однако широкое внедрение зарубежного семенного материала не привело к существенному повышению урожайности, что объясняют его низкой адаптивностью к местным условиям (Бочковой и др., 2019). В связи с этим развитие региональных селекционных программ по созданию сортов и гибридов подсолнечника, наиболее оптимально отвечающих потребностям сельского хозяйства, остается актуальной задачей.

Использование ЦМС для получения гибридов подсолнечника

Цитоплазматическая мужская стерильность – это проявление несовместимости между митохондриальным и ядерным геномами, которая приводит к неспособности растения производить жизнеспособную пыльцу (Postel, Touzet, 2020) и описана более чем у 150 видов растений (Chen Z. et al., 2017). Она может возникать спонтанно (Serieys, 2005), в результате внутривидовых или межвидовых скрещиваний (Leclercq, 1969; Liu et al., 2014), а также индуцироваться мутагенами и гормонами (Jan, Rutger, 1988). ЦМС передается по материнской линии, и ее детерминанты возникают в результате структурных перестроек митохондриального (мт) генома, для которых обычно отсутствуют гомологичные, ассоциированные с ЦМС последовательности у разных видов, что предполагает их множественное происхождение (Horn et al., 2014; Garayalde et al., 2015). Общей стратегией создания форм с ЦМС является скрещивание между отдаленно родственными популяциями одного вида либо между разными видами, когда при сочетании чужеродных цитоплазматических и ядерных геномов может происходить образование химерных вариантов мт-генов (Horn et al., 2014). Считают, что связанные с ЦМС варианты мтДНК могут поддерживаться в естественных популяциях благодаря их способности производить мужски стерильные растения как репродуктивно более успешные за счет отсутствия у них затрат на производство пыльцы по сравнению с гермафродитными (обоеполыми) растениями (Budar et al., 2003). ЦМС как проявление постзиготической репродуктивной изоляции при отдаленной гибридизации, а также соответствующие ей гены восстановления фертильности пыльцы относят к важным факторам видообразования у покрытосеменных растений (Rieseberg, Blackman 2010; Chen Z. et al., 2017).

В зависимости от своего происхождения ЦМС классифицируется как аутоплазматическая (спонтанные или индуцированные мутации мт-геномов внутри вида) или аллоплазматическая (результат отдаленных скрещиваний, приводящих к несовместимости между ядерным и цитоплазматическими геномами). Первый стабильный источник аллоплазматической ЦМС подсолнечника типа PET1 был получен в результате межвидового скрещивания дикого однолетнего вида *H. petiolaris* subsp. *petiolaris* Nutt. с культурным видом подсолнечника *H. annuus* (сорт Армавирский 3497) и последующих возвратных скрещиваний с *H. annuus* (Leclercq, 1969). Вскоре был обнаружен доминантный ген *Rf1* в линии подсолнечника T660006-2-1, который восстанавливал фертильность пыльцы у линий, несущих цитоплазму PET1 (Kinman, 1970). Известен и второй доминантный ген, *Rf2*, комплементарный гену *Rf1*, который восстанавливает фертильность

пыльцы на цитоплазме PET1. Но поскольку он встречается почти во всех инбредных линиях подсолнечника, включая линии-закрепители стерильности для цитоплазмы PET1, то линии-носители этого гена не используются для практических целей (Horn et al., 2003; Serieys, 2005). Восстановление фертильности под действием доминантных ядерных генов важно для получения полностью фертильных гибридов F_1, что позволяет применять системы ЦМС-*Rf* для коммерческого производства гибридных семян (Bohra et al., 2016).

В целом создание гибридов подсолнечника с использованием системы ЦМС включает в себя получение трех различных линий: 1) ЦМС-линия, которая имеет цитоплазму, способную индуцировать мужскую стерильность; 2) почти изогенная ей линия-закрепитель стерильности с цитоплазмой фертильного типа для производства пыльцы, необходимой для размножения материнской формы без гена-восстановителя *Rf*; 3) линия-восстановитель фертильности, которая несет доминантный ядерный ген(ы) *Rf* (*Rf1Rf1*). Данная линия необходима для восстановления фертильности ЦМС-линии, но имеет отличный от нее генотип, который при скрещивании дает гетерозиготную комбинацию генов (Kaul, 1988; Budar et al., 2003). Предполагается, что этот гибридный генотип будет проявлять гетерозис и демонстрировать повышенную биомассу, в том числе семян.

У подсолнечника PET1-типа ЦМС ассоциирована с мутацией в мт-геноме, в результате которой экспрессируется новая открытая рамка считывания *orfH522*, совместно транскрибируемая с геном *atp1*, что приводит к синтезу мембран-связанного белка 16 кДа (Horn et al., 1991). Восстановление фертильности связано с тканеспецифическим посттранскрипционным снижением котранскрипта *atp1* и *orfH522* в пыльниках и соответствующим снижением содержания белка 16 кДа (Monéger et al., 1994). В большинстве случаев ЦМС подсолнечника морфологически проявляется как сильная редукция пыльников и отсутствие пыльцы, что обусловлено нарушениями нормального протекания микроспорогенеза. У форм с цитоплазмой PET1-типа наблюдается преждевременная запрограммированная клеточная гибель тапетальных клеток, которая затем распространяется на другие ткани пыльника (Balk, Leaver, 2001). Предложены различные модели, объясняющие, каким образом ЦМС может вызывать мужскую стерильность у растений. Во всех случаях предполагается связь между нарушением окислительно-восстановительных процессов и выработкой энергии в митохондриях, что ведет к гибели спорофитных клеток, главным образом тапетума, или мужских гамет (Chen L., Liu, 2014).

Расширение разнообразия источников цитоплазматической мужской стерильности

Чтобы получить гибриды, необходимо препятствовать самоопылению материнских растений, для чего используют несколько способов, включая физическое удаление пыльников (кастрация), а также химические или генетические методы, которые вызывают стерильность пыльцы, например ГМС (генетическая мужская стерильность) и ЦМС (Chen L., Liu, 2014). Наиболее оптимальным при создании гетерозисных гибридов подсолнечника является использование ЦМС с полным восстановлением фертильности пыльцы у гибридов F_1 (Таволжанский, 2000).

У подсолнечника идентифицировано более 72 типов ЦМС, причем около половины из них имеет происхождение от дикорастущих форм вида *H. annuus* (Seiler et al., 2017). Некоторые типы цитоплазм, ассоциированные с признаком мужской стерильности, охарактеризованы на молекулярном уровне (Reddemann, Horn, 2018; Makarenko et al., 2019a, b; Azarin et al., 2023). Однако почти все коммерческие гибриды в настоящее время созданы на основе только одного типа ЦМС – PET1, обнаруженного у межвидового гибрида *H. petiolaris* × *H. annuus*. Использование только одного типа цитоплазмы ЦМС приводит к высокой генетической однородности гибридов подсолнечника и, как показано на примере Т-цитоплазмы у кукурузы, сопряжено с высоким риском развития патогенов, специализирующихся на этой цитоплазме, что создает потенциальную угрозу эпифитотий, вызывающих значительные потери урожая (Dimitrijevic, Horn, 2018). Поэтому во многих исследованиях подчеркивается необходимость увеличения разнообразия используемых типов ЦМС не только для улучшения агрономически важных характеристик, но и для снижения генетической уязвимости (Gill, 1993).

Положительное влияние определенного типа цитоплазмы на хозяйственно ценные признаки было подтверждено многими исследователями. Например, гибриды подсолнечника с цитоплазмами типов ANL1, ANL2, MAX1, PEF1, PET2 и ANN4 демонстрировали хорошие сельскохозяйственные показатели по различным признакам, в том числе по высоте растений и содержанию масла в семенах (Horn, Friedt, 1997). Гибриды подсолнечника, выведенные с использованием двух новых источников ЦМС, а именно FMS и IMS, имели гораздо более высокое содержание масла по сравнению с гибридом на основе ЦМС типа PET-1 (Meena et al., 2013). ЦМС-цитоплазмы E002-91A, ARG-2A и ARG-3A от *H. argophyllus* у гибридов показали высокую комбинационную способность для повышения урожайности семян как в нормальных условиях, так и при дефиците влаги (Tyagi, Dhillon, 2016; Tyagi et al., 2020).

Одним из источников ЦМС является цитоплазма PET2 (CMG-1), открытая при межвидовом скрещивании *H. petiolaris* × *H. annuus* (Whelan, Dedio, 1980), которая отличается от цитоплазмы PET1 (Makarenko et al., 2018). Молекулярный анализ показал, что в митохондриальном геноме PET2 отсутствуют последовательности, гомологичные *orfH522*, характерной для цитоплазмы PET1. В ее митохондриальной ДНК были идентифицированы две новые открытые рамки считывания – *orf288* и *orf231*, которые совместно транскрибируются (Reddemann, Horn, 2018). Предполагают, что эти же открытые рамки считывания характерны и для ЦМС цитоплазмы GIG1, обнаруженной при межвидовом скрещивании *H. giganteus* × *H. annuus* (Reddemann, Horn, 2018). Стерильный тип цитоплазмы PEF1 был получен в результате скрещивания *H. petiolaris* ssp. *fallax* × *H. annuus*, его связывают с изменениями в митохондриальном гене *atp9* (Serieys, Vincourt, 1987). Изучение источника ЦМС MAX1 показало,

что ее молекулярная организация значительно отличается от PET1 и PET2, а новая открытая рамка считывания *orf1287* может играть ключевую роль в формировании фенотипа ЦМС (Makarenko et al., 2019). Имеются сообщения о разработке системы ЦМС-*Rf* на основе цитоплазмы RIG0 от многолетнего вида *H. rigidus* и источника восстановления фертильности, выделенного от скрещивания *H. petiolaris* × *H. annuus*. Сравнительное изучение гибридов с цитоплазмами RIG0 и PET-1 выявило различия в формировании морфобиологических признаков, а по проявлению хозяйственно ценных признаков носители цитоплазмы RIG0 практически не уступали гибридам на основе ЦМС PET1 (Гаврилова, Рожкова, 2005; Усатов и др., 2010). Для ряда новых источников ЦМС были идентифицированы линии-восстановители фертильности пыльцы и линии-закрепители стерильности (Havekes et al., 1991; Horn, Friedt, 1997).

Разнообразие существующих митотипов, ассоциированных с ЦМС, предоставляет потенциальные возможности по созданию эффективных систем ЦМС-*Rf*, отличающихся от классической на основе цитоплазмы PET1. Однако за исключением митотипов PET1 и PET2, для которых были опубликованы полные последовательности мтДНК, организация на молекулярном уровне других митотипов и механизмы взаимодействия ядерных и цитоплазматических геномов изучены недостаточно, что приводит к ограничению их внедрения в коммерческую гибридную селекцию (Makarenko et al., 2018). Среди других причин отмечают их нестабильность в широком диапазоне условий выращивания (Rajanna et al., 1998); проблемы восстановления фертильности гибридов под действием ядерных генов, эффективных для линий с цитоплазмой PET-1 (Meena et al., 2013); отсутствие информации об известных генах-восстановителях фертильности, специфичных для этих цитоплазм (Serieys, 1994). Кроме того, дикорастущие источники цитоплазмы могут оказывать негативное влияние на урожайность, устойчивость к полеганию, размер корзинки и содержание масла (Nooryazdan et al., 2010; Jan et al., 2014; Tyagi et al., 2020).

Гены-восстановители фертильности *Rf*

С открытием ядерных генов *Rf*, способных подавлять фенотип цитоплазматической мужской стерильности, стало возможным использовать генетические системы, основанные на использовании ЦМС и генов *Rf*, для практического применения эффекта гетерозиса у экономически важных культур (кукуруза, подсолнечник, рис, сорго, сахарная свекла, рапс и др.) (Bohra et al., 2016). Большинство генов *Rf* кодируют белки, содержащие повторяющиеся мотивы из 35 аминокислотных остатков (PPR, pentatricopeptide repeats), которые участвуют в процессинге РНК или трансляции в митохондриях и хлоропластах, тем самым обеспечивая скоординированную работу геномов ядер и органелл путем антероградной/ретроградной регуляции (Gaborieau et al., 2016). Подавление экспрессии мт-генов, ассоциированных с проявлением ЦМС, обеспечивается посредством посттранскрипционных механизмов, таких как редактирование или деградация целевых мРНК, и является тканеспецифичным, т. е. наблюдается только в пыльниках растений (Horn et al., 2014). Однако, поскольку у большинства белков PPR отсутствуют какие-либо известные каталитические сайты, они могут функционировать с другими кофакторами процессинга РНК (Chen L., Liu, 2014).

Примерно для половины известных источников ЦМС подсолнечника идентифицированы соответствующие гены *Rf*, при этом для восстановления фертильности требуется от одного до четырех доминантных генов (Serieys, 2005). На данный момент одиннадцать генов *Rf* идентифицированы и локализованы в разных хромосомах, соответствующих группам сцепления (LG) в геноме подсолнечника. На картах, созданных с использованием SSR-маркеров, гены *Rf1*, *Rf5* и *Rf7* для типа цитоплазмы PET1 отнесены к группе 13 (Kusterer et al., 2005; Yue et al., 2010; Qi et al., 2012; Horn et al., 2019; Talukder et al., 2019), *Rf3*-RHA 340 и *Rf3*-RHA 280 для цитоплазмы PET1 – к группе 7 (Liu et al., 2012), *Rf4* для цитоплазмы GIG2, *Rf6* для цитоплазмы 514A и *Rf10* для цитоплазмы GIG2 – к группе 3 (Feng, Jan, 2008; Liu et al., 2013, 2016). Локус восстановления фертильности *Msc1* для ЦМС PET1 был картирован в группе сцепления 12 на RFLP-карте (Gentzbittel et al., 1999), что соответствует группе 7 общепринятой карты (Talukder et al., 2019). Картирование гена *Rf-PEF1* для ЦМС PEF1 с использованием AFLP-маркеров показало, что он находится в группе сцепления, отличной от 13-й группы, как было ранее показано при создании SSR-карт (Schnabel et al., 2008). Недавно появилось сообщение о локализации гена *Rf-PET2*, восстанавливающего мужскую фертильность у гибридов с цитоплазмой PET2, в группе сцепления 13 вблизи гена *Rf1* (Sajer et al., 2020).

Хотя гены-восстановители фертильности были обнаружены у культурного подсолнечника, чаще они встречаются у диких видов (Jan, 1990). Например, гены *Rf1*, *Rf5* и *Rf7* получены из образцов диких подвидов вида *H. annuus*, собранных из различных регионов США (Ma et al., 2021). Ген *Rf4* от *H. maximiliani* L. восстанавливает фертильность пыльцы у растений *H. annuus* с ЦМС типа GIG2 (с цитоплазмой дикого вида подсолнечника *H. giganteus*) (Feng, Jan, 2008). Для этого же типа цитоплазмы были идентифицированы гены-восстановители *Rf10* от *H. grosseserratus* и *Rf1* от *H. angustifolius* (Liu et al., 2016). Ген *Rf6*, полученный от *H. angustifolius*, восстанавливал фертильность мужскостерильной линии 514A, несущей цитоплазму *H. tuberosus* (Liu et al., 2013). Информация об описанных в литературе типах ЦМС и генах-восстановителях фертильности обобщена в табл. 1.

Помимо практического значения, феномен ЦМС как результат нарушений согласованной работы геномов ядра и митохондрий и гены-восстановители фертильности, подавляющие проявление ЦМС, представляют адекватную модель для изучения генетических механизмов ядерно-цитоплазматических взаимоотношений (Rieseberg, Wendel, 1993; Luo et al., 2013). Коэволюция ядерных и митохондриальных геномов рассматривается как «гонка вооружений», аналогичная эволюции эффекторов патогенов и генов устойчивости (*R*) при взаимодействии растения и патогена. Как гены *R* (часть большого семейства белков, богатых Leu-повторами (LRR)), так и гены *Rf* (белки PPR) демонстрируют высокие темпы эволюции, необходимые для адаптации к быстро развивающимся патогенам растений или перестройкам мт-геномов соответственно (Dahan, Mireau, 2013).

Таблица 1. Идентифицированные типы ЦМС и гены-восстановители фертильности пыльцы подсолнечника
Table 1. CMS types and genes for pollen fertility restoration in sunflower

Тип ЦМС				Гены-восстановители фертильности			
Цитоплазма	мтДНК	Источник	Литературный источник	Ген	Хромосома (группа сцепления)	Источник	Литературный источник
PET1	*orfH522*	*H. petiolaris*	Leclercq, 1969; Laver et al., 1991	*Rf1*	13	*H. annuus*	Kinman, 1970
				Rf2	13		Vrânceanu, Stoenescu, 1978
				Rf3	7		Liu et al., 2012; Abratti et al., 2008
				Rf5	13		Qi et al., 2012
				Rf7	13		Talukder et al., 2019
				Msc1	7(12)		Gentzbittel et al., 1999
PET2 (CMG-1)	*orf288*, *orf231*	*H. petiolaris*	Whelan, 1980; Miller, Wolf, 1991; Horn, 2002	*Rf-PET2*	13	Нет данных	Sajer et al., 2020
PEF1	*atp9*	*H. petiolaris*	Serieys, Vincourt, 1987; De la Canal et al., 2001	*Rf-PEF1*	13	*H. annuus*	Schnabel et al., 2008
GIG1	*orf288*, *orf231*	*H. giganteus*	Whelan, Dedio, 1980; Miller, Wolf, 1991; Reddemann, Horn, 2018	Нет данных			
GIG2	Нет данных	*H. giganteus*	Feng, Jan, 2008	*Rf4* *Rf10* *Rf11*	3 3 13	*H. maximiliani* *H. grosseserratus* *H. angustifolius*	Feng, Jan,2008 Liu et al., 2016 Liu et al., 2016
MAX1	*orf1287*	*H. maximiliani*	Whelan, Dedio, 1980; Miller, Wolf, 1991; Makarenko et al., 2019a	Нет данных			
514A	Нет данных	*H. tuberosus*	Wang et al., 2007	*Rf6*	3	*H. angustifolius*	Liu et al., 2013
ANN2	*orf1197*	*H. annuus* (*PI 413178*)	Jan, 2000; Makarenko et al., 2019b	Нет данных			
ANN3	Нет данных	*H. annuus* (*PI 413180*)	Jan, 2000	*Rf9*	3		Jan, 2003; Liu et al., 2023

Межвидовая гибридизация как источник генетической изменчивости для селекции подсолнечника

Расширение биоразнообразия является основой современной генетики и селекции растений, а поиск и создание генетически разнообразных источников и доноров генов, детерминирующих хозяйственно ценные признаки, – актуальной задачей селекционно-генетических исследований (Fernández-Martínez et al., 2009). Один из подходов для увеличения генетического разнообразия исходного материала для создания гибридов и сортов подсолнечника базируется на интрогрессии генетического материала от родственных видов, способных скрещиваться с культурным подсолнечником (Seiler, 2007).

Род *Helianthus* представлен полиплоидным рядом с основным числом хромосом n = 17, содержащим диплоидные (2n = 34), тетраплоидные (2n = 68) и гексаплоидные (2n = 102) виды. Наиболее распространена классификация рода по Шиллингу и Хейзеру (Schilling, Heiser, 1981), в которой 13 однолетних и 36 многолетних видов распределены в четыре секции. Культурный подсолнечник *H. annuus* f. *annuus* относится к диплоидам и является самым важным видом, возделываемым в коммерческих целях, хотя культивируются и другие виды, например топинамбур *H. tuberosus*, который выращивают для получения съедобных клубней, и несколько других видов в качестве декоративных растений. Дикие виды подсолнечника, благодаря своей адаптации к различным экологическим условиям, представляют собой наиболее перспективный источник генетического разнообразия, который может быть использован в селекции (Kantar et al., 2015).

Все однолетние дикорастущие формы диплоидны, и перенос генов от них может быть осуществлен с помощью скрещивания и беккроссирования гибридов. Однако гибридизация многолетних ди-, тетра- и полиплоидных видов *Helianthus* с культурным подсолнечником, как правило, за-

труднена из-за наличия у них разных геномов, что приводит к ранней гибели гибридных эмбрионов, а также высокому уровню стерильности растений F_1 и беккроссных поколений (Jan, 1997). В 1935 г. советским селекционерам удалось получить первые межвидовые гибриды гексаплоидного вида *H. tuberosus* и диплоидного *H. annuus*, а также обнаружить влияние сортов топинамбура и подсолнечника, вовлеченных в гибридизацию, на частоту формирования семян у гибридов (Пасько, 1973). На основе межвидовой гибридизации *H. tuberosus* с культурным подсолнечником было создано несколько новых сортов, которые успешно использовались селекционерами для получения инбредных линий и гибридов, особенно с генами устойчивости к болезням (Пустовойт, Слюсарь, 1977). Разработаны методы преодоления эмбриональной несовместимости, когда гибридные зародыши вычленяют и культивируют в условиях *in vitro* (Davey, Jan, 2010), а для восстановления фертильности у гибридных растений F_1 удваивают число хромосом (Jan, 1988). Таким образом были получены амфиплоиды с участием диких видов *H. gracilentus*, *H. hirsutus*, *H. strumosus*, *H. maximiliani*, *H. nuttallii* и *H. grosseserratus* (Jan, Fernández-Martínez, 2002). Перенос генов восстановления фертильности для цитоплазмы ЦМС, полученной от *H. giganteus*, тоже был выполнен с использованием межвидовых амфиплоидов (Jan, 2004). Путем межвидовой гибридизации в геном *H. annuus* была осуществлена интрогрессия генов, ответственных за проявление устойчивости к болезням (Пустовойт, Слюсарь, 1982; Seiler, 2010), насекомым (Brewer, Charlet, 1995), абиотическим факторам (Rieseberg, 1997; Škorić et al., 2008).

Применение молекулярных маркеров для идентификации системы ЦМС-*Rf*

Для эффективного использования гетерозиса в селекционных программах необходимо создание отдельных селекционных пулов для линий-восстановителей и линий-закрепителей стерильности (Reif et al., 2005). С этой целью используют тестовое скрещивание – трудоемкую и длительную процедуру, включающую скрещивание отцовской линии со стерильной тестовой линией и дальнейшую оценку фертильности пыльцы на стадии цветения среди гибридов F_1, что представляет собой серьезное препятствие для программ гибридизации сельскохозяйственных культур. Методика получения инбредных материнских и отцовских линий из популяции F_2 коммерческого гибрида на основе ЦМС также предусматривает тестовые скрещивания для выявления растений с доминантными и рецессивными аллелями гена *Rf1* (Carvalho, Toledo, 2008). Поэтому маркер-ориентированная селекция (МОС) стала удобным инструментом, позволяющим ускорять процесс селекции родительских линий для создания гибридов путем отбора растений из расщепляющихся гибридных популяций. В связи с этим изучение структуры и функции генов восстановления фертильности, их локализация в геноме и разработка на основе полученной информации эффективных ДНК-маркеров для отбора генотипов с различными аллелями генов *Rf* являются основными текущими задачами в исследованиях генетических систем ЦМС-*Rf* (Sykes et al., 2017).

Особенно широко в гибридной селекции подсолнечника используется ген-восстановитель *Rf1*, который присутствует в большинстве линий восстановления фертильности (Korell et al., 1992). К настоящему времени ген *Rf1* локализован в группе сцепления 13, однако первичная последовательность из-за сложности и размера генома подсолнечника не определена, в связи с чем отсутствуют функциональные (аллель-специфичные) маркеры для этого гена. Поэтому усилия исследователей были сосредоточены на разработке маркеров, тесно сцепленных с геном *Rf1* (Dimitrijevic, Horn, 2018). Маркеры случайной амплифицированной полиморфной ДНК (RAPD) и полиморфизма длин амплифицированных фрагментов (AFLP) были идентифицированы с помощью анализа сегрегирующих популяций и связаны с геном восстановления *Rf1* (Horn et al., 2003). Клонирование и секвенирование RAPD-маркеров (OPK13_454 и OPY10_740) позволило разработать два STS-маркера – HRG01 и HRG02 (табл. 2). Недавние исследования показали, что HRG01 эффективен у однолетних видов рода *Helianthus*, тогда как HRG02 можно применять у многолетних видов (Markin et al., 2017). Однако, в связи с тем, что HRG01 и HRG02 являются доминантными маркерами, их использование в МОС ограничено, поскольку гетерозиготные растения невозможно отличить от гомозиготных. Другой RAPD-маркер был преобразован в кодоминантный CAPS-маркер H13, который, однако, находится на расстоянии 7.7 cM от гена *Rf1*, что слишком далеко для реального применения в селекционных программах (Kusterer et al., 2005). Маркер полиморфизма амплификации целевого района (TRAP), тесно сцепленный с *Rf1*, был идентифицирован в работе (Yue et al., 2010) и преобразован в STS-маркер, но скрининг 177 линий подсолнечника показал, что использование этого маркера в МОС ограничено.

После публикации референсного генома подсолнечника (Badouin et al., 2017) появились новые возможности для создания молекулярных маркеров путем идентификации потенциальных генов-кандидатов. Для гена *Rf1* были определены девять возможных кандидатов, включая гены *PPR*, и идентифицированы однонуклеотидные полиморфизмы (SNP), достоверно связанные с восстановлением фертильности. На их основе были разработаны три маркера: один кодоминантный маркер 67N04_P PAMSA (PCR Amplification of Multiple Specific Alleles) и два доминантных маркера, PPR621.5R для линий-восстановителей и PPR621.5M для линий-закрепителей стерильности (см. табл. 2) (Horn et al., 2019). Полногеномный поиск ассоциаций (GWAS) позволил определить 21 ген-кандидат для гена *Rf1*, включающий 20 генов семейства PPR и один вероятный ген альдегиддегидрогеназы. Полученные результаты являются основой для дальнейшего изучения механизмов восстановления фертильности пыльцы у подсолнечника, а также для поиска молекулярных маркеров (Goryunov et al., 2019). В недавнем исследовании с использованием SNP в группе сцепления 13, связанных со способностью восстанавливать мужскую фертильность, были разработаны два маркера – SRF833 и SRF122, которые наряду с другими использовались для генотипирования образцов и уточнения местоположения гена *Rf1* (Sivolapova et al., 2023). Новые маркерные

Таблица 2. Молекулярные маркеры для идентификации генов *Rf* и типов цитоплазмы у подсолнечника
Table 2. Male sterility-related molecular markers mapped to *Rf* genes and CMS types in sunflower

Локус	Маркер	Последовательность	Размер фрагмента, п. н.	Литературный источник
Rf1	HRG01_F	TATGCATAATTAGTTATACCC	426 восстановитель	Horn et al., 2003
	HRG01_R	ACATAAGGATTATGTACGGG		
Rf1	HRG02_F	AAACGTGGGAGAGAGGTGG	738 восстановитель	
	HRG02_R	AAACGTGGGCTGAAGAACTA		
Rf1	67N04_F1a	TGCAAGATAGGCGACTGAGGGCTCATCTCCAATTA	170 восстановитель	Horn et al., 2019
	67N04_F2b	TGAGGGCTCATCTCCAGCTG	155 закрепитель	
	67N04_R	GGCTGCCATTAGTGAAGGAG		
Rf1	PPR621.5 F1 закрепитель	CAGTAATCTCCACATGAACATTG	164	
	PPR621.5 F2 восстановитель	CAATAATCTCCACATGAACATTC		
	PPR621.5_R	CCGGATTGTGTTCCGATTAG		
Rf1	CAPS H13_F/HinfI	GTGTTAGACAAACATCACATA	101, 207 восстановитель 42, 165 закрепитель	Kusterer et al., 2005
	CAPS_R/HinfI	GAGAATTCGCAGTTGGGTAC		
Rf1	HRG01_F кодоминантный	GGCATGATCAAGTACATAAGCACAGTC	450 восстановитель 350 закрепитель	Markin et al., 2017
	HRG01_R кодоминантный	TATGTACGGGAATGAGCTCCGGTT		
Rf-PET2	STS3948_145_F	GTTTTTGGGACATCGCCATTTT	145	Sajer et al., 2020
	STS3948_145_R	GCGGGGTGGAAATCCATATATGAG		
Rf1 SNP PPR621.5 (G/C)	621.5 F1_FAM	GAAGGTGACCAAGTTCATGCTACCAGTAATCTCCACATGAACATTG		Radanović et al., 2022
	621.5 F2_HEX	GAAGGTCGGAGTCAACGGATTACCAGTAATCTCCACATGAACATTC		
	621.5 R1	GCGATAAAGAAGCGGGAGATTA		
Rf1 PPR621.11 (C/A)	621.11 F3_FAM	GAAGGTGACCAAGTTCATGCTGCGGACGCTTGTATGTTC		
	621.11 F4_HEX	GAAGGTCGGAGTCAACGGATTGCGGACGCTTGTATGTTA		
	621.11 R3	TACGGGTGGACCCACAT		
Rf1 PPR841.38 (G/A)	841.38 F3_FAM	GAAGGTGACCAAGTTCATGCTGCAAAGCACTTGTTTCGTAG		
	841.38 F4_HEX	GAAGGTCGGAGTCAACGGATTGCAAAGCACTTGTTTCGTAA		
	841.38 R3	ATCCCTGGAGAAGAACATTGT		
Rf1 PPR861.19 (G/C)	861.19 F3_FAM	GAAGGTGACCAAGTTCATGCTAAAAGAAATGGAGGAGGATG		
	861.19 F4_HEX	GAAGGTCGGAGTCAACGGATTAAAAGAAATGGAGGAGGATC		
	861.19 R3	CTTCATGCACCTTACCTTCC		
Rf1	SRF833_F	CTCAAGATAACATCAAACACGG	248 восстановитель	Sivolapova et al., 2023
	SRF833_R	GAAAGAACATGTCATCACCA		
	SRF122_F	TGAGTTACCGTTGTTAAGGG	268 восстановитель	
	SRF122_R	TGTCTCGTTCAAATACCAAGTCC		

Окончание табл. 2

Локус	Маркер	Последовательность	Размер фрагмента, п. н.	Литературный источник
мтДНК	atp9_F	GGTGCAAAATCAATAGGGGGCCG	474 PET1 и фертильная цитоплазмы 1026 PEF1 цитоплазма	Schnabel et al., 2008
	atp9_R	ACCGAATGAATGCGTCACAAGG		
мтДНК	orfH522_F	TGCCTCAACTGGATAAATTCAC	516 PET1 цитоплазма	
	orfH522_R	ACCGTTCTCTCACGAGTTGAAG		
мтДНК	orfH522_F multiplex	TGAGTTTACTCCGGCAACTCGTTC	127	Markin et al., 2017
	orfH522_R multiplex	TGCTCTTGAATGGCAGTGGTGATG		

платформы на основе ПЦР в реальном времени, разработанные для обнаружения SNP, считаются наиболее высокопроизводительными и подходящими для автоматизации. В исследовании (Radanović et al., 2022) сообщается о создании и тестировании четырех KASP-маркеров для выявления SNP, достоверно связанных с тремя потенциальными генами-кандидатами для гена *Rf1* у подсолнечника. Что касается остальных генов *Rf*, то количество обнаруженных сцепленных маркеров очень мало и необходимы дальнейшие исследования в этом направлении (Dimitrijevic, Horn, 2018). Ген *Rf-PET2* для восстановления фертильности у ЦМС PET2 типа был локализован вблизи гена *Rf1*, и разработаны тесно сцепленные STS-маркеры, которые, по мнению (Sajer et al., 2020), будут полезны для селекции подсолнечника. Универсальность и информативность большинства разработанных маркеров, перечисленных в табл. 2, была подтверждена тестированием на популяциях, состоящих из десятков и сотен образцов, хотя эффективность разных маркеров для выявления гена *Rf1* различалась (Horn et al., 2003, 2019; Kusterer et al., 2005; Челюстникова и др., 2017; Markin et al., 2017; Анисимова и др., 2021).

Помимо маркеров, тесно сцепленных с генами-восстановителями, для гибридной селекции необходимы также маркеры для дифференциации цитоплазмы PET1-типа от других цитоплазм. Диагностические маркеры, позволяющие отличать растения с цитоплазмами PEF1, PET1 и фертильной цитоплазмой подсолнечника, были получены с использованием комбинаций праймеров для мт-генов *atp9* и *orfH522* (Schnabel et al., 2008).

Одной из проблем при выращивании гибридов первого поколения является засорение семенами фертильной материнской формы, которая попадает на участки гибридизации из-за нарушений методики семеноводства. Наличие таких примесей негативно сказывается на урожайности и выровненности посевов (Гриднев, 2008). Поэтому проверка материнских форм гибридов подсолнечника по показателю «закрепление стерильности» (95–98 % в зависимости от категории семян) – обязательное требование при сертификации семян. Идентификация наличия гена *Rf1* и типа цитоплазмы в селекционном материале подсолнечника с помощью молекулярных маркеров позволяет сократить затраты, связанные с проведением оценки генетической чистоты семян методом грунтконтроля в полевых и тепличных условиях (Гучетль и др., 2004).

Заключение

Открытие ЦМС и генов восстановления фертильности позволило осуществить переход от сортовой селекции подсолнечника к гибридной, что благоприятно сказалось на урожайности этой культуры и дало возможность распространить ее выращивание по всему миру. Все современные коммерческие гибриды подсолнечника созданы на основе цитоплазмы PET1-типа, открытой при межвидовом скрещивании *H. petiolaris* × *H. annuus*. Существует необходимость расширения генетического разнообразия источников ЦМС, чтобы снизить уязвимость гибридов подсолнечника к заболеваниям и неблагоприятным экологическим условиям. Методы молекулярного маркирования вносят значительный вклад как в развитие генетических исследований признака ЦМС и восстановления фертильности, так и в ускорение селекционного процесса, позволяя, в совокупности с классическим гибридологическим анализом, определять наличие генов восстановления фертильности и разрабатывать новые родительские линии для получения гибридов. Предполагается, что для селекции подсолнечника с использованием мужской стерильности будут полезны новые методы молекулярной генетики, такие как анализ полногеномных ассоциаций (Mandel et al., 2013) и редактирование генома с помощью технологии CRISPR/Cas9 (Farinati et al., 2023).

Список литературы

Анисимова И.Н., Карабицина Ю.И., Алпатьева Н.В., Кузнецова Е.Б., Титов Н.В., Лютко А.Ю., Гаврилова В.А. Диагностическая ценность молекулярных маркеров гена *Rf1* подсолнечника. *Биотехнология и селекция растений*. 2021;4(2):28-37. DOI 10.30901/2658-6266-2021-2-o3

[Anisimova I.N., Karabitsina Yu.I., Alpatieva N.V., Kuznetsova E.B., Titov N.V., Lyutko A.Yu., Gavrilova V.A. Diagnostic value of *Rf1* gene molecular markers in sunflower. *Biotehnologiya i Selektsiya Rastenij* =

Plant Biotechnol. Breed. 2021;4(2):28-37. DOI 10.30901/2658-6266-2021-2-o3 (in Russian)]

Бочковой А.Д., Хатнянский В.И., Камардин В.А. Типы гибридов подсолнечника и особенности их использования в условиях Российской Федерации (обзор). *Масличные культуры*. 2019;1(177):110-123
[Bochkovoy A.D., Khatnyansky V.I., Kamardin V.A. Types of sunflower hybrids and features of their use in conditions of the Russian Federation (review). *Maslichnye Kultury = Oil Crops*. 2019;1(177):110-123 (in Russian)]

Бочковой А.Д., Хатнянский В.И., Камардин В.А., Назаров Д.А. Эффективность отбора самофертильных биотипов в звеньях первичного семеноводства сортов подсолнечника. *Масличные культуры*. 2021;1(185):10-17. DOI 10.25230/2412-608X-2021-1-185-10-17
[Bochkovoy A.D., Khatnyansky V.I., Kamardin V.A., Nazarov D.A. Efficiency of selection of self-fertile sunflower biotypes in production of foundation and breeder seeds. *Maslichnye Kultury = Oil Crops*. 2021;1(185):10-17. DOI 10.25230/2412-608X-2021-1-185-10-17 (in Russian)]

Гаврилова В.А., Рожкова В.Т. Доноры восстановления фертильности пыльцы линий ЦМС подсолнечника для гетерозисной селекции. В: Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: ВИР, 2005;378-390
[Gavrilova V.A., Rozhkova V.T. Donors of pollen fertility restoration of sunflower CMS lines for heterosis breeding. In: Identified Plant Gene Pool and Breeding. St. Petersburg: VIR Publ., 2005;378-390 (in Russian)]

Гриднев А.К. Влияние уровня генетической чистоты семян на урожайные и технологические свойства гибридов подсолнечника. *Масличные культуры*. 2008;2(139):7-10
[Gridnev A.K. Influence of the level of genetic purity of seeds on the yield and technological properties of sunflower hybrids. *Maslichnye Kultury = Oil Crops*. 2008;2(139):7-10 (in Russian)]

Гучетль С.З., Челюстникова Т.А., Рамазанова С.А., Антонова Т.С. Молекулярно-генетическая характеристика инбредных линий подсолнечника по изоферментным маркерам и ДНК профилям. *Масличные культуры*. 2004;2(131):42-46
[Guchetl S.Z., Chelyustnikova T.A., Ramazanova S.A., Antonova T.S. Molecular genetic characterization of sunflower inbred lines by isoenzyme markers and DNA profiles. *Maslichnye Kultury = Oil Crops*. 2004;2(131):42-46 (in Russian)]

Морозов В.К. Методы селекции подсолнечника. В: Селекция подсолнечника в СССР. М.: Пищепромиздат, 1947;167-245
[Morozov V.K. Methods of sunflower breeding. In: Sunflower Breeding in the USSR. Moscow: Pishchepromizdat Publ., 1947;167-245 (in Russian)]

Пасько Н.М. Завязываемость семян при межсортовых скрещиваниях топинамбура. *Научные труды Майкопской опытной станции ВИР*. 1973;7:78-91
[Pasko N.M. Seed setting during intersort crossings of topinambur. *Scientific Works of the Maikop Experimental Station VIR*. 1973;7:78-91 (in Russian)]

Пустовойт В.С. Селекция и семеноводство подсолнечника. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1971;3:55-61
[Pustovoit V.S. Sunflower breeding and seed production. *Vestnik Selskokhozyastvennoj Nauki = Bulletin of Agricultural Science*. 1971;3:55-61 (in Russian)]

Пустовойт Г.В., Слюсарь Э.Л. Использование диких видов *Helianthus* в селекции. *Бюллетень ВИР*. 1977;69:11-19
[Pustovoit G.V., Slyusar E.L. The use of wild *Helianthus* species in breeding. *Bulletin of VIR*. 1977;69:11-19 (in Russian)]

Пустовойт Г.В., Слюсарь Э.Л. Пути создания устойчивых к ржавчине сортов подсолнечника. В: Селекция и семеноводство. М.: Колос, 1982;9-11
[Pustovoit G.V., Slyusar E.L. Ways to create rust-resistant sunflower varieties. In: Breeding and Seed Production. Moscow: Kolos Publ., 1982;9-11 (in Russian)]

Таволжанский Н.П. Теория и практика создания гибридов подсолнечника в современных условиях: Автореф. дис. … д-ра сельскохозяйственных наук. Белгород, 2000
[Tavolzhansky N.P. Theory and Practice of Sunflower Hybrids Development in Modern Conditions. Abstract of thesis … Doctor of agricultural sciences. Belgorod, 2000 (in Russian)]

Ткаченко П.И., Литвиненко В.А., Матиенко А.Ф., Бочковой А.Д. Методика и техника селекционного процесса. В: Биология, селекция и возделывание подсолнечника. М.: Агропромиздат, 1991;142-160
[Tkachenko P.I., Litvinenko V.A., Matienko A.F., Bochkovoy A.D. Methods and techniques of the breeding process. In: Biology, Breeding and Cultivation of Sunflower. Moscow: Agropromizdat Publ., 1991;142-160 (in Russian)]

Усатов А.В., Тихонова М.А., Гаврилова В.А., Рожкова В.Т., Маркин Н.В. Получение гетерозисных гибридов на основе новых ЦМС линий подсолнечника. *Масличные культуры*. 2010;1(142-143):19-23
[Usatov A.V., Tikhonova M.A., Gavrilova V.A., Rozhkova V.T., Markin N.V. Obtaining heterotic hybrids based on new CMS sunflower lines. *Maslichnye Kultury = Oil Crops*. 2010;1(142-143):19-23 (in Russian)]

Челюстникова Т.А., Гучетль С.З., Антонова Т.С. Применение молекулярных маркеров для идентификации ЦМС-Rf системы в родительских линиях гибридов подсолнечника. *Масличные культуры*. 2017;4(172):3-9
[Chelyustnikova T.A., Guchetl S.Z., Antonova T.S. Usage of molecular markers for identification of CMS-Rf system in parental lines of sunflower hybrids. *Maslichnye Kultury = Oil Crops*. 2017;4(172):3-9 (in Russian)]

Abratti G., Bazzalo M.E., León A. Mapping a novel fertility restoration gene in sunflower. In: Proceedings of 17th International Sunflower Conference, 8–12 June 2008, Córdoba, Spain. Consejería de Agricultura y Pesca, 2008;617-621

Arshi Y. Self-fertility percentage in different sunflower varieties. In: Proceedings of 12th International Sunflower Conference, Novi Sad, Yugoslavia. 1988;498-500

Azarin K., Usatov A., Kasianova A., Makarenko M., Gavrilova V. Origin of CMS-PET1 cytotype in cultivated sunflower: a new insight. *Gene*. 2023;888:147801. DOI 10.1016/j.gene.2023.147801

Badouin H., Gouzy J., Grassa C.J., Murat F., Staton S.E., Cottret L., Lelandais-Brière C., Owens G.L., Carrère S., Mayjonade B., … Mangin B., Burke J.M., Salse J., Muños S., Vincourt P., Rieseberg L.H., Langlade N.B. The sunflower genome provides insights into oil metabolism, flowering and Asterid evolution. *Nature*. 2017;546(7656):148-152. DOI 10.1038/nature22380

Balk J., Leaver C.J. The PET1-CMS mitochondrial mutation in sunflower is associated with premature programmed cell death and cytochrome *c* release. *Plant Cell*. 2001;13(8):1803-1818. DOI 10.1105/TPC.010116

Bohra A., Jha U.C., Adhimoolam P., Bisht D., Singh N.P. Cytoplasmic male sterility (CMS) in hybrid breeding in field crops. *Plant Cell Rep*. 2016;35(5):967-993. DOI 10.1007/s00299-016-1949-3

Brewer G.J., Charlet L.D. Mechanisms of resistance to the red sunflower seed weevil in sunflower accessions. *Crop Prot*. 1995;14(6):501-503. DOI 10.1016/0261-2194(95)00033-I

Budar F., Touzet P., De Paepe R. The nucleo-mitochondrial conflict in cytoplasmic male sterilities revisited. *Genetica*. 2003;117(1):3-16. DOI 10.1023/A:1022381016145

Carvalho C.G.P., Toledo J.F.F. Extracting female inbred lines from commercial sunflower hybrids. *Pesqui. Agropecu. Bras*. 2008;43(9):1159-1162. DOI 10.1590/S0100-204X2008000900009

Chen L., Liu Y.G. Male sterility and fertility restoration in crops. *Annu. Rev. Plant Biol*. 2014;65:579-606. DOI 10.1146/annurev-arplant-050213-040119

Chen Z., Zhao N., Li S., Grover C.E., Nie H., Wendel J.F., Hua J. Plant mitochondrial genome evolution and cytoplasmic male sterility. *Crit. Rev. Plant Sci*. 2017;36(1):55-69. DOI 10.1080/07352689.2017.1327762

Dahan J., Mireau H. The Rf and Rf-like PPR in higher plants, a fast-evolving subclass of PPR genes. *RNA Biol*. 2013;10(9):1469-1476. DOI 10.4161/rna.25568

Davey M.R., Jan M. Sunflower (*Helianthus annuus* L.): genetic improvement using conventional and *in vitro* technologies. *J. Crop Improv*. 2010;24(4):349-391. DOI 10.1080/15427528.2010.500874

De la Canal L., Crouzillat D., Quetier F., Ledoigt G. A transcriptional alteration on the atp9 gene is associated with a sunflower male-sterile cytoplasm. *Theor. Appl. Genet*. 2001;102:1185-1189

Dimitrijevic A., Horn R. Sunflower hybrid breeding: from markers to genomic selection. *Front. Plant Sci*. 2018;8:2238. DOI 10.3389/fpls.2017.02238

Farinati S., Draga S., Betto A., Palumbo F., Vannozzi A., Lucchin M., Barcaccia G. Current insights and advances into plant male sterility:

new precision breeding technology based on genome editing applications. *Front. Plant Sci*. 2023;14:1223861. DOI 10.3389/fpls.2023.1223861

Feng J., Jan C.C. Introgression and molecular tagging of *Rf4*, a new male fertility restoration gene from wild sunflower *Helianthus maximiliani* L. *Theor. Appl. Genet*. 2008;117:241-249. DOI 10.1007/s00122-008-0769-4

Fernández-Martínez J.M., Pérez-Vich B., Velasco L. Sunflower. In: Vollmann J., Rajcan I. (Eds.) Oil Crops. Handbook of Plant Breeding. Vol. 4. New York: Springer, 2009;155-232. DOI 10.1007/978-0-387-77594-4_6

Fick G.N. Breeding and genetics. In: Carter J.F. (Ed.) Sunflower Science and Technology. Agronomy Monograph. Vol. 19. American Society of Agronomy, 1978a;279-338. DOI 10.2134/agronmonogr19.c9

Fick G.N. Selection for self-fertility and oil percentage in development of sunflower hybrids. In: Proceedings of 8th International Sunflower Conference, USA, Minneapolis, 1978b;418-420

Fick G.N., Miller J.F. Sunflower breeding. In: Schneiter A.A. (Ed.) Sunflower Production and Technology. Agronomy Monograph. Vol. 35. Soil Science Society of America, 1997;395-439. DOI 10.2134/agronmonogr35.c8

Food and Agriculture Organization of the United Nations. Crops and livestock products. https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL/visualize (Date of access: 24.01.2024)

Forleo M.B., Palmieri N., Suardi A., Coaloa D., Pari L. The eco-efficiency of rapeseed and sunflower cultivation in Italy. Joining environmental and economic assessment. *J. Cleaner Prod.* 2018;172:3138-3153. DOI 10.1016/j.jclepro.2017.11.094

Gaborieau L., Brown G.G., Mireau H. The propensity of pentatricopeptide repeat genes to evolve into restorers of cytoplasmic male sterility. *Front. Plant Sci*. 2016;7:1816. DOI 10.3389/fpls.2016.01816

Garayalde A.F., Presotto A., Carrera A., Poverene M., Cantamutto M. Characterization of a new male sterility source identified in an invasive biotype of *Helianthus annuus* (L.). *Euphytica.* 2015;206:579-595. DOI 10.1007/s10681-015-1456-6

Gentzbittel L., Mestries E., Mouzeyar S., Mazeyrat F., Badaoui S., Vear F., Tourvieille de Labrouhe D., Nicolas P. A composite map of expressed sequences and phenotypic traits of the sunflower (*Helianthus annuus* L.) genome. *Theor. Appl. Genet*. 1999;99:218-234. DOI 10.1007/s001220051228

Gill K.S. Male sterility and its utilization in heterosis breeding. In: Heterosis Breeding in Crop Plants – Theory and Application. Ludhiana (India): Punjab Agricultural University, 1993

Goryunov D.V., Anisimova I.N., Gavrilova V.A., Chernova A.I., Sotnikova E.A., Martynova E.U., Boldyrev S.V., Ayupova A.F., Gubaev R.F., Mazin P.V., Gurchenko E.A., Shumskiy A.A., Petrova D.A., Garkusha S.V., Mukhina Z.M., Benko N.I., Demurin Y.N., Khaitovich Ph.E., Goryunova S.V. Association mapping of fertility restorer gene for CMS PET1 in sunflower. *Agronomy*. 2019;9(2):49. DOI 10.3390/agronomy9020049

Havekes F.W.J., Miller J.F., Jan C.C. Diversity among sources of cytoplasmic male sterility in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Euphytica.* 1991;55:125-129. DOI 10.1007/BF00025224

Horn R. Molecular diversity of male sterility inducing and male-fertile cytoplasms in the genus *Helianthus*. *Theor. Appl. Genet.* 2002;104:562-570. DOI 10.1007/s00122-001-0771-6

Horn R., Friedt W. Fertility restoration of new CMS sources in sunflower. *Plant Breed.* 1997;116:317-322. DOI 10.1111/j.1439-0523.1997.tb01005.x

Horn R., Köhler R.H., Zetsche K. A mitochondrial 16 kDa protein is associated with cytoplasmic male sterility in sunflower. *Plant Mol. Biol*. 1991;17(1):29-36. DOI 10.1007/BF00036803

Horn R., Kusterer B., Lazarescu E., Prüfe M., Friedt W. Molecular mapping of the *Rf1* gene restoring pollen fertility in PET1-based F_1 hybrids in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2003;106:599-606. DOI 10.1007/s00122-002-1078-y

Horn R., Gupta K.J., Colombo N. Mitochondrion role in molecular basis of cytoplasmic male sterility. *Mitochondrion*. 2014;19:198-205. DOI 10.1016/j.mito.2014.04.004

Horn R., Radanovic A., Fuhrmann L., Sprycha Y., Hamrit S., Jockovic M., Miladinovic D., Jansen C. Development and validation of markers for the fertility restorer gene *Rf1* in sunflower. *Int. J. Mol. Sci.* 2019;20:1260. DOI 10.3390/ijms20061260

Jan C.C. Chromosome doubling of wild × cultivated sunflower interspecific hybrids and its direct effect on backcross success. In: Proceedings of 12th International Sunflower Conference, Novi Sad, Yugoslavia, 1988;287-292

Jan C.C. In search of cytoplasmic male-sterility and fertility restoration genes in wild *Helianthus* species. In: Proceedings Sunflower Research Workshop, Fargo, 8–9 January 1990. Bismarck, ND: National Sunflower Association, 1990;3-5

Jan C.C. Cytology and interspecific hybridization. In: Schneiter A.A. (Ed.) Sunflower Production and Technology. Agronomy Monograph. Vol. 35. Soil Science Society of America, 1997;497-558. DOI 10.2134/agronmonogr35.c10

Jan C.C. Cytoplasmic male sterility in two wild *Helianthus annuus* L. accessions and their fertility restoration. *Crop Sci*. 2000;40:1535-1538. DOI 10.2135/cropsci2

Jan C.C. Silencing of fertility restoration genes in sunflower. *Helia*. 2003;26(39):1-6. DOI 10.2298/HEL0339001J

Jan C.C. A new CMS source from *Helianthus giganteus* and its fertility restoration genes from interspecific amphiploids. In: Proceedings of 16th International Sunflower Conference. Fargo, ND, 2004;709-712

Jan C.C., Fernández-Martínez J.M. Interspecific hybridization, gene transfer, and the development of resistance to broomrape race F in Spain. *Helia.* 2002;36:123-136. DOI 10.2298/HEL0236123J

Jan C.C., Rutger J.N. Mitomycin C- and streptomycin-induced male sterility in cultivated sunflower. *Crop Sci.* 1988;28(5):792-795. DOI 10.2135/cropsci1988.0011183X002800050014x

Jan C.C., Vick B.A. Inheritance and allelic relationships of fertility restoration genes for seven new sources of male-sterile cytoplasm in sunflower. *Plant Breed.* 2007;126:213-217. DOI 10.1111/j.1439-0523.2007.01350.x

Jan C.C., Seiler G.J., Hammond J.J. Effect of wild *Helianthus* cytoplasms on agronomic and oil characteristics of cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant Breed*. 2014;133(2):262-267. DOI 10.1111/pbr.12151

Jocic S., Miladinovic D., Kaya Y. Breeding and genetics of sunflower. In: Sunflower: Chemistry, Production, Processing, and Utilization. Urbana, IL: AOCS, 2015;1-26. DOI 10.1016/B978-1-893997-94-3.50007-6

Kantar M.B., Sosa C.C., Khoury C.K., Castañeda-Álvarez N.P., Achicanoy H.A., Bernau V., Rieseberg L.H. Ecogeography and utility to plant breeding of the crop wild relatives of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Front Plant Sci.* 2015;6:841. DOI 10.3389/fpls.2015.00841

Kaul M.L.H. Male Sterility in Higher Plants (Monograph on theoretical and applied genetics; 10). Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1988;248-257

Kinman M.L. New development in the USDA and state experiment station sunflower breeding programs. In: Proceedings of the 4th International Sunflower Conference. Paris: International Sunflower Association, 1970;181-183

Korell M., Mösges G., Friedt W. Construction of a sunflower pedigree map. *Helia.* 1992;15:7-16

Kusterer B., Horn R., Friedt W. Molecular mapping of the fertility restoration locus *Rf1* in sunflower and development of diagnostic markers for the restorer gene. *Euphytica.* 2005;143:35-43. DOI 10.1007/s10681-005-1795-9

Laver H.K., Reynolds S.J., Moneger F., Leaver C.J. Mitochondrial genome organization and expression associated with cytoplasmic male sterility in sunflower (*Helianthus annuus*). *Plant J*. 1991;1(2):185-193. DOI 10.1111/j.1365-313x.1991.00185.x

Leclercq P. Une sterilité mâle cytoplasmique chez le tournesol. *Ann. Amelior. Plant.* 1969;19:99-106

Liu Z., Mulpuri S., Feng J., Vick B.A., Jan C.C. Molecular mapping of the *Rf3* fertility restoration gene to facilitate its utilization in breeding confection sunflower. *Mol. Breeding.* 2012;29:275-284. DOI 10.1007/s11032-011-9563-0

Liu Z., Wang D.M., Feng J., Seiler G.J., Cai X., Jan C.C. Diversifying sunflower germplasm by integration and mapping of a novel male fertility restoration gene. *Genetics.* 2013;193:727-737. DOI 10.1534/genetics.112.146092

Liu Z., Cai X., Seiler G.J., Jan C.C. Interspecific amphiploid-derived alloplasmic male sterility with defective anthers, narrow disc florets, and small ray flowers in sunflower. *Plant Breed*. 2014;133(6):742-747. DOI 10.1111/pbr.12216

Liu Z., Wang H., Jan C.C. Additional Rf genes for CMS GIG2 and their molecular mapping. In: Proceeding of 38th Sunflower Research Workshop, 12–13 Jan. National Sunflower Association, Fargo ND, 2016. [https://www.sunflowernsa.com/uploads/research/1298/2016NSA-Rfgenemappingposter-Liu-final.pdf]

Liu Z., Zhang L., Seiler G.J., Jan C.C. Molecular mapping of the *Rf9* gene from RCMG 1 for CMS ANN3 derived from wild sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Euphytica*. 2023;219:46. DOI 10.1007/s10681-023-03176-3

López-Pereira M., Sadras V.O., Trápani N. Genetic improvement of sunflower in Argentina between 1930 and 1995. I. Yield and its components. *Field Crops Res*. 1999;62:157-166. DOI 10.1016/S0378-4290(99)00015-5

Luo D.P., Xu H., Liu Z.L., Guo J.X., Li H.Y., Chen L.T., Fang C., Zhang Q.Y., Bai M., Yao N., Wu H., Wu H., Ji C.H., Zheng H.Q., Chen Y.L., Ye S., Li X.Y., Zhao X.C., Li R.Q., Liu Y.G. A detrimental mitochondrial-nuclear interaction causes cytoplasmic male sterility in rice. *Nat. Genet*. 2013; 45(5):573-577. DOI 10.1038/ng.2570

Ma G., Long Y., Song Q., Talukder Z.I., Shamimuzzaman M., Qi L. Map and sequence-based chromosome walking towards cloning of the male fertility restoration gene *Rf5* linked to *R11* in sunflower. *Sci. Rep*. 2021;11(1):777. DOI 10.1038/s41598-020-80659-6

Makarenko M.S., Kornienko I.V., Azarin K.V., Usatov A.V., Logacheva M.D., Markin N.V., Gavrilova V.A. Mitochondrial genomes organization in alloplasmic lines of sunflower (*Helianthus annuus* L.) with various types of cytoplasmic male sterility. *Peer J*. 2018;6:e5266. DOI 10.7717/peerj.5266

Makarenko M.S., Usatov A.V., Tatarinova T.V., Azarin K.V., Logacheva M.D., Gavrilova V.A., Horn R. Characterization of the mitochondrial genome of the MAX1 type of cytoplasmic male-sterile sunflower. *BMC Plant Biol*. 2019a;19(Suppl.1):51. DOI 10.1186/s12870-019-1637-x

Makarenko M.S., Usatov A.V., Tatarinova T.V., Azarin K.V., Logacheva M.D., Gavrilova V.A., Kornienko I.V., Horn R. Organization features of the mitochondrial genome of sunflower (*Helianthus annuus* L.) with ANN2-type male-sterile cytoplasm. *Plants*. 2019b;8:439. DOI 10.3390/plants8110439

Mandel J.R., Nambeesan S., Bowers J.E., Marek L.F., Ebert D., Rieseberg L.H., Knapp S.J., Burke J.M. Association mapping and the genomic consequences of selection in sunflower. *PloS Genet*. 2013;9(3): e1003378. DOI 10.1371/journal.pgen.1003378

Markin N., Usatov A., Makarenko M., Azarin K., Gorbachenko O., Kolokolova N., Usatenko T., Markina O., Gavrilova V. Study of informative DNA markers of the *Rf1* gene in sunflower for breeding practice. *Plant Breed*. 2017;53:69-75. DOI 10.17221/108/2016-CJGPB

Meena H.P., Sujatha M., Varaprasad K.S. Achievements and bottlenecks of heterosis breeding of sunflower (*Helianthus annuus* L.) in India. *Indian J. Genet*. 2013;73(2):123-130. DOI 10.5958/j.0975-6906.73.2.019

Miladinovic D., Kovacevic B., Dimitrijevic A., Imerovski I., Jocic S., Cvejic S., Miklic V. Towards dihaploid production in sunflower – selection of regeneration medium. In: Proceedings of the 18th International Sunflower Conference, Mar del Plata, Argentina, 27 February – 1 March 2012. International Sunflower Association, 2012;674-677

Miller J.F. Sunflower. In: Fehr W.R. (Ed.) Principles of Cultivar Development. New York: Macmillan Publ. Co., 1987;626-668

Miller J.F., Wolf S.L. Registration of three cytoplasmic male sterile and three restorer sunflower germplasm lines. *Crop Sci*. 1991;31(2):500. DOI 10.2135/cropsci1991.0011183X003100020087x

Miller J.F., Gulya T.J., Vick B.A. Registration of imidazoline herbicide-resistant maintainer (HA 442) and fertility restorer (RHA 443) oilseed sunflower germplasms. *Crop Sci*. 2006;46:483-484

Monéger F., Smart C.J., Leaver C.J. Nuclear restoration of cytoplasmic male sterility in sunflower is associated with the tissue-specific regulation of a novel mitochondrial gene. *EMBO J*. 1994;13(1):8-17. DOI 10.1002/j.1460-2075.1994.tb06230.x

Nooryazdan H., Serieys H., Baciliéri R., David J., Bervillé A. Structure of wild annual sunflower (*Helianthus annuus* L.) accessions based on agro-morphological traits. *Genet. Resour. Crop Evol*. 2010;57:27-39. DOI 10.1007/s10722-009-9448-9

Postel Z., Touzet P. Cytonuclear genetic incompatibilities in plant speciation. *Plants*. 2020;9(4):E487. DOI 10.3390/plants9040487

Putt E.D. The value of hybrids and synthetics in sunflower seed production. *Can. J. Plant Sci*. 1962;42:488-500. DOI 10.4141/cjps62-077

Putt E.D. History and present world status. In: Carter J.F. (Ed.) Sunflower Science and Technology. Madison, WI: ASA, 1978;1-25

Qi L.L., Seiler G.J., Vick B.A., Gulya T.J. Genetics and mapping of the *R11* gene conferring resistance to recently emerged rust races, tightly linked to male fertility restoration, in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Theor. Appl. Genet*. 2012;125(5):921-932. DOI 10.1007/s00122-012-1883-x

Radanović A., Sprycha Y., Jocković M., Sundt M., Miladinović D., Jansen C., Horn R. KASP markers specific for the fertility restorer locus *Rf1* and application for genetic purity testing in sunflowers (*Helianthus annuus* L.). *Genes*. 2022;13(3):465. DOI 10.3390/genes13030465

Rajanna M.P., Seetharam A., Virupakshapp K. Stability of male sterility in diverse cyto-sterile sources of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *J. Oilseed Res*. 1998;15(1):46-49

Rauf S., Jamil N., Tariq S.A., Khan M., Kausar M., Kaya Y. Progress in modification of sunflower oil to expand its industrial value. *J. Sci. Food Agric*. 2017;97(7):1997-2006. DOI 10.1002/jsfa.8214

Reddemann A., Horn R. Recombination events involving the *atp9* gene are associated with male sterility of CMS PET2 in sunflower. *Int. J. Mol. Sci*. 2018;19:806. DOI 10.3390/ijms19030806

Reif J.C., Mallauer A.R., Melchinger A.E. Heterosis and heterotic patterns in maize. *Maydica*. 2005;50(3):215-223

Rieseberg L.H. Hybrid origins of plant species. *Ann. Rev. Ecol. Syst*. 1997;28:359-389. DOI 10.1146/annurev.ecolsys.28.1.359

Rieseberg L.H., Wendel J.F. Introgression and its consequences in plants. In: Hybrid Zones and the Evolutionary Process. Ch. 4. Oxford University Press, 1993;70-109

Rieseberg L.H., Blackman B.K. Speciation genes in plants. *Ann. Bot*. 2010;106(3):439-455. DOI 10.1093/aob/mcq126

Sadras V.O., Trápani N., Pereyra V.R., López-Pereira M., Quiroz F., Mortarini M. Intraspecific competition and fungal diseases as sources of variation in sunflower yield. *Field Crops Res*. 2000;67(1):51-58. DOI 10.1016/S0378-4290(00)00083-6

Sajer O., Schirmak U., Hamrit S., Horn R. Mapping of the new fertility restorer gene Rf-PET2 close to *Rf1* on linkage group 13 in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Genes*. 2020;11:269. DOI 10.3390/genes11030269

Schilling E.E., Heiser C.B. Infrageneric classification of *Helianthus* (Compositae). *Taxon*. 1981;30(2):393-403. DOI 10.2307/1220139

Schnabel U., Engelmann U., Horn R. Development of markers for the use of the PEF1 cytoplasm in sunflower hybrid breeding. *Plant Breed*. 2008;127(6):587-591. DOI 10.1111/j.1439-0523.2008.01516.x

Schuster W., Friedt W. Results and trends in breeding and cultivation of sunflower (*Helianthus annuus* L.) in West Germany. *Helia*. 1988;11: 85-91

Seiler G.J. The potential of wild sunflower species for industrial uses. *Helia*. 2007;30(46):175-198

Seiler G.J. Utilization of wild *Helianthus* species in breeding for disease resistance. In: Proceedings of the International Sunflower Association (ISA) Symposium "Sunflower Breeding on Resistance to Diseases". Krasnodar, Russia, 2010;36-50

Seiler G.J., Qi L.L., Marek L.F. Utilization of sunflower crop wild relatives for cultivated sunflower improvement. *Crop Sci*. 2017;57:1083-1101. DOI 10.2135/cropsci2016.10.0856

Serieys H. Report on the past activities of the FAO working group: identification, study and utilization in breeding programmes of new CMS sources for the period 1991–1993. *Helia*. 1994;17(22):93-102

Serieys H. Identification, study and utilization in breeding programs of new CMS sources in the FAO subnetwork. In: Proceedings of the Sunflower Subnetwork Progress Report. Rome: FAO, 2005;47-53

Sivolapova A.B., Polivanova O.B., Goryunov D.V., Chebanova Y.V., Fedorova A.V., Sotnikova E.A., Karabitsina Y.I., Benko N.I., Mukhina Z.M., Anisimova I.N., Demurin Y.N., Goryunova S.V. Refinement of Rf1-gene localization and development of the new molecular markers for fertility restoration in sunflower. *Mol. Biol. Rep*. 2023;50(9):7919-7926. DOI 10.1007/s11033-023-08646-4

Škorić D., Jocić S., Sakač Z., Lečić N. Genetic possibilities for altering sunflower oil quality to obtain novel oils. *Can. J. Physiol. Pharm*. 2008; 86(4):215-221. DOI 10.1139/Y08-008

Sykes T., Yates S., Nagy I., Asp T., Small I., Studer B. In silico identification of candidate genes for fertility restoration in cytoplasmic male sterile perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Genome Biol. Evol*. 2017;9(2):351-362. DOI 10.1093/gbe/evw047

Talukder Z.I., Ma G., Hulke B.S., Jan C.C., Qi L. Linkage mapping and genome-wide association studies of the *Rf* gene cluster in sunflower (*Helianthus annuus* L.) and their distribution in world sunflower collections. *Front. Genet*. 2019;10:216. DOI 10.3389/fgene.2019.00216

Tyagi V., Dhillon S.K. Cytoplasmic effects on combining ability for agronomic traits in sunflower under different irrigation regimes. *SABRAO J. Breed. Genet*. 2016;48(3):295-308

Tyagi V., Dhillon S.K., Kaur G., Kaushik P. Heterotic effect of different cytoplasmic combinations in sunflower hybrids cultivated under diverse irrigation regimes. *Plants*. 2020;9(4):465. DOI 10.3390/plants9040465

Unrau J. Heterosis in relation to sunflower breeding. *Sci. Agric.* 1947;27:414-427

Vrânceanu V.A., Stoenescu F.M. Gene for pollen fertility restoration in sunflowers. *Euphytica.* 1978;27:617-627. DOI 10.1007/BF00043193

Wang D.-X., Cui L.-J., Jan C.C. Establishment of new cytoplasmic male sterility by introduction of cytoplasm from wild species in sunflower. *Chinese J. Oil Sci*. 2007;29:416-419

Whelan E.D.P. A new souce of cytoplasmic male sterility in sunflower. *Euphytica*. 1980;29:33-46. DOI 10.1007/BF00037247

Whelan E.D.P., Dedio W. Registration of sunflower germplasm composite crosses CMG-1, CMG-2 and CMG-3. *Crop Sci.* 1980;20(6):832. DOI 10.2135/cropsci1980.0011183X002000060066x

Yue B., Vick B.A., Cai X., Hu J. Genetic mapping for the *Rf1* (fertility restoration) gene in sunflower (*Helianthus annuus* L.) by SSR and TRAP markers. *Plant Breed*. 2010;129:24-28. DOI 10.1111/j.1439-0523.2009.01661.x

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 24.01.2024. После доработки 03.05.2024. Принята к публикации 05.06.2024.

Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ
Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding
2024 • 10 • 2 • 132-134

Генофонд и селекция растений

VII Международная конференция, посвященная 95-летию академика РАН П.Л. Гончарова, GPB 2024

7th International Conference "Genepool and Plant Breeding"dedicated to the 95th anniversary of the birth of Academician of the Russian Academy of Sciences P.L. Goncharov

10–12 апреля 2024 г., Новосибирск, Россия
April 10–12, 2024, Novosibirsk, Russia

Меморандум GPB 2024

12 апреля 2024 г., Новосибирск

С 10 по 12 апреля 2024 г. в ФИЦ ИЦиГ СО РАН (г. Новосибирск) прошла 7-я Международная конференция «Генофонд и селекция растений», посвященная 95-летию академика РАН П.Л. Гончарова (7th International Conference "Genepool and Plant Breeding" dedicated to the 95th anniversary of the birth of Academician of the Russian Academy of Sciences P.L. Goncharov, GPB 2024), в которой приняли участие ученые в области селекции, генетики, молекулярной биологии и IT-технологий из России, Армении, Белоруссии, Казахстана и Таджикистана (более 200 человек). Конференция проведена при финансовой поддержке СибНИИРС – филиала ИЦиГ СО РАН, ИЦиГ СО РАН, Курчатовского геномного центра ИЦиГ СО РАН, а также при спонсорской поддержке ООО «СБТ», ООО «БАРЕНБРУГ», ООО «ДИАЭМ», ООО «ШАНС ТРЕЙД», ООО «ДЕЛЬРУСКОМ».

Основные тематические разделы конференции:

1. Вопросы селекции и семеноводства сельскохозяйственных растений.
2. Молекулярно-генетические и информационные технологии в работе с биоресурсными коллекциями и в селекции растений.
3. Проблемы и актуальные вопросы биотехнологии в растениеводстве.
4. Биоразнообразие растений и генетические ресурсы.

Было заслушано 78 докладов, из них 20 докладов молодых ученых. С основными докладами выступили ведущие ученые в области селекции растений, генетики, молекулярной биологии, IT-технологий и др.: академик РАН Н.П. Гончаров «Селекция кормовых и полевых культур в Сибири (К 95-летию П.Л. Гончарова)» (ИЦиГ СО РАН), академик РАН В.М. Косолапов «Научное обеспечение кормопроизводства в России» (РАН, Москва), академик РАН Л.А. Беспалова «Селекционная ценность генетических инноваций в создании сортов пшеницы нового поколения» (ЦЗ, Краснодар), чл.-кор.

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

РАН д.с.-х.н. А.И. Прянишников «АО "Щелково Агрохим": частно-государственное партнерство в развитии отечественной селекции», проф., д.б.н. Е.А. Салина «Использование генетических технологий в селекции зерновых и зернобобовых культур», проф. РАН, д.б.н. Е.К. Хлесткина «Новый функционал коллекций генетических ресурсов растений в условиях развития генетических технологий», д.с.-х.н. Р.И. Полюдина (СибНИИК, СФНЦА РАН, Новосибирск) «Изучение коллекции сои (*Glycine max* (L.) Merr.) для селекции на урожайность и содержание белка в зерне в условиях Западной Сибири», д.с.-х.н. В.В. Лиховский «Биоразнообразие винограда в России и селекция с использованием отечественных автохтонных сортов», к.б.н. М.А. Розова «Исходный материал в селекции яровой твердой пшеницы на Алтае» (ФГБНУ ФАНЦА, Барнаул) и др.

Участники международной конференции познакомились с опытом работы селекционеров, генетиков, молекулярных биологов и специалистов в области IT-технологий РФ, Китая, Таджикистана, Казахстана и др.

Рассмотрена структура современной селекционной работы, ее связь с генетическими, молекулярно-биологическими и другими исследованиями, намечены реперные точки селекционно-генетической работы и предложена программа на перспективу, включающая следующие положения:

1. Провести 8-ю международную конференцию в 2026 г. в г. Новосибирске на базе СибНИИРС – филиала ИЦиГ СО РАН.
2. Поддержать усилия селекционеров и генетиков по упорядочению селекционно-генетических исследований и ведения оригинального семеноводства в РФ. Учитывая важность селекционных работ в развитии экономики страны, в данный перестроечный период – формирования научных объединений, необходимо сохранить существующие структурные подразделения селекционных центров Сибири. В противном случае будет утрачена преемственность выполняемых селекционных работ в зональном разрезе, а созданный в каждом селекционном центре генетический материал по селектируемым культурам будет безвозвратно утерян.
3. С целью удовлетворения острой потребности в квалифицированных кадрах региональных институтов сельского хозяйства Минобрнауки, селекционных центров, предприятий и Госсортсети Министерства сельского хозяйства РФ, агрохолдингов, фермерских хозяйств и других организаций и успешного выполнения «Федеральной научно-технической программы развития сельского хозяйства на 2017–2025 гг.» (постановление Правительства РФ № 996 от 2017 г.) необходимо восстановить государственный заказ на подготовку бакалавров и магистров по направлению Агрономия 35.04.04, профиль «Селекция и генетика сельскохозяйственных культур» в аграрных университетах страны.
4. Своевременно информировать специалистов о получении новых научных данных. Для этой цели принять участие в формировании портфеля журнала «Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции растений».
5. Активизировать селекцию на устойчивость к предуборочному прорастанию зерна в колосе на биохимическом уровне и увязать ее с биоклиматическими особенностями сортов, а также ведение эдафитной селекции в условиях изменяющегося климата, так как только в Сибири имеется около 5 млн га солонцовых почв и более 3 млн га с различной степенью кислотности.
6. Приветствовать диверсификацию возделываемых в РФ сельскохозяйственных культур посредством интродукции и внедрения в растениеводство страны важных в народном хозяйстве нетрадиционных для РФ видов сельскохозяйственных растений.
7. Отметить, что принятие в кратчайшие сроки Федерального закона «О биоресурсных центрах и биологических (биоресурсных) коллекциях», проект которого находится на рассмотрении в Государственной думе Российской Федерации, является острой необходимостью. В отсутствие законодательного регулирования биологические коллекции, в частности коллекции генетических ресурсов растений – ценный ресурс для реализации стратегии научно-технологического развития страны, не имея бюджетной поддержки и не будучи обеспеченными необходимой предельной численностью квалифицированных работников, рискуют быть безвозвратно утраченными.
8. Обратить внимание Госсорткомиссии, что откладывание сроков испытания новых сортов, особенно созданных в рамках государственного задания, противоречит усилиям научного сообщества по ускорению селекционного процесса, тем более на фоне актуализации процессов импортозамещения.
9. Сорта сельскохозяйственных культур, создаваемые в рамках государственного задания как по линии Минобрнауки, так и по ФНТП МСХ РФ, в равной степени должны рассматриваться как приоритетные при проведении государственного сортоиспытания.

10. Рассмотреть вопрос об открытом предоставлении развернутых данных по результатам госсортоиспытания на сайте Госсорткомиссии РФ. Отсутствие детальных результатов испытания не дает возможности сельхозтоваропроизводителям делать обоснованный выбор сортов, а селекционерам ограничивает основы выработки стратегических решений и рекомендаций производству.
11. Для создания нового селекционного материала, наряду с внутривидовой гибридизацией (коллекция ВИР, местные сорта и генотипы), следует развернуть работы по отдаленной гибридизации, геномному редактированию биоинженерии и т. д.
12. Для повышения эффективности селекционных работ, в том числе и по вышеуказанным направлениям, необходимы инвестиции для покупки малогабаритной техники и лабораторного оборудования для НИУ сельскохозяйственного профиля: износ материально-технической базы доходит до 100 %. Предлагается: для повышения эффективности селекционных работ необходимо разработать целевую программу по производству малогабаритной селекционной техники и специализированного оборудования и в связи со значительной изношенностью материально-технической базы селекционных учреждений выделить финансирование для приобретения специальной техники и оборудования.
13. Для поднятия престижа выполняемых селекционно-генетических исследований необходимо поднять на должный уровень оплату труда селекционеров.

Участники конференции обращаются к **Президенту РФ**, Правительству РФ, Совету Федерации, в Государственную думу Федерального собрания Российской Федерации, к профильным министерствам и ведомствам, а также деловым кругам и общественным организациям, органам законодательной и исполнительной власти субъектов Российской Федерации, к органам местного самоуправления для рассмотрения и принятия соответствующих решений.

Участники конференции просят Оргкомитет направить **предложения** Президенту РФ, Правительству РФ, в Государственную думу Федерального собрания РФ, Министерство науки и образования РФ, Министерство сельского хозяйства РФ, Заксобраниям и Минсельхозам региона о необходимости срочного изменения в бюджетных кодексах последних, о необходимости компенсировать передаваемым в НИУ сельскохозяйственным ГУПАМ часть затрат посредством субсидий, как это делается для других аграрных организаций.

Участники конференции выражают благодарность всем организаторам данного мероприятия, СибНИИРС – филиалу ИЦиГ СО РАН и ИЦиГ СО РАН, за радушный прием и организацию выполнения программы конференции на высоком уровне.

Принято по итогам работы 7-й Международной конференции «Генофонд и селекция растений», посвященной 95-летию академика РАН П.Л. Гончарова (GPB 2024, 7th International Conference “Genepool and Plant Breeding” dedicated to the 95th anniversary of the birth of Academician of the Russian Academy of Sciences P.L. Goncharov).

12 апреля 2024 г.

Сетевое издание «Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции» – реестровая запись СМИ Эл № ФС77-75536, зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций 08 мая 2019 г.

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.

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.

Сетевое издание «Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции» с 15.06.2023 включено в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук, по специальностям и отраслям науки:

- 1.5.7. Генетика (биологические науки)
- 1.5.22. Клеточная биология (биологические науки)
- 4.1.2. Селекция, семеноводство и биотехнология растений (биологические науки)
- 4.1.2. Селекция, семеноводство и биотехнология растений (сельскохозяйственные науки)

Индексируется в РИНЦ, включено в DOAJ.

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

Адрес издания в сети интернет: https://pismavavilov.ru/

При перепечатке материалов ссылка на издание обязательна.

Учредитель и издатель: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения Российской академии наук» (ИЦиГ СО РАН)
Почтовый адрес учредителя и издателя: проспект Академика Лаврентьева, 10, Новосибирск, 630090
Почтовый 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: 28.06.2024