ISSN 2686-8482

2025·11·2

Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding

Генетика • Селекция растений

2025
ИЮНЬ

ИЦГ

Том 11 №2

ПИСЬМА В ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

PISMAVAVILOV@BIONET.NSC.RU

CELL TECHNOLOGIES
REGENERATIVE MEDICINE
INTELLIGENT DATA SCIENCE
SYNTHETIC BIOLOGY
POSTGENOME
RESEARCH & DEVELOPMENT

YEREVAN ARMENIA 2025

КОНГРЕСС CRISPR-2025

5–10 октября
2025 года

Уважаемые коллеги!

Продолжается регистрация для участия в Третьем международном конгрессе “CRISPR-2025”, который состоится с 5 по 10 октября 2025 г. в Ереване (Армения). Стремительно совершенствующиеся методы геномного редактирования, в том числе в области клинического применения CRISPR-систем, требуют всестороннего осмысления с учетом различных областей знаний.

В связи с этим мы предлагаем широкий спектр направлений, которые будут обсуждаться на конгрессе “CRISPR-2025”:

- Cell Technologies
- Regenerative Medicine
- Intelligent Data Science
- Synthetic Biology
- Postgenome
- Research & Development.

В программе конгресса

- пленарные и секционные выступления
- конкурс молодых ученых
- конкурс постерных докладов
- панельная дискуссия «От предсказания лекарств с помощью искусственного интеллекта, точного редактирования генома до клеточной и генной терапии».

Приглашаем постоянных и новых участников: ученых, врачей, студентов и представителей бизнеса!

Информационный сайт конгресса: https://crispr2025.rau.am/

2025 • 11 • 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-2025-11-08

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, профессор РАН (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 – чл.-кор. РАН, 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

З. Акрам – профессор, директор (Кафедра селекции растений и генетики Университета аридного земледелия им. Пира Мехра Али Шаха, Равалпинди, Пакистан)
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 (ВИР), Санкт-Петербург, Россия)
Т.А. Гавриленко – д-р биол. наук, профессор (Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), 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)
Ш. Демберел – академик Монгольской академии наук, профессор (Институт ветеринарной медицины, Монгольский университет естественных наук, Улан-Батор, Монголия)
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)
А.П. Карташова – канд. с.-х. наук (Мурманская ГСХОС – филиал ВИР, Мурманск, 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 – д-р 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, р. п. Краснообск, Новосибирская обл., 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)
Т. Ражабов – профессор, директор (Институт агробиотехнологий и продовольственной безопасности, Самаркандский государственный университет им. Шарофа Рашидова, Самарканд, Узбекистан)
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 – д-р биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)
С.В. Шеховцов – канд. биол. наук (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск, Россия)

Online edition

Letters to VAVILOV JOURNAL OF GENETICS AND BREEDING

Founded in 2015
Publication frequency: 4 issues a year
doi 10.18699/letvjgb-2025-11-08

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), Professor of the RAS (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 – Corr. Member of the RAS, 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)
Z. Akram – Professor, Director (Department of Plant Breeding and Genetics at the Pir Mehr Ali Shah Arid Agriculture University, Rawalpindi, Pakistan)
S. Demberel – Full Member of the Mongolian Academy of Sciences, Professor (Institute of Veterinary Medicine, Mongolian University of Life Sciences, Ulaanbaatar, Mongolia)
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 – Dr. 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. (Agricul.) (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)
A.P. Kartashova – Cand. Sci. (Agricul.) (Murmansk State Agricultural Experimental Station – Branch of the VIR, Murmansk, Russia)
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 – Dr. 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, Krasnoobsk, Novosibirsk oblast, 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)
T. Rajabov – Professor, Dean (Institute of Agrobiotechnologies and Food Safety, Samarkand State University named after Sharof Rashidov, Samarkand, Uzbekistan)
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
2025 • 11 • 2 • 53

СОДЕРЖАНИЕ • 2025 • 11 • 2

Генетика

55 Оригинальное исследование
Роль хромосомы 3B в регуляции мейоза у мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L.
А.А. Журавлева, В.Н. Бабенко

63 Оригинальное исследование
Цитогенетические повреждения и эпигенетический статус промоторов генов *TP53*, *BRCA1* и *ERCC2* у работников угольных предприятий
А.В. Марущак, М.В. Астафьева, А.Н. Глушков, В.И. Минина

Селекция растений

73 Оригинальное исследование
Оценка адаптивных свойств сортов ячменя по урожайности в Приобской лесостепи
А.Я. Сотник

80 Оригинальное исследование
Получение гибридных линий *Triticum petropavlovskyi* Udacz. et Migusch. × *Triticum aestivum* L. с крупной окрашенной зерновкой и повышенным содержанием антиоксидантов
Е.В. Чуманова, Т.Т. Ефремова, К.В. Соболев, Е.А. Косяева

90 Оригинальное исследование
Результаты сравнительной оценки исходных диплоидных сортов ржи и их тетраплоидных аналогов в Западной Сибири
Н.Н. Ермошкина

© Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», 2025
© Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции, 2025

Letters to VAVILOV JOURNAL OF GENETICS AND BREEDING
2025 • 11 • 2• 54

CONTENTS • 2025 • 11 • 2

Genetics

55 Original article
The role of chromosome 3B in the regulation of meiosis in common wheat *Triticum aestivum* L.
A.A. Zuravleva, V.N. Babenko

63 Original article
Cytogenetic damage and epigenetic status of the promoters of *TP53*, *BRCA1* and *ERCC2* gene promoters in coal workers
A.V. Marushchak, M.V. Astafyeva, A.N. Glushkov, V.I. Minina

Plant breeding

73 Original article
Evaluation of barley varieties adaptive properties by productivity in the Priobskaya forest-steppe zone
A.Ya. Sotnik

80 Original article
Development and characterization of wheat hybrids *Triticum petropavlovskyi* Udacz. et Migusch. × *Triticum aestivu*m L. with large colored grain and increased antioxidant content
E.V. Chumanova, T.T. Efremova, K.V. Sobolev, E.A. Kosyaeva

90 Original article
The results of a comparative assessment of the initial diploid rye varieties and their tetraploid analogues in Western Siberia
N.N. Ermoshkina

© Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 2025
© Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding, 2025

Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ
Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding
2025 • 11 • 2 • 55-62

pismavavilov.ru
doi 10.18699/letvjgb-2025-11-09

Оригинальное исследование

Роль хромосомы 3B в регуляции мейоза у мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L.

А.А. Журавлева✉, В.Н. Бабенко

Аннотация: Мягкая пшеница *Triticum aestivum* L. является аллополиплоидом (2*n* = 6x = 42). Ее геном включает в себя геномы трех предковых видов, что позволяет хорошо переносить анеуплоидию ввиду наличия нескольких копий одних и тех же генов, находящихся в гомеологичных хромосомах. Это свойство было продемонстрировано на созданных на основе ряда сортов мягкой пшеницы анеуплоидных линиях. Отсутствие хромосомы 3B у мягкой пшеницы ведет к аномалиям мейотического деления, в том числе к снижению числа хиазм и асинапсису. Замещение хромосомы 3B мягкой пшеницы гомеологичной хромосомой 3R ржи *Secale cereale* L. приводит к нарушению хиазмообразования и асинапсису, нарушению компактизации хромосом, асинхронному поведению хромосом во втором делении мейоза и нарушениям в динамике микротрубочкового цитоскелета. Вероятно, в хромосоме 3R ржи, в отличие от гомеологичной хромосомы 3B мягкой пшеницы, отсутствуют гены, играющие ключевую роль в контроле нормального протекания мейоза у мягкой пшеницы. Цель данной работы – сравнительный анализ мейотических генов в хромосомах 3B и 3R мягкой пшеницы и диплоидной ржи соответственно. В результате проведенного анализа баз данных обнаружено, что в хромосоме 3R отсутствуют три мейотических гена: *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*), *TraesCS3B02G048300* (*FANCM*), *TraesCS3B02G458900* (*EMS1*). При этом лишь для гена *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*) показано отсутствие гомеологов в геноме мягкой пшеницы. На основе известных мейотических генов (*mei*-гены) мягкой пшеницы были построены и проанализированы генные сети. Гены *TraesCS3B02G048300* (*FANCM*), *TraesCS3B02G458900* (*EMS1*) располагались вне построенных генных сетей, тогда как ген *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*) вместе с основными описанными генами мейоза формировал сеть из 22 генов. На основании полученных результатов сделано предположение, что отсутствие гена *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*) у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B) по большей части определяет характер аномалий мейотического процесса у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B) Саратовская 29/рожь Онохойская.

Ключевые слова: генные сети; мейоз; асинапсис; пшенично-ржаные замещенные линии; рожь; *Secale cereale* L.; мягкая пшеница; *Triticum aestivum* L.
Для цитирования: Журавлева А.А., Бабенко В.Н. Роль хромосомы 3B в регуляции мейоза у мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;11(2):55-62. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-09
Финансирование: Работа выполнена при поддержке бюджетного проекта № FWNR-2025-0009.

Original article

The role of chromosome 3B in the regulation of meiosis in common wheat *Triticum aestivum* L.

A.A. Zuravleva✉, V.N. Babenko

Abstract: Common wheat is an allopolyploid (2*n* = 6*x* = 42). Its genome includes the genomes of three ancestral species, which allows it to tolerate aneuploidy well due to the presence of excess genetic information located on homeologous chromosomes. This property was demonstrated on aneuploid lines created on the basis of common wheat. The absence of chromosome 3B in common wheat *Triticum aestivum* L. leads to abnormalities of meiotic division, including a decrease in the number of chiasmata and asynapsis. Substitution of chromosome 3B of common wheat with homeologous 3R chromosome of rye leads to disruption of chiasmata formation and asynapsis, disruption of chromosome compaction, asynchronous division of chromosomes in the second division of meiosis, abnormalities in the dynamics of the microtubular cytoskeleton. Probably, on the 3R chromosome of rye, in contrast to the homeologous 3B chromosome of soft wheat, there are no meiotic genes that play a key role in meiosis in soft wheat *T. aestivum* L. The aim of this study

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
rogovaya@bionet.nsc.ru

© Журавлева А.А., Бабенко В.Н., 2025

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

was a comparative analysis of meiotic genes on the 3B and 3R chromosomes of common wheat *T. aestivum* L. wheat and diploid rye *Secale cereale*, respectively. As a result of the analysis of the databases, it was found that on the 3R chromosome, three meiotic genes, *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*), *TraesCS3B02G048300* (*FANCM*), *TraesCS3B02G458900* (*EMS1*), are absent. At the same time, only for the gene *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*) the absence of homeologs in the genome of common wheat was demonstrate. Gene networks were constructed and analyzed based on the known meiotic genes of common wheat. The genes *TraesCS3B02G048300* (*FANCM*), *TraesCS3B02G458900* (*EMS1*) were located outside the constructed gene networks, while the gene *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*) together with the main described meiotic genes formed a network of 22 genes. Thus, based on the obtained results, it can be assumed that the absence of the gene *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*), elucidated in this study, which is a part of the described network, largely determines the nature of the meiotic process abnormalities of the wheat-rye substitution line 3R(3B).

Key words: gene networks; meiosis; asynapsis; wheat-rye substitution line; rye; *Secale cereale* L.; common wheat; *Triticum aestivum* L.

For citation: Zuravleva A.A., Babenko V.N. The role of chromosome 3B in the regulation of meiosis in common wheat *Triticum aestivum* L. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Lett Vavilov J Genet Breed.* 2025;11(2):55-62. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-09 (in Russian)

Funding: This work was supported by the budgetary project No. FWNR-2025-0009.

Введение

Гексаплоидная мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.; BBAADD; 2*n* = 6*x* = 42) является аллополиплоидом и включает в себя геномы трех предковых видов (Marcussen et al., 2014). Мягкая пшеница, имея три набора гомеологичных хромосом A, B, D геномов, хорошо переносит анеуплоидию ввиду наличия нескольких копий одних и тех же генов, находящихся в гомеологичных хромосомах.

В прошлом веке на основе мягкой пшеницы получены анеуплоидные линии, в которых отсутствовали пара гомологичных хромосом (нуллисомные линии) (Sears, 1954), пара плеч хромосом (дителосомные линии) (Sears E.R., Sears L.M.S., 1979) или часть хромосомы (делеционные линии) (Endo, Gill, 1996). Известно, что линии, в которых отсутствует хромосома 3B, демонстрируют асинапсис (Sears, 1944), а дителосомные линии по длинному плечу хромосомы 3B (2*n* = 6*x* = 42) – сниженное число хиазм (Naranjo, 2015). Вероятно, хромосома 3B несет гены мейотической рекомбинации. Хромосомы 3A и 3D не способны компенсировать отсутствие хромосомы 3B. В работе, посвященной поиску генов, находящихся в хромосоме 3B и приводящих к снижению хиазмообразования, показано наличие в хромосоме 3B по крайней мере 16 генов-кандидатов (Darrier et al., 2022). Отсутствие любого из них может приводить к асинапсису. Среди этих генов можно выделить *ZIP4* (*TaZIP4-B2*) – один из основных мейотических генов (Darrier et al., 2022). Отсутствие этого гена является причиной асинапсиса у мутантов *ph1b* мягкой пшеницы (Martín et al., 2017). Ген *TaZIP4-B2* отвечает за осуществление гомологичного и ограничения гомеологичного кроссинговера.

Существует ряд работ, посвященных изучению мейоза у пшенично-ржаных линий, замещенных по хромосоме 3B (Lee et al., 1970; Силкова и др., 2006; Журавлева, Силкова, 2024). В них описано явление асинапсиса и, как следствие, снижение продуктивности. Возникновение асинапсиса у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B), вероятно, связано с неспособностью хромосомы 3R ржи полностью компенсировать отсутствие хромосомы 3B мягкой пшеницы, которая несет в том числе гены, связанные с мейотической рекомбинацией.

Цель настоящей работы – сравнительный анализ генов, функционирующих в мейозе, в хромосомах 3B и 3R мягкой пшеницы *T. aestivum* пшеницы и диплоидной ржи *Secale cereale* соответственно.

Материалы и методы

В рамках данной работы с помощью алгоритма BLAST в базах данных NCBI (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/) и (Ensembl Plants plants.ensembl.org) при использовании референсного генома мягкой пшеницы сорта Chinese Spring (IWGSC, iwgsc_refseqv1.0 assembly for *Triticum aestivum*) выполнен геномный поиск генов-ортологов с базовыми параметрами (GOC>50, WGA>50, identity%>25) по последовательностям известных генов в хромосоме 3B мягкой пшеницы, которые описаны и участвуют в контроле нормального протекания мейоза у полиплоидов (Darrier et al., 2022) в хромосоме 3R ржи (Rye_Lo7_2018_v1p1p1 for *Secale cereale*). Затем на основе предложенных генов были построены генные сети с помощью ресурса STRING-DB и произведен их анализ.

Результаты

Поиск гомологичных последовательностей известных генов, участвующих в мейотическом процессе (*mei*-генов) в хромосоме 3B пшеницы и хромосоме 3R ржи, показал наличие 20 генов-кандидатов в хромосоме 3B пшеницы и 17 – в хромосоме 3R ржи (табл. 1) (GOC>50, WGA>50, identity%>25).

В результате сравнения последовательностей хромосом 3B и 3R выявлено отсутствие на хромосоме 3R мейотических генов *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*), *TraesCS3B02G048300* (*FANCM*), *TraesCS3B02G458900* (*EMS1*). На основе белковых последовательностей генов, функционирующих в мейозе (см. табл. 1), при помощи ресурса STRING-DB была построена генная сеть (рис. 1). Статистика по STRING-DB показала, что сеть имеет неслучайно большое число связей (со значимостью <1.0e–16); средняя степень связанности узла – 5.52; средний коэффициент локальной кластеризации – 0.538.

В данной работе нам удалось идентифицировать 20 белков из списка и построить сетевые структуры функционально связанных между собой белков с помощью приложения string-db,org. Сетевая структура первого порядка включает в себя 22 белка, образующих между собой множество связей, предполагающих молекулярные взаимодействия (см. рис. 1). Анализ информации из открытых баз данных относительно представленных в этой генной сети последовательностей показывает, что большинство выявленных белков участвует в разных процессах в клетке, таких как репарация, рекомбинация, разрешение структуры Холлидея, сегрегация хромосом, регуляции клеточного цикла в целом

Таблица 1. Гены, функционирующие в мейозе, локализованные в хромосоме 3B (Darrier et al., 2022)
Table 1. Meiotic genes localized to chromosome 3B (Darrier et al., 2022)

Гены, функционирующие в мейозе	Ген ID (локализован в хромосоме 3B)	Белок	Ортолог ID (локализован в хромосоме 3R)
BRCA2	*TraesCS3B02G115500*	A0A3B6FKJ9	SECCE3Rv1G0160010
MSH7	*TraesCS3B02G136600*	A0A077RQG9	SECCE3Rv1G0162940
DUO1-3S	*TraesCS3B02G178200*	W5CQP6	SECCE3Rv1G0168200
CYCA1;2/TAM1	*TraesCS3B02G183400*	A0A077RZA4	SECCE3Rv1G0169090
MUS81-3S	*TraesCS3B02G218300*	W5CT03	SECCE3Rv1G0173330
RTEL1	*TraesCS3B02G242700*	A0A3B6FMQ1	SECCE3Rv1G0179210
DUO1-3L	*TraesCS3B02G254800*	W5D4G5	SECCE3Rv1G0181280
MPK4-1	*TraesCS3B02G256700*	A0A3B6FMN5	SECCE3Rv1G0181460
MPK4-2	*TraesCS3B02G260900*	A0A3B6FRP1	SECCE3Rv1G0182030
MPK4-3	*TraesCS3B02G270200*	A0A077RTL3	SECCE3Rv1G0183430
CAP-E1/E2	*TraesCS3B02G423800*	A0A077S4M6	SECCE3Rv1G0202150
SYN4	*TraesCS3B02G429700*	A0A3B6FTG9	SECCE3Rv1G0203030
ZIP4	*TraesCS3B02G434600*	A0A077S5Q8	SECCE3Rv1G0203670
MUS81-3L	*TraesCS3B02G535000*	A0A3B6G139	SECCE5Rv1G0326610
MLH1	*TraesCS3B02G564100*	A0A077S1H5	SECCE6Rv1G0433870
FANCM	*TraesCS3B02G048300*	A0A077RPL9	–
MSH7	*TraesCS3B02G136600*	A0A077RQG9	SECCE3Rv1G0162940
EMS1	*TraesCS3B02G458900*	A0A3B6FYX0	–
WD40	*TraesCS3B02G034400*	A0A077RU32	SECCE3Rv1G0150610
ASK1/ASK2	*TraesCS3B02G308600*	A0A3B6FTE4	–

и дифференцировка мужских половых клеток (см. рис. 1). С помощью кластерного анализа удалось выделить два кластера белков, связанных с дифференцировкой мужских половых клеток (см. рис. 1, обозначено бирюзовым цветом) и участвующих в процессе репарации (см. рис. 1, обозначено темно-зеленым цветом).

Сетевая структура второго порядка включает четыре белка (см. рис. 1, обозначено розовым цветом). Сеть второго порядка представляет из себя кластер белков, связанных с сигнальным путем MAPK (Li et al., 2024).

Белки, гены которых отсутствуют в хромосоме 3R ржи, но присутствуют в хромосоме 3B мягкой пшеницы (FANCM (A0A077RPL9), EMS1 (A0A3B6FYX0), ASK1/ASK2 (A0A3B6FTE4)), также были распознаны программой STRING-DB. Белки генов FANCM (A0A077RPL9) и EMS1 (A0A3B6FYX0) не вошли ни в генную сеть первого порядка, ни в генную сеть второго порядка (см. рис. 1). Тогда как одним из составляющих генной сети первого порядка стал ген, контролирующий белок ASK1/ASK2 (A0A3B6FTE4), отсутствующий в хромосоме 3R ржи. Он связан с CYCA1;2/TAM1 (A0A077RZA4), это взаимодействие экспериментально показано у *Homo sapience*. CYCA1;2/TAM1 образует связь с RTEL1 (TraesCS3B02G242700). Белок RTEL1 связан с другими белками сети, в том числе и с MLH1 (A0A077S1H5), который в свою очередь образует связь с ZIP4 – одним из основных белков мейоза. В данную сеть были также включены последовательности генов (см. табл. 2, 3), находящиеся в других хромосомах, однако в значительной степени влияющие на мейотические процессы, в том числе контролирующие один из основных белков гомологичного спаривания, синапсиса и рекомбинации – NMD1 (см. табл. 2).

Для трех генов, отсутствующих в хромосоме 3R (см. рис. 1, выделены черным овалом), был выполнен поиск гомологичных последовательностей во всех хромосомах пшеницы, кроме 3B. Для *TraesCS3B02G048300* (*FANCM*) выявлен гомеолог (*TraesCS3A02G035700*) в хромосоме 3A. Для *TraesCS3B02G458900* (*EMS1*) найдено пять гомологичных последовательностей: две в хромосоме 3D (*TraesCS3D02G311500*, *TraesCS3D02G418600*), одна – в хромосоме 3A (*TraesCS3A02G423400*) и две – в хромосоме 2D (*TraesCS2D02G297600*, *TraesCS2D02G034200*).

Для *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*) наличие гомологичных последовательностей не выявлено. Таким образом, при получении пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B), у которой хромосома 3B мягкой пшеницы была заменена на хромосому 3R ржи, был утерян ген *TraesCS3B02G308600*

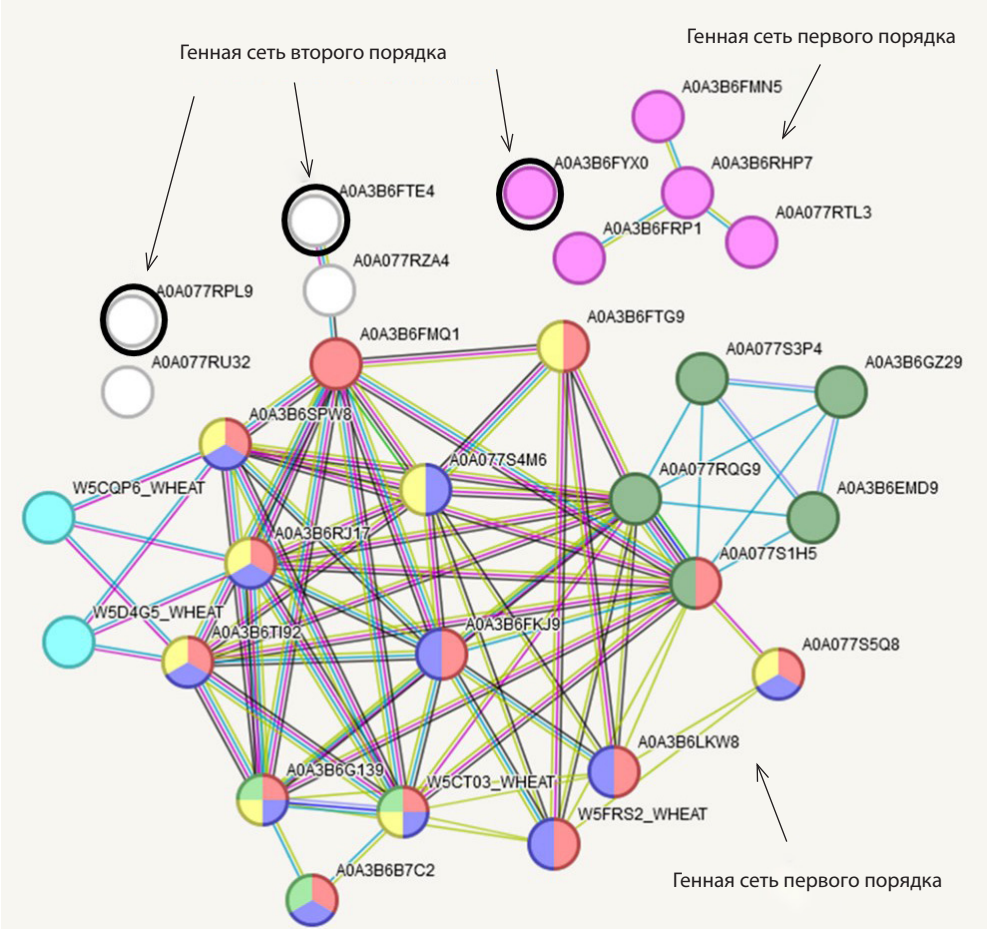

Рис. 1. Генная сеть, контролирующая мейоз у мягкой пшеницы, реконструированная с помощью STRING-DB на основе белков, гены которых локализуются в хромосоме 3B (категоризация по генам приведена в табл. 2)
Fig. 1. The gene network controlling meiosis in bread wheat, reconstructed using STRING-DB based on proteins whose genes are localized on chromosome 3B (categorization by genes is presented in Table 2)

(*ASK1/ASK2*). Для данного гена была построена генная сеть (рис. 2) с помощью ресурса STRING-DB.

Анализ генной сети показывает, что гены, белки которых входят в данную сеть, участвуют во множестве процессов: в ответе на стресс, регуляции трансляции, сигнальном пути жасмоновой кислоты, убиквитин-опосредованном протеолизе, SCF-зависимом убиквитин-опосредованном протеолизе (см. рис. 2).

Обсуждение

На основе цитологических данных нами ранее показано, что замещение хромосомы 3B мягкой пшеницы хромосомой 3R ржи ведет не только к асинапсису, но и к другим цитологическим нарушениям (Журавлева, Силкова, 2024). Так, особенностью метафазы I у пшенично-ржаной замещенной линии Саратовская 29/рожь Онохойская 3R(3B) было уменьшение числа хиазм в сравнении с сортом Саратовская 29. Хромосома 3R ржи участвовала в формировании бивалентов только в 86.82 % мейоцитов, из них в 21.36 % бивалентов были открытыми. Также для 3R(3B) было характерно наличие аномалий в динамике микротрубочек и поведении хромосом как в первом, так и во втором делениях мейоза. Во время метафазы I у замещенной линии 3R(3B) происходило нарушение нуклеации микротрубочек на кинетохорах отдельных бивалентов и конвергенции микротрубочек – на полюсах веретена деления. Обнаружено формирование цитоскелетом структуры наподобие арки на стадии пахитены, при этом наблюдалось смещение ядра к оболочке клетки.

Отличительной особенностью метафазы I у замещенной линии 3R(3B) было наличие мейоцитов с декомпактизованными хромосомами. Также у замещенной линии 3R(3B) наблюдались асинхронное поведение хромосом во втором делении и наличие на стадии телофазы II клеток, находящихся на предыдущих стадиях мейоза, а также формирование аномальных диад и триад. Результаты предыдущей работы демонстрируют отсутствие компенсационной способности хромосомы 3R ржи замещать хромосому 3B для протекания нормального мейотического процесса (Журавлева, Силкова, 2024). Главная причина отсутствия компенсационной

Таблица 2. Категоризация по генам данных, представленных на рис. 1
Table 2. Categorization by genes of the data presented in Figure 1

Цвет	ID	Описание функции (участие в процессе)	Количество генов	Вероятность ошибки	Белки
Темно-зеленый	GOCC:1990391	Комплекс репарации ДНК	5	5,07E-06	A0A077RQG9, A0A077S1H5, A0A077S3P4, A0A3B6EMD9, A0A3B6GZ29
Светло-зеленый	GO:0048476	Разрешение структуры Холлидея	3	1,33E-05	A0A3B6B7C2, A0A3B6G139, W5CT03_WHEAT
Розовый	map04016	Сигнальный путь MAPK	5	0,0083	A0A077RTL3, A0A3B6FMN5, A0A3B6FRP1, A0A3B6FYX0, A0A3B6RHP7
Красный	GO:0006310	Рекомбинация ДНК	13	4,28E-19	A0A077S1H5, A0A077S5Q8, A0A3B6B7C2, A0A3B6FKJ9, A0A3B6FMQ1, A0A3B6FTG9, A0A3B6G139, A0A3B6LKW8, A0A3B6RJ17, A0A3B6SPW8, A0A3B6TI92, W5CT03_WHEAT, W5FRS2_WHEAT
Синий	GO:0051321	Мейотический клеточный цикл	11	2,41E-15	A0A077S4M6, A0A077S5Q8, A0A3B6B7C2, A0A3B6FKJ9, A0A3B6G139, A0A3B6LKW8, A0A3B6RJ17, A0A3B6SPW8, A0A3B6TI92, W5CT03_WHEAT, W5FRS2_WHEAT
Желтый	GO:0098813	Сегрегация хромосом	8	7,16E-12	A0A077S4M6, A0A077S5Q8, A0A3B6FTG9, A0A3B6G139, A0A3B6RJ17, A0A3B6SPW8, A0A3B6TI92, W5CT03_WHEAT
Бирюзовый	GO:0048235	Дифференцировка мужских половых клеток	2	0,0164	W5CQP6_WHEAT, W5D4G5_WHEAT

способности хромосомы 3R замещать хромосому 3B – реорганизация этих хромосом в процессе их эволюции после того, как предки пшеницы и ржи разошлись примерно 5–11 млн лет назад (Chalupska et al., 2008). Так, было показано, что третья хромосома ржи в процессе эволюции была вовлечена по крайней мере в одну транслокацию 3R/6R (Devos et al., 1992). Цитологически эти хромосомы также отличаются (Seal, Bennett, 1982). Таким образом, причина появления аномалий мейотического деления у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B) – отличие хромосом 3B мягкой пшеницы и 3R ржи.

Ранее в работе, посвященной исследованию причин асинапсиса при полном или частичном отсутствии хромосомы 3B мягкой пшеницы, продемонстрировано, что в этой

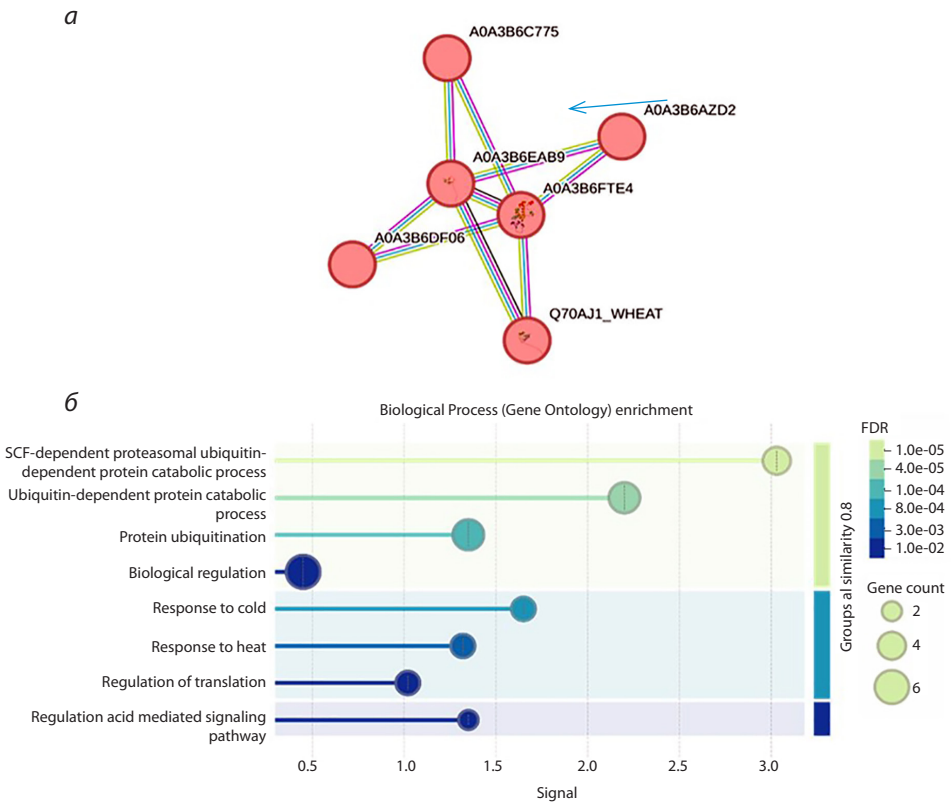

Рис. 2. Генная сеть, построенная на основе гена *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*).
а – генная сеть; *б* – генная онтология
Fig. 2. Gene network constructed based on the *TraesCS3B02G308600* gene (*ASK1/ASK2*).
a – gene network; *b* – gene ontology

Таблица 3. Белки, включенные дополнительно в генную сеть третьего порядка
Table 3. Proteins additionally included in the third-order gene network

Белок	Функция
A0A077S3P4	Неохарактеризованный белок
A0A3B6EMD9	Неохарактеризованный белок
A0A3B6GZ29	Неохарактеризованный белок
A0A3B6B7C2	Белок ERCC4
A0A3B6LKW8	Гомолог MND1
W5FRS2_WHEAT	Гомолог MND1
A0A3B6RHP7	BHLH-содержащий белок
A0A3B6RJ17	RFC1
A0A3B6TI92	RFC1
A0A3B6SPW8	RFC1

хромосоме находится ряд генов, функционирующих в мейозе, отсутствие которых и приводит к асинапсису (Darrier et al., 2022).

В настоящей работе нами проанализирована хромосома 3R на наличие генов-кандидатов, функционирующих в мейозе (см. табл. 1) и присутствующих в хромосоме 3B. Показано отсутствие трех генов: *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*), *TraesCS3B02G048300* (*FANCM*), *TraesCS3B02G458900* (*EMS1*). Для двух генов, *TraesCS3B02G048300* (*FANCM*), *TraesCS3B02G458900* (*EMS1*), отмечено наличие гомологичных генов в других хромосомах мягкой пшеницы. У гена *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*) гомеологов в оставшихся хромосомах мягкой пшеницы не найдено. Таким образом, вероятно, что отсутствие этого гена в хромосоме 3R у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B) определяет особенности фенотипа пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B).

Согласно данным, полученным на разных организмах для гена *ASK1/ASK2*, известно, что его продукт и его гомологи являются важными компонентами комплексов Skp1-Cullin-F-box-protein (SCF) класса E3 убиквитинлигаз, которые функционируют в убиквитин-опосредованном протеолизе (Feldman et al., 1997; Gray et al., 1999; Nayak et al., 2002). Белки, связанные с *Skp1*, функционируют в переходах G1/S и G2/M во время митоза, удаляя ингибиторы циклин-зависимых киназ или регулируя уровни циклинов (Bai et al., 1996; Feldman et al., 1997; Skowyra et al., 1999; Tsvetkov et al., 1999), а также участвуют в протеолизе белков, положительно регулирующих рекомбинацию (Wang, Yang, 2006).

Анализ генной сети, построенной нами в данной работе с использованием программы STRING-DB на основе белковой последовательности гена мягкой пшеницы *ASK1/ASK2* (*TraesCS3B02G308600*), показал его участие в тех же процессах, что описаны ранее для других организмов.

Также анализ этой сети демонстрирует связь гена *ASK1/ASK2* с другими генами, основными участниками мейотического процесса, такими как *CYCA1;2/TAM1*, *RTEL1*, *MLH1*, *ZIP4*, *MND1*, которые играют одну из ключевых ролей в спаривании, синапсисе и рекомбинации (Kerzendorfer et al., 2006; Симановский, Богданов, 2018). Таким образом, основываясь на связи гена *ASK1/ASK2* с другими генами в пределах генной сети, основными участниками мейотического процесса, можно предполагать его влияние на мейотический процесс.

Ранее были получены и описаны мутантные растения *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. по гену *ASK1/ASK2* и исследовано протекание у них мейотического процесса (Yang et al., 1999; Yang, Ma, 2001; Wang, Yang, 2006). Обнаружено аномальное протекание мейотического деления, в частности отмечены отсутствие миграции ядрышка на периферию ядра в зиготене, нарушение компактизации хромосом, отсутствие синапсиса гомологичных хромосом, аномальная морфология сформированных бивалентов (Wang et al., 2004). На стадии тетрад для мутантов *ASK1/ASK2* описано формирование аномальных тетрад, диад и триад (Wang, Yang, 2006). Относительно формирования цитоскелетных аномалий было показано формирование во втором делении мейоза, кроме веретен деления, веретено-подобных структур, а также изменение длины веретена деления (Yang, Ma, 2001). Все рассмотренные выше нарушения протекания мейотического процесса, кроме отсутствия миграции ядрышка на периферию ядра в зиготене и изменения длины веретена деления, были описаны у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B) (Журавлева, Силкова, 2024). Таким образом, вероятно, что наибольший вклад в формирование аномального фенотипа привнесло отсутствие у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B) гена *ASK1/ASK2*.

Однако у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B) также наблюдались аномалии построения и реорганизации цитоскелетных структур, не описанные ранее. При этом при построении генной сети формируется еще один кластер, связанный с MAP-киназной активностью, в который включаются гены *MPK4-1*, *MPK4-2* и *MPK4-3*. Эти гены присутствуют в хромосоме 3R ржи, однако известно, что транскрипция с привнесенных хромосом различается (Dong et al., 2020). Мутанты по *MPK4* характеризуются формированием аномального метафазного веретена и фрагмопласта в митозе (Vavrdová et al., 2019), что можно наблюдать в мейозе у 3R(3B). Возможно, изменение уровня транскрипции генов в связи с заменой хромосомы 3B хромосомой 3R – причина цитоскелетных аномалий у пшенично-ржаной линии 3R(3B).

Заключение

Показано, что у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B) отсутствует ген *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*), что вероятно, определяет характер нарушений в мейозе у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B). Тогда как аномалии формирования цитоскелетных структур, описанные у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B), возможно, являются следствием изменения уровня транскрипции с чужеродной хромосомы.

Список литературы / References

Журавлева А.А., Силкова О.Г. Дисомное замещение хромосом 3R(3B) приводит к комплексу аномалий в мейозе мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;28(4):365-376. doi 10.18699/vjgb-24-42
[Zhuravleva A.A., Silkova O.G. Disomic chromosome 3R(3B) substitution causes a complex of meiotic abnormalities in bread wheat *Triticum aestivum* L. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov J Genet Breed*. 2024;28(4):365-376. doi 10.18699/vjgb-24-42]

Силкова О.Г., Добровольская О.Б., Дубовец Н.И., Адонина И.Г., Кравцова Л.А., Родер М.С., Салина Е.А., Щапова А.И., Шумный В.К. Создание пшенично-ржаных замещенных линий с идентификацией хромосомного состава кариотипов методами С-бэндинга, GISH и SSR-маркеров. *Генетика*. 2006;42(6):793-802
[Silkova O.G., Dobrovolskaya O.B., Dubovets N.I., Adonina I.G., Kravtsova L.A., Roeder M.S., Salina E.A., Shchapova A.I., Shumny V.K. Production of wheat-rye substitution lines and identification of chromosome composition of karyotypes using C-banding, GISH, and SSR markers. *Russ J Genet*. 2006;42(6):645-653. doi 10.1134/S1022795406060093]

Симановский С.А., Богданов Ю.Ф. Генетический контроль мейоза у растений. *Генетика*. 2018;54(4):397-411. doi 10.7868/S0016675818040021
[Simanovsky S.A., Bogdanov Yu.F. Genetic control of meiosis in plants. *Russ J Genet*. 2018;54(4):389-402. doi 10.1134/S1022795418030122]

Bai C., Sen P., Hofmann K., Ma L., Goebl M., Harper J.W., Elledge S.J. SKP1 connects cell cycle regulators to the ubiquitin proteolysis machinery through a novel motif, the F-box. *Cell*. 1996;86(2):263-274. doi 10.1016/S0092-8674(00)80098-7

Chalupska D., Lee H.Y., Faris J.D., Evrard A., Chalhoub B., Haselkorn R., Gornicki P. *Acc* homoeoloci and the evolution of wheat genomes. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2008;105(28):9691-9696. doi 10.1073/pnas.0803981105

Darrier B., Colas I., Rimbert H., Choulet F., Bazile J., Sortais A., Jenczewski E., Sourdille P. location and identification on chromosome 3B of bread wheat of genes affecting chiasma number. *Plants*. 2022;11(17):2281. doi 10.3390/plants11172281

Devos K.M., Atkinson M.D., Chinoy C.N., Liu C.J., Gale M.D. RFLP-based genetic map of the homoeologous group 3 chromosomes of wheat and rye. *Theor Appl Genet*. 1992;83(8):931-939. doi 10.1007/BF00232953

Dong Z., Ma C., Tian X., Zhu C., Wang G., Lv Y., Friebe B., Li H., Liu W. Genome-wide impacts of alien chromatin introgression on wheat gene transcriptions. *Sci Rep*. 2020;10(1):4801. doi 10.1038/s41598-020-61888-1

Endo T.R., Gill B.S. The deletion stocks of common wheat. *J Hered*. 1996;87(4):295-307. doi 10.1093/oxfordjournals.jhered.a023003

Feldman R.M.R., Correll C.C., Kaplan K.B., Deshaies R.J. A complex of Cdc4p, Skp1p, and Cdc53p/Cullin catalyzes ubiquitination of the phosphorylated CDK inhibitor Sic1p. *Cell*. 1997;91(2):221-230. doi 10.1016/S0092-8674(00)80404-3

Gray W.M., del Pozo J.C., Walker L., Hobbie L., Risseeuw E., Banks T., Crosby W.L., Yang M., Ma H., Estelle M. Identification of an SCF ubiquitin-ligase complex required for auxin response in *Arabidopsis thaliana*. *Genes Dev*. 1999;13(13):1678-1691. doi 10.1101/gad.13.13.1678

Kerzendorfer C., Vignard J., Pedrosa-Harand A., Siwiec T., Akimcheva S., Jolivet S., Sablowski R., Armstrong S., Schweizer D., Mercier R., Schlögelhofer P. The *Arabidopsis thaliana MND1* homologue plays a key role in meiotic homologous pairing, synapsis and recombination. *J Cell Sci*. 2006;119(12):2486-2496. doi 10.1242/jcs.02967

Lee Y.H., Larter E.N., Evans L.E. Meiotic behavior of wheat-rye addition and substitution lines. *Crop Sci*. 1970;10(2):144-145. doi 10.2135/cropsci1970.0011183X001000020006x

Li Y., Li Y., Zou X., Jiang S., Cao M., Chen F., Yin Y., Xiao W., Liu S., Guo X. Bioinformatic identification and expression analyses of the MAPK–MAP4K gene family reveal a putative functional MAP4K10-MAP3K7/8-MAP2K1/11-MAPK3/6 cascade in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plants*. 2024;13(7):941. doi 10.3390/plants13070941

Marcussen T., Sandve S.R., Heier L., Spannagl M., Pfeifer M.; International Wheat Genome Sequencing Consortium; Jakobsen K.S., Wulff B.B., Steuernagel B., Mayer K.F., Olsen O.A. Ancient hybridiza-

tions among the ancestral genomes of bread wheat. *Science*. 2014; 345(6194):1250092. doi 10.1126/science.1250092

Martín A.C., Rey M.-D., Shaw P., Moore G. Dual effect of the wheat *Ph1* locus on chromosome synapsis and crossover. *Chromosoma*. 2017;126(6):669-680. doi 10.1007/s00412-017-0630-0

Naranjo T. Forcing the shift of the crossover site to proximal regions in wheat chromosomes. *Theor Appl Genet*. 2015;128(9):1855-1863. doi 10.1007/s00122-015-2552-7

Nayak S., Santiago F.E., Jin H., Lin D., Schedl T., Kipreos E.T. The *Caenorhabditis elegans* Skp1-related gene family. *Curr Biol*. 2002;12(4):277-287. doi 10.1016/S0960-9822(02)00682-6

Seal A.G., Bennett M.D. Preferential C-banding of wheat or rye chromosomes. *Theor Appl Genet*. 1982;63(3):227-233. doi 10.1007/BF00304000

Sears E.R. Cytogenetic studies with polyploid species of wheat. II. Additional chromosomal aberrations in *Triticum vulgare*. *Genetics*. 1944; 29(3):232-246. doi 10.1093/genetics/29.3.232

Sears E.R. The aneuploids of common wheat. In: Research Bulletin No. 572. Agricultural Experiment Station, University of Missouri, Columbia, 1954;1-58

Sears E.R., Sears L.M.S. The telocentric chromosomes of common wheat. In: Proceedings of the 5th International Wheat Genetics Symposium, New Delhi, 23-28 February, 1978. New Delhi: Indian Agricultural Research Institute, 1979;389-407

Skowyra D., Koepp D.M., Kamura T., Conrad M.N., Conaway R.C., Conaway J.W., Elledge S.J., Harper J.W. Reconstitution of G_1 cyclin ubiquitination with complexes containing SCF^{Grr1} and Rbx1. *Science*. 1999;284(5414):662-665. doi 10.1126/science.284.5414.662

Tsvetkov L.M., Yeh K.-H., Lee S.-J., Sun H., Zhang H. $p27^{Kip1}$ ubiquitination and degradation is regulated by the SCF^{Skp2} complex through phosphorylated Thr187 in p27. *Curr Biol*. 1999;9(12):661-664. doi 10.1016/S0960-9822(99)80290-5

Vavrdová T., Šamajová O., Křenek P., Ovečka M., Floková P., Šnaurová R., Šamaj J., Komis G. Multicolour three dimensional structured illumination microscopy of immunolabeled plant microtubules and associated proteins. *Plant Methods*. 2019;15(1):22. doi 10.1186/s13007-019-0406-z

Wang Y., Yang M. The ARABIDOPSIS SKP1-LIKE1 (ASK1) protein acts predominately from leptotene to pachytene and represses homologous recombination in male meiosis. *Planta*. 2006;223(3):613-617. doi 10.1007/s00425-005-0154-3

Wang Y., Wu H., Liang G., Yang M. Defects in nucleolar migration and synapsis in male prophasel in the *ask1-1* mutant of *Arabidopsis*. *Sex Plant Reprod*. 2004;16(6):273-282. doi 10.1007/s00497-004-0206-z

Yang M., Ma H. Male meiotic spindle lengths in normal and mutant Arabidopsis cells. *Plant Physiol*. 2001;126(2):622-630. doi 10.1104/pp.126.2.622

Yang M., Hu Y., Lodhi M., McCombie W.R., Ma H. The *Arabidopsis SKP1-LIKE1* gene is essential for male meiosis and may control homologue separation. *Proc Natl Acad Sci USA*. 1999;96(20):11416-11421. doi 10.1073/pnas.96.20.11416

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 05.02.2025. После доработки 23.04.2025. Принята к публикации 30.04.2025.

Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ
Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding
2025 • 11 • 2 • 63-72

pismavavilov.ru
doi 10.18699/letvjgb-2025-11-10

Оригинальное исследование

Цитогенетические повреждения и эпигенетический статус промоторов генов *TP53*, *BRCA1* и *ERCC2* у работников угольных предприятий

А.В. Марущак[1]✉, М.В. Астафьева[1, 2], А.Н. Глушков[1], В.И. Минина[1, 2]

Аннотация: Человек подвергается воздействию различных химических соединений на протяжении жизни, однако профессиональная специализация обуславливает наиболее опасное воздействие на организм. Важной проблемой является понимание влияния промышленной среды на геномную стабильность у работников. Известно, что контакт с угольной пылью и продуктами сжигания угля (особенно интенсивный в производственных условиях) способен негативно воздействовать на генетический аппарат человека. Тем не менее многие аспекты такого воздействия остаются малоизученными. В частности, пока мало известны эпигенетические эффекты действия производственных факторов и их взаимосвязь с накоплением геномных нарушений. Были обследованы 455 работников угольных теплоэлектростанций г. Кемерово и 448 жителей той же местности, не занятых на производстве. Генетические нарушения оценивались с помощью микроядерного теста с блоком цитокинеза в лимфоцитах крови. В анализ были включены такие показатели, как микроядра, нуклеоплазменные мосты и протрузии. Оценку статуса метилирования промоторных зон генов *TP53*, *BRCA1* и *ERCC2* проводили при помощи метил-специфической полимеразной цепной реакции. В результате исследования обнаружено повышение частоты встречаемости цитогенетических повреждений в клетках крови у работников угольных теплоэлектростанций, в отличие от группы сравнения. При изучении распределения степени метилирования промоторных областей генов *TP53*, *BRCA1* и *ERCC2* установлена наибольшая частота случаев гиперметилирования промоторов всех изученных генов у работников, в отличие от группы сравнения, что говорит о влиянии производственной среды угольных теплоэлектростанций. Выявлено увеличение частоты встречаемости микроядер, мостов и протрузий у рабочих с гиперметилированными промоторами генов *TP53*, *BRCA1* и *ERCC2*. Наиболее выраженное изменение профиля метилирования наблюдалось у рабочих, возраст которых был более 50 лет, с производственным стажем выше 25 лет. Полученные данные свидетельствуют о наличии генетических и эпигенетических эффектов действия факторов производственной среды угольных теплоэлектростанций на геномную стабильность работников.

Ключевые слова: уголь; метилирование ДНК; микроядра; *TP53*; *BRCA1*; *ERCC2*

Для цитирования: Марущак А.В., Астафьева М.В., Глушков А.Н., Минина В.И. Цитогенетические повреждения и эпигенетический статус промоторов генов *TP53*, *BRCA1* и *ERCC2* у работников угольных предприятий. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;11(2):63-72. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-10

Original article

Cytogenetic damage and epigenetic status of the promoters of *TP53*, *BRCA1* and *ERCC2* gene promoters in coal workers

A.V. Marushchak[1]✉, M.V. Astafyeva[1, 2], A.N. Glushkov[1], V.I. Minina[1, 2]

Abstract: A person is exposed to various chemical compounds throughout life, however, professional specialization determines the most dangerous impact on the body. An important problem is understanding the impact of the industrial environment on the genomic stability among the workers. It is known that contact with coal dust and coal combustion products (especially intense in industrial conditions) can negatively affect the human genetic apparatus. However, many aspects of such impact remain poorly studied. In particular, the epigenetic effects of industrial factors and their relationship with the accumulation of genomic disorders are still poorly known. 455 workers of coal-fired thermal power plants in Kemerovo and 448 residents of the same area not employed in production were examined. Genetic disorders were assessed using a micronucleus test with a cytokinesis block in blood lymphocytes. The analysis included such parameters as micronuclei, nucleoplasmic bridges and protrusions. The methylation status of the promoter zones of the

[1] Федеральный исследовательский центр угля и углехимии Сибирского отделения Российской академии наук, Кемерово, Россия
The Federal Research Center of Coal and Coal Chemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Kemerovo, Russia

[2] Кемеровский государственный университет, Кемерово, Россия
Kemerovo State University, Kemerovo, Russia

✉ marushchak.av@mail.ru

© Марущак А.В., Астафьева М.В., Глушков А.Н., Минина В.И., 2025

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

TP53, *BRCA1* and *ERCC2* genes was assessed using methylation-specific polymerase chain reaction. The study revealed an increased frequency of micronuclei, bridges and protrusions in workers of coal-fired thermal power plants in contrast to the comparison group. When studying the distribution of the methylation degree of the promoter regions of the *TP53*, *BRCA1* and *ERCC2* genes, the highest frequency of hypermethylation of the promoters of all the studied genes was found in workers in contrast to the comparison group, which indicates the influence of the industrial environment of coal-fired thermal power plants. The study revealed an increase in the frequency of micronuclei, bridges and protrusions in workers with hypermethylated promoters of the *TP53*, *BRCA1* and *ERCC2* genes. The most pronounced change in the methylation profile was observed in workers over 50 years of age and with more than 25 years of work experience. The data obtained indicate the presence of genetic and epigenetic effects of the factors of the working environment of coal-fired thermal power plants on the genomic stability of workers.

Key words: coal; DNA methylation; micronuclei; *TP53*; *BRCA1*; *ERCC2*

For citation: Marushchak A.V., Astafyeva M.V., Glushkov A.N., Minina V.I. Cytogenetic damage and epigenetic status of the promoters of *TP53*, *BRCA1* and *ERCC2* gene promoters in coal workers. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Lett Vavilov J Genet Breed.* 2025;11(2):63-72. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-10 (in Russian)

Введение

Уголь и продукты его сжигания способны оказывать выраженное негативное воздействие на здоровье человека, приводя к поражению бронхов, легких, кожи, желудочно-кишечного тракта, вызывая метаболические нарушения на фоне профессионального стресса (Li Z. et al., 2011; Landrigan et al., 2020; Wang W. et al., 2022). Исследования в области генетической токсикологии факторов производственной среды угольных теплоэлектростанций свидетельствуют о повышении у рабочих уровня структурных нарушений хромосом, росте частоты цитогенетических нарушений в клетках крови, снижении пролиферативной активности лимфоцитов крови и повышении частоты встречаемости клеток в апоптозе (Sinitsky et al., 2016; Savchenko et al., 2018; Минина и др., 2019; Федосеев и др., 2021; Марущак, Минин, 2024).

Примеров изучения эффектов воздействия факторов производственной среды угольных предприятий на уровне эпигенома значительно меньше, хотя их последствия также могут быть весьма существенными для здоровья человека. Так, исследования, направленные на определение уровня метилирования ДНК у работников коксовых печей, демонстрируют гиперметилирование промоторов генов *TP53* (Pavanello et al., 2010), *p14*, *p15*, *p16* (Zhang et al., 2015). Помимо этого, существуют работы, сообщающие о гиперметилировании повторяющихся последовательностей *Alu* и *LINE-1* в группе работников коксовых печей (Pavanello et al., 2009). Известно, что тяжелые металлы влияют на профиль метилирования ДНК, что способствует изменению уровня экспрессии генов у лиц, связанных с производством автомобильных аккумуляторов (Devóz et al., 2017). Бензо(а)пирен, содержащийся в воздухе угольных теплоэлектростанций, может нарушать уровень метилирования генома в целом (Bukowska, Sicińska, 2021; Pandelides et al., 2023), а также изменять характер метилирования CpG островков промоторов отдельных генов (Tian et al., 2016; Liu et al., 2022).

Эпигенетические изменения могут быть тесно связаны с уровнем геномной нестабильности. Например, резкое снижение глобального уровня метилирования при воздействии 5-азацитидина *in vitro* оказалось связано с нарастанием частоты анеуплоидии (Suzuki et al., 2002). У персонала радиохимического производства (хроническое воздействие ионизирующего излучения с инкорпорированным плутонием-239) наблюдали отрицательную корреляцию индекса метилирования *LINE-1* с частотой аберраций хроматидного типа и сестринских хроматидных обменов (Васильев и др., 2024).

В ряде исследований была изучена взаимосвязь изменения степени метилирования промоторов генов *MGMT*, *XRCC1*, *HOGG1*, *ERCC3*, *RAD51* (Hu et al., 2018), *TRIM*, *TP53* (Wang W. et al., 2022), *BAX*, *APAF1* (Isubakova et al., 2021) с геномными повреждениями в условиях осуществления профессиональной деятельности на производствах. На сегодняшний день не было выполнено работ, посвященных изучению нарушений ДНК в связи с уровнем метилирования промоторов генов, контролирующих процессы репарации ДНК, клеточный цикл и апоптоз у работников угольных производств. Целью нашей работы стало изучение взаимосвязи эпигенетических изменений генов *TP53*, *BRCA1*, *ERCC2* и повреждений генома у работников угольных теплоэлектростанций.

Материалы и методы

Работа проводилась в соответствии с рекомендациями Хельсинкской декларации Всемирной ассоциации «Этические принципы проведения научных медицинских исследований с участием человека» с поправками 2000 г. и «Правилами клинической практики в Российской Федерации» (утвержденными Приказом Минздрава России от 19.06.2003 № 2660). Дизайн исследования (кандидатное исследование по принципу «случай-контроль») был одобрен локальным этическим комитетом Федерального исследовательского центра угля и углехимии СО РАН (г. Кемерово). Участие людей в исследовании базировалось на принципах добровольности и информированности о целях, методах и результатах работы.

Материалом для изучения послужила цельная периферическая кровь, которую забирали из локтевой вены в асептических условиях с использованием разовых вакуумных систем (пробирки «Вакутейнер»). Для постановки клеточных культур кровь распределяли в пробирку с Na-гепарином, а для выделения образцов геномной ДНК – в пробирку с K2-ЭДТА. Образцы крови транспортировали в лабораторию цитогенетики Института экологии человека ФИЦ угля и углехимии СО РАН в термоконтейнере (+4 °C).

Выборку исследования составили 903 человека, в числе которых 455 работников угольных теплоэлектростанций

Таблица 1. Характеристика исследованных групп
Table 1. Characteristics of the studied groups

Группа/характеристика		Работники ТЭС	Группа сравнения
Пол	Мужчины	354	329
	Женщины	101	119
Средний возраст, μ ± SEM		51.6 ± 0.4	47.2 ± 0.4
Возраст	50 лет и старше	259	151
	Моложе 50 лет	196	297
Статус курения	Курят	169	161
	Не курят	286	285

Примечание. ТЭС – теплоэлектростанция; μ – среднее значение; SEM – стандартная ошибка среднего.

Таблица 2. Программа амплификации исследуемых фрагментов
Table 2. Amplification program for the fragments studied

Программа амплификации		
Количество циклов	Время	Температура, °C
1	5 мин	92
25	45 с	92
	45 с	60–64
	1 мин	72
1	5 мин	72

г. Кемерово, выполняющих основные производственные операции, и 448 жителей той же области, не связанных с производством, составивших группу сравнения (табл. 1).

Микроядерный тест с цитокинетическим блоком в лимфоцитах осуществлялся в соответствии с протоколом, описанным нами ранее (Марущак и др., 2024). Критерии отбора двуядерных лимфоцитов и оценки клеток в апоптозе/с цитогенетическими повреждениями (микроядро, нуклеоплазменный мост, протрузия) соответствовали общепринятым рекомендациям (Fenech et al., 2003).

ДНК выделяли фенол-хлороформным методом (Sambrook, Russell, 2006). Проведен анализ метилирования промоторных областей генов *TP53*, *BRCA1* и *ERCC2*. Образцы ДНК объемом 300 нг и уровнем поглощения при соотношении длин волн 260/280 в диапазоне 1.6–2.0 обрабатывали метабисульфитом натрия (Darst et al., 2010) и подвергали амплификации (табл. 2) при помощи полимеразной цепной реакции с использованием оригинальных пар праймеров, подобранных с применением ресурса MethPrimer (http://urogene.org/cgi-bin/methprimer/methprimer.cgi):

Ген *TP53* (chr17: 7685581-7686311)	
Метилированный	F: 5′-TTCGGTAGGCGGATTATTTG-3′
	R: 5′-AAATATCCCCGAAACCCAAC-3′
Неметилированный	F: 5′-TTGGTAGGTGGATTATTTGTTT-3′
	R: 5′-CCAATCCAAAAAAACATATCAC-3′
Ген *BRCA1* (chr17: 43125290-43125654)	
Метилированный	F: 5′-TCGTGGTAACGGAAAAGCGC-3′
	R: 5′-AAATCTCAACGAACTCACGCCG-3′
Неметилированный	F: 5′-TTGGTTTTTGTGGTAATGGAAAAGTGT-3′
	R: 5′-CAAAAAATCTCAACAAACTCACACCA-3′
Ген *ERCC2* (chr19: 45370374-45371078)	
Метилированный	F: 5′-GACGTTTTTCGTATCGTTTTATTC-3′
	R: 5′-AAACCATTAACTAACCTACCCGTC-3′
Неметилированный	F: 5′-ATGTTTTTTGTATTGTTTTATTTGA-3′
	R: 5′-AACCATTAACTAACCTACCCATC-3′

В качестве внутреннего контроля были образцы ДНК, метилирование которых было верифицировано ранее посредством бисульфитной обработки набором производства EpiJET Bisulfite Conversion Kit (Thermo Scientific, США). Для каждой постановки использовали три контрольных образца: отрицательный контроль, образец с гиперметилированием изучаемого участка и образец с деметилированием участка ДНК. Разделение продуктов амплификации выполняли горизонтальным гель-электрофорезом в 3 % агарозном геле с последующей детекцией в системе гель-документирования Gel Doc (рис. 1). Для 10 % образцов проводились переопределение и верификация другими исследователями.

Полученные данные проходили проверку на соответствие нормальному распределению согласно критерию Колмогорова–Смирнова. Статистическую обработку результатов выполняли с применением непараметрических методов. Различия параметров микроядерного теста (количественные показатели) определяли путем попарного

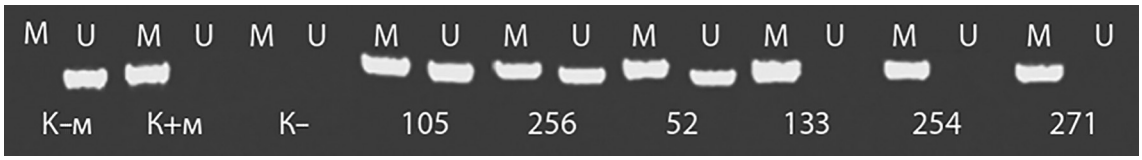

Рис. 1. Визуализация результатов гель-электрофореза гена *BRCA1*.

M – метил-специфичная пара праймеров; U – неметил-специфичная пара праймеров; «К–м» – деметилированный контрольный образец; «К+м» – гиперметилированный контрольный образец; «К–» – отрицательный контроль. Образцы 133, 254, 271 оценивались как гиперметилированные; образцы 105, 256 и 52 – как частично метилированные

Fig. 1. Visualization of the *BRCA1* gene gel electrophoresis results.

M – methylation-specific primer pair; U – non-methylation-specific primer pair; "K–m" – demethylated control sample; "K+m" – hypermethylated control sample; "K–" – negative control. Samples 133, 254, 271 were assessed as hypermethylated; samples 105, 256 and 52 as partially methylated

Таблица 3. Частота встречаемости двуядерных лимфоцитов с цитогенетическими нарушениями, %
Table 3. Frequency of occurrence of binuclear lymphocytes with cytogenetic disorders, %

Группа/показатель	Работники (n = 455)		Группа сравнения (n = 448)	
	Me ± SD	Q1–Q3	Me ± SD	Q1–Q3
Микроядра	2.3 ± 1.5*	0.9–3.6	0.6 ± 0.4	0.4–0.9
Мосты	1.4 ± 1.0*	0.9–2.2	0.3 ± 0.3	0.1–0.5
Протрузии	2.2 ± 1.8*	1.3–3.5	0.3 ± 0.3	0–0.5
Клетки в апоптозе	1.0 ± 0.8*	0.4–1.8	0.6 ± 0.5	0.2–1.0
Клетки на стадии митоза	1.0 ± 1.0	0.6–1.8	2.6 ± 1.5*	1.2–3.7

Примечание. n – количество; Me – медиана; Q1–Q3 – нижний и верхний квартили.
* Статистически значимые отличия при U-критерии Манна–Уитни, $p < 0.000001$.

сравнения (группы рабочие-контроль) с использованием U-критерия Манна–Уитни. Различия групп по статусу метилирования, а также отличия группы рабочих в зависимости от стажа работы рассчитывали при помощи критерия χ^2 Пирсона. Формирование цитогенетических нарушений в зависимости от степени метилирования генов *TP53*, *BRCA1* и *ERCC2* оценивали при помощи критерия Краскела–Уоллиса. При проверке статистических гипотез критический уровень значимости принимался равным 0.05.

Результаты

Выявлено повышение частоты встречаемости микроядер, мостов, протрузий, а также двуядерных лимфоцитов в апоптозе ($p < 0.000001$) у работников теплоэлектростанций по сравнению с индивидами, не занятыми на производстве (табл. 3). При этом частота встречаемости клеток на стадии митоза у работников была понижена ($p < 0.000001$). Установлено различие профиля метилирования промоторов генов *TP53*, *BRCA1* и *ERCC2* в сравниваемых группах (табл. 4) ($p < 0.001$).

Анализ формирования повреждений ДНК в связи со статусом метилирования в обеих группах (рис. 2) установил увеличение частоты встречаемости микроядер, мостов и протрузий у работников с гиперметилированными и метилированными ($p < 0.003$) промоторами генов *TP53*, *BRCA1* и *ERCC2*. При этом в группе сравнения значимые отличия обнаружены в частоте встречаемости протрузий у обладателей частично метилированного и деметилированного промоторов гена *ERCC2* ($p < 0.04$).

Гендерный фактор не оказывал влияния на наблюдаемые эффекты ($p > 0.05$) ни в одной из изученных групп. Простой корреляционной связи между возрастом и изучаемыми параметрами не обнаружено. Для выявления других возможных отличий обследуемые разделялись на группы: менее 50 и 50 лет и более.

Изучение профиля метилирования промоторных зон генов *TP53*, *BRCA1* и *ERCC2* в исследуемых группах (табл. 5) позволило установить отличия в его распределении у работников старше 50 лет ($p < 0.03$, $p < 0.09$ и $p < 0.03$ соответственно) от работников до 50 лет. При этом в группе сравнения статистически значимых отличий не обнаружено ($p > 0.05$). Работники отличались от группы сравнения как в подгруппе лиц моложе 50 лет, так и в старшей подгруппе ($p < 0.001$).

При распределении уровня метилирования промоторов изученных генов в зависимости от стажа работы на ТЭС установлено увеличение частоты гиперметилированных и уменьшение частоты деметилированных промоторных об-

Таблица 4. Распределение статуса метилирования промоторов исследуемых генов в обеих группах
Table 4. Distribution of methylation status of promoters of the studied genes in both groups

Статус метилирования/ген	Группа	M+, % (n)	M–, % (n)	U, % (n)	p
TP53	Работники	33.0 (150)	40.7 (185)	26.3 (120)	0.001
	Группа сравнения	13.2 (59)	26.3 (118)	60.5 (271)	
BRCA1	Работники	19.3 (88)	65.7 (299)	15.0 (68)	0.001
	Группа сравнения	9.4 (42)	11.1 (50)	79.5 (356)	
ERCC2	Работники	28.8 (131)	43.5 (198)	27.7 (126)	0.001
	Группа сравнения	18.1 (81)	9.4 (42)	72.5 (325)	

Примечание. Здесь и в табл. 5: n – количество; «M+» – гиперметилированный промотор; «M–» – частично метилированный промотор; U – деметилированный промотор. Частичное метилирование определялось как случай, когда образец был положительным как для метилированных, так и неметилированных условий.

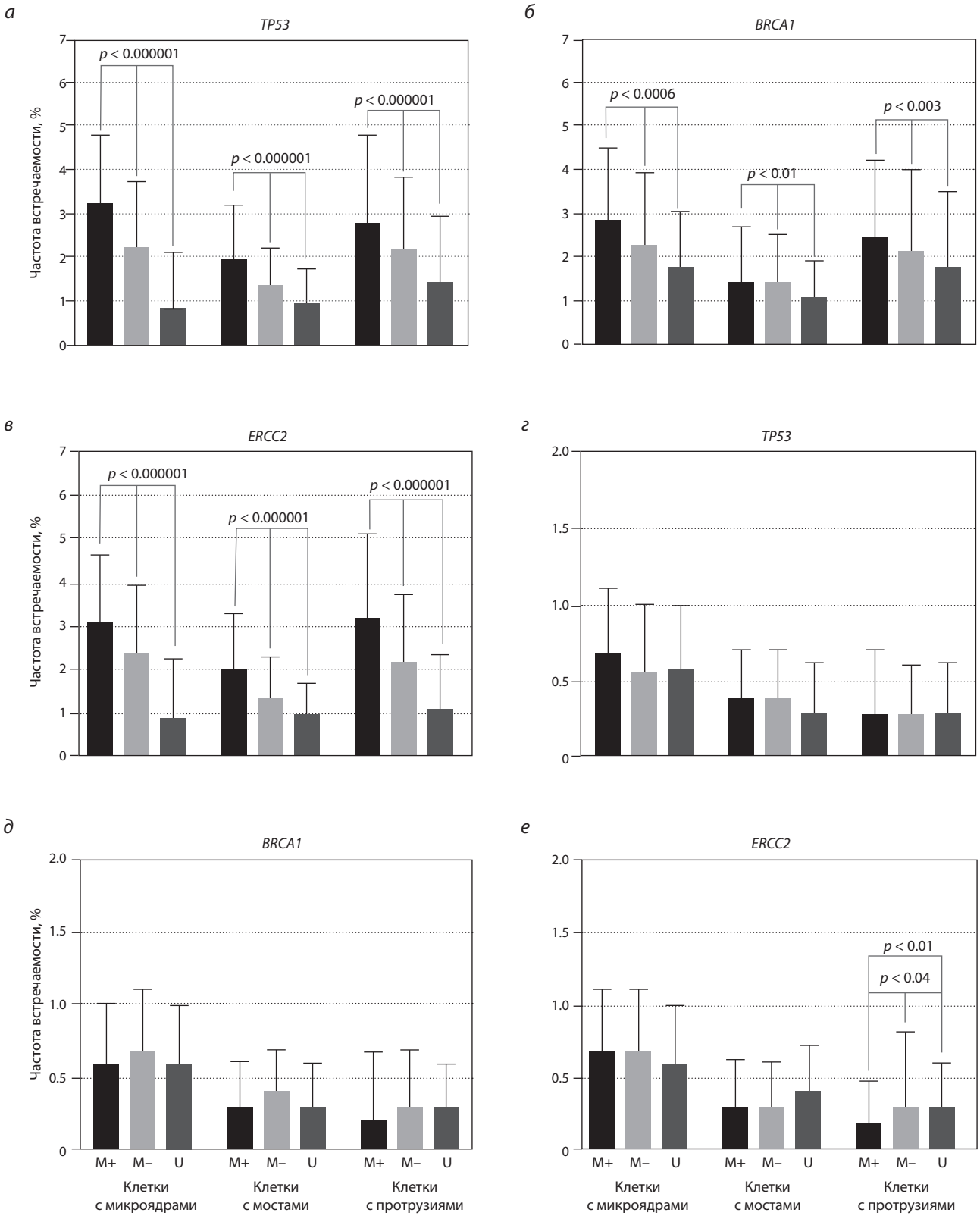

Рис. 2. Распределение частоты встречаемости клеток с цитогенетическими нарушениями у рабочих в зависимости от статуса метилирования изучаемых генов.

Здесь и на рис. 3: *а–в* – рабочие ТЭС; *г–е* – группа сравнения. «M+» – гиперметилированный промотор; «M–» – частично метилированный промотор; U – деметилированный промотор

Fig. 2. Distribution of the frequency of occurrence of cells with cytogenetic abnormalities in workers depending on the methylation status of the studied genes.

Here and in Fig. 3: *a–c* – working TES; *d–f* – comparison group; "M+" – hypermethylated promoter; "M–" – partially methylated promoter; U – demethylated promoter

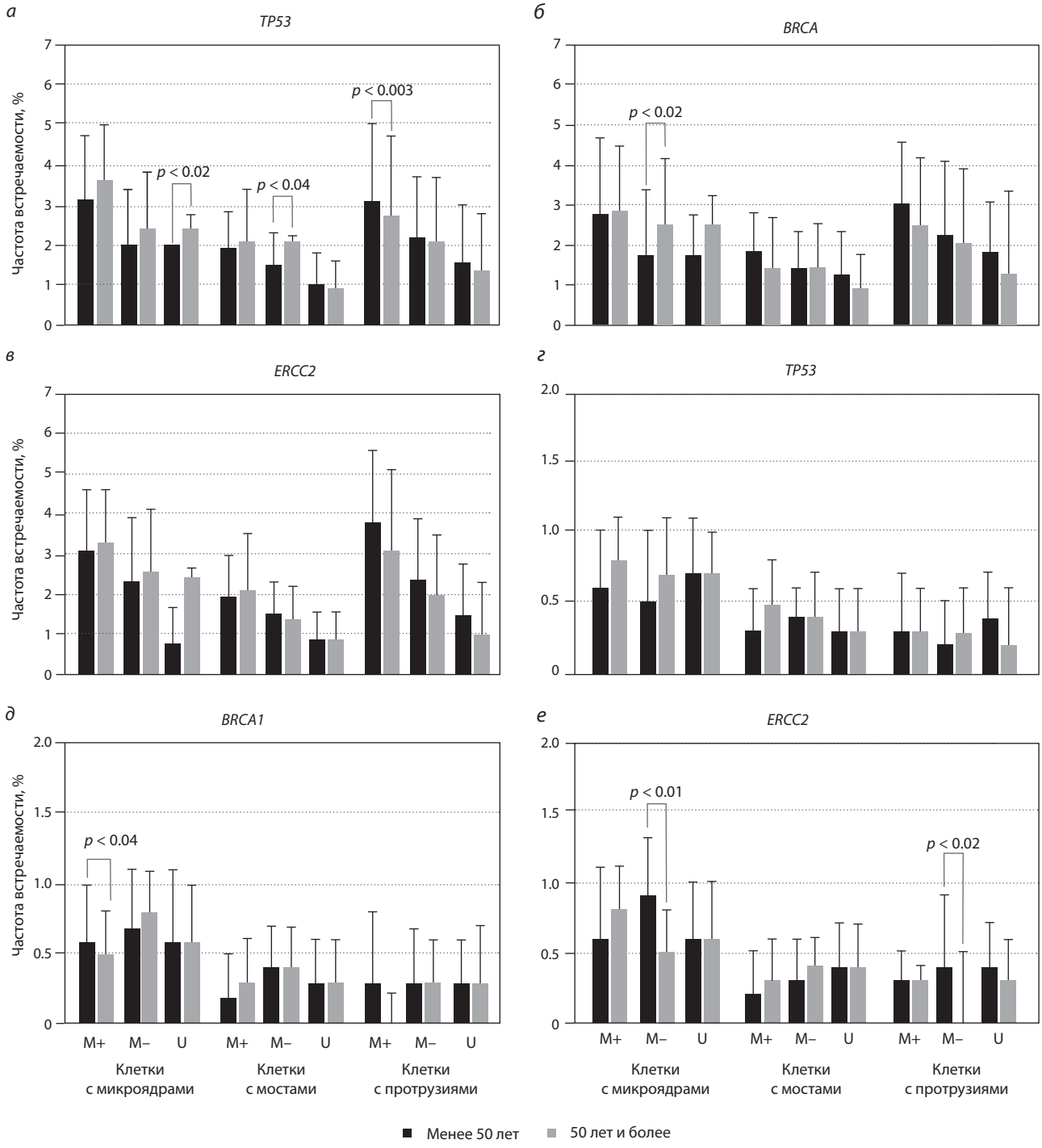

Рис. 3. Распределение частоты встречаемости клеток с цитогенетическими нарушениями в обеих группах в связи со статусом метилирования изучаемых генов в зависимости от возраста
Fig. 3. Distribution of the frequency of occurrence of cells with cytogenetic abnormalities in both groups in connection with the methylation status of the studied genes depending on age

ластей *TP53* и *ERCC2* ($p < 0.03$) у работников со стажем больше 25 лет (15.2 и 5.3 % для гена *TP53* и 13.4 и 5.9 % для гена *ERCC2*) по сравнению с работниками, имеющими стаж до 25 лет включительно (17.8 и 21.1 % для гена *TP53* и 15.4 и 21.8 % для гена *ERCC2*).

При сравнении цитогенетических нарушений в связи с уровнем метилирования промоторов изучаемых генов у работников угольных теплоэлектростанций (рис. 3, *а–в*) в зависимости от возраста выявлено повышение частоты микроядер у работников старше 50 лет при метилированном статусе гена *BRCA1* ($p < 0.004$) и клеток с протрузиями с деметилированным статусом *TP53* ($p < 0.003$).

В группе сравнения (см. рис. 3, *г–е*) обнаружено повышение частоты клеток с микроядрами и протрузиями у лиц

Таблица 5. Распределение статуса метилирования промоторных зон изучаемых генов в зависимости от возраста
Table 5. Distribution of methylation status of promoter regions of the studied genes depending on age

Группа/ген		Работники, % (*n*)		*p*	Группа сравнения, % (*n*)		*p*
		Менее 50 лет	50 лет и более		Менее 50 лет	50 лет и более	
TP53	M+	27.0* (53)	37.5* (97)	0.03	14.1 (42)	11.3 (17)	0.9
	M–	40.3 (79)	40.9 (106)		24.9 (74)	29.1 (44)	
	U	32.7 (64)	21.6 (56)		61.0 (181)	59.6 (90)	
BRCA1	M+	11.2* (22)	25.5* (66)	0.09	10.1 (30)	8.0 (12)	0.5
	M–	72.0 (141)	61.0 (158)		11.8 (35)	9.9 (15)	
	U	16.8 (33)	13.5 (35)		78.1 (232)	82.1 (124)	
ERCC2	M+	24.5* (48)	32.0* (83)	0.03	19.2 (57)	15.9 (24)	0.6
	M–	40.8 (80)	45.6 (118)		9.1 (27)	9.9 (15)	
	U	34.7 (68)	22.4 (58)		71.7 (213)	74.2 (112)	

* Статистически значимые отличия группы работников от группы сравнения согласно критерию χ^2 от контроля, $p < 0.001$.

Таблица 6. Распределение статуса метилирования промоторов изучаемых генов у работников в зависимости от стажа работы
Table 6. Distribution of methylation status of promoters of the studied genes in workers depending on work experience

Статус метилирования/стаж работы	M+, % (*n*)	M–, % (*n*)	U, % (*n*)	*p*-уровень
		Ген *TP53*		
До 25 лет	17.8 (81)	27 (123)	21.1 (96)	0.02
26 лет и более	15.2 (69)	13.6 (62)	5.3 (24)	
		Ген *BRCA1*		
До 25 лет	10.3 (47)	43.9 (200)	11.0 (50)	0.3
26 лет и более	8.8 (40)	21.8 (99)	4.2 (19)	
		Ген *ERCC2*		
До 25 лет	15.4 (70)	28.6 (130)	21.8 (99)	0.03
26 лет и более	13.4 (61)	14.9 (68)	5.9 (27)	

моложе 50 лет, обладающих метилированным промотором гена *ERCC2* ($p < 0.01$ и $p < 0.002$ соответственно). В этой же подгруппе наблюдается увеличение частоты микроядер при гиперметилированном статусе промотора гена *BRCA1* ($p < 0.04$).

Обсуждение

Ранее при помощи микроядерного теста было установлено угнетающее воздействие рабочей среды угольных теплоэлектростанций на стабильность генома у работников (Федосеев и др., 2021; Марущак, Минин, 2024). При этом существенное влияние оказывали стаж работы и профессиональная специализация работника (Марущак, Минин, 2024).

Большое внимание посвящено уровню метилирования ДНК у работников различных профессиональных сфер (Silva et al., 2019; Rossnerova et al., 2020). Так, в некоторых работах по изучению влияния производственной среды на паттерны метилирования ДНК работников обнаружено увеличение метилирования промоторов *MGMT*, *hMLH1* (Ren et al., 2019), *GSTP1*, *p14*, *p15*, *p16* (Yu et al., 2018), *KEAP1*, *NFE2L2* (Janasik et al., 2018). Также отмечено уменьшение уровня метилирования промоторных зон *LINE1* (Li C. et al., 2013; Ren et al., 2019).

В настоящем исследовании изучено влияние производственной среды на статус метилирования генов *TP53*, *BRCA1* и *ERCC2*. У работников чаще наблюдается гиперметилирование промоторных участков *TP53*, *BRCA1* и *ERCC2*, в отличие от группы сравнения, что говорит о влиянии производственной среды угольных теплоэлектростанций. Наиболее выраженное изменение профиля метилирования отмечено у рабочих, возраст которых был более 50 лет, с производственным стажем выше 25 лет. При этом в группе сравнения возраст не оказывал влияния на степень метилирования

промоторов изученных генов, что позволяет предположить превалирующее влияние факторов, сопровождающих производственный процесс угольных теплоэлектростанций, на паттерны метилирования *TP53*, *BRCA1* и *ERCC2*.

Существует ограниченное количество работ, посвященных влиянию генотоксических соединений на статус метилирования изучаемых генов. В исследовании (Wang W. et al., 2022) у работников из Китая, подверженных воздействию свинца, установлены положительные ассоциации клеток с микроядрами с метилированием гена *TP53* и комет с метилированием *TP53* и *BRCA1*. S. Paul с коллегами (2014) продемонстрировали генотоксическое воздействие мышьяка на метилирование *ERCC2* и увеличение его экспрессии, что влияет на механизмы репарации ДНК.

Нами выявлена ассоциация уровней метилирования генов *TP53*, *BRCA1* и *ERCC2* с возникновением цитогенетических повреждений у лиц, связанных с работой на угольных теплоэлектростанциях. Профиль метилирования промоторов генов *TP53*, *BRCA1* и *ERCC2* у работников ТЭС не различался в подгруппах мужчин и женщин, что согласуется с данными литературы, согласно которым характер метилирования одних и тех же элементов генома изменяется с возрастом как у мужчин, так и у женщин (Paul et al., 2014; Unnikrishnan et al., 2019; Wei et al., 2019).

Согласно данным литературы, известен факт снижения уровня глобального метилирования ДНК с возрастом (Horvath, 2013; King et al., 2022). При этом с увеличением возраста промоторные области различных генов демонстрируют локально повышенный уровень метилирования (Dou et al., 2019). В работах продемонстрировано повышение с возрастом уровня метилирования промоторов генов *ERCC2* (Polosak et al., 2010) и *TP53* у лиц с ишемическим инсультом (Wei et al., 2019), что подтверждается полученными нами данными ($p < 0.03$). Ген *TP53* включен в «основную ось старения», в которую также входят укорочение длины теломер и митохондриальная дисфункция (Van Der Stukken et al., 2022). Активация белка p53 приводит к апоптозу и, как следствие, к клеточному старению (Sahin, DePinho, 2012; Carugno et al., 2019).

Гиперметилирование промоторных зон специфических генов подавляет их экспрессию, что в случае генов, контролирующих процессы репарации, может способствовать повышению нестабильности генома (Langie et al., 2015) и развитию заболеваний (Heyn et al., 2012). Так, в исследовании, подтверждающем связь метилирования промотора *ERCC2* с возрастом, выдвинуто предположение о связи его пониженной экспрессии со старением (Polosak et al., 2010).

Известно, что увеличение стажа работы на производстве сопровождается увеличением длительности воздействия генотоксикантов и нарастанием генетической нестабильности у работников. При этом паттерны метилирования ДНК также изменяются. J. Ren с коллегами (2019) выявили уменьшение степени метилирования промотора *hMLH1* у работников в условиях воздействия бензола (в 2013 г. по сравнению с 2009 г.). В этом же исследовании наблюдали увеличение метилирования промоторной зоны *LINE1*. V. Bollati с коллегами (2010) в исследовании, посвященном оценке влияния сменной профессиональной деятельности на паттерны метилирования у работников химических заводов в Северной Италии, отмечали повышение уровня метилирования IFN-γ с увеличением трудового стажа, а также уменьшение степени метилирования *Alu*.

В нашем исследовании установлено повышение уровня метилирования промоторных зон генов *TP53* и *ERCC2* с увеличением стажа работы на угольных теплоэлектростанциях. В работе (Kile et al., 2013) показаны аналогичные результаты изменения степени метилирования промотора гена *iNOS* у лиц, профессионально связанных со сварочными работами. Помимо этого, известно угнетающее влияние краткосрочного эффекта промышленной среды на уровень метилирования промоторов генов *CDKN2A* (Silva et al., 2020), пути MAPK (Carmona et al., 2014).

В результате проведенного исследования впервые выявлено повышение частоты встречаемости цитогенетических повреждений в клетках крови работников угольных теплоэлектростанций с гиперметилированными промоторами генов *TP53*, *BRCA1* и *ERCC2*, что согласуется с представлениями о связи метилирования промоторов ключевых генов репарации ДНК и нестабильности генома (Langie et al., 2015).

Ген *ERCC2* кодирует фермент хеликазу, играющую ключевую роль в эксцизионной репарации нуклеотидов (Barbour et al., 2024). Ген *BRCA1* – незаменимый регулятор репарации ДНК путем гомологичной рекомбинации (Dias et al., 2023). Ген *TP53* кодирует фермент, функционирующий как супрессор опухоли, играющий роль в инициировании репарационных механизмов или апоптоза (Santini et al., 2024). Инактивация работы этих генов способна приводить к накоплению повреждений ДНК (van de Kooij et al., 2024; Zhao et al., 2024), что объясняет рост показателей цитогенетической нестабильности, выявляемых методом микроядерного теста с блоком цитокинеза у рабочих ТЭС.

Настоящее исследование имеет ряд ограничений: во-первых, небольшое число генов-кандидатов, которое при проведении следующих исследований необходимо расширить; во-вторых, выполнена оценка уровня метилирования промоторных зон включенных в анализ генов при помощи метил-специфической полимеразной цепной реакции. В то же время перспективно применять и другие информативные методы изучения метилирования (как глобального, так и ген-специфического), способные предоставить дополнительную информацию к текущему исследованию; в-третьих, возможно провести оценку влияния обнаруженного гиперметилирования на экспрессию генов на уровне транскриптов и белков.

Заключение

Промышленная среда угольных теплоэлектростанций влияет на статус метилирования промоторных областей генов *TP53*, *BRCA1* и *ERCC2* и индуцирует накопление микроядер, мостов и протрузий в клетках крови рабочих. Впервые выявлено, что с повышением уровня метилирования промоторных областей изученных генов у работников угольных теплоэлектростанций увеличивается частота геномных повреждений. Установлено влияние стажа работы на изменение статуса метилирования промоторов генов *TP53* и *ERCC2* в условиях угольных теплоэлектростанций. Полученные

результаты свидетельствует о взаимосвязи генетических и эпигенетических эффектов действия факторов производственной среды угольных теплостанций на рабочих, выполняющих основные производственные операции.

Список литературы / References

Васильев С.А., Толмачева Е.Н., Саженова Е.А., Суханова Н.Н., Яковлева Ю.С., Торхова Н.Б., Плаксин М.Б., Лебедев И.Н. Индекс метилирования ретротранспозона LINE-1 коррелирует с уровнем сестринских хроматидных обменов и частотой аберраций хроматидного типа у персонала радиохимического производства с инкорпорированным плутонием-239. *Генетика*. 2024;60(4):114-122. doi 10.31857/S0016675824040106 [Vasilyev S.A., Tolmacheva E.N., Sazhenova E.A., Suhanova N.N., Yakovleva Yu.S., Torkhova N.B., Plaksin M.B., Lebedev I.N. LINE-1 methylation index correlates with sister chromatid exchanges and chromatid but not chromosome aberrations in personnel from a nuclear chemical facility with incorporated plutonium-239. *Russ J Genet*. 2024;60(4):543-550. doi 10.1134/S1022795424040148]

Марущак А.В., Минин А.В. Анализ цитогенетических нарушений у жителей промышленного региона в связи с работой на угольных теплоэлектростанциях. *Экологическая генетика*. 2024;22(4):383-397. doi 10.17816/ecogen636243 [Marushchak A.V., Minin A.V. Analysis of cytogenetic disorders in residents of an industrial region in connection with work at coal-fired thermal power plants. *Ekologicheskaya Genetika = Ecological Genetics*. 2024;22(4):383-397. doi 10.17816/ecogen636243 (in Russian)]

Марущак А.В., Торгунакова А.В., Титов Р.А., Соболева О.А., Минина В.И. Ассоциации нарушений ядерной ДНК с индивидуальными вариантами генов системы репарации ДНК *APEX1*, *ERCC2*, *ERCC5*, *PARP1* и *hOGG1* у работников угольных теплоэлектростанций. *Вестник Пермского университета. Серия Биология*. 2024;4:421-432. doi 10.17072/1994-9952-2024-4-421-432 [Marushchak A.V., Torgunakova A.V., Titov R.A., Soboleva O.A., Minina V.I. Associations of nuclear DNA disorders with individual variants of the DNA repair system genes *APEX1*, *ERCC2*, *ERCC5*, *PARP1* and *hOGG1* in workers of coal thermal power plants. *Vestnik Permskogo Universiteta. Seriya Biologiya = Bulletin of Perm University. Biology*. 2024;4:421-432. doi 10.17072/1994-9952-2024-4-421-432 (in Russian)]

Минина В.И., Нелюбова Ю.А., Савченко Я.А., Тимофеева А.А., Астафьева Е.А., Баканова М.Л., Мейер А.В., Глушков А.Н. Оценка повреждений хромосом у рабочих угольной теплоэлектростанции. *Медицина труда и промышленная экология*. 2019;(3):149-154. doi 10.31089/1026-9428-2019-59-3-149-154 [Minina V.I., Nelyubova Yu.A., Savchenko Ya.A., Timofeeva A.A., Astafieva Ye.A., Bakanova M.L., Meier A.V., Glushkov A.N. Estimation of chromosome disorders in workers at coal thermal power plant. *Meditcina Truda i Promyshlennaya Ekologiya = Russian Journal of Occupational Health and Industrial Ecology*. 2019;(3):149-154. doi 10.31089/1026-9428-2019-3-149-154 (in Russian)]

Федосеев В.И., Степанов Д.Д., Минина В.И. Изучение генотоксических эффектов действия производственной среды на рабочих угольной теплоэлектростанции с помощью микроядерного теста на лимфоцитах крови. *Экологическая генетика*. 2021;19(1):77-88. doi 10.17816/ecogen42363 [Fedoseev V.I., Stepanov D.D., Minina V.I. Examination of the working environment genotoxic effects on the workers of a coal-fired power plant using the micronucleus test in blood lymphocytes. *Ekologicheskaya Genetika = Ecological Genetics*. 2021;19(1):77-88. doi 10.17816/ecogen42363 (in Russian)]

Barbour J.A., Ou T., Yang H., Fang H., Yue N.C., Zhu X., Wong-Brown M.W., Wong Y.T., Bowden N.A., Wu S., Wong J.W.H. *ERCC2* mutations alter the genomic distribution pattern of somatic mutations and are independently prognostic in bladder cancer. *Cell Genom*. 2024;4(8):100627. doi 10.1016/j.xgen.2024.100627

Bollati V., Baccarelli A., Sartori S., Tarantini L., Motta V., Rota F., Costa G. Epigenetic effects of shiftwork on blood DNA methylation. *Chronobiol Int*. 2010;27(5):1093-1104. doi 10.3109/07420528.2010.490065

Bukowska B., Sicińska P. Influence of benzo(a)pyrene on different epigenetic processes. *Int J Mol Sci*. 2021;22(24):13453. doi 10.3390/ijms222413453

Carmona J.J., Sofer T., Hutchinson J., Cantone L., Coull B., Maity A., Vokonas P., Lin X., Schwartz J., Baccarelli A.A. Short-term airborne particulate matter exposure alters the epigenetic landscape of human genes associated with the mitogen-activated protein kinase network: a cross-sectional study. *Environ Health*. 2014;13:94. doi 10.1186/1476-069X-13-94

Carugno M., Maggioni C., Crespi E., Bonzini M., Cuocina S., Dioni L., Tarantini L., Consonni D., Ferrari L., Pesatori A.C. Night shift work, DNA methylation and telomere length: an investigation on hospital female nurses. *Int J Environ Res Public Health*. 2019;16(13):2292. doi 10.3390/ijerph16132292

Darst R.P., Pardo C.E., Ai L., Brown K.D., Kladde M.P. Bisulfite sequencing of DNA. *Curr Protoc Mol Biol*. 2010;91:7.9.1-7.9.17. doi 10.1002/0471142727.mb0709s91

Devóz P.P., Gomes W.R., De Araújo M.L., Ribeiro D.L., Pedron T., Greggi Antunes L.M., Batista B.L., Barbosa F. Jr., Barcelos G.R.M. Lead (Pb) exposure induces disturbances in epigenetic status in workers exposed to this metal. *J Toxicol Environ Health A*. 2017;80(19-21):1098-1105. doi 10.1080/15287394.2017.1357364

Dias Nunes J., Demeestere I., Devos M. BRCA mutations and fertility preservation. *Int J Mol Sci*. 2023;25(1):204. doi 10.3390/ijms25010204

Dou X., Boyd-Kirkup J.D., McDermott J., Zhang X., Li F., Rong B., Zhang R., Miao B., Chen P., Cheng H., Xue J., Bennett D., Wong J., Lan F., Han J.J. The strand-biased mitochondrial DNA methylome and its regulation by DNMT3A. *Genome Res*. 2019;29(10):1622-1634. doi 10.1101/gr.234021.117

Fenech M., Chang W., Kirsch-Volders M., Holland N., Bonassi S., Zeiger E. HUMN project: detailed description of the scoring criteria for the cytokinesis-block micronucleus assay using isolated human lymphocyte cultures. *Mutation Res*. 2003;534(1-2):65-75. doi 10.1016/s1383-5718(02)00249-8

Heyn H., Li N., Ferreira H.J., Moran S., Pisano D.G., Gomez A., Diez J., … Heath S.C., Valencia A., Gut I.G., Wang J., Esteller M. Distinct DNA methylomes of newborns and centenarians. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2012;109(26):10522-10527. doi 10.1073/pnas.1120658109

Horvath S. DNA methylation age of human tissues and cell types. *Genome Biol*. 2013;14(10):R115. doi 10.1186/gb-2013-14-10-r115

Hu G., Li P., Cui X., Li Y., Zhang J., Zhai X., Yu S., Tang S., Zhao Z., Wang J., Jia G. Cr(VI)-induced methylation and down-regulation of DNA repair genes and its association with markers of genetic damage in workers and 16HBE cells. *Environ Pollut*. 2018;238:833-843. doi 10.1016/j.envpol.2018.03.046

Isubakova D.S., Tsymbal O.S., Bronikovskaya E.V., Litviakov N.V., Milto I.V., Takhauov R.M. Methylation of promoters of apoptosis-related genes in blood lymphocytes of workers exposed to occupational external irradiation. *Bull Exp Biol Med*. 2021;171(3):357-361. doi 10.1007/s10517-021-05227-y

Janasik B., Reszka E., Stanislawska M., Jablonska E., Kuras R., Wieczorek E., Malachowska B., Fendler W., Wasowicz W. Effect of arsenic exposure on NRF2-KEAP1 pathway and epigenetic modification. *Biol Trace Elem Res*. 2018;185(1):11-19. doi 10.1007/s12011-017-1219-4

Kile M.L., Fang S., Baccarelli A.A., Tarantini L., Cavallari J., Christiani D.C. A panel study of occupational exposure to fine particulate matter and changes in DNA methylation over a single workday and years worked in boilermaker welders. *Environ Health*. 2013;12(1):47. doi 10.1186/1476-069X-12-47

King D.E., Sparling A.C., Lloyd D., Satusky M.J., Martinez M., Grenier C., Bergemann C.M., Maguire R., Hoyo C., Meyer J.N., Murphy S.K. Sex-specific DNA methylation and associations with in utero tobacco smoke exposure at nuclear-encoded mitochondrial genes. *Epigenetics*. 2022;17(12):1573-1589. doi 10.1080/15592294.2022.2043591

Landrigan P.J., Stegeman J.J., Fleming L.E., Allemand D., Anderson D.M., Backer L.C., Brucker-Davis F., … Vezzulli L., Weihe P., Zeka A., Raps H., Rampal P. Human health and ocean pollution. *Ann Glob Health*. 2020;86(1):151. doi 10.5334/aogh.2831

Langie S.A., Koppen G., Desaulniers D., Al-Mulla F., Al-Temaimi R., Amedei A., Azqueta A., … Woodrick J., Zhang L., van Larebeke N., Kirsch-Volders M., Collins A.R. Causes of genome instability: the effect of low dose chemical exposures in modern society. *Carcinogenesis*. 2015;36(S1):S61-S88. doi 10.1093/carcin/bgv031

Li C., Yang X., Xu M., Zhang J., Sun N. Epigenetic marker (LINE-1 promoter) methylation level was associated with occupational lead exposure. *Clin Toxicol* (*Phila*). 2013;51(4):225-259. doi 10.3109/15563650.2013.782410

Li Z., Wu Y., Zhao Y., Wang L., Zhu H., Qin L., Feng F., Wang W., Wu Y. Analysis of coal tar pitch and smoke extract components and their cytotoxicity on human bronchial epithelial cells. *J Hazard Mater*. 2011;186(2-3):1277-1282. doi 10.1016/j.jhazmat.2010.11.123

Liu A., Li X., Hao Z., Cao J., Li H., Sun M., Zhang Z., Liang R., Zhang H. Alterations of DNA methylation and *mRNA* levels of *CYP1A1*, *GSTP1*, and *GSTM1* in human bronchial epithelial cells induced by benzo[a]pyrene. *Toxicol Ind Health*. 2022;38(3):127-138. doi 10.1177/07482337211069233

Pandelides Z., Sturgis M.C., Thornton C., Aluru N., Willett K.L. Benzo[a] pyrene-induced multigenerational changes in gene expression, behavior, and DNA methylation are primarily influenced by paternal exposure. *Toxicol Appl Pharmacol*. 2023;469:116545. doi 10.1016/j.taap.2023.116545

Paul S., Banerjee N., Chatterjee A., Sau T.J., Das J.K., Mishra P.K., Chakrabarti P., Bandyopadhyay A., Giri A.K. Arsenic-induced promoter hypomethylation and over-expression of *ERCC2* reduces DNA repair capacity in humans by non-disjunction of the ERCC2-Cdk7 complex. *Metallomics*. 2014;6(4):864-873. doi 10.1039/c3mt00328k

Pavanello S., Bollati V., Pesatori A.C., Kapka L., Bolognesi C., Bertazzi P.A., Baccarelli A. Global and gene-specific promoter methylation changes are related to *anti*-B[*a*]PDE-DNA adduct levels and influence micronuclei levels in polycyclic aromatic hydrocarbon-exposed individuals. *Int J Cancer*. 2009;125(7):1692-1697. doi 10.1002/ijc.24492

Pavanello S., Pesatori A.C., Dioni L., Hoxha M., Bollati V., Siwinska E., Mielzyńska D., Bolognesi C., Bertazzi P.A., Baccarelli A. Shorter telomere length in peripheral blood lymphocytes of workers exposed to polycyclic aromatic hydrocarbons. *Carcinogenesis*. 2010;31(2):216-221. doi 10.1093/carcin/bgp278

Polosak J., Roszkowska-Gancarz M., Kurylowicz A., Owczarz M., Dobosz P., Mossakowska M., Szybinska A., Puzianowska-Kuznicka M. Decreased expression and the Lys751Gln polymorphism of the *XPD* gene are associated with extreme longevity. *Biogerontology*. 2010;11(3):287-297. doi 10.1007/s10522-009-9246-y

Ren J., Cui J.P., Luo M., Liu H., Hao P., Wang X., Zhang G.H. The prevalence and persistence of aberrant promoter DNA methylation in benzene-exposed Chinese workers. *PLoS One*. 2019;14(8):e0220500. doi 10.1371/journal.pone.0220500

Rossnerova A., Honkova K., Pelclova D., Zdimal V., Hubacek J.A., Chvojkova I., Vrbova K., … Ondracek J., Ondrackova L., Kostejn M., Klema J., Dvorackova S. DNA methylation profiles in a group of workers occupationally exposed to nanoparticles. *Int J Mol Sci*. 2020;21(7):2420. doi 10.3390/ijms21072420

Sahin E., DePinho R.A. Axis of ageing: telomeres, p53 and mitochondria. *Nat Rev Mol Cell Biol*. 2012;13(6):397-404. doi 10.1038/nrm3352

Sambrook J., Russell D.W. Purification of nucleic acids by extraction with phenol:chloroform. *CSH Protoc.* 2006;1:pdb.prot4455. doi 10.1101/pdb.prot4455

Santini V., Stahl M., Sallman D.A. *TP53* mutations in acute leukemias and myelodysplastic syndromes: insights and treatment updates. *Am Soc Clin Oncol Educ Book*. 2024;44(3):e432650. doi 10.1200/EDBK_432650

Savchenko Y.A., Minina V.I., Bakanova M.L., Ryzhkova A.V., Soboleva O.A., Kulemin Y.E., Voronina E.N., Glushkov A.N., Vafin I.A. Role of gene-gene interactions in the chromosomal instability in workers at coal thermal power plants. *Russ J Genet*. 2018;54(1):91-102. doi 10.1134/S1022795418010106

Silva I.R., Ramos M.C.A.S., Arantes L.M.R.B., Lengert A.V.H., Oliveira M.A., Cury F.P., Martins Pereira G., Santos A.G., Barbosa F. Jr., Vasconcellos P.C., Cuenin C., Herceg Z., Silveira H.C.S. Evaluation of DNA methylation changes and micronuclei in workers exposed to a construction environment. *Int J Environ Res Public Health*. 2019;16(6):902. doi 10.3390/ijerph16060902

Silva I.R., Francisco L.F.V., Bernardo C., Oliveira M.A., Barbosa F. Jr., Silveira H.C.S. DNA methylation changes in promoter region of *CDKN2A* gene in workers exposed in construction environment. *Biomarkers*. 2020;25(7):594-602. doi 10.1080/1354750X.2020.1817981

Sinitsky M.Y., Minina V.I., Gafarov N.I., Asanov M.A., Larionov A.V., Ponasenko A.V., Volobaev V.P., Druzhinin V.G. Assessment of DNA damage in underground coal miners using the cytokinesis-block micronucleus assay in peripheral blood lymphocytes. *Mutagenesis*. 2016;31(6):669-675. doi 10.1093/mutage/gew038

Suzuki T., Fujii M., Ayusawa D. Demethylation of classical satellite 2 and 3 DNA with chromosomal instability in senescent human fibroblasts. *Exp Gerontol*. 2002;37(8-9):1005-1014. doi 10.1016/s0531-5565(02)00061-x

Tian M., Zhao B., Zhang J., Martin F.L., Huang Q., Liu L., Shen H. Association of environmental benzo[*a*]pyrene exposure and DNA methylation alterations in hepatocellular carcinoma: a Chinese case-control study. *Sci Total Environ*. 2016;541:1243-1252. doi 10.1016/j.scitotenv.2015.10.003

Unnikrishnan A., Freeman W.M., Jackson J., Wren J.D., Porter H., Richardson A. The role of DNA methylation in epigenetics of aging. *Pharmacol Ther*. 2019;195:172-185. doi 10.1016/j.pharmthera.2018.11.001

van de Kooij B., Schreuder A., Pavani R., Garzero V., Uruci S., Wendel T.J., van Hoeck A., … Luijsterburg M.S., van Vugt M.A.T.M., Nussenzweig A., van Attikum H., Noordermeer S.M. EXO1 protects BRCA1-deficient cells against toxic DNA lesions. *Mol Cell*. 2024;84(4):659-674.e7. doi 10.1016/j.molcel.2023.12.039

Van Der Stukken C., Nawrot T.S., Alfano R., Wang C., Langie S.A.S., Plusquin M., Janssen B.G., Martens D.S. The telomere-mitochondrial axis of aging in newborns. *Aging* (*Albany NY*). 2022;14(4):1627-1650. doi 10.18632/aging.203897

Wang W., Mu M., Zou Y., Deng S., Lu Y., Li Q., Li Z., Tao H., Wang Y., Tao X. Glycogen metabolism reprogramming promotes inflammation in coal dust-exposed lung. *Ecotoxicol Environ Saf*. 2022;242:113913. doi 10.1016/j.ecoenv.2022.113913

Wei Y., Sun Z., Wang Y., Xie Z., Xu S., Xu Y., Zhou X., Bi J., Zhu Z. Methylation in the TP53 promoter is associated with ischemic stroke. *Mol Med Rep*. 2019;20(2):1404-1410. doi 10.3892/mmr.2019.10348

Yu L.B., Tu Y.T., Huang J.W., Zhang Y.N., Zheng G.Q., Xu X.W., Wang J.W., Xiao J.Q., Christiani D.C., Xia Z.L. Hypermethylation of CpG islands is associated with increasing chromosomal damage in Chinese lead-exposed workers. *Environ Mol Mutagen*. 2018;59(6):549-556. doi 10.1002/em.22194

Zhang H., Li X., Ge L., Yang J., Sun J., Niu Q. Methylation of CpG island of p14: p15(INK4b) and p16(INK4a) genes in coke oven workers. *Hum Exp Toxicol*. 2015;34(2):191-197. doi 10.1177/0960327114533576

Zhao M., Wang T., Gleber-Netto F.O., Chen Z., McGrail D.J., Gomez J.A., Ju W., … Multani A.S., Pickering C.R., Chen J., Myers J.N., Zhou G. Mutant p53 gains oncogenic functions through a chromosomal instability-induced cytosolic DNA response. *Nat Commun*. 2024;15(1):180. doi 10.1038/s41467-023-44239-2

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 25.12.2024. После доработки 06.03.2025. Принята к публикации 30.04.2025.

Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ
Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding
2025 • 11 • 2 • 73-79

pismavavilov.ru
doi 10.18699/letvjgb-2025-11-11

Оригинальное исследование

Оценка адаптивных свойств сортов ячменя по урожайности в Приобской лесостепи

А.Я. Сотник ✉

Аннотация: Цель работы – оценка адаптивного потенциала сортов ячменя, созданных в селекционных учреждениях Сибири, по урожайности в северной лесостепи Новосибирского Приобья. Исследования проводились в 2014–2023 гг. в севообороте Сибирского научно-исследовательского института растениеводства и селекции – филиала ФИЦ ИЦиГ СО РАН. Материалом исследования были 52 сорта ячменя, включенные в Госреестр РФ (районированные) по Западно-Сибирскому (10) и Восточно-Сибирскому (11) регионам. Сорта оценены по показателям: общая адаптивность к условиям внешней среды, устойчивость к экстремальным факторам по годам, стабильность формирования урожайности в контрастных условиях. Адаптивность сортов определяли по методике Л.А. Животкова с коллегами, устойчивость сортов к стрессовым условиям – по формулам в изложении А.А. Гончаренко, размах урожайности – по методике В.А. Зыкина с коллегами. Высокую общую адаптивность к условиям внешней среды показали сорта по группам спелости: раннеспелые – Червонец, Танай и Симон (100–102 %); среднеранние – Саша, Абалак, Колчан, Талан, Золотник, Омский 88, Омский 86 (107–117 %); среднеспелые – Салаир, Ворсинский, Ворсинский 2, Омский 85 (117–122 %). Наиболее высокий потенциал урожайности за 10 лет показали сорта: Омский 85 (1070 г/м^2), Ворсинский 2, Саша (1025 г/м^2), Салаир (1017 г/м^2) и Нарымчанин (1016 г/м^2). Устойчивость к стрессу (наименьшая разница между максимальной и минимальной урожайностями) имели сорта: раннеспелые – Заларинец, Червонец, Айхал, Алтан-Булаг (–371…–437 г/м^2); среднеранние – Омский 88, Золотник, Паллидум 394 и Омский 80 (–237…–387 г/м^2); среднеспелые – Красноярский 1, Омский 87, Ворсинский, Енисей, Обской и Никита (–434…–563 г/м^2). Компенсаторной способностью (наибольшей средней урожайностью в контрастных условиях) характеризуются: раннеспелые – Танай, Червонец, Симон и Казьминский (550–591 г/м^2); среднеранние – Колчан, Саша, Омский 90, Ворсинский, Абалак, Талан и Омский 86 (650–720 г/м^2); среднеспелые – Омский 95, Салаир, Омский 85, Ворсинский и Омский 90 (682–707 г/м^2). Стабильную урожайность в контрастных условиях продемонстрировали: раннеспелые – Червонец, Танай, Заларинец; среднеранние – Паллидум 394, Абалак, Колчан, Омский 80, Талан; среднеспелые – Омский 95, Красноярский 1, Ворсинский и Омский 87. Данные сорта рекомендуются для широкого использования в селекционном процессе.

Ключевые слова: ячмень; адаптивность; стрессоустойчивость; компенсаторная способность; стабильность
Для цитирования: Сотник А.Я. Оценка адаптивных свойств сортов ячменя по урожайности в Приобской лесостепи. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;11(2):73-79. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-11
Финансирование: Работа поддержана бюджетными проектами ИЦиГ СО РАН № FWNR-2022-0018 и FWNR-2024-0013.

Original article

Evaluation of barley varieties adaptive properties by productivity in the Priobskaya forest-steppe zone

A.Ya. Sotnik ✉

Abstract: The aim of the work is to assess the adaptive potential of barley varieties created in breeding institutions in Siberia for yield in the northern forest-steppe of the Novosibirsk Ob region. The studies were carried out in 2014–2023 in the collection crop rotation of the Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding – Branch of the ICG SB RAS. The study material was 52 varieties of barley included in the State Register of the Russian Federation (zoned) in the West Siberian (10) and East Siberian (11) regions. The varieties were assessed according to the following indicators: general adaptability to environmental conditions, resistance to extreme environmental conditions, stability of yield formation in contrasting conditions. The adaptability of varieties was determined using the method of L.A. Zhivotkov et al. Resistance of varieties to stress conditions was assessed using A.A. Goncharenko, and the range of yield was assessed using the method of V.A. Zykin et al. The following varieties demonstrated high general adaptability to environmental

Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал Федерального исследовательского центра Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, 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, Novosibirsk, Russia
✉ sotnik@bionet.nsc.ru

© Сотник А.Я., 2025

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

conditions by maturity groups: early ripening varieties – Chervonets, Tanai and Simon (100–102 %); mid-early varieties – Sasha, Abalak, Kolchan, Talan, Zolotnik, Omskiy 88, Omskiy 86 (107–117 %); mid-season varieties – Salair, Vorsinskiy, Vorsinskiy 2, Omskiy 85 (117–122 %). The highest yield potential over 10 years was demonstrated by: Omskiy 85 (1070 g/m^2), Vorsinskiy 2, Sasha (1025 g/m^2), Salair (1017 g/m^2), and Narymchanin (1016 g/m^2). The following varieties demonstrated resistance to stress (the smallest difference between maximum and minimum yields): early-ripening varieties – Zalarinets, Chervonets, Aikhal, Altan-Bulag (–371…–437 g/m^2); mid-early varieties – Omskiy 88, Zolotnik, Pallidum 394 and Omskiy 80 (–237…–387 g/m^2); mid-ripening varieties – Krasnoyarskiy 1, Omskiy 87, Vorsinskiy, Yenisei, Obskoy and Nikita (–434…–563 g/m^2). The following varieties are characterized by compensatory capacity (the highest average yield in contrasting conditions): early-ripening varieties – Tanai, Chervonets, Simon and Kazminskiy (550–591 g/m^2); mid-early varieties – Kolchan, Sasha, Omskiy 90, Vorsinskiy, Abalak, Talan and Omskiy 86 (650–720 g/m^2); mid-season varieties – Omskiy 95, Salair, Omskiy 85, Vorsinskiy and Omskiy 90 (682–707 g/m^2). The following varieties demonstrated stable yield in contrasting conditions: early-ripening varieties – Chervonets, Tanai, Zalarinets; mid-early varieties – Pallidum 394, Abalak, Kolchan, Omskiy 80, Talan; mid-season varieties – Omskiy 95, Krasnoyarskiy 1, Vorsinskiy and Omskiy 87. These varieties are recommended for wide use in the breeding process.

Key words: barley; adaptability; stress resistance; compensatory ability; stability

For citation: Sotnik A.Ya. Evaluation of barley varieties adaptive properties by productivity in the Priobskaya forest-steppe zone. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Lett Vavilov J Genet Breed.* 2025;11(2):73-79. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-11 (in Russian)

Funding: This work was supported by Institute of Cytology and Genetics SB RAS budget projects No. FWNR-2022-0018 and FWNR-2024-0013.

Введение

Прогнозируемое изменение климата на планете может ограничить тенденцию увеличения валового сбора сельскохозяйственных культур. Предполагается, что 79 % от общего сбора продукции будет обеспечено за счет повышения урожайности (OECD-FAO, 2023). Изменение уровня урожайности и по годам, и по зонам зависит от складывающихся климатических условий: продолжительности и типа засухи, переувлажнения почвы, резких перепадов температуры воздуха (Гудзенко, 2019; Брагин и др., 2023). Уменьшение негативного влияния этих факторов на увеличение стабильного сбора зерна с единицы площади является одной из основных проблем сельскохозяйственного производства (Баталова, 2011; Чекмарев, 2011; Vujanovic, Germida, 2017). Для ее решения большое значение отводится возделыванию сортов с высоким потенциалом продуктивности и устойчивостью к контрастным условиям внешней среды (Юсова и др., 2020; Сурин и др., 2023). Уровень урожайности сорта при возделывании в контрастных условиях среды характеризует степень его адаптивности (Сурин и др., 2018; Филиппов и др., 2022).

В настоящее время в «Государственный реестр сортов и гибридов сельскохозяйственных растений, допущенных к использованию по Западно-Сибирскому (10) и Восточно-Сибирскому (11) регионам» включено 85 сортов ячменя ярового, созданных в селекционных учреждениях Сибири (Государственный реестр…, 2023). Многие из них сочетают в себе высокую урожайность и качество зерна, засухоустойчивость и устойчивость к полеганию.

Цель исследования – оценить адаптивные свойства районированных (включенных в «Госреестр…») сортов ячменя, созданных в селекционных учреждениях Сибири, по урожайности в северной лесостепи Новосибирского Приобья.

Материалы и методы

Исследования проводили в 2014–2023 гг. в Сибирском научно-исследовательском институте растениеводства и селекции – филиале ФИЦ ИЦиГ СО РАН, расположенном в 17 км от г. Новосибирска. Сорта высевались в демонстрационном питомнике без повторности с чередованием стандартного сорта Ача через 10 номеров согласно методике ВИР (Методические указания…, 1981). Агротехника в севообороте: площадь делянки 1 м^2, срок сева – первая-вторая декада мая, посев сеялкой ССФК-7, норма высева – 550 всхожих семян на 1 м^2, предшественник – чистый пар. Чередование культур: 1) пар; 2) коллекционные питомники; 3) пар; 4) селекционное размножение пшеницы. Материалом исследования стали 52 сорта ячменя ярового, созданные в селекционных учреждениях Сибири (Государственный реестр…, 2023).

Общую адаптивность сортов оценивали по методике Л.А. Животкова с коллегами (1994). Уровень устойчивости сорта к стрессу (разность между минимальным и максимальным показателями) и компенсаторную способность (средний показатель сорта в контрастные годы) вычисляли по формулам в изложении А.А. Гончаренко (2005). Стабильность формирования урожайности сортов (отношение разницы между максимальным и минимальным значениями к ее максимальной величине) определяли по методике В.А. Зыкина с коллегами (2000).

Метеорологические условия в годы проведения исследований значительно различались по температурному фактору и по количеству осадков (табл. 1).

Среднесуточная температура воздуха за 10 лет по каждому месяцу превышала среднемноголетний показатель за 25 лет на 1.0–1.6 °С. Средняя за 10 лет сумма выпавших осадков за четыре месяца вегетации была равна среднемноголетнему значению. Показатель гидротермического коэффициента (ГТК) за период май–август изменялся по годам от 0.68 до 1.94 (табл. 2).

Обеспеченность растений влагой за вегетационный период была: в 2022 г. очень низкая (ГТК = 0.68); в 2023 г. – низкая (ГТК = 0.98); в 2014, 2016, 2019, 2021 гг. – недостаточная (ГТК = 1.06–1.36); в 2015, 2017 и 2020 гг. – достаточная (ГТК = 1.58–1.78); в 2018 г. – повышенная (ГТК = 1.94) (Pogodaiklimat.ru, 2024). Градация обеспеченности влагой представлена по (Зоидзе, Хомякова, 2006).

Таблица 1. Метеорологические показатели вегетационных периодов, 2014–2023 гг.
Table 1. Meteorological indicators of vegetation periods, 2014–2023

Год	Среднесуточная температура воздуха, °С					Количество осадков, мм				
	Май	Июнь	Июль	Август	За вегетацию	Май	Июнь	Июль	Август	За вегетацию
2014	10.0	17.4	20.2	18.4	14.0	50.5	17.4	76.9	32.0	176.8
2015	12.9	19.2	19.6	17.1	17.2	71.7	31.9	112.7	63.2	279.2
2016	10.5	19.7	20.2	17.3	16.9	31.6	37.7	76.7	20.0	166.0
2017	12.6	19.3	18.5	16.9	16.8	33.9	71.9	99.5	65.6	270.9
2018	7.0	19.1	18.5	16.6	15.3	80.5	70.2	64.6	33.3	248.6
2019	10.9	16.4	19.2	18.3	16.2	43.2	25.2	97.6	22.0	188.0
2020	15.5	16.6	19.7	18.6	17.6	53.7	23.8	84.9	81.5	242.9
2021	14.3	16.2	19.7	18.1	17.1	25.1	73.1	22.4	67.3	187.9
2022	15.4	17.3	18.9	16.5	17.0	2.5	58.8	47.8	22.8	131.9
2023	11.8	19.0	21.6	17.8	17.5	5.5	26.1	62.3	112.3	206.2
Среднее	12.1	18.0	19.6	17.6	17.1	39.8	43.6	74.5	52.0	209.9
Среднее многолетнее	10.5	17.0	19.4	15.9	15.7	37.0	45.0	61.0	67.0	210.0

Таблица 2. Варьирование гидротермического коэффициента, 2014–2023 гг.
Table 2. Variation of the hydrothermal coefficient, 2014–2023

Год	Май	Июнь	Июль	Август	Май-август	Влагообеспеченность за вегетацию
2014	2.99	0.37	1.23	0.59	0.98	Недостаточная
2015	2.06	0.55	1.86	1.19	1.36	Достаточная (оптимальная)
2016	1.28	0.66	1.22	0.37	0.84	Недостаточная
2017	1.01	1.24	1.73	1.26	1.35	Достаточная (оптимальная)
2018	0.47	1.23	1.13	0.65	1.43	Повышенная
2019	1.60	0.51	1.64	0.39	0.98	Недостаточная
2020	1.19	0.50	1.39	1.42	1.15	Достаточная (оптимальная)
2021	0.60	1.51	0.37	1.20	0.90	Недостаточная
2022	0.06	1.22	0.81	0.45	0.66	Низкая (слабая засуха)
2023	0.18	0.46	0.93	2.04	0.98	Недостаточная
Среднее за 10 лет	1.16	0.87	1.23	0.96	1.03	Недостаточная
Среднее многолетнее	1.05	0.94	1.14	1.07	1.06	Недостаточная

Показатели ГТК и его составляющих элементов (температура воздуха и количество осадков) в целом за вегетацию не позволяют объяснить изменения уровня урожайности. Урожайность зависит от тепло- и влагообеспеченности растений на протяжении всего вегетационного периода, поэтому ГТК и метеорологические показатели представлены по всем месяцам вегетации.

Результаты и обсуждение

Сорта ячменя по результатам 10-летнего изучения распределены по группам спелости, при этом учитывался тип спелости, указанный в характеристике при районировании сортов (Государственный реестр…, 2023). Из 52 сортов 12 имеют самый короткий период роста и развития – группа «ранние», 20 относятся к группе «среднеранние», 19 входят в группу «среднеспелые», а в группу «среднепоздние» можно отнести только сорт Сибиряк, имеющий наиболее продолжительный период «всходы–восковая спелость» (75 суток). У большинства сортов (34) группа спелости полностью соответствует группе, заявленной автором; у 9 сортов отклонение от параметров групп составляет 1 сутки, у 4 сортов – 2 суток и у 5 сортов не указана такая информация или они исключены из «Госреестра…» (табл. 3). Отклонения некоторых сортов от параметров группы спелости можно

Таблица 3. Адаптивность сортов ячменя по урожайности, 2014–2023 гг.
Table 3. Adaptability of barley varieties by yield (2014–2023)

Сорт, происхождение	Продолжительность вегетационного периода, сутки $X_{ср}$ [ТС*]	Урожайность, г/м^2			Показатели адаптивности			
		средняя	MIN	MAX	Общая, %	MIN – MAX, г/м^2	(MIN + MAX)/2, г/м^2	d, %
Ранние								
Омский 89, Омская область	66 [р]	545	237	780	92	–543	508	70
Омский 96, Омская область	66 р]	540	200	867	91	–667	533	77
Неван, Иркутская область	66 [р]	575	255	813	97	–558	534	69
Заларинец, Иркутская область	67 [р]	456	262	633	77	–371	447	59
Неполегающий, Иркутская область	67 [с-р]	477	237	713	80	–476	475	67
Айхал, Якутия	67 [р]	385	137	565	65	–428	351	76
Казьминский, Приморский край	67 [с-р]	532	175	925	89	–750	550	81
Червонец, Иркутская область	68 [-]	609	375	791	102	–416	583	53
Баган, Новосибирская область	68 [р]	490	137	771	82	–634	454	82
Танай, Новосибирская область	68 [с-р]	602	356	826	101	–470	591	57
Симон, Кемеровская область	68 [с-р]	594	312	847	100	–535	579	63
Алтан-Булаг, Бурятия	68 [с-р]	466	250	687	78	–437	468	64
Среднее по группе		523						
Среднеранние								
Ранний 1, Новосибирская область	69 [р]	414	200	843	69	–643	521	76
Биом, Новосибирская область	69 [ср]	599	315	876	101	–561	595	64
Омский 13709, Омская область	69 [с-р]	543	200	785	91	–585	492	74
Ново-Омский, Омская область	69 [-']	550	222	860	92	–638	541	74
Омский 86, Омская область	69 [с-р]	638	400	901	107	–501	650	56
Саша, Омская область	69 [ср]	696	387	1025	117	–638	706	62
Агул 2, Красноярский край	69 [с-р]	550	200	775	92	–575	487	74
Паллидум 394, Бурятия	69 [с-р]	602	400	749	101	–349	574	47
Муссон, Приморский край	69 [ср]	518	200	815	87	–615	507	75
Ача, Новосибирская область	70 [с-р]	584	297	880	98	–583	588	66
Золотник, Новосибирская область	70 [с-р]	643	312	916	108	–307	614	66
Талан, Новосибирская область	70 [с-р]	658	400	960	111	–560	680	58
Колчан, Алтайский край	70 [ср]	680	450	990	114	–540	720	54
Омский 80, Омская область	70 [-]	568	387	856	95	–387	621	55
Омский 88, Омская область	70 [с-р]	644	275	881	108	–237	578	69
Нарымчанин, Томская область	70 [с-р]	559	187	1016	94	–829	601	82
Кедр, Красноярский край	70 [ср]	591	362	818	99	–456	590	56
Бахус, Красноярский край	70 [с-р]	575	262	833	97	–571	547	68
Абалак, Красноярский край	70 [с-р]	664	437	936	112	–499	686	53
Приморский 44, Приморский край	70 [ср]	518	212	742	87	–530	477	71
Среднее по группе		591						
Среднеспелые								
Обской, Новосибирская область	71 [ср]	604	275	838	102	–563	556	67
Омский 85, Омская область	71 [ср]	698	325	1070	117	–745	697	70
Енисей, Красноярский край	71 [ср]	574	250	793	96	–543	521	68
Красноярский 80, Красноярский край	71 [ср]	601	212	875	101	–663	543	75
Соболек, Красноярский край	71 [ср]	604	263	906	101	–643	584	71

Окончание табл. 3

Сорт, происхождение	Продолжительность вегетационного периода, сутки $X_{ср}$ [ТС*]	Урожайность, г/м^2			Показатель адаптивности			
		средняя	MIN	MAX	Общая, %	MIN – MAX, г/м^2	(MIN + MAX)/2, г/м^2	d, %
Новосибирский 80, Новосибирская область	72 [ср]	604	275	862	102	–587	568	68
Салаир, Алтайский край	72 [ср]	725	387	1017	122	–630	702	62
Никита, Кемеровская область	72 [ср]	590	287	850	99	–563	568	66
Омский 87, Омская область	72 [ср]	654	400	911	110	–511	655	56
Омский 90, Омская область	72 [ср]	689	362	1002	116	–640	682	64
Сибирский авангард, Омская область и Красноярский край	72 [ср]	682	275	1004	115	–729	639	73
Ворсинский, Алтайский край	73 [ср]	726	437	956	122	–519	696	54
Ворсинский 2, Алтайский край	73 [ср]	702	262	1025	118	–763	643	74
Омский 95, Омская область	73 [ср]	692	475	939	116	–464	707	49
Бархатный, Томская область	73 [ср]	551	212	1007	93	–795	610	79
Красноярский 1, Красноярский край	73 [-]	614	362	796	103	–34	579	54
Сигнал, Новосибирская область	74 [ср]	617	257	939	104	–82	598	73
Алей, Алтайский край	74 [ср]	681	362	948	114	–586	655	62
Буян, Красноярский край	74 [с-п]	570	237	892	96	–655	564	73
Среднее по группе		641						
Среднепоздние								
Сибиряк, Кемеровская область	75 [-]	614	262	938	103	–676	600	81
Среднее всех сортов		595	292	870	100			

Примечание. X – среднее за 10 лет, ошибка среднего у всех сортов составляла от 1.6 до 2.5 суток (в целых цифрах = 2 суток. У сорта Енисей = 2.6 суток); MIN = [min_1 + min_2/2] – минимальный показатель за 2 года; MAX = [max_1 + max_2/2] – максимальный показатель за 2 года; общая (%) – коэффициент общей адаптивности (отношение значения сорта к среднесортовому показателю); MIN– MAX – стрессоустойчивость (разность между минимальной и максимальной урожайностью); (MAX + MIN)/2 – компенсаторная способность сорта (средняя урожайность в контрастных условиях среды); d – размах урожайности – (MAX – MIN)/MAX – отношение разницы между MAX- и MIN-показателями к MAX-значению.

* [ТС] – тип спелости сорта, указанный в «Госреестре…» (Государственный реестр…, 2023): [р] – ранние; [с-р] – среднеранние; [ср] – среднеспелые; [с-п] – среднепоздние.

обьяснить и разными условиями среды, и особенностями генотипа.

Между группами спелости существует биологически обусловленная закономерность: чем продолжительнее вегетационный период, тем выше потенциал продуктивности (см. табл. 3). Аналогичная связь этих признаков отмечена и при исследовании сортов овса (Сотник, 2023).

Различие урожайности между сортами в условиях засухи составило 338 г/м^2, в благоприятных условиях – 460 г/м^2, а лимиты всего набора генотипов в контрастные годы значительно выходят за пределы сортового варьирования. Так, урожайность всего набора генотипов в годы с контрастными условиями составила от 292 г/м^2 (средняя MIN) до 870 г/м^2 (средняя MAX). Эти показатели показывают, что основным фактором, влияющим на варьирование урожайности, является внешняя среда.

Самую высокую урожайность сорта ячменя формировали в 2019 и 2020 гг. Высокую урожайность сорта показывали и в 2021 г. Осадков в этот год было значительно меньше, но они распределились порционно по декадам июня и в I декаде июля, что способствовало формированию высокого уровня урожая относительно годов с достаточной (оптимальной) влагообеспеченностью. В 2022 г. при низкой влагообеспеченности в целом за летние месяцы (39 %) основное количество осадков выпало в июне (107 %) и июле (70 % от месячной нормы), при этом они распределились по всем декадам, что способствовало сортам формировать урожайность на уровне средней за 10 лет. Аналогичная тенденция распределения осадков по всем декадам отмечена и в 2023 г. (в июне 47 %, в июле 92 % от месячной нормы) и, соответственно, урожайность была на уровне среднего значения за 10 лет. В условиях 2016 и 2017 гг. отмечен недостаток осадков, что и обусловило очень низкую урожайность. Наиболее высокий потенциал урожайности в благоприятных условиях среды продемонстрировали сорта Омский 85 (1070 г/м^2), Ворсинский 2 и Саша (1025 г/м^2), Салаир (1017 г/м^2), Нарымчанин (1016 г/м^2).

Сравнение урожайности сортов со средним значением всех генотипов выявило, что наиболее высокую урожайность за 10 лет имели сорта: раннеспелые – Червонец, Танай и Симон (100–102 %), среднеранние – Саша, Абалак, Колчан, Талан, Золотник, Омский 88, Омский 86 (107–117 %), среднеспелые – Салаир, Ворсинский, Ворсинский 2, Омский 85 (117–122 %), что свидетельствует об их высокой общей адаптивности к почвенно-климатическим условиям.

В неблагоприятных условиях потенциальная продуктивность проявляется слабо, но именно экстремальные условия 2016 и 2017 гг. позволили определить степень адаптационных свойств изучаемых генотипов.

Устойчивость сорта к стрессу характеризует степень его приспособленности к контрастным по метеорологическим условиям годам. Чем меньше перепад между максимальным и минимальным показателями урожайности, тем выше стрессоустойчивость сорта, т. е. он более приспособлен к экстремальным факторам. Установлено, что самую высокую устойчивость к стрессу имели сорта: раннеспелые – Заларинец, Червонец, Айхал, Алтан-Булаг (–371…–437 г/м^2); среднеранние – Омский 88, Золотник, Паллидум 394 и Омский 80 (–237…–387 г/м^2); среднеспелые – Красноярский 1, Омский 87, Ворсинский, Енисей, Обской и Никита (–434…–563 г/м^2) с наименьшей разницей между минимальной и максимальной урожайностью.

Степень приспособленности сорта к экстремальным условиям внешней среды дополняет компенсаторная способность, которая определяется по средней урожайности сорта в контрастных условиях (между крайними значениями). Чем выше средняя урожайность в благоприятных и неблагоприятных условиях, тем устойчивее сорт к контрастным перепадам среды. В группе раннеспелых более высокую среднюю урожайность в контрастных условиях в сравнении с другими генотипами имели сорта Танай, Червонец, Симон и Казьминский (550–591 г/м^2). В группе среднеранних сортов хорошую компенсаторную способность продемонстрировали: Колчан, Саша, Омский 90, Ворсинский, Абалак, Талан и Омский 86 (650–720 г/м^2). В большей степени выделялись сорта Колчан и Абалак, которые характеризуются не очень высоким уровнем устойчивости к стрессовым условиям, но отнесены к группе сортов с очень высокой компенсаторной способностью (720 и 686 г/м^2). В группе среднеспелых сортов высокую среднюю урожайность в благоприятных и неблагоприятных условиях формировали: Омский 95, Салаир, Омский 85, Ворсинский и Омский 90 (682–707 г/м^2). Особенно выделился сорт Омский 95, который продемонстрировал минимальное различие между крайними значениями (–464 г/м^2) и максимальное их среднее (707 г/м^2).

Основной проблемой селекционного процесса является создание сортов с высокой потенциальной и стабильной по годам урожайностью. Стабильность сорта учитывается по величине размаха варьирования урожайности, которая позволяет ранжировать генотипы по их способности репродуцировать в экстремальных условиях. Чем меньше размах варьирования, тем стабильнее генотип формирует урожайность. Размах варьирования урожайности у сортов в рассматриваемые годы составил от 49 (Омский 95) до 82 % (Баган, Нарымчанин). Стабильную урожайность в контрастных условиях продемонстрировали: раннеспелые – Червонец, Танай, Заларинец; среднеранние – Паллидум 394, Абалак, Колчан, Омский 80, Талан; среднеспелые – Омский 95, Красноярский 1, Ворсинский и Омский 87. Эти сорта имели наиболее стабильную урожайность за 10 лет изучения (с размахом варьирования 33–59 %). Минимальный размах варьирования урожайности в контрастные по агроклиматическим условиям годы имели: Золотник (33 %), Паллидум 394 (47 %) и Омский 95 (49 %).

Заключение

В результате десятилетних изучений выделены сорта ячменя – источники признаков адаптивности. Высокую общую адаптивность к условиям внешней среды продемонстрировали сорта по группам спелости: раннеспелые – Червонец, Танай и Симон (100–102 %); среднеранние – Саша, Абалак, Колчан, Талан, Золотник, Омский 88, Омский 86 (107–117 %); среднеспелые – Салаир, Ворсинский, Ворсинский 2, Омский 85 (117–122 %). Наиболее высокий потенциал урожайности за 10 лет показали: Омский 85 (1070 г/м^2), Ворсинский 2, Саша (1025 г/м^2), Салаир (1017 г/м^2) и Нарымчанин (1016 г/м^2).

Устойчивость к стрессу (наименьший перепад между максимальной и минимальной урожайностями) имели сорта: раннеспелые – Заларинец, Червонец, Айхал, Алтан-Булаг (–371…–437 г/м^2); среднеранние – Омский 88, Золотник, Паллидум 394 и Омский 80 (–237…–387 г/м^2); среднеспелые – Красноярский 1, Омский 87, Ворсинский, Енисей, Обской и Никита (–434…–563 г/м^2).

Компенсаторной способностью (наибольшей средней урожайностью в контрастных условиях) характеризуются сорта: раннеспелые – Танай, Червонец, Симон и Казьминский (550–591 г/м^2); среднеранние – Колчан, Саша, Омский 90, Ворсинский, Абалак, Талан и Омский 86 (650–720 г/м^2); среднеспелые – Омский 95, Салаир, Омский 85, Ворсинский и Омский 90 (682–707 г/м^2). Стабильную урожайность в контрастных условиях продемонстрировали: раннеспелые – Червонец, Танай, Заларинец; среднеранние – Паллидум 394, Абалак, Колчан, Омский 80, Талан; среднеспелые – Омский 95, Красноярский 1, Ворсинский и Омский 87. Данные сорта ячменя рекомендуются для широкого использования в селекционном процессе.

Список литературы / References

Баталова Г.А. Состояние и перспективы селекции и возделывания зернофуражных культур в России. *Зерновое хозяйство России.* 2011;3:14-22

[Batalova G.A. Condition and perspectives of grain forage crops selection and cultivation in Russia. *Zernovoe Khozyaistvo Rossii = Grain Economy of Russia.* 2011;3:14-22 (in Russian)]

Брагин Р.Н., Филиппов Е.Г., Донцова А.А., Донцов Д.П. Анализ урожайности сортов ярового ячменя в условиях изменчивости природной среды. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки.* 2023;53(10):31-42. doi 10.26898/0370-8799-2023-10-4

[Bragin R.N., Filippov E.G., Dontsova A.A., Dontsov D.P. Yield analysis of spring barley varieties under conditions of environmental variability. *Sibirskii Vestnik Sel'skokhozyaistvennoi Nauki = Siberian Herald of Agricultural Science.* 2023;53(10):31-42. doi 10.26898/0370-8799-2023-10-4 (in Russian)]

Гончаренко А.А. Об адаптивности и экологической устойчивости сортов зерновых культур. *Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук*. 2005;6:49-53
[Goncharenko A.A. On adaptability and ecological resistence of grain crop varieties. *Vestnik Rossiyskoy Akademii Sel'skokhozyaistvennykh Nauk = Vestnik of the Russian Agricultural Sciences*. 2005;6:49-53 (in Russian)]

Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. Сорта растений (офиц. изд.). М.: Росинформагротех, 2023
[State Register of Selection Achievements Authorized for Use for Production Purposes. Vol. 1. Plant Varieties (official publication). Moscow: Rosinformagrotekh Publ., 2023 (in Russian)]

Гудзенко В.Н. Статистическая и графическая (GGE biplot) оценка адаптивной способности и стабильности селекционных линий ячменя озимого. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;23(1):110-118. doi 10.18699/VJ19.469
[Gudzenko V.N. Statistical and graphical (GGE biplot) evaluation of the adaptive ability and stability of winter barley breeding lines. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov J Genet Breed*. 2019;23(1):110-118. doi 10.18699/VJ19.469 (in Russian)]

Животков Л.А., Морозова З.А., Секатуева Л.И. Методика выявления потенциальной продуктивности и адаптивности сортов и селекционных форм озимой пшеницы по показателю «урожайность». *Селекция и семеноводство*. 1994;2:3-6
[Zhivotkov L.A., Morozova Z.A., Sekatueva L.I. Methodology for identifying potential productivity and adaptability of varieties and breeding forms of winter wheat wheat in terms of "yield". *Selectsiya i Semenovodstvo = Breeding and Seed Production*. 1994;2:3-6 (in Russian)]

Зоидзе Е.К., Хомякова Т.В. Моделирование формирования влагообеспеченности на территории Европейской России в современных условиях и основы оценки агроклиматической безопасности. *Метеорология и гидрология*. 2006;2:98-105
[Zoidze E.K., Khomyakova T.V. Modeling of the water supply formation over European Russia under current conditions and estimating agroclimatic safety. *Meteorologiya i Gidrologiya = Russian Meteorology and Hydrology*. 2006;2:73-79]

Зыкин В.А., Шаманин В.П., Белан И.А. Экология пшеницы. Омск, 2000
[Zykin V.A., Shamanin V.P., Belan I.A. Ecology of the Wheat. Omsk, 2000 (in Russian)]

Методические указания по изучению мировой коллекции ячменя и овса. Л.: ВИР, 1981
[Guidelines for Studying the World Collection of Barley and Oats. Leningrad: VIR, 1981 (in Russian)]

Сотник А.Я. Оценка адаптивных свойств сортов овса по урожайности в Приобской лесостепи. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2023;53(5):40-46. doi 10.26898/0370-8799-2023-5-5
[Sotnik A.Ya. Evaluation of oat varieties adaptive properties by productivity in the Priobskaya forest-steppe zone. *Sibirskii Vestnik Sel'skokhozyaistvennoi Nauki = Siberian Herald of Agricultural Science*. 2023;53(5):40-46. doi 10.26898/0370-8799-2023-5-5 (in Russian)]

Сурин Н.А., Ляхова Н.Е., Герасимов С.А., Липшин А.Г. Селекционная оценка и отбор генотипов ячменя восточносибирской селекции. *Вестник НГАУ* (*Новосибирский государственный аграрный университет*). 2018;48(3):70-77. doi 10.31677/2072-6724-2018-48-3-70-77
[Surin N.A., Lyakhova N.E., Gerasimov S.A., Lipshin A.G. Selection and assessment of barley genotypes of Eastern-Siberian selection. *Vestnik NGAU* (*Novosibirskii Gosudarstvennyy Agrarnyy Universitet*) = *Bulletin of NSAU (Novosibirsk State Agrarian University)*. 2018;3(48):70-77. doi 10.31677/2072-6724-2018-48-3-70-77 (in Russian)]

Сурин Н.А., Герасимов С.А., Ляхова Н.Е. Адаптивность и экологическая пластичность ячменя в условиях лесостепи Красноярского края. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2023;53(6):15-23. doi 10.26898/0370-8799-2023-6-2
[Surin N.A., Gerasimov S.A., Lyakhova N.E. Adaptability and ecological plasticity of barley under forest-steppe conditions of the Krasnoyarsk territory. *Sibirskii Vestnik Sel'skokhozyaistvennoi Nauki = Siberian Herald of Agricultural Science*. 2023;53(6):15-23. doi 10.26898/0370-8799-2023-6-2 (in Russian)]

Филиппов Е.Г., Брагин Р.Н., Донцов Д.П. Анализ показателей адаптивности сортов и линий ярового ячменя в экологическом сортоиспытании. *Таврический вестник аграрной науки*. 2022;4(32):221-230
[Filippov E.G., Bragin R.N., Dontsov D.P. Analysis of adaptability indicators of spring barley varieties and lines in the ecological variety testing. *Tavricheskiy Vestnik Agrarnoy Nauki = Taurida Herald of the Agrarian Sciences*. 2022;4(32):221-230 (in Russian)]

Чекмарев П.А. Стратегия развития селекции и семеноводства в России. *Земледелие*. 2011;6:3-5
[Chekmarev P.A. Strategy of breeding and seed breeding development in Russia. *Zemledelie*. 2011;6:3-5 (in Russian)]

Юсова О.А., Николаев П.Н., Аниськов Н.И., Сафонова И.В. Адаптивность сортов ячменя по признаку «масса 1000 зерен» в условиях лесостепи Омской области. *Достижения науки и техники АПК*. 2020;34(2):24-28. doi 10.24411/0235-2451-2020-10205
[Yusova O.A., Nikolaev P.N., Aniskov N.I., Safonova I.V. Adaptability of barley varieties by the weight of 1000 grains under forest-steppe conditions of the Omsk region. *Dostizheniya Nauki i Tekhniki APK = Achievements of Science and Technology in Agro-Industrial Complex*. 2020;34(2):24-28. doi 10.24411/0235-2451-2020-10205 (in Russian)]

OECD-FAO Agricultural Outlook 2023-2032. Paris, OECD, 2023. Available: https://openknowledge.fao.org/items/a4e5c326-37f7-43c7-9455-b35efb613827

Pogodaiklimat.ru. Online resource. Available: http://www.pogodaiklimat.ru/monitor.php?id=29638&month=1&year=2024

Vujanovic V., Germida J.J. Seed endosymbiosis: a vital relationship in providing prenatal care to plants. *Can J Plant Sci*. 2017;97(6):972-981. doi 10.1139/cjps-2016-0261

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 10.12.2024. После доработки 30.12.2024. Принята к публикации 26.02.2025.

Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ
Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding
2025 • 11 • 2 • 80-89

pismavavilov.ru
doi 10.18699/letvjgb-2025-11-12

Оригинальное исследование

Получение гибридных линий *Triticum petropavlovskyi* Udacz. et Migusch. × *Triticum aestivum* L. с крупной окрашенной зерновкой и повышенным содержанием антиоксидантов

Е.В. Чуманова ✉, Т.Т. Ефремова, К.В. Соболев, Е.А. Косяева

Аннотация: Повышение содержания антиоксидантов в зерне пшеницы является актуальной общемировой тенденцией наряду с увеличением урожайности. С использованием ДНК-маркеров к генам биосинтеза антоцианов были выделены три гибридные линии с черной окраской зерна и шесть – с фиолетовой и светло-фиолетовой в потомстве от скрещивания образца к-44126 *Triticum petropavlovskyi* и линии сорта мягкой пшеницы Саратовская 29 – С29чз4. Все изученные линии, независимо от окраски зерна, имели более крупную зерновку относительно С29чз4, достигающую 53–59 мг у линий со светло-фиолетовым зерном. При этом Л1 и Л2 с черным зерном, а также Л7, Л8 и Л9 со светло-фиолетовым, несмотря на снижение числа колосков и зерен в колосе, демонстрировали увеличение массы зерен с колоса и растения в 1.3–2.1 раза по сравнению с С29чз4, а Л2 имела максимальное число зерен с растения, на 44 % превышающее показатель С29чз4. Наиболее высоким содержанием антоцианов характеризовались чернозерные Л1 и Л2, а Л7 со светло-фиолетовой окраской зерна не уступала линиям с фиолетовой окраской по содержанию антоцианов и фенольных соединений, а также по показателям антиоксидантной активности, но отличалась более высокой продуктивностью.

Ключевые слова: пшеница; фиолетовая и черная окраска зерна; гены *Pp-D1*, *Pp3* и *Ba1*; ДНК-маркеры; *T. petropavlovskyi*; антоцианы; фенольные соединения; антиоксидантная активность
Для цитирования: Чуманова Е.В., Ефремова Т.Т., Соболев К.В., Косяева Е.А. Получение гибридных линий *Triticum petropavlovskyi* Udacz. et Migusch. × *Triticum aestivum* L. с крупной окрашенной зерновкой и повышенным содержанием антиоксидантов. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;11(2):80-89. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-12
Финансирование: Исследование выполнено при финансовой поддержке РНФ (№ 24-26-20028) и Министерства науки и инновационной политики Новосибирской области (№ р-99).
Благодарности: Выращивание растений в тепличном комплексе ЦКП репродукции растений поддержано бюджетным проектом ИЦиГ СО РАН FWNR-2022-0017.

Original article

Development and characterization of wheat hybrids *Triticum petropavlovskyi* Udacz. et Migusch. × *Triticum aestivum* L. with large colored grain and increased antioxidant content

E.V. Chumanova ✉, T.T. Efremova, K.V. Sobolev, E.A. Kosyaeva

Abstract: The increase in antioxidant content in wheat grain is a relevant global trend along with increasing yields. Using DNA markers for the anthocyanin biosynthesis genes, three hybrid lines with black grain color and six with purple and light purple color were selected in the progeny from crosses between of k-44126 *Triticum petropavlovskyi* and line of soft wheat variety Saratovskaya 29 – S29BW4. All studied lines, regardless of grain color, had larger grains compared to S29BW4, reaching 53–59 mg in lines with light purple grains. Despite a decrease in the number of spikelets and grains per spike, lines L1 and L2 with black grains, as well as L7, L8, and L9 with light purple grains, demonstrated an increase in grain weight per spike and per plant by 1.3 to 2.1 times compared to S29BW4. Line L2 had the highest number of grains per plant, exceeding S29BW4 by 44 %. The highest anthocyanin content were characterized by black-grained L1 and L2. L7 with light purple grain color was not inferior the anthocyanin content, phenolic compounds, and antioxidant activity levels of lines with purple grain color, but distinguished by its higher productivity.

Key words: wheat; purple and black grain color; *Pp-D1*, *Pp3* and *Ba1* genes; DNA markers; *T. petropavlovskyi*; anthocyanins; phenolic compounds; antioxidant activity

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

✉ chumanova@bionet.nsc.ru

© Чуманова Е.В., Ефремова Т.Т., Соболев К.В., Косяева Е.А., 2025

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

For citation: Chumanova E.V., Efremova T.T., Sobolev K.V., Kosyaeva E.A. Development and characterization of wheat hybrids *Triticum petropavlovskyi* Udacz. et Migusch. × *Triticum aestivum* L. with large colored grain and increased antioxidant content. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Lett Vavilov J Genet Breed.* 2025;11(2):80-89. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-12 (in Russian)
Funding: This work was supported by grant No. 24-26-20028 from the Russian Science Foundation and the Ministry of Science and Innovation Policy of the Novosibirsk Region (No. p-99).
Acknowledgements: Plant cultivation in the greenhouse was supported by the budgetary project ICG SB RAS FWNR-2022-0017.

Введение

В настоящее время селекция, направленная на повышение содержания антоцианов (АЦ) в зерне, считается актуальным направлением исследований. Полифенольные соединения, включая АЦ, содержащиеся в оболочках зерна злаков, снижают уровень свободных радикалов и обладают противовоспалительной активностью, профилактируя ускоренное старение и целый ряд хронических заболеваний, вызываемых развитием окислительного стресса: сердечно-сосудистых и онкологических заболеваний, метаболических нарушений и болезни Альцгеймера (Liu et al., 2020; Mohammadi et al., 2024).

Зерно пшеницы может иметь голубовато-серую, фиолетовую и темно-коричневую (черную) окраску в зависимости от синтеза и накопления АЦ в различных слоях зерновки. Присутствие АЦ в перикарпе, основную долю которых составляет цианидин-3-глюкозид, придает зерну фиолетовую окраску. Производные дельфинидина (дельфинидин-3-глюкозид и дельфинидин-3-рутинозид) окрашивают алейроновый слой в голубой цвет (Hosseinian et al., 2008; Ficco et al., 2014; Iannucci et al., 2022). Черная окраска, в свою очередь, определяется одновременным накоплением АЦ, среди которых преобладают цианидин-3-глюкозид, цианидин-3,5-диглюкозид, дельфинидин-3-глюкозид, дельфинидин-3-галактозид и мальвидин-3-глюкозид (Sharma N. et al., 2020; Shamanin et al., 2024), и в перикарпе, и в алейроновом слое. Синтез АЦ в алейроновом слое находится под контролем доминантных аллелей генов *Ba*, интрогрессированных в геном пшеницы от нескольких близкородственных видов злаков, включая *Thinopyrum ponticum* (Podp.) Barkworth & D.R. Dewey (*Ba1* в хромосоме 4E) (Garg et al., 2022). Фиолетовая окраска зерна контролируется комплементарным взаимодействием генов *Pp-1* (*Pp-A1*, *Pp-B1* и *Pp-D1*), локализованных в коротких плечах хромосом седьмой гомеологической группы (Khlestkina et al., 2010; Tereshchenko et al., 2012; Gordeeva et al., 2015), и *Pp3* (*TaMYC1*), который интрогрессирован от *Triticum aethiopicum* Jakubz. в хромосому 2A (Shoeva et al., 2014).

Окрашенное зерно имеет более высокое общее содержание АЦ, растворимых и нерастворимых гидроксибензойных и гидроксикоричных кислот и, как следствие, обладает более высоким уровнем антиоксидантной активности (АОА) по сравнению с бело- и краснозерными генотипами, что положительно сказывается на полезных свойствах цельнозерновых продуктов питания (Garg et al., 2016; Kumari et al., 2020; Paznocht et al., 2020; Sharma A. et al., 2023). Пирамидирование генов *Ba*, *Pp-1* и *Pp3* позволяет получить пшеницу с темно-коричневой (черной) окраской зерна, которая по общему содержанию и разнообразию АЦ, количеству фенольных соединений (ФС) и показателям АОА, как правило, превосходит голубо- и фиолетовозерные сорта (Kumari et al., 2020; Paznocht et al., 2020; Sharma A. et al., 2023).

Triticum petropavlovskyi Udacz. et Migusch. (2*n* = 6*x* = 42, BBA^{u}A^{u}DD) – эндемичный вид гексаплоидной пшеницы, описанный Р.А. Удачиным и Э.Ф. Мигушовой (1970) и известный как синьцзянская рисовая пшеница. Имеет ограниченный ареал произрастания, встречается в дикорастущем виде в районах Синьцзяна и Тибета в Китае, культивируется на высоте 900–1200 м над уровнем моря на склонах Тянь-Шаня. Важным отличием от мягкой пшеницы является наличие удлиненной цветковой и колосковой чешуи, что контролируется геном *P1*^{pet}, который расположен на хромосоме 7A и идентичен *P1*^{pol} *T. polonicum* L. (Xiao et al., 2021). Согласно последним молекулярным данным, вид *T. petropavlovskyi* произошел в результате гибридизации между *T. polonicum* и неизвестным местным образцом мягкой пшеницы с последующей дивергенцией (Liu et al., 2022).

T. petropavlovskyi обладает зноевыносливостью, приспособлен к выращиванию при орошении в условиях знойного и сухого климата, имеет крупные стекловидные зерновки длиной 9–10 мм. К недостаткам относятся длинный стебель (до 150 см), склонность к полеганию, сильная восприимчивость к грибным болезням, слабая засухоустойчивость (Удачин, Мигушова, 1970; Гультяева и др., 2020). Известно, что ген *P1* оказывает плейотропный эффект на признаки, связанные с урожайностью (увеличение длины колоса и зерновки), что приводит к увеличению массы 1000 зерен. Негативные эффекты проявляются в виде снижения числа зерен в колосе (Okamoto, Takumi, 2013).

Хотя данных о пищевой ценности *T. petropavlovskyi* недостаточно, есть результаты, свидетельствующие о высоком содержании Mn, Fe, Zn в зерне по сравнению с мягкой пшеницей (Савин и др., 2018; Fan et al., 2023). При этом высокое содержание Zn может быть унаследовано от *T. polonicum*, который признан потенциальным донором для программ биофортификации пшеницы по уровню Zn (Bieńkowska et al., 2019).

Целью нашей работы было получение новых гибридных линий (*T. petropavlovskyi* × *T. aestivum* L.) с фиолетовой и черной окраской зерна и проведение количественной оценки содержания АЦ, ФС, показателей АОА и продуктивности.

Материалы и методы

Растительный материал. В качестве родительских форм для получения гибридного материала использовались линия сорта Саратовская 29 с черной окраской зерна (С29чз4 (s:S294E(4B) × i:S29*Pp-D1Pp3*^{PF}, S29BW4)) (Efremova et al., 2023) и образец к-44126 *T. petropavlovskyi* (ВИР), характеризующийся наличием удлиненных колосковой и наружной цветковой чешуй и крупной зерновки, достигающей 53–55 мг (рис. 1).

Рис. 1. Колос родительской формы – образца к-44126 *T. petropavlovskyi* (*а*) и размеры колоска и чешуй *T. petropavlovskyi* (верхний ряд) в сравнении с мягкой пшеницей Саратовская 29 (нижний ряд) (*б*).

1 – колосковая чешуя, 2 – наружная цветковая чешуя, 3 – зерновка, 4 – внутренняя цветковая чешуя

Fig. 1. Spike of the parent k-44126 *T. petropavlovskyi* (*a*) and spikelet and scale sizes of *T. petropavlovskyi* (top) in comparison with soft wheat Saratovskaya 29 (bottom) (*b*).

1 – glumae, 2 – lemma, 3 – caryopsis, 4 – palea

Выделение ДНК и проведение ПЦР. Геномная ДНК была выделена из листьев индивидуальных растений F_4 в соответствии с работой (Sharp et al., 1988). ПЦР проводили в реакционной смеси объемом 25 мкл, содержащей 100 нг ДНК матрицы, 1× реакционный буфер (5 мМ Трис-HCl, pH 8.5 (при 25 °C), 50 мМ KCl, 1.5 мМ $MgCl_2$, 0.1 % (v/v) Tween 20) («Биолабмикс», Россия), 0.2 мМ dNTP, 10 пкМ прямого и обратного праймеров («Биоссет», Россия), 1 ед. HS-Taq ДНК-полимеразы («Биолабмикс», Россия). Для идентификации генов *Pp-D1*, *Pp3* и *Ba1* использовали маркеры Pp1-diagnostic (Гордеева и др., 2023), Pp3-diagnostic (Шоева и др., 2021) и ThMYC4ESp (Li et al., 2018) соответственно. Отсутствие хромосомы 4B определяли с помощью SSR-маркера Xgwm0375 (Korzun et al., 1997). Структура использованных праймеров и протоколы амплификации соответствовали опубликованным. Реакцию проводили на амплификаторе T100 Thermal Cycler (Bio-Rad, США). Визуализацию продуктов ПЦР в УФ-свете после электрофореза в 1.5–3.5 % агарозном геле в 1x TAE буфере осуществляли с использованием гельдокументирующей системы SH-510 (Lacopa, Россия). Для определения длины фрагментов амплификации применяли ДНК-маркер Step 100 («Биолабмикс», Россия).

Определение общего содержания антоцианов, фенольных соединений и показателей антиоксидантной активности. АЦ выделяли экстракцией в 1 % растворе HCl в метаноле из перемолотых цельных зерен из расчета 1 мл раствора на 200 мг измельченной ткани в течение ночи при +4 °C. После центрифугирования при 12 000 об/мин в течение 15 мин измеряли оптическую плотность супернатанта при длине волны 530 нм с использованием планшетного спектрофотометра FlexA-200 (Allsheng, Китай). Количественную оценку содержания АЦ в образце проводили по формуле (Abdel-Aal, Hucl, 1999):

$$C = (A/\varepsilon) \times (Vol/1000) \times MW \times (1/sample\ wt) \times 10^6,$$

где C – содержание АЦ (мкг цианидин-3-глюкозида/г); A – показания абсорбции; ε – коэффициент молярной экстинкции цианидин-3-глюкозида, равный 25 965 $M^{-1} \cdot см^{-1}$; Vol – общий объем экстракта; MW – молекулярная масса цианидин-3-глюкозида, равная 449; sample wt – масса навески, г.

Свободные ФС экстрагировали из 100 мг цельнозерновой муки с добавлением 1 мл подкисленного метанола (метанол : вода : HCl = 80 : 10 : 1, v/v/v) при комнатной температуре в течение ночи. Содержание ФС определяли с использованием реактива Фолина–Чокальтеу с добавлением карбоната натрия, как описано в работе (Kukoeva et al., 2024). Оптическую плотность раствора измеряли при 765 нм через 90 мин. Концентрацию ФС в образце рассчитывали по калибровочной кривой, построенной на основе растворов галловой кислоты с концентрациями 0, 50, 100, 150, 250 и 500 мкг/мл, и выражали в мкг-экв. галловой кислоты/1 г сухой массы.

Определение АОА проводили методом ABTS (2,2′-азинобис-(3-этилбензотиозолин-6-сульфоновой кислоты) диаммониевая соль) в соответствии с работой (Kumari et al., 2020). Реагент $ABTS^+$ был приготовлен путем смешивания 7 мМ раствора ABTS и 2.45 мМ раствора персульфата калия в соотношении 1:1. 25 мкл супернатанта смешивали с 975 мкл свежего раствора $ABTS^+$. Абсорбцию измеряли через 20 мин при длине волны 734 нм. Ингибирование радикала экстрактами, содержащими антиоксиданты, рассчитывали по формуле

$$\text{Ингибирование радикала (\%)} = [(A_{control} - A_{sample})/A_{control}] \times 100,$$

где $A_{control}$ – абсорбция контроля; A_{sample} – абсорбция образца.

Повторность всех измерений – трехкратная.

Рис. 2. Фотографии зерен индивидуальных растений F_2: *T. petropavlovskyi* к-44126 × С29чз4

Fig. 2. Photographs of grains of individual F_2 plants: *T. petropavlovskyi* k-44126 × S29BW4

Оценка показателей продуктивности растений. Определяли показатели продуктивности главного колоса (длину колоса, число колосков, число и массу зерен) и растения (число колосьев, число и массу зерен), а также среднее значение массы одной зерновки 20–25 растений каждой линии.

Цитологический анализ конфигурации хромосом в метафазе I мейоза. Число бивалентных и унивалентных хромосом подсчитывали в материнских клетках пыльцы на стадии метафазы I мейоза на временных цитологических препаратах, зафиксированных и окрашенных 2 % раствором ацетокармина. Проанализировано 22 растения F_4: *T. petropavlovskyi* к-44126 × С29чз4.

Методы статистического анализа. Статистический анализ проводили в программе Statistica 64. Статистическую значимость различий между средними значениями независимых групп оценивали с использованием F-критерия (one-way ANOVA). В качестве апостериорного критерия для попарных множественных сравнений средних значений независимых групп применяли критерий Тьюки. Взаимосвязь между содержанием АЦ, ФС и показателями АОА оценивали с помощью коэффициентов корреляции Пирсона. Во всех тестах статистически значимыми различия признавались при $p < 0.05$. Разделение линий с разной окраской зерна на группы выполнено с помощью алгоритма кластеризации методом Варда (на основе евклидовых расстояний).

Результаты и обсуждение

Маркер-контролируемый отбор генотипов с окрашенным зерном в гибридном потомстве *T. petropavlovskyi* × *T. aestivum*

Зерна гибридов F_1 от скрещивания образца к-44126 *T. petropavlovskyi* с С29чз4 имели светло-коричневую окраску, являющуюся результатом сочетания генов *Ba1*, *Pp1* и *Pp3* в гетерозиготном состоянии. У растений поколения F_2 наблюдалось расщепление на красные, голубые, фиолетовые, светло-коричневые и коричневые зерновки (рис. 2), но поскольку многие растения в популяции оказались стерильными, то отбор с использованием ДНК-маркеров не проводился. Первоначально перед нами стояла задача получить формы с черным зерном. Известно, что, несмотря на более низкое содержание АЦ у фиолетовозерных генотипов относительно растений с голубым и черным зерном, последние часто характеризовались снижением урожайности из-за негативного влияния генов, привнесенных пырейной хромосомой 4E (Martinek et al., 2013; Žofajová et al., 2017; Garg et al., 2022). Поэтому для дальнейшей селекции были выбраны растения, у которых зерновки имели фиолетовую и черную окраску (см. рис. 2, номера 2, 4 и 5).

После самоопыления в F_3 гибридов были отобраны наиболее продуктивные растения с черной и фиолетовой окраской. В F_4 гибридов с использованием ДНК-маркеров проанализировано 76 растений. Среди потомства растения № 5 (см. рис. 2) встречались как гомозиготы по *Pp-D1* и *Pp3* с черной окраской зерновки, несущие фрагменты амплификации Pp1-diagnostic (434+478 п. н.) и Pp3-diagnostic (398 п. н.), ThMYC4ESp (450 п. н.) при отсутствии фрагмента амплификации Xgwm0375 (180 п. н.) (хромосома 4B) (рис. 3), так и гетерозиготы по *Pp3*, несущие фрагменты амплификации 398 и 420 п. н. Кроме того, в потомстве растений № 2 и 4 (см. рис. 2) были отобраны генотипы, гомозиготные по *Pp-D1* и *Pp3*, не несущие фрагменты амплификации ThMYC4ESp (*Ba1*). Они характеризовались крупной фиолетовой зерновкой массой 47–53 мг, более округлой формы (как у *T. aestivum*) и удлиненной (как у *T. petropavlovskyi*). Потомство шести растений с максимальным числом колосьев и зерен с фиолетовой окраской и трех растений с черной окраской было высеяно в осеннюю вегетацию 2024 г. в тепличном комплексе ЦКП репродукции растений ИЦиГ СО РАН для размножения и анализа содержания АЦ, ФС, уровня АОА и показателей продуктивности.

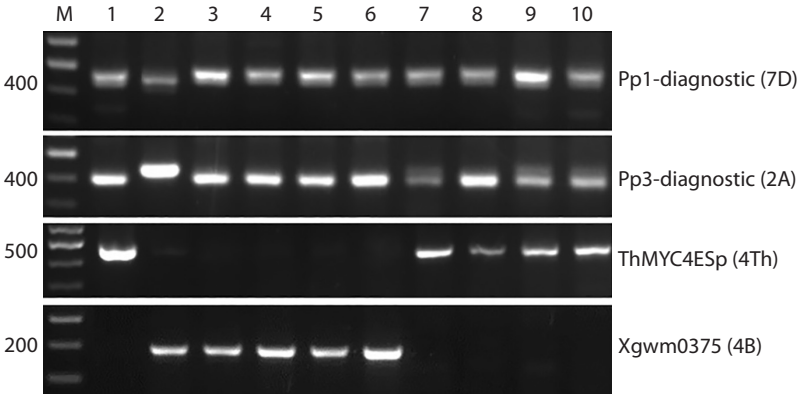

Рис. 3. Электрофореграммы продуктов ПЦР гомозиготных растений F_4: *T. petropavlovskyi* к-44126 × С29чз4, полученных с использованием ДНК-маркеров Pp1-diagnostic, Pp3-diagnostic, ThMYC4ESp и Xgwm0375.

M – ДНК маркер Step 100; 1 – С29чз4; 2 – С29; 3–6 – растения с фиолетовой окраской зерна; 7–10 – с черной окраской

Fig. 3. The electrophoregrams of PCR products of F_4 hybrid plants: *T. petropavlovskyi* k-44126 × S29BW4 obtained using Pp1-diagnostic, Pp3-diagnostic, ThMYC4ESp, and Xgwm0375 DNA markers.

M – Step 100 DNA marker; 1 – S29BW4; 2 – S29; 3–6 – TpetPW; 7–10 – TpetBW

Рис. 4. Фотографии колосьев и зерен с фиолетовой и черной окраской линий F_5: *T. petropavlovskyi* к-44126 × С29чз4

Fig. 4. Photographs of spikes and grains with purple and black color of F_5 hybrid lines: *T. petropavlovskyi* k-44126 × S29BW4

Показатели продуктивности линий с фиолетовой и черной окраской зерна

Отобранные линии с фиолетовой и черной окраской зерна отличались остистым (Л1, Л4–Л7, Л9) или безостым колосом (Л2, Л3 и Л8). Фиолетовозерные линии дополнительно различались формой зерновки: более округлой (Л4) или удлиненной (Л5–Л9), и окраской (фиолетовая – Л4 и Л5, светло-фиолетовая – Л6–Л9) (рис. 4, см. таблицу).

Наиболее длинным колосом характеризовались линии с черным зерном (см. таблицу), среди которых выделялась Л1 (12.5 см), превышающая по этому показателю родительскую линию С29чз4 на 1.7 см. Л5 и Л8 с удлиненным темно- и светло-фиолетовым зерном имели наименьшую длину колоса (7.8 и 9.1 см соответственно). Все растения, независимо от окраски зерна, имели рыхлый колос с небольшим числом колосков (в среднем 8.5–12.3 шт. по сравнению с 15.8 шт. у С29чз4, $p < 0.05$), исключение – линия Л1 (14.3 шт.). Число зерен в колосе у всех линий было меньше, чем у С29чз4, за счет меньшего числа колосков и часто встречающейся стерильности верхней части колоса. В особенности это касается линий с фиолетовой зерновкой (13.8–18.5 шт. по сравнению с 35.6 шт. у С29чз4, $p < 0.05$). Аналогично по числу зерен с растения большинство линий незначительно уступали С29чз4, за исключением Л2, показатели которой на 44 % превысили значения С29чз4.

Низкое число зерен в колосе, которое в равной степени характерно для линий как с черным, так и с фиолетовым зерном, вероятно, связано с плейотропным эффектом гена $P1^{pet}$, проявляющимся в виде увеличения длины колоса, длины зерновки и массы 1000 зерен, а также снижения фертильности, числа зерен в колосе и длины остей (Okamoto, Takumi, 2013). Кроме того, появление растений со сниженной фертильностью может быть связано с отклонениями числа хромосом от $2n = 42$ (21″ в метафазе I) в результате потери одной-двух хромосом (конфигурации хромосом 20″+1′ и 19″+1′+1′) или плеча одной из хромосом (20″+t1″), что было обнаружено нами у 18.2 % растений F_4 с черным зерном.

Несмотря на это, у Л7, Л8 и Л9 со светло-фиолетовой зерновкой средняя масса зерна с колоса и с растения в 1.3 и 1.6–2.0 раза соответственно превысила значения С29чз4, а у Л1 и Л2 с черной зерновкой масса зерна с растения увеличилась в 1.7–2.0 раза относительно С29чз4 за счет боль-

Показатели продуктивности и продолжительность периода «всходы–колошение» линий с фиолетовой и черной окраской зерна (теплица, осенняя вегетация 2024 г.)

Productivity traits and duration of shoots-heading period of lines with purple and black grains color (greenhouse, autumn vegetation 2024)

Линия	Окраска зерна	Форма зерна	Длина колоса, см	Число колосков в колосе	Число зерен в колосе	Масса зерен в колосе, г	Число колосьев с растения	Число зерен с растения	Масса зерен с растения, г	Масса одной зерновки, мг	Всходы–колошение, дней
Л1	Черная	Округлое	12.5 ± 0.7 c	14.3 ± 0.9 cd	30.3 ± 5.2 cd	1.3 ± 0.2 a	5.0 ± 2.1 abc	105.3 ± 56.4 ab	4.7 ± 2.3 ab	47.3 ± 13.2 bc	40–49
Л2			11.8 ± 0.9 c	11.0 ± 4.0 ab	30.8 ± 5.7 d	1.2 ± 0.2 a	5.6 ± 1.1 bc	148.4 ± 51.3 b	5.7 ± 1.9 b	38.7 ± 1.1 ab	47–53
Л3			10.3 ± 1.0 bc	12.5 ± 0.6 bc	28.8 ± 1.7 bcd	1.2 ± 0.1 a	3.0 ± 1.2 ab	74.0 ± 39.1 ab	3.0 ± 1.7 ab	39.1 ± 2.3 ab	47–51
Л4	Фиолетовая	Округлое	9.3 ± 2.0 ab	10.0 ± 2.0 ab	13.8 ± 11.8 a	1.1 ± 0.4 a	6.7 ± 2.5 c	77.3 ± 59.5 ab	3.7 ± 3.0 ab	46.7 ± 2.3 bc	36–43
Л5		Удлиненное	7.8 ± 0.9 a	8.5 ± 0.7 a	18.5 ± 2.1 ab	1.0 ± 0.1 a	2.5 ± 0.7 a	40.0 ± 8.5 a	1.9 ± 0.7 a	46.7 ± 7.8 bc	38–43
Л6	Светло-фиолетовая	Удлиненное	11.0 ± 1.3 bc	9.6 ± 1.7 ab	19.6 ± 2.8 abc	1.1 ± 0.2 a	3.7 ± 0.5 ab	58.6 ± 15.8 a	3.1 ± 1.0 ab	52.7 ± 5.2 c	33–48
Л7			11.5 ± 1.1 c	12.3 ± 1.5 bc	27.0 ± 4.2 bcd	1.5 ± 0.3 a	5.3 ± 2.1 bc	103.7 ± 44.4 ab	5.7 ± 2.4 b	54.7 ± 1.5 c	32–50
Л8			9.1 ± 1.2 ab	9.6 ± 1.3 ab	23.6 ± 5.6 abc	1.4 ± 0.4 a	4.2 ± 1.2 abc	78.2 ± 32.7 ab	4.5 ± 1.9 ab	58.5 ± 8.2 c	31–35
Л9			10.9 ± 1.0 bc	11.7 ± 1.7 bc	26.4 ± 3.9 bcd	1.5 ± 0.3 a	5.0 ± 1.6 abc	94.9 ± 45.8 ab	5.3 ± 2.5 ab	55.4 ± 3.8 c	32–42
С29чз4	Черная	Округлое	10.8 ± 0.7 bc	15.8 ± 1.1 d	35.6 ± 6.4 d	1.1 ± 0.2 a	3.2 ± 0.9 ab	102.7 ± 38.1 ab	2.8 ± 0.9 ab	30.8 ± 5.0 a	41–48

Примечание. Разными буквами (a–d) указаны статистически значимые различия между сравниваемыми группами при $p < 0.05$ (критерий Тьюки).

Рис. 5. Размеры колоска, колосковой и цветковых чешуй и зерен в стадии молочной спелости

Fig. 5. Size of spikelet, glumae, lemma, palea and grains at the stage of milk ripeness

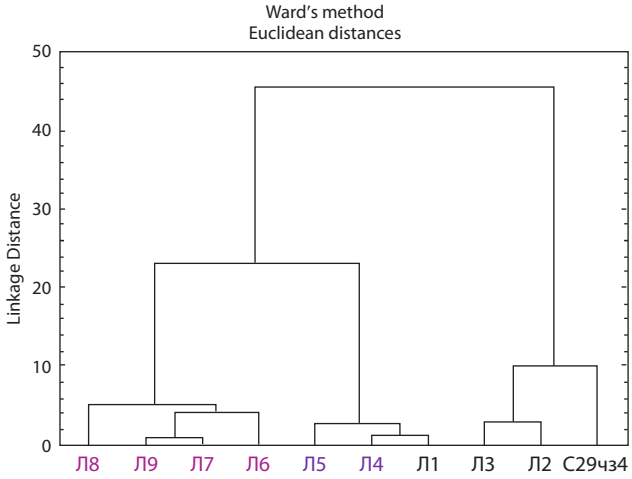

Рис. 6. Дендрограмма, показывающая распределение десяти линий с различной окраской зерна по массе зерен с колоса и растения (г) и массе одной зерновки (мг)

Fig. 6. Dendrogram showing the grouping of ten lines with different grain color according to the weight of grains per spike and per plant (g) and the weight of one grain (mg)

шего числа продуктивных побегов (4.2–5.6 шт.) и, в особенности, более крупной зерновки, поскольку *T. petropavlovskyi* по массе зерна существенно превосходит сорта мягкой пшеницы (Романов и др., 2020).

Значительное увеличение массы зерновки (до 46.7–58.5 мг) наблюдалось у всех линий, имеющих фиолетовое зерно, причем более крупная удлиненная зерновка сочеталась со светло-фиолетовой окраской (см. таблицу) и размер зерновки коррелировал с длиной колосковых и наружных цветковых чешуй, достигающей 14 мм (рис. 5). Л1–Л3 тоже имели более крупное зерно (38.7–47.3 мг) по сравнению с родительской линией С29чз4 (30.8 мг), однако различия были статистически значимыми только для Л1.

По результатам кластерного анализа (рис. 6) по массе зерен с колоса и растения (г) и массе одной зерновки (мг) линии Л6–Л9 со светло-фиолетовой окраской зерна группируются в один кластер, Л4 и Л5 с фиолетовой и Л1 с черной окраской – во второй, а Л2, Л3 и родительская линия С29чз4 с черной окраской зерна – в третий.

*T. petropavlovskyi я*вляется потенциальным донором ряда ценных признаков, хотя это недостаточно используемый в селекционной практике вид пшеницы. Так, *T. petropavlovskyi* и полученные с его участием интрогрессивные линии характеризуются повышенным содержанием белка в зерне, достигающим 16–17 % (Романов и др., 2020; Дружин и др., 2024). Показано, что интрогрессия генетического материала *T. petropavlovskyi* в сорт мягкой пшеницы Воевода привела к улучшению реологических свойств теста, в том числе к увеличению силы муки у Л163 и Л164 (Дружин и др., 2024). Кроме того, линия Л163 устойчива к поражению злаковой тлей (*Schizaphis graminum*) благодаря наличию грубых колосковых чешуй, являющихся морфологической особенностью данного вида (Дружин и др., 2024).

К недостаткам изученных нами линий относится длинный полегающий стебель, достигающий высоты 130–140 см, поскольку обе родительские формы являются высокорослыми.

Полученные линии различались по длительности периода от всходов до колошения (см. таблицу), но почти все они достаточно раннеспелые, хотя образец к-44126 *T. petropavlovskyi* в условиях короткого дня, по нашим наблюдениям, выколашивается в среднем за 55 дней. Колошение у отдельных растений Л4, Л5, Л8 и Л9 также наступало быстрее по сравнению С29чз4 (за 31–43 дня от всходов). Но среди Л6 и Л7 наблюдалось довольно сильное варьирование. Так, небольшая часть растений переходила к колошению за 32–35 дней от всходов, а оставшиеся – за 43–50 дней, вероятно, из-за гетерозиготности по *Vrn-A1* либо из-за присутствия чувствительных к фотопериоду аллелей *Ppd*, унаследованных от *T. petropavlovskyi*.

Содержание АЦ, ФС и показатели АОА у линий с фиолетовой и черной окраской зерна

Общее содержание АЦ зависело от окраски зерна. Среди девяти линий наибольшее содержание АЦ обнаружено у Л1–Л3 с черной окраской зерна (156.5–189.3 мкг/г), что согласуется с ранее проведенными исследованиями (Garg et al., 2016; Sharma S. et al., 2018; Wang et al., 2020; Gordeeva et al., 2022). Для сравнения: данный показатель не отличался от показателя чернозерной родительской линии С29чз4 (182.6 мкг/г) (рис. 7). Линии с фиолетовой и светло-фиолетовой окраской содержали меньше АЦ по сравнению с Л1–Л3 (65.6–88.6 мкг/г, $p < 0.05$) и значимо не различались между собой.

Содержание ФС варьировало от 1749.3 до 1950.6 мкг GAE/г и достоверно не различалось у разных линий независимо от окраски зерна, превышая показатели *T. petropavlovskyi* на 52–69 % ($p < 0.05$) (рис. 8). Согласно литературным данным, наряду с повышенным содержанием АЦ, пшеница с черным зерном характеризовалась более высоким содержанием растворимых и нерастворимых ФС (Kumari et

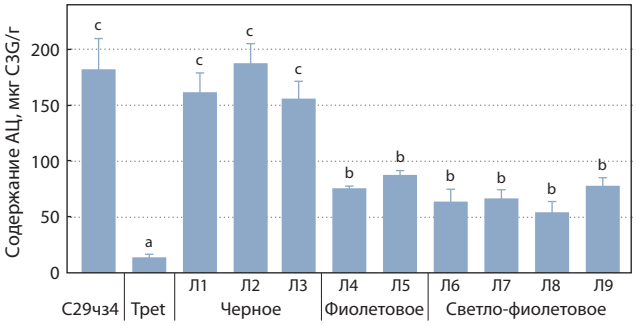

Рис. 7. Общее содержание АЦ в метанольных экстрактах из цельнозерновой муки девяти линий с фиолетовой и черной окраской зерна.

Здесь и на рис. 8 и 9: разными буквами (a–c) указаны статистически значимые различия между сравниваемыми группами при $p < 0.05$. C3G – цианидин-3-глюкозид; GAE – эквивалент галловой кислоты; Tpet – к-44126 *T. petropavlovskyi*

Fig. 7. Total anthocyanins content in methanolic extracts from whole grain flours of nine lines with purple and black grain color.

Here and in Figs 8 and 9: different letters (a–c) indicate statistically significant differences between the compared groups at $p < 0.05$. C3G – cyanidin-3-glucoside, GAE – gallic acid equivalent, Tpet – k-44126 *T. petropavlovskyi*

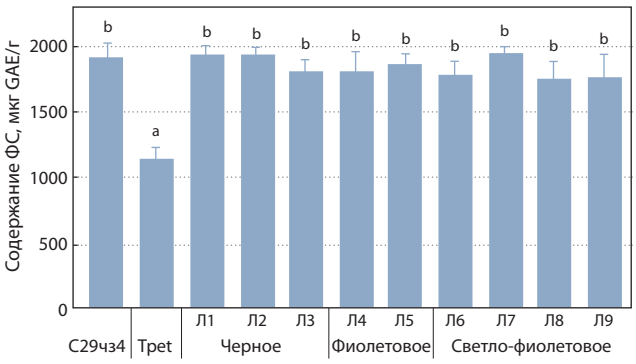

Рис. 8. Содержание ФС в метанольных экстрактах из цельнозерновой муки девяти линий с фиолетовой и черной окраской зерна

Fig. 8. Phenolic content in methanolic extracts from whole grain flours of nine lines with purple and black grain color

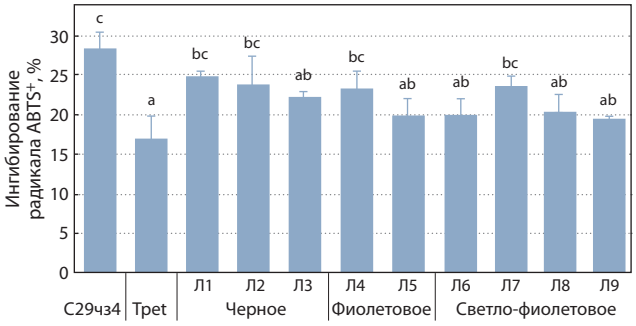

Рис. 9. Показатели АОА по ингибированию радикала ABTS$^+$ (2,2′-азино-бис-(3-этилбензотиазолин-6-сульфокислота) в метанольных экстрактах из цельнозерновой муки девяти линий с фиолетовой и черной окраской зерна

Fig. 9. Antioxidant activity values by the percentage of ABTS$^+$ (2,2′-azino-bis-(3-ethylbenzothiazoline-6-sulfonic acid) radical inhibition in methanol extracts from whole grain flours of nine lines with purple and black grain color

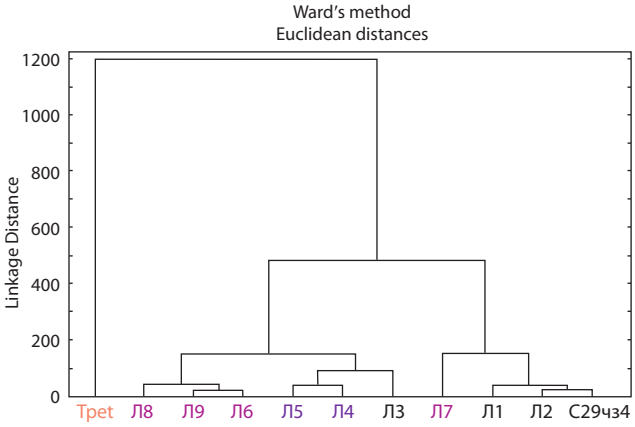

Рис. 10. Дендрограмма, показывающая распределение девяти линий с различной окраской зерна и родительских форм по общему содержанию АЦ, ФС и показателям АОА

Tpet – к-44126 *T. petropavlovskyi*

Fig. 10. Dendrogram showing the grouping of nine lines with different grain color and parental forms according to the total anthocyanins content, total phenolic content and antioxidant activity

Tpet – k-44126 *T. petropavlovskyi*

al., 2020; Wang et al., 2020). Однако в ряде случаев голубо- и фиолетовозерные генотипы не отличаются или даже превышают показатели черного зерна (Sharma S. et al., 2018; Shamanin et al., 2022). В нашей работе отсутствовали различия между линиями с фиолетовой и черной окраской зерна.

Показатели АОА метанольных экстрактов зерна, определяемой по ингибированию радикала ABTS$^+$, наряду с содержанием ФС, значимо не различались между отдельными линиями с фиолетовой и черной зерновкой и варьировали в пределах 19.2–24.7 %. При этом некоторые линии с фиолетовой окраской (Л5, Л6, Л8 и Л9), так же как и Л3, имели более низкие значения по сравнению с С29чз4 (28.4 %, $p < 0.05$) (рис. 9). В то же время по сравнению с образцом к-44126 *T. petropavlovskyi* более сильными антиоксидантными свойствами характеризовались метанольные экстракты Л1, Л2, Л4 и Л7 ($p < 0.05$). Между общим содержанием ФС и АОА выявлена значимая положительная корреляция ($r = 0.787$, $p = 0.012$), общее содержание АЦ не коррелировало с показателями АОА.

Таким образом, среди полученных линий наиболее высокими значениями по совокупности изученных показателей характеризовались Л1 и Л2 с черной окраской зерна, которые попали в один кластер вместе с родительской линией С29чз4 (рис. 10). Другой кластер, включающий два подкластера, был наиболее многочисленным. В первый подкластер вошли Л3 с черной и Л4 и Л5 с фиолетовой окраской, а во второй – линии со светло-фиолетовой окраской зерновки, за исключением Л7, которая оказалась в одном кластере вместе с линиями с черным зерном (Л1 и Л2) за счет наиболее высокого показателя АОА (23.7 %) среди фиолетовозерных линий. Образец к-44126 *T. petropavlovskyi* с неокрашенным зерном находился отдельно от остальных линий.

Заключение

В результате скрещивания образца к-44126 *T. petropavlovskyi* с чернозерной линией С29чз4 сорта Саратовская 29 получены три гибридные линии с черной окраской зерна и шесть – с фиолетовой. Эти линии характеризуются увеличением содержания АЦ, ФС и показателей АОА по сравнению с *T. petropavlovskyi* и в то же время превышают по числу и массе зерен и массе зерновки показатели С29чз4, что позволит использовать новые формы для дальнейшей селекции на функциональное питание.

Список литературы / References

Гордеева Е.И., Шоева О.Ю., Шаманин В.П., Хлесткина Е.К. Использование молекулярных маркеров в селекции мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с различной антоциановой окраской зерновок. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;9(2):86-99. doi 10.18699/lettersvj-2023-9-11

[Gordeeva E.I., Shoeva O.Y., Shamanin V.P., Khlestkina E.K. The molecular markers applying in breeding of spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.) lines with different anthocyanin coloration of the grains. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Lett Vavilov J Genet Breed*. 2023;9(2):86-99. doi 10.18699/LettersVJ-2023-9-11 (in Russian)]

Гультяева Е.И., Сибикеев С.Н., Дружин А.Е., Шайдаюк Е.Л. Расширение генетического разнообразия сортов яровой мягкой пшеницы по устойчивости к бурой ржавчине (*Puccinia triticina* Eriks.) в Нижнем Поволжье. *Сельскохозяйственная биология*. 2020;55(1):27-44. doi 10.15389/agrobiology.2020.1.27rus

[Gultyaeva E.I., Sibikeev S.N., Druzhin A.E., Shaydayuk E.L. Enlargement of genetic diversity of spring bread wheat resistance to leaf rust (*Puccinia triticina* Eriks.) in Lower Volga region. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2020;55(1):27-44. doi 10.15389/agrobiology.2020.1.27eng]

Дружин А.Е., Сибикеев С.Н., Андреева Л.В. Использование вида *Triticum petropavlovskyi* Udacz. et Migusch. для расширения генетического разнообразия яровой мягкой пшеницы. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(3):27-38. doi 10.30901/2227-8834-2024-3-27-37

[Druzhin A.E., Sibikeev S.N., Andreeva L.V. The use of the species *Triticum petropavlovskyi* Udacz. et Migusch. to expand the genetic diversity of spring bread wheat. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(3):27-38. doi 10.30901/2227-8834-2024-3-27-37 (in Russian)]

Романов Б.В., Пимонов К.И., Липский Д.Д. Продукционные особенности пшеницы *Triticum petropavlovskyi*. *Известия Нижневолжского агроуниверситетского комплекса: наука и высшее профессиональное образование*. 2020;4(60):173-183. doi 10.32786/2071-9485-2020-04-16

[Romanov B.V., Pimonov K.I., Lipsky D.D. Productive features of wheat *Triticum petropavlovskyi*. *Proceedings of Lower Volga Agro-University Complex: Science and Higher Education*. 2020;4(60):173-183. doi 10.32786/2071-9485-2020-04-16 (in Russian)]

Савин Т.В., Абугалиева А.И., Чакмак И., Кожахметов К. Минеральный состав зерна диких сородичей и интрогрессивных форм в селекции пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(1):88-96. doi 10.18699/VJ18.335

[Savin T.V., Abugaliyeva A.I., Cakmak I., Kozhakhmetov K. Mineral composition of wild relatives and introgressive forms in wheat selection. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov J Genet Breed*. 2018;22(1):88-96. doi 10.18699/VJ18.335 (in Russian)]

Удачин Р.А., Мигушова Э.Ф. Новое в познании рода *Triticum* L. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1970;9:20-24

[Udachin R.A., Migushova E.F. New in the knowledge of the genus *Triticum* L. *Vestnik Sel'skokhozyaystvennoy Nauki = Herald of Agricultural Sciences*. 1970;9:20-24 (in Russian)]

Шоева О.Ю., Гордеева Е.И., Хлесткина Е.К. Внутригенный ДНК-маркер для отбора пшеницы с повышенным содержанием антоцианов в перикарпе зерновки. Патент № 2774444. 29.11.2021

[Shoeva O.Yu., Gordeeva E.I., Khlestkina E.K. Intragenic DNA marker for the selection of wheat with a high content of anthocyanins in the grain pericarp. Patent No. 2774444. 29.11.2021 (in Russian)]

Abdel-Aal E.S.M., Hucl P. A rapid method for quantifying total anthocyanins in blue aleurone and purple pericarp wheats. *Cereal Chem*. 1999;76(3):350-354. doi 10.1094/CCHEM.1999.76.3.350

Bieńkowska T., Suchowilska E., Kandler W., Krska R., Wiwart M. *Triticum polonicum* L. as potential source material for the biofortification of wheat with essential micronutrients. *Plant Genet Resour*. 2019;17(3):213-220. doi 10.1017/S1479262118000394

Efremova T.T., Morozov S.V., Chernyak E.I., Chumanova E.V. Combining the genes of blue aleurone and purple pericarp in the genotype of spring bread wheat Saratovskaya 29 to increase anthocyanins in grain. *J Cereal Sci*. 2023;109:103616. doi 10.1016/j.jcs.2022.103616

Fan Y., Wang Z., Hu S., Li Q., Liu F., Liu G., Ma M., Liu C. Uptake and preferential partitioning of zinc in different wheat species. *Crop Sci*. 2023;63(4):2426-2437. doi 10.1002/csc2.20988

Ficco D.B.M., De Simone V., Colecchia S.A., Pecorella I., Platani C., Nigro F., Finocchiaro F., Papa R., De Vita P. Genetic variability in anthocyanin composition and nutritional properties of blue, purple, and red bread (*Triticum aestivum* L.) and durum (*Triticum turgidum* L. ssp. *turgidum* convar. *durum*) wheats. *J Agric Food Chem*. 2014;62(34):8686-8695. doi 10.1021/jf5003683

Garg M., Chawla M., Chunduri V., Kumar R., Sharma S., Sharma N.K., Kaur N., Kumar A., Mundey J.K., Saini M.K., Singh S.P. Transfer of grain colors to elite wheat cultivars and their characterization. *J Cereal Sci*. 2016;71:138-144. doi 10.1016/j.jcs.2016.08.004

Garg M., Kaur S., Sharma A., Kumari A., Tiwari V., Sharma S., Kapoor P., Sheoran B., Goyal A., Krishania M. Rising demand for healthy foods-anthocyanin biofortified colored wheat is a new research trend. *Front Nutr*. 2022;9:878221. doi 10.3389/fnut.2022.878221

Gordeeva E.I., Shoeva O.Y., Khlestkina E.K. Marker-assisted development of bread wheat near-isogenic lines carrying various combinations of purple pericarp (*Pp*) alleles. *Euphytica*. 2015;203(2):469-476. doi 10.1007/S10681-014-1317-8

Gordeeva E., Shoeva O., Mursalimov S., Adonina I., Khlestkina E. Fine points of marker-assisted pyramiding of anthocyanin biosynthesis regulatory genes for the creation of black-grained bread wheat (*Triticum aestivum* L.) lines. *Agronomy*. 2022;12:2934. doi 10.3390/agronomy12122934

Hosseinian F.S., Li W., Beta T. Measurement of anthocyanins and other phytochemicals in purple wheat. *Food Chem*. 2008;109(4):916-924. doi 10.1016/j.foodchem.2007.12.083

Iannucci A., Suriano S., Cancellaro S., Trono D. Anthocyanin profile and main antioxidants in pigmented wheat grains and related mill-stream fractions. *Cereal Chem*. 2022;99(6):1282-1295. doi 10.1002/cche.10591

Khlestkina E.K., Röder M.S., Börner A. Mapping genes controlling anthocyanin pigmentation on the glume and pericarp in tetraploid wheat (*Triticum durum* L.). *Euphytica*. 2010;171(1):65-69. doi 10.1007/s10681-009-9994-4

Korzun V., Röder M., Worland A.J., Börner A. Intrachromosomal mapping of genes for dwarfing (*Rht12*) and vernalization response (*Vrn1*) in wheat by using RFLP and microsatellite markers. *Plant Breed*. 1997;116(3):227-232. doi 10.1111/j.1439-0523.1997.tb00987.x

Kukoeva T.V., Molobekova C.A., Totsky I.V., Vasiliev G.V., Pronozin A.Yu., Afonnikov D.A., Khlestkina E.K., Shoeva O.Yu. Enrichment of grain anthocyanin content through marker-assisted breeding for *Ant1*, *Ant2* or *HvMyc2* genes in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Agronomy*. 2024;14(6):1231. doi 10.3390/agronomy14061231

Kumari A., Sharma S., Sharma N., Chunduri V., Kapoor P., Kaur S., Goyal A., Garg M. Influence of biofortified colored wheats (purple, blue, black) on physicochemical, antioxidant and sensory characteristics of chapatti (Indian flatbread). *Molecules*. 2020;25(21):5071. doi 10.3390/molecules25215071

Li X., Qian X., Lǔ X., Wang X., Ji N., Zhang M., Ren M. Upregulated structural and regulatory genes involved in anthocyanin biosynthesis for coloration of purple grains during the middle and late grain-filling stages. *Plant Physiol Biochem*. 2018;130:235-247. doi 10.1016/j.plaphy.2018.07.011

Liu J., Yu L.L., Wu Y. Bioactive components and health beneficial properties of whole wheat foods. *J Agric Food Chem*. 2020;68(46):12904-12915. doi 10.1021/acs.jafc.0c00705

Liu J., Yao Y., Xin M., Peng H., Ni Z., Sun Q. Shaping polyploid wheat for success: origins, domestication, and the genetic improvement of agronomic traits. *J Integr Plant Biol*. 2022;64(2):536-563. doi 10.1111/jipb.13210

Martinek P., Škorpík M., Chrpová J., Fučík P., Schweiger J. Development of the new winter wheat variety Skorpion with blue grain. *Czech J Genet Plant Breed*. 2013;49(2):90-94. doi 10.17221/7/2013-CJGPB

Mohammadi N., Farrell M., O'Sullivan L., Langan A., Franchin M., Azevedo L., Granato D. Effectiveness of anthocyanin-containing foods and nutraceuticals in mitigating oxidative stress, inflammation, and cardiovascular health-related biomarkers: a systematic review of animal and human interventions. *Food Funct*. 2024;15(7):3274-3299. doi 10.1039/D3FO04579J

Okamoto Y., Takumi S. Pleiotropic effects of the elongated glume gene *P1* on grain and spikelet shape-related traits in tetraploid wheat. *Euphytica*. 2013;194(2):207-218. doi 10.1007/s10681-013-0916-0

Paznocht L., Kotíková Z., Burešová B., Lachman J., Martinek P. Phenolic acids in kernels of different coloured-grain wheat genotypes. *Plant Soil Environ*. 2020;66(2):57-64. doi 10.17221/380/2019-PSE

Shamanin V.P., Tekin-Cakmak Z.H., Gordeeva E.I., Karasu S., Pototskaya I., Chursin A.S., Pozherukova V.E., Ozulku G., Morgounov A.I., Sagdic O., Koksel H. Antioxidant capacity and profiles of phenolic acids in various genotypes of purple wheat. *Foods*. 2022;11(16):2515. doi 10.3390/foods11162515

Shamanin V.P., Tekin-Cakmak Z.H., Karasu S., Pototskaya I.V., Gordeeva E.I., Verner A.O, Morgounov A.I., Yaman M., Sagdic O., Koksel H. Antioxidant activity, anthocyanin profile, and mineral compositions of colored wheats. *Qual Assur Saf Crop Foods*. 2024;16(1):98-107. doi 10.15586/qas.v16i1.1414

Sharma A., Yadav M., Tiwari A., Ali U., Krishania M., Bala M., Sharma P., Goudar G., Roy J.K., Navik U., Garg M. A comparative study of colored wheat lines across laboratories for validation of their phytochemicals and antioxidant activity. *J Cereal Sci*. 2023;112:103719. doi 10.1016/j.jcs.2023.103719

Sharma N., Tiwari V., Vats S., Kumari A., Chunduri V., Kaur S., Kapoor P., Garg M. Evaluation of anthocyanin content, antioxidant potential and antimicrobial activity of black, purple and blue colored wheat flour and wheat-grass juice against common human pathogens. *Molecules*. 2020;25(24):5785. doi 10.3390/molecules25245785

Sharma S., Chunduri V., Kumar A., Kumar R., Khare P., Kondepudi K.K., Bishnoi M., Garg M. Anthocyanin bio-fortified colored wheat: nutritional and functional characterization. *PLoS One*. 2018;13(4):e0194367. doi 10.1371/journal.pone.0194367

Sharp P.J., Kreis M., Shewry P.R., Gale M.D. Location of β-amylase sequences in wheat and its relatives. *Theor Appl Genet*. 1988;75(2):286-290. doi 10.1007/BF00303966

Shoeva O.Y., Gordeeva E.I., Khlestkina E.K. The regulation of anthocyanin synthesis in the wheat pericarp. *Molecules*. 2014;19(12):20266-20279. doi 10.3390/molecules191220266

Tereshchenko O., Gordeeva E., Arbuzova V., Börner A., Khlestkina E. The D genome carries a gene determining purple grain colour in wheat. *Cereal Res Commun*. 2012;40(3):334-341. doi 10.1556/crc.40.2012.3.2

Wang X., Zhang X., Hou H., Ma X., Sun S., Wang H., Kong L. Metabolomics and gene expression analysis reveal the accumulation patterns of phenylpropanoids and flavonoids in different colored-grain wheats (*Triticum aestivum* L.). *Food Res Int*. 2020;138:109711. doi 10.1016/j.foodres.2020.109711

Xiao J., Chen Y., Lu Y., Liu Z., Si D., Xu T., Sun L., … Wen M., Wei L., Zhang W., Wang H., Wang X. A natural variation of an *SVP* MADS-box transcription factor in *Triticum petropavlovskyi* leads to its ectopic expression and contributes to elongated glume. *Mol Plant*. 2021;14(9):1408-1411. doi 10.1016/j.molp.2021.05.022

Žofajová A., Havrlentová M., Ondrejovič M., Juraška M., Michalíková B., Deáková Ľ. Variability of quantitative and qualitative traits of coloured winter wheat. *Agriculture* (*Poľnohospodárstvo*). 2017;63(3):102-111. doi 10.1515/agri-2017-0010

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 18.04.2025. После доработки 20.05.2025. Принята к публикации 30.05.2025.

Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ
Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding
2025 • 11 • 2 • 90-96

pismavavilov.ru
doi 10.18699/letvjgb-2025-11-13

Оригинальное исследование

Результаты сравнительной оценки исходных диплоидных сортов ржи и их тетраплоидных аналогов в Западной Сибири

Н.Н. Ермошкина

Аннотация: В настоящее время особый интерес представляет установление влияния удвоения числа хромосом на селекционно значимые признаки в процессе селекции. В 2018–2021 гг. проведены полевые и лабораторные исследования с целью сравнительной оценки по хозяйственно ценным признакам и свойствам исходных диплоидных сортов ржи и полученных на их основе тетраплоидных аналогов в условиях Западной Сибири. Материалом для исследования послужили две пары аналогов: диплоидные сорта Короткостебельная 69 и Чулпан и их тетраплоидные формы Тетра короткая и Влада. Сравнительный анализ показал сходство признаков по высоте и зимостойкости растений при переходе с диплоидного на тетраплоидный уровень, так как наследование этих признаков носит полигенный характер, что благоприятно влияет на устойчивость растений к стрессу. У тетраплоидных аналогов отмечено достоверное увеличение урожайности на 17.2–23.5 % и крупности зерна в 1.2–1.5 раза. Следовательно, удвоение числа хромосом приводит к выраженности изменчивости признака урожайности и массы 1000 зерен. Кроме того, наблюдалось повышение массы зерна с колоса на 0.07–0.72 г и массы зерна с растения на 1.08–1.83 г, что в конечном итоге повысило урожайность по сравнению с исходными диплоидными формами. Установлено нежелательное влияние удвоения числа хромосом на такие признаки, как озерненность, продуктивная кустистость, натура зерна, число падения и вегетационный период. Таким образом, результаты исследования свидетельствуют о том, что полиплоидизация у ржи повышает эффективность использования в сельскохозяйственном производстве тетраплоидных сортов озимой ржи в условиях Западной Сибири благодаря высоким показателям зимостойкости, устойчивости к полеганию, урожайности и крупности зерна.

Ключевые слова: озимая рожь; полиплоидия; изменчивость; признак
Для цитирования: Ермошкина Н.Н. Результаты сравнительной оценки исходных диплоидных сортов ржи и их тетраплоидных аналогов в Западной Сибири. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;11(2):90-96. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-13
Финансирование: Работа поддержана бюджетным проектом ИЦиГ СО РАН № FWNR-2022-0018.
Благодарности: Автор выражает искреннюю благодарность канд. биол. наук Г.В. Артемовой за помощь в работе, а также признательность рецензентам за их вклад в экспертную оценку исследования.

Original article

The results of a comparative assessment of the initial diploid rye varieties and their tetraploid analogues in Western Siberia

N.N. Ermoshkina

Abstract: Currently, it is of particular interest to establish the effect of doubling the number of chromosomes on breeding-significant traits in the breeding process. In 2018–2021, field and laboratory studies were conducted to compare the economically valuable characteristics and properties of the original diploid rye varieties and their tetraploid analogues in Western Siberia. The material for the study was two pairs of analogues: diploid varieties Korotkostebelnaya 69 and Chulpan and their tetraploid forms Tetra Korotkaya and Vlada. As a result of the comparative analysis, during the transition from the diploid to the tetraploid level, there is a similarity of characteristics in height and winter hardiness of plants, since the inheritance of these characteristics is polygenic, which favorably affects the resistance of plants to stress. In tetraploid analogues, there is a significant increase in yield by 17.2–23.5 % and grain size

Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал Федерального исследовательского центра Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, 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, Novosibirsk, Russia
natali.erm@bk.ru

© Ермошкина Н.Н., 2025

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

by 1.2–1.5 times, therefore, a doubling in the number of chromosomes significantly leads to a pronounced variability in yield and weight of 1,000 grains. In addition, there is an increase in grain weight from the ear by 0.07–0.72 g and grain weight from the plant by 1.08–1.83 g, which ultimately increases yields compared to their initial diploid forms. The undesirable effect of doubling the number of chromosomes on such signs as lacustrine conditions, productive bushiness, grain type, number of falls and the growing season has been established. Thus, the results of the study indicate that polyplodification in rye increases the efficiency of using tetraploid winter rye varieties in agricultural production in Western Siberia, due to high winter hardiness, lodging resistance, yield and grain size.

Key words: winter rye; polyploidy; variability; trait

For citation: Ermoshkina N.N. The results of a comparative assessment of the initial diploid rye varieties and their tetraploid analogues in Western Siberia. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Lett Vavilov J Genet Breed.* 2025;11(2):90-96. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-13 (in Russian)

Funding: The work was supported by the budget project of the Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences No. FWNR-2022-0018.

Acknowledgements: The author expresses sincere gratitude to the candidate of biological sciences G. V. Artemova for her assistance in the work and gratitude to the reviewers for their contribution to the expert assessment of the study.

Введение

Озимая рожь (*Secale cereale* L.) – культура умеренно холодного климата, которая отличается высокой пластичностью и адаптивностью среди зерновых культур в регионах со сложными климатическими условиями (Rabanus-Wallace et al., 2021; Урбан и др., 2022). Она обладает высоким потенциалом продуктивности и уникальными кормовыми, пищевыми и технологическими качествами, поэтому представляет особую ценность для производства продовольственного зерна в Сибири. По данным Росстата, занимаемая площадь под рожью в Сибирском регионе составляет 49.4 тыс. га (Посевные площади…, 2024). В соответствии с Государственным реестром селекционных достижений для региона допущено к использованию 29 сортов ржи. Большинство сортов ржи, включенных в Государственный реестр РФ, диплоидные, и только четыре сорта тетраплоидные (https://gossortrf.ru/registry/gosudarstvennyy-reestr-selektsionnykh-dostizheniy-dopushchennykh-k-ispolzovaniyu-tom-1-sorta-rasteni/). Несмотря на многочисленность диплоидных сортов, широкое внедрение в сельскохозяйственное производство Западной Сибири получили тетраплоидные сорта ржи. Их использование является одним из перспективных направлений в селекции (Урбан и др., 2010; Урбан, 2017). Исследования ряда авторов указывают, что тетраплоидные формы имеют большой потенциал продуктивности за счет увеличения массы 1000 зерен и устойчивости к полеганию (Тороп, 1967; Sevimay, 1996; Урбан, 2009).

Отсутствие природных полиплоидных форм ржи обусловливает ограниченность исходного генофонда для селекции и определяет необходимость его экспериментального получения. Поэтому в процессе селекции для удвоения количества хромосом ржи ($2n = 4x = 28$) используют методы обработки растений раствором колхицина и закисью азота (Владимиров, 1968; Гордей и др., 2024). В России широко распространен метод удвоения числа хромосом с помощью алкалоида колхицина, завоевавший признание благодаря простоте, доступности и достаточной эффективности (Владимиров и др., 1986; Артемова, 2001).

В Сибирском научно-исследовательском институте растениеводства и селекции – филиале ИЦиГ СО РАН (СибНИИРС – филиал ИЦиГ СО РАН) наряду с традиционными методами селекции озимой ржи успешно применяют методику колхицинирования, на основе которой создают полиплоидные сорта с доминантным типом короткостебельности. Перевод на тетраплоидный уровень сортов ржи позволил решить проблему улучшения продуктивности сортов сибирского экотипа с высокими показателями морозо- и зимостойкости с использованием генов короткостебельности за счет увеличения крупности зерна в 1.3–1.5 раза (Артемова, 2007). По последним данным, тетраплоидная рожь имеет ряд преимуществ, таких как более высокое содержание белка в зерне и пониженное содержание антипитательных веществ (5-алкилрезорцинолов и пентозанов) (Blecharczyk et al., 2016; Урбан и др., 2021).

На основе сорта Короткостебельная 69 была получена тетраплоидная популяция, из которой методом клонового и индивидуально-семейственного отборов создан сорт озимой ржи Тетра короткая. Сорт озимой ржи Влада был создан путем перевода на тетраплоидный уровень сорта Чулпан, с последующим индивидуально-семейственным отбором (Ермошкина и др., 2024). При получении исходных диплоидных сортов использовали донор короткостебельности – Болгарская низкостебельная (К-10028), который имеет доминантный ген короткостебельности *Ddw2* (Кунакбаев, 1974, 1977; Шумный и др., 1992).

Средняя урожайность сортов озимой ржи Тетра короткая и Влада на сортоучастках в Новосибирской области составляет до 5.0 т/га, максимальная – до 6.3 т/га, масса 1000 зерен – 34.0–42.0 г, зимостойкость – 4.2–4.6 балла. Эти сорта занимают более двух третей возделываемых площадей по этой культуре в сибирском регионе (Артемова и др., 2016). По данным Россельхозцентра РФ за 2022 г., тетраплоидные сорта озимой ржи Влада и Тетра короткая входят в рейтинг десяти сортов-лидеров сельскохозяйственных культур по объемам высева в Российской Федерации (Рейтинг 10 сортов…, 2023). Сорт Тетра короткая ежегодно оказывается в числе десяти лучших сортов, представленных в этом рейтинге.

Несмотря на обширные исследования сортового разнообразия ржи по хозяйственно ценным признакам, особый интерес представляет установление влияния удвоения числа хромосом на селекционно значимые признаки в процессе селекции. Поэтому целью работы была сравнительная оценка по хозяйственно ценным признакам и свойствам исходных диплоидных сортов ржи и полученных на их основе тетраплоидных аналогов в условиях Западной Сибири.

Материал и методы

Исследования проводили в 2018–2021 гг. на опытных полях лаборатории селекции, семеноводства и технологии возделывания полевых культур СибНИИРС – филиала ИЦиГ СО РАН. Климат лесостепной зоны Западной Сибири характеризуется как типично континентальный. Почва опытного поля представлена черноземом выщелоченным среднемощным и среднесуглинистым (Власенко и др., 2020). Полевые эксперименты проведены на делянках площадью 1 м^2 в трехкратной повторности при норме высева 300 семян/м^2 в первой декаде сентября по предшественнику черный пар. Выполнена пространственная изоляция между посевами сортов с различным уровнем плоидности, которая должна составлять не менее 300 м (Методика… сортоиспытания…, 2019). Уборку осуществляли в начале первой декады августа.

В качестве сравнительного анализа были выбраны две пары аналогов (исходный диплоидный сорт и полученная на его основе тетраплоидная форма). Первая пара включала исходный диплоидный сорт Короткостебельная 69 (RR, n = 14), созданный в СибНИИРС, и его тетраплоидную форму Тетра короткая (RRRR, n = 28). Вторая пара – диплоидный сорт Чулпан селекции Уфимского ФИЦ (RR, n = 14) и его тетраплоидный аналог сорт Влада (RRRR, n = 28) (СибНИИРС) (Государственный реестр…, 2024).

Агрометеорологические условия осени в годы изучения по данным ГМОС «Огурцово» были благоприятными, что способствовало оптимальному росту и развитию растений (сумма положительных температур от 436 до 480 °С), вследствие чего наблюдалась высокая сохранность растений к началу возобновления вегетации. Условия вегетационного периода (май–июль) были контрастными: 2019 и 2020 гг. характеризовались как оптимальные (ГТК = 1.03 и 1.24 соответственно), 2021 г. – с недостаточным увлажнением (ГТК = 0.88) (Зоидзе, Хомякова, 2006).

При фенологических наблюдениях руководствовались методическими указаниями по изучению и сохранению мировой коллекции ржи (Кобылянский и др., 2015). Биологический контроль за ростом и развитием растений осуществляли по (Куперман, 1982). При изучении динамики формирования конуса нарастания отбирали по 10 растений с разных повторений в конце третьей декады октября, перед установлением снежного покрова. Конус нарастания препарировали с помощью лабораторной иглы. Для измерения использовали стереоскопический микроскоп Альтами СМ0655 (ООО «Альтами»), оснащенный камерой Альтами UCOS5100.

Содержание сахаров в узлах кущения озимой ржи перед установлением снежного покрова определяли по методике Бертрана (Ермаков, 1987). Степень зимостойкости растений определяли весной в полевых условиях как процентное отношение числа перезимовавших растений к числу растений, ушедших в зиму, в соответствии с Методикой государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур (1989).

Для изучения кущения и высоты растений отбирали по 20 растений каждого сорта с разных повторений в периоды: первая декада ноября, вторая декада мая и третья декада июля.

Устойчивость к полеганию оценивали по пятибалльной шкале согласно методике Государственного сортоиспытания (Методика…, 1989). Измерения длины междоузлий главных побегов проводили по 10 растениям. Диаметр междоузлий измеряли штангенциркулем с точностью до 0.5 мм, толщину стенки междоузлия – на стереоскопическом микроскопе Альтами СМ0655.

Для анализа урожая и его структурных элементов использовали методические указания по изучению и сохранению мировой коллекции ржи (Кобылянский и др., 2015). Оценку качества зерна проводили в соответствии с методиками национальных стандартов Российской Федерации и оборудования: массу 1000 зерен определяли по ГОСТу 10842-89; натуру зерна – с помощью микропурки на 100 мл зерна по ГОСТам 10840-2017 и 16990-88; число падения – на приборе Хагберга–Пертена Falling Number 1400 по ГОСТу 30498-97.

Значимость различий при сравнении средних показателей диплоидных форм с тетраплоидными аналогами выявляли с помощью статистической оценки существенной разности выборочных средних по t-критерию с использованием программы Microsoft Excel 2010 и методики полевого опыта, которую оценивали на 5 % уровне значимости (далее по тексту обозначено как «*») (Доспехов, 1979).

Результаты и обсуждение

При изучении прохождения этапов органогенеза и фенологических фаз (фенофаз) выявлены различия у исходных диплоидных форм и их тетраплоидных аналогов. На этапе III органогенеза наблюдаются изменения размера конуса нарастания. У тетраплоидных форм Тетра короткая и Влада более длинный конус нарастания – 0.71 и 0.69 мм соответственно, что на 0.03–0.11 мм меньше, чем у исходных диплоидных сортов. Нижняя часть конуса нарастания у тетраплоидных аналогов при дифференциации имела меньше сегментов в сравнении с исходными формами. В связи с этим тетраплоидные аналоги характеризовались более медленным развитием и интенсивным ростом конуса нарастания начиная с фазы кущения (этап III органогенеза), которая сохранялась на протяжении всех этапов органогенеза и фенофаз. Также при более крупном зерне необходимо больше времени для полного созревания. Из анализа фенологических фаз развития у исходных форм было установлено опережение в росте и развитии конуса нарастания растений в период кущения и заканчивая фазой созревания растений по сравнению с тетраплоидными аналогами. Следовательно, вегетационный период у исходных диплоидных сортов ржи на четверо суток короче, чем у тетраплоидов (326 сут).

Анализ линейного роста растений двух пар озимой ржи показал отсутствие достоверных изменений. Высота растений колебалась в пределах от 129.8 до 140.0 см, а устойчивость к полеганию оценивалась в 4.4–5.0 балла, что свидетельствует о высокой стабильности (табл. 1).

Устойчивость сортов ржи к полеганию зависит не только от длины стебля, но и от длины и толщины нижних междоузлий, на которые ложится основная нагрузка надземной массы растения (Перспективная… технология…, 2010). Отмечается последовательное удлинение междоузлий стебля

Таблица 1. Параметры стебля растений и устойчивости к полеганию исходных диплоидных сортов и их тетраплоидных аналогов (среднее за 2019–2021 гг.)
Table 1. Plant stem parameters and lodging resistance of the initial diploid varieties and their tetraploid analogues (average for 2019–2021)

Признак	Первая пара аналогов		Вторая пара аналогов	
	Короткостебельная 69	Тетра короткая	Чулпан	Влада
Высота растения, см	129.8 ± 7.5	140.0 ± 8.6	138.9 ± 9.4	133.1 ± 7.1
Устойчивость к полеганию, баллов	5.0 ± 0.1	4.9 ± 0.2	4.4 ± 1.1	4.8 ± 0.4
Длина междоузлия, см				
1-го междоузлия	4.2 ± 1.8	3.5 ± 2.2	5.6 ± 1.7	3.9 ± 1.2
2-го междоузлия	10.6 ± 2.1	9.5 ± 3.5	12.1 ± 2.4	9.7 ± 1.3
Верхнее междоузлие	31.2 ± 2.9	32.1 ± 3.5	34.0 ± 3.7	31.3 ± 3.6
Диаметр междоузлия, см				
1-го междоузлия	4.64 ± 0.4	4.11 ± 0.3	3.64 ± 0.1	3.46 ± 0.2
2-го междоузлия	5.35 ± 0.7	4.69 ± 0.3	4.25 ± 0.2	4.12 ± 0.3
Верхнее междоузлие	1.60 ± 0.2	1.36 ± 0.2	1.18 ± 0.1	1.15 ± 0.1
Толщина стенки междоузлия, мм				
1-го междоузлия	0.81 ± 0.1	0.94 ± 0.1	0.73 ± 0.1	1.12 ± 0.2
2-го междоузлия	0.64 ± 0.1	0.68 ± 0.1	0.64 ± 0.1	0.86 ± 0.1
Верхнее междоузлие	0.49 ± 0.1	0.43 ± 0.1	0.40 ± 0.1	0.52 ± 0.1

от первого наземного междоузлия к верхнему независимо от уровня плоидности, при этом параллельно уменьшается диаметр междоузлия. При переводе на тетраплоидный уровень в первой паре наблюдалось уменьшение числа междоузлий, а во второй – увеличение. Таким образом, у сортов Тетра короткая и Чулпан при наибольшем числе междоузлий на стебле (6–7) наблюдалось увеличение длины верхнего междоузлия на 0.9–2.7 см. В результате толщина стенки междоузлия уменьшается на 0.06–0.12 мм, а диаметр остается примерно одинаковым, около 1 см (1.18–1.36 см). При увеличении междоузлий длина стебля растения также увеличивается. Хотя пары аналогов различаются, верхнее междоузлие имеет среднюю длину, с очень малыми диаметром и толщиной стенок, однако независимо от этого колос у ржи поникает.

При переходе на тетраплоидный уровень изменяется архитектоника стебля растений ржи. Сравнительный анализ показал уменьшение длины первого и второго междоузлий у тетраплоидных форм на 0.7–1.7 и 1.1–2.4 см соответственно. Одновременно с этим длина и диаметр междоузлий тетраплоидных аналогов уменьшались, а толщина стенки увеличилась в первом и втором междоузлиях на 0.04–0.39 мм. То есть нижнее междоузлие стебля тетраплоидных аналогов короткое, с меньшим диаметром, но широкой стенкой самого междоузлия, что влияет на прочность стебля растения. Однако высота растений была на одном уровне при высокой устойчивости к полеганию (4.4–5.0 балла). У тетраплоидных форм признаки «высота растений» и «устойчивость к полеганию» в значительной мере определяются показателями исходного диплоидного сорта, у которого высота растений контролируется доминантным геном короткостебельности *Ddw2*. При переходе с диплоидного на тетраплоидный уровень были выявлены константность высоты растения и изменение архитектоники стебля, что способствует повышению устойчивости к полеганию.

В формировании побегов кущения и продуктивной кустистости у исходных сортов ржи и их тетраплоидных аналогов наблюдались характерные различия (табл. 2). У сортов Короткостебельная 69 и Чулпан отмечено лучшее кущение в сравнении с их тетраплоидными аналогами: в осенний период на 1.2–1.4 побега, в весенний – на 1.2–1.6, в конце летней вегетации – на 1.2–1.3 побега. При сопоставлении показателей кустистости выявлено увеличение числа стеблей у диплоидных сортов, которое снижается после перевода на тетраплоидный уровень. Продуктивная кустистость тетраплоидных форм ржи снижается на 0.1–1.0 побега по сравнению с исходными сортами. Поэтому изменение показателей кущения при полиплоидизации носит индивидуальный характер для каждой пары аналогов.

По интенсивности накопления водорастворимых углеводов статистически значимая разница между двумя парами аналогов наблюдалась перед установлением снежного покрова в осенний период. У тетраплоидных аналогов выявлено наибольшее содержание водорастворимых углеводов (сумма сахаров на сырое вещество – 5.6–6.4 %, на сухое вещество – 30.4–34.8 %). У диплоидных форм, наоборот, эти показатели были снижены (3.6–4.6 и 19.7–25.1 % соответственно) (табл. 3). Таким образом, у тетраплоидных сортов ржи отмечено более активное накопление водорастворимых углеводов. Однако количество накопившихся водорастворимых углеводов у исходных форм ржи и их аналогов было достаточным для обеспечения устойчивости растений к различным стрессовым воздействиям.

Исходные формы ржи и их аналоги показали высокую устойчивость к низким температурам. Зимостойкость первой пары составила 92.1–97.4 %, второй – 91.4–97.7 % (см.

Таблица 2. Показатели кущения растений и продуктивной кустистости исходных диплоидных сортов и их тетраплоидных аналогов в осенний период (среднее за 2018–2021 гг.)
Table 2. Indicators of plant tillering and productive tillering of the original diploid varieties and their tetraploid analogues in the autumn period (average for 2018–2021)

Пара аналогов	Наименование сортов	Побегов кущения, см			Продуктивная кустистость, шт.
		в осенний период	в весенний период	в летний период	
Первая	Короткостебельная 69	5.1 ± 0.6	6.0 ± 0.7	6.1 ± 1.5	4.4 ± 0.6
	Тетра короткая	3.7 ± 0.4	4.8 ± 0.5	4.8 ± 1.3	4.3 ± 0.4
Вторая	Чулпан	4.9 ± 0.7	6.7 ± 0.9	4.5 ± 1.3	4.1 ± 0.8
	Влада	3.7 ± 0.4	5.1 ± 0.7	3.3 ± 0.7	3.1 ± 1.0

Таблица 3. Показатели накопления сахаров в узле кущения и зимостойкости растений исходных диплоидных сортов и их тетраплоидных аналогов (среднее за 2018–2021 гг.)
Table 3. Indicators of sugar accumulation in the tillering node and winter hardiness of plants of the initial diploid varieties and their tetraploid analogues (average for 2018–2021)

Пара аналогов	Наименование сортов	Сумма сахаров, %		Зимостойкость, %
		на сырое вещество	на сухое вещество	
Первая	Короткостебельная 69	4.6 ± 0.1	25.1 ± 0.6	97.4 ± 0.5
	Тетра короткая	6.4 ± 0.2*	34.8 ± 0.8*	97.7 ± 0.7
Вторая	Чулпан	3.6 ± 0.4	19.7 ± 0.2	91.4 ± 0.6
	Влада	5.6 ± 0.1*	30.4 ± 0.5*	92.1 ± 0.9

Таблица 4. Характеристика исходных диплоидных сортов и их тетраплоидных аналогов по основным хозяйственным и качественным показателям (среднее за 2019–2021 гг.)
Table 4. Characteristics of the initial diploid varieties and their tetraploid analogues by main economic and qualitative indicators (average for 2019–2021)

Признак	Первая пара аналогов		Вторая пара аналогов	
	Короткостебельная 69	Тетра короткая	Чулпан	Влада
Урожайность, г/м^2	659.9 ± 1.8	797.3 ± 8.9*	614.0 ± 6.1	803.1 ± 7.0*
Длина колоса, см	11.8 ± 0.4	13.3 ± 0.1	11.4 ± 0.2	12.6 ± 0.7
Число колосков, шт.	33.2 ± 0.7	32.7 ± 0.9	31.7 ± 0.2	31.4 ± 0.9
Озерненность колоса, %	86.9 ± 0.8	81.6 ± 0.2*	85.7 ± 1.8	81.5 ± 0.2
Число зерен с колоса, шт.	57.5 ± 1.7	50.9 ± 1.2	54.2 ± 0.4	50.0 ± 1.7
Масса зерна с колоса, г	1.55 ± 0.5	2.27 ± 0.6	2.25 ± 0.4	2.32 ± 0.7
Масса зерна с растения, г	6.76 ± 1.0	8.59 ± 1.1	7.81 ± 1.2	8.89 ± 0.9
Масса 1000 зерен, г	27.5 ± 1.0	43.5 ± 0.9*	37.3 ± 0.9	47.0 ± 0.3*
Натура зерна, г/л	717.7 ± 1.2	700.0 ± 1.5*	688.7 ± 1.7	672.0 ± 1.2*
Число падения, с	274.3 ± 8.2	179.3 ± 13.1*	186.0 ± 12.7	164.3 ± 4.1

табл. 3). Наследование зимостойкости у ржи обусловлено полигенным контролем. Это означает, что устойчивость к низким температурам проявляется как результат совместного действия множества генов в конкретных условиях среды (Уткина, Кедрова, 2018). Таким образом, наблюдается сходство признака зимостойкости растений при переходе с диплоидного на тетраплоидный уровень.

Тетраплоидные сорта превзошли по урожайности зерна исходные формы (табл. 4). Достоверное увеличение урожайности по сравнению с исходным аналогом у сорта Тетра короткая составило 137.4 г/м^2 (17.2 %), а у сорта Влада – 189.1 г/м^2 (23.5 %), что говорит о положительном влиянии удвоения числа хромосом на урожайность.

Детальный анализ структуры урожая по слагающим ее элементам продуктивности позволил определить влияние удвоения числа хромосом на величину хозяйственно ценных признаков (см. табл. 4). При увеличении длины колоса у тетраплоидных форм (13.3 см у сорта Тетра короткая и 12.6 см у сорта Влада) происходит уменьшение числа колосков в колосе (32.7 и 31.4 шт. соответственно). Вместе с тем наблюдается снижение озерненности колоса, которая у тетраплоидных сортов составила 81 %, что на 4–5 % ниже, чем у исходных форм. Это обусловлено периодическим отбором по колосу у тетраплоидных сортов, что приводит к стабилизации до уровня исходных диплоидных сортов. Озерненность колоса у тетраплоидной формы Тетра короткая снижена на 5.3 % по сравнению с сортом Короткостебельная 69, что подтверждает разный характер признака «озерненность колоса» при полиплоидизации для каждой пары аналогов.

Положительный эффект полиплоидии проявляется, прежде всего, за счет увеличения крупности зерна. В первой паре масса 1000 зерен у сорта Короткостебельная 69 составляет 27.5 г, а у тетраплоидного аналога – 43.5 г, что в 1.5 раза выше, чем у исходной формы. У более крупнозерного сорта Чулпан во второй паре масса 1000 зерен равна 37.3 г, при переводе на тетраплоидный уровень это значение увеличивается до 47.0 г, т. е. в 1.2 раза. Таким образом, при переводе на тетраплоидный уровень достоверно выражена изменчивость признака «масса 1000 зерен». Следовательно, у образцов Тетра короткая и Влада увеличиваются такие показатели продуктивности, как масса зерна с колоса (2.27 и 2.32 г соответственно) и масса зерна с растения (8.59 и 8.89 г), что в итоге приводит к увеличению урожайности тетраплоидных сортов озимой ржи (797.3 и 803.1 г/м^2) по сравнению с их исходными диплоидными формами.

По качеству зерна диплоидные сорта отличаются от своих тетраплоидных аналогов. В первой паре исходный сорт Короткостебельная 69 формирует зерно высокого качества и достоверно превосходит тетраплоидный сорт по натуре зерна на 17.7 г/л и числу падения на 95 с (см. табл. 4). Во второй паре сорт Чулпан тоже демонстрирует высокие результаты по натуре зерна и числу падения, превышая показатели тетрааналога на 16.7 г/л и 21.7 с. Таким образом, выявлено достоверное влияние полиплодизации на снижение натуры зерна, однако признак «число падения» носит индивидуальный характер для каждой пары аналогов. Несмотря на высокие показатели качества зерна у исходных форм, при переводе на тетраплоидный уровень наблюдается снижение натуры и числа падения, однако такое зерно при переработке в муку гарантирует хорошие хлебопекарные свойства.

Заключение

В результате сравнительного анализа исходных диплоидных сортов ржи и их тетраплоидных аналогов установлены различия по основным хозяйственно ценным признакам. При переходе с диплоидного на тетраплоидный уровень наблюдается сходство признаков по высоте и зимостойкости растений, поскольку наследование этих признаков носит полигенный характер, что благоприятно влияет на устойчивость растений к стрессу.

У тетраплоидных аналогов отмечено достоверное увеличение урожайности на 17.2–23.5 % и крупности зерна в 1.2–1.5 раза, следовательно, полиплоидизация достоверно приводит к выраженности изменчивости признаков «урожайность» и «масса 1000 зерен». Также увеличиваются масса зерна с колоса на 0.07–0.72 г и масса зерна с растения на 1.08–1.83 г, что в конечном итоге способствует повышению урожайности по сравнению с исходными диплоидными формами.

Показано нежелательное влияние удвоения числа хромосом на такие признаки, как озерненность колоса, продуктивная кустистость, натура зерна, число падения и удлинение вегетационного периода.

Исследование показало, что тетраплоидные сорта озимой ржи повышают эффективность в сельском хозяйстве Западной Сибири благодаря высоким показателям зимостойкости, устойчивости к полеганию, урожайности и крупности зерна. За счет этого тетраплоидные сорта набирают популярность и становятся все более конкурентоспособными.

Список литературы / References

Артемова Г.В. Результаты и методы селекции зимостойких сортов озимой ржи в условиях Сибири. В: Закономерности формирования хозяйственно-ценных принципов и новые методы селекции озимых колосовых культур. Уфа, 2001;107-113

[Artemova G.V. Results and methods of breeding winter-hardy varieties of winter rye in Siberia. In: Patterns of Formation of Economically Valuable Principles and New Methods of Breeding Winter Crops. Ufa, 2001;107-113 (in Russian)]

Артемова 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 in Agro-Industrial Complex*. 2007;12:16-17 (in Russian)]

Артемова Г.В., Пономаренко В.И., Степочкин 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, 29–31 марта 2016 года. Новосибирск, 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. Proceedings of the 2th International Conference dedicated to the 80th anniversary of SibNIIRS. Novosibirsk, 2016;9-10 (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 = Breeding and Seed Industry*. 1968;4:41-43 (in Russian)]

Владимиров Н.С., Артемова Г.В., Кравченко Г.П. Научно-теоретические основы создания короткостебельных и тетраплоидных сортов озимой ржи для условий Сибири. В: Селекция и семеноводство сельскохозяйственных культур Западной Сибири. Новосибирск, 1986;23-32

[Vladimirov N.S., Artemova G.V., Kravchenko G.P. Scientific and theoretical foundations of the creation of short-stemmed and tetraploid varieties of winter rye for Siberian conditions. In: Breeding and Seed Production of Agricultural Crops in Western Siberia. Novosibirsk, 1986;23-32 (in Russian)]

Власенко А.Н., Кудашкин П.И., Власенко Н.Г. Влияние ресурсосберегающих технологий на содержание гумуса в черноземе выщелоченном северной лесостепи Западной Сибири. *Земледелие*. 2020;5:3-6. doi 10.24411/0044-3913-2020-10501

[Vlasenko A.N., Kudashkin P.I., Vlasenko N.G. Influence of resource-saving technologies on the humus content in leached chernozem of the Northern forest-steppe of Western Siberia. *Zemledelie*. 2020;5:3-6. doi 10.24411/0044-3913-2020-10501 (in Russian)]

Гордей С.И., Урбан Э.П., Карпович О.Н., Гордей И.С., Шимко В.Е., Люсиков О.М. Результаты создания новых форм тетраплоидной ржи с использованием закиси азота (N_2O). *Земледелие и селекция в Беларуси*. 2024;60:175-183

[Gordey S.I., Urban E.P., Karpovich O.N., Gordey I.S., Shimko V.E., Lyusikov O.M. Results of development of new tetraploid rye forms using nitrous oxide (N_2O). *Zemledelie i Selekciya v Belarusi*. 2024;60:175-183 (in Russian)]

Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Электрон. ресурс. Доступно: https://gossortrf.ru/registry/gosudarstvennyy-reestr-selektsionnykh-dostizheniy-dopushchennykh-k-ispolzovaniyu-tom-1-sorta-rasteni/ (дата обращения 23.12.2024)

[State Register of Selection Achievements Authorized for Use for Production Purposes. Available at: https://gossortrf.ru/registry/gosudarstvennyy-reestr-selektsionnykh-dostizheniy-dopushchennykh-k-ispolzovaniyu-tom-1-sorta-rasteni/ (Accessed 23.12.2024)

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. С основами статистической обработки результатов исследований. М., 1979

[Dospekhov B.A. Methodology of Field Experience. With the basics of statistical processing of research results. Moscow, 1979 (in Russian)]

Ермаков А.И. Методы биохимического исследования растений. Л., 1987
[Ermakov A.I. Methods of Biochemical Research of Plants. Leningrad, 1987 (in Russian)]

Ермошкина Н.Н., Саламатина А.А., Артемова 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
[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 = Lett Vavilov J Genet Breed.* 2024;10(2):111-118. doi 10.18699/letvjgb-2024-10-13 (in Russian)]

Зоидзе Е.К., Хомякова Т.В. Моделирование формирования влагообеспеченности на территории Европейской России в современных условиях и основы оценки агроклиматической безопасности. *Метеорология и гидрология*. 2006;2:98-105
[Zoidze E.K., Khomyakova T.V. Modeling of the water supply formation over European Russia under current conditions and estimating agroclimatic safety. *Russian Meteorology and Hydrology*. 2006;2:73-79]

Кобылянский В.Д., Сафонова И.В., Солодухина О.В., Аниськов Н.И. Изучение и сохранение мировой коллекции ржи. Методические указания. СПб., 2015
[Kobylyansky V.D., Safonova I.V., Solodukhina O.V., Aniskov N.I. Study and Preservation of the World Rye Collection. Methodological guidelines. St. Petersburg, 2015 (in Russian)]

Кунакбаев С.А. О селекции озимой ржи на короткостебельность. *Селекция и семеноводство*. 1974;1:16-20
[Kunakbaev S.A. On the selection of winter rye for short stems. *Selektsiya i Semenovodstvo = Breeding and Seed Industry*. 1974;1:16-20 (in Russian)]

Кунакбаев С.А. К вопросу создания сортов озимой ржи интенсивного типа. В: Сборник научных трудов Башкирского НИИСХ. Уфа, 1977;25-52
[Kunakbaev S.A. On the issue of creating intensive winter rye varieties. In: Collection of Scientific Papers of the Bashkir Research Institute of Agriculture. Ufa, 1977;25-52 (in Russian)]

Куперман Ф.М. Биология развития культурных растений. М., 1982
[Kuperman F.M. Biology of the Development of Cultivated Plants. Moscow, 1982 (in Russian)]

Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. Вып. 2. Зерновые, крупяные, зернобобовые, кукуруза и кормовые культуры. М., 1989
[Methodology of State Variety Testing of Agricultural Crops. Iss. 2. Cereals, cereals, legumes, corn and forage crops. Moscow, 1989 (in Russian)]

Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. М., 2019. Доступно: https://gossortrf.ru/upload/2019/08/metodica_1.pdf
[Methodology of the State Variety Testing of Agricultural Crops. Moscow, 2019. Available at: https://gossortrf.ru/upload/2019/08/metodica_1.pdf (in Russian)]

Перспективная ресурсосберегающая технология производства зерна озимой ржи. Методические рекомендации. М., 2010
[Promising Resource-Saving Technology for the Production of Winter Rye Grain. Methodological guidelines. Moscow, 2010 (in Russian)]

Посевные площади Российской Федерации в 2024 году. Федеральная служба государственной статистики (Росстат), 2024. Доступно: https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/posev-4cx_2024.xlsx (дата обращения 23.12.2024)
[Sown Areas of the Russian Federation in 2024. Federal State Statistics Service, 2024. Available at: https://rosstat.gov.ru/storage/mediabank/posev-4cx_2024.xlsx (Accessed 23.12.2024)

Рейтинг 10 сортов (гибридов) лидеров с/х культур по объемам высева в РФ в 2022 г. *Информационный листок Россельхозцентра*. № 2/2023 от 24.01.2023 (дата обращения 23.12.2024)
[Rating of 10 varieties (hybrids) of leading agricultural crops in terms of seeding volumes in the Russian Federation in 2022. Information Sheet of the Russian Agricultural Center. No. 2/2023, January 24, 2023. (Accessed 23.12.2024) (in Russian)]

Тороп А.А. Морфологические особенности тетраплоидных форм озимой ржи в сравнении с исходными диплоидными сортами. *Селекция и семеноводство*. 1967;6:128-134
[Torop A.A. Morphological features of tetraploid forms of winter rye in comparison with the original diploid varieties. *Selektsiya i Semenovodstvo = Breeding and Seed Industry*. 1967;6:128-134 (in Russian)]

Урбан Э.П. Озимая рожь в Беларуси: селекция, семеноводство, технология возделывания. Минск, 2009
[Urban E.P. Winter Rye in Belarus: Selection, seed production, cultivation technology. Minsk, 2009 (in Russian)]

Урбан Э.П. Генофонд озимой тетраплоидной ржи и использование его в селекции. *Земледелие и селекция в Беларуси*. 2017;53:261-267
[Urban E.P. Genetic pool of winter tetraploid rye and its use in breeding. *Zemledelie i Selekciya v Belarusi*. 2017;53:261-267 (in Russian)]

Урбан Э.П., Гордей С.И., Гордей И.А. Озимая рожь. В: Генетические основы селекции растений. Т. 2. Частная генетика растений. Минск, 2010;120-155
[Urban E.P., Gordey S.I., Gordey I.A. Winter rye. In: The Genetic Foundations of Plant Breeding. Vol. 2. Private Plant Genetics. Minsk, 2010;120-155 (in Russian)]

Урбан Э.П., Карпович О.Н., Дремук Д.А., Чугаева В.В., Таранухо А.В., Гордей И.С. Основные результаты селекции озимой тетраплоидной ржи в Беларуси. В: Стратегия и приоритеты развития земледелия и селекции в Беларуси. Достижения науки – производству. Минск, 2021;179-182
[Urban E.P., Karpovich O.N., Dremuk D.A., Chugaeva V.V., Taranukho A.V., Gordei I.S. The main results of winter tetraploid rye breeding in Belarus. In: Achievements in Science and Production. Minsk, 2021;179-182 (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., Gordey S.I., Artyukh D.Yu., Gordey 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. doi 10.29235/1817-7204-2022-60-2-160-170 (in Russian)]

Уткина Е.И., Кедрова Л.И. Зимостойкость озимой ржи: проблемы и решения. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2018;1(62):11-18. doi 10.30766/2072-9081.2018.62.1.11-18
[Utkina E.I., Kedrova L.I. Winter hardiness of winter rye: problems and solutions. *Agricultural Science Euro-North-East*. 2018;1(62):11-18. doi 10.30766/2072-9081.2018.62.1.11-18 (in Russian)]

Шумный В.К., Попова И.С., Владимиров Н.С. Тетраплоидная рожь в Сибири. В: Генетические методы в селекции растений. Новосибирск, 1992;62-108
[Shumny V.K., Popova I.S., Vladimirov N.S. Tetraploid rye in Siberia. In: Genetic Methods of Plant Breeding. Novosibirsk, 1992;62-108 (in Russian)]

Blecharczyk A., Sawinska Z., Małecka I., Sparks T., Tryjanowski P. The phenology of winter rye in Poland: an analysis of long-term experimental data. *Int J Biometeorol*. 2016;60:1341-1346. doi 10.1007/s00484-015-1127-2

Rabanus-Wallace M.T., Hackauf B., Mascher M., Lux T., Wicker T., Gundlach H., Baez M., … 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

Sevimay C.S. Obtaining tetraploid perennial rye from diploid perennial rye (*Secale montanum* Guss.) by colchicine treatment. *Turk J Agric For*. 1996;20(1):55-61

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 05.02.2025. После доработки 23.04.2025. Принята к публикации 04.06.2025

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: 30.06.2025