2019·05·01

PISMAVAVILOV.RU

Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding

Обзоры • Оригинальные исследования • Юбилеи

2019
декабрь

Том 5 №1

ПИСЬМА В ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

PISMAVAVILOV@BIONET.NSC.RU

Научный рецензируемый журнал

Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

Основан в 2015 году
Периодичность один раз в квартал
DOI 10.18699/Letters2019-5-07

Учредитель

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Федеральный исследовательский центр
Институт цитологии и генетики Сибирского отделения
Российской академии наук»

Главный редактор

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

Заместители главного редактора

Н.П. Гончаров – академик РАН, д-р биол. наук, профессор (Россия)
Е.А. Салина – д-р биол. наук, профессор (Россия)

Ответственный секретарь

О.Ю. Шоева – канд. биол. наук (Россия)

Редакционная коллегия

А.И. Абугалиева – д-р биол. наук, профессор (Казахстан)
О.С. Афанасенко – академик РАН, д-р биол. наук, профессор (Россия)
О.В. Ваулин – канд. биол. наук (Россия)
М.А. Вишнякова – д-р биол. наук, профессор (Россия)
Т.А. Гавриленко – д-р биол. наук, профессор (Россия)
Ю.Э. Гербек – канд. биол. наук (Россия)
Е.И. Гультяева – д-р биол. наук (Россия)
Н.И. Дубовец – чл.-кор. НАН Беларуси, д-р биол. наук, доцент (Беларусь)
И.К. Захаров – д-р биол. наук, профессор (Россия)
К.В. Крутовский – канд. биол. наук, профессор (Германия)
А.М. Кудрявцев – д-р биол. наук (Россия)
С.А. Лашин – канд. биол. наук (Россия)
А.Ю. Летягин – д-р мед. наук, профессор (Россия)
П.Н. Мальчиков – д-р с.-х. наук (Россия)
Е.А. Орлова – канд. с.-х. наук (Россия)
А.С. Пилипенко – канд. биол. наук (Россия)
Ю.И. Рагино – чл.-кор. РАН, д-р мед. наук, профессор (Россия)
И.Д. Рашаль – академик Латвийской АН, д-р биол. наук, профессор (Латвия)
Р.Р. Садоян – д-р биол. наук, доцент (Армения)
А.А. Соловьев – д-р биол. наук, профессор (Россия)
Н.А. Сурин – академик РАН, д-р с.-х. наук, профессор (Россия)
В.А. Трифонов – д-р биол. наук, профессор (Россия)
В.С. Фишман – канд. биол. наук (Россия)
С.В. Шеховцов – канд. биол. наук (Россия)

Scientific Peer Reviewed Journal

Letters to VAVILOV JOURNAL OF GENETICS AND BREEDING

Founded in 2015
Published once a quarter

DOI 10.18699/Letters2019-5-07

Founder

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

Editor-in-Chief
A.V. Kochetov – Dr. Sci. in Biol., Corr. Member of the RAS (Russia)

Deputy Editors-in-Chief
N.P. Goncharov – Dr. Sci. in Biol., Full Member of the RAS, Professor (Russia)
E.A. Salina – Dr. Sci. in Biol., Professor (Russia)

Executive Secretary
O.Yu. Shoeva – Cand. Sci. in Biol. (Russia)

Editorial board

A.I. Abugalieva – Dr. Sci. in Biol., Professor (Kazakhstan)
O.S. Afanasenko – Dr. Sci. in Biol., Full Member of the RAS Professor (Russia)
O.V. Vaulin – Cand. Sci. in Biol. (Russia)
M.A. Vishnyakova – Dr. Sci. in Biol., Professor (Russia)
T.A. Gavrilenko – Dr. Sci. in Biol., Professor (Russia)
Yu.E. Herbeck – Cand. Sci. in Biol. (Russia)
E.I. Gultyaeva – Dr. Sci. in Biol. (Russia)
N.I. Dubovets – Dr. Sci. in Biol., Corr. Member of the NASB, Docent (Belarus)
I.K. Zakharov – Dr. Sci. in Biol., Professor (Russia)
K.V. Krutovsky – Cand. Sci. in Biol., Professor (Germany)
A.M. Kudryavtsev – Dr. Sci. in Biol. (Russia)
S.A. Lashin – Cand. Sci. in Math. Biol. Bioinf. (Russia)
A.Y. Letyagin – Dr. Sci. in Med., Professor (Russia)
P.N. Malchikov – Dr. Sci. in Agricul. (Russia)
E.A. Orlova – Cand. Sci. in Agricul. (Russia)
A.S. Pilipenko – Cand. Sci. in Biol. (Russia)
Yu.I. Ragino – Dr. Sci. in Med., Corr. Member of the RAS, Professor (Russia)
I. Rashal – Dr. Sci. in Biol., Full Member of the LAS, Professor (Latvia)
R.R. Sadoyan – Dr. Sci. in Biol., Docent (Armenia)
A.A. Soloviev – Dr. Sci. in Biol., Professor (Russia)
N.A. Surin – Dr. Sci. in Agricul., Corr. Member of the RAS, Professor (Russia)
V.A. Trifonov – Dr. Sci. in Biol., Professor (Russia)
V.S. Fishman – Cand. Sci. in Biol. (Russia)
S.V. Shekhovtsov – Cand. Sci. in Biol. (Russia)

Письма в ВАВИЛОВСКИЙ ЖУРНАЛ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ

СОДЕРЖАНИЕ • 2019 • 5 • 1

5 ОТ РЕДАКТОРА

А.В. Кочетов

6 ОБЗОР

Перспективы моделирования лекарственно-индуцированных гиперкинезов на *Drosophila melanogaster*. *Н.В. Адоньева, Е.А. Трифонова, Н.Е. Грунтенко*

13 ОБЗОР

Полногеномное секвенирование культурных и дикорастущих форм винограда (*Vitis vinifera* L.). *Е.А. Григорьева, М.М. Агаханов, И.В. Александрова, В.А. Волков*

19 ОБЗОР

Селекция твердой пшеницы в Италии. *О.А. Ляпунова*

35 ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

Генетическое разнообразие и антиоксидантный потенциал сортов перца сладкого (*Capsicum annuum* L.) сибирской селекции. *И.В. Тоцкий, Е.И. Гордеева, Т.В. Кукоева, А.Ф. Петров, Р.С. Юдина, Е.К. Хлесткина, О.Ю. Шоева*

44 ЮБИЛЕИ

Виталий Анатольевич Пухальский: (к 85-летию со дня рождения). *Н.П. Гончаров, Г.И. Карлов, А.М. Кудрявцев, В.П. Упелниек, А.А. Соловьев*

© Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», 2019
© «Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции», 2019

Letters to VAVILOV JOURNAL OF GENETICS AND BREEDING

CONTENTS • 2019 • 5 • 1

5 FROM THE EDITOR
A.V. Kochetov

6 REVIEW
Prospects for the simulation of drug-induced hyperkinesis on *Drosophila melanogaster*. *N.V. Adonyeva, E.A. Trifonova, N.E. Gruntenko*

13 REVIEW
Whole genome sequencing of cultivated and wild varieties of grapevine (*Vitis vinifera* L.). *E.A. Grigoreva, M.M. Agakhanov, I.V. Alexandrova, V.A. Volkov*

19 REVIEW
Durum wheat breeding in Italy. *Olga A. Lyapunova*

35 ORIGINAL ARTICLE
Genetic diversity and antioxidant properties of the bell pepper (*Capsicum annuum* L.) cultivars bred for Siberia. *I.V. Totsky, | E.I. Gordeeva, T.V. Kukoeva, A.F. Petrov, R.S. Yudina, E.K. Khlestkina, O.Yu. Shoeva*

44 ANNIVERSARY
On the 85th anniversary of Vitaliy A. Pukhalskiy. *N.P. Goncharov, G.I. Karlov, A.M. Kudryavtsev, V.P. Upelniek, A.A. Soloviev*

© Institute of Cytology and Genetics,
Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 2019
© Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding, 2019

Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;5(1):5
DOI 10.18699/Letters2019-5-06

Уважаемые коллеги, дорогие читатели! Мы рады представить вам первый выпуск нового научного журнала «Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции», учрежденного Федеральным исследовательским центром «Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук».
Журнал основан в 2015 году и до 2019 года выходил под названием «Письма в Вавиловский журнал». Среди авторов первых публикаций были такие известные ученые, как С.Г. Инге-Вечтомов и Э.И. Колчинский. Сегодня изменилось не только название журнала, но и его формат. Теперь «Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции» – это ежеквартальное сетевое издание, а всем статьям журнала будет присваиваться индекс DOI. Главными правилами нашей работы по-прежнему остаются открытый доступ материалов, кратчайший срок с момента поступления статьи до ее опубликования, включая публикации в режиме online first, возможность представления богатого иллюстративного материала и качественный, удобный для восприятия читателем дизайн.

«Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции» продолжат публиковать экспериментальные, методические и теоретические исследования, аналитические обзоры по всем разделам генетики и селекции, а также по смежным областям биологических, медицинских и сельскохозяйственных наук, материалы и документы по истории генетики и селекции, описания сортов растений и пород животных. Формат публикаций также включает рецензии, письма редактору, персоналии и мемориальные статьи, хронику и информацию из региональных отделений Вавиловского общества генетиков и селекционеров (ВОГиС).

Открывает номер обзор перспектив моделирования лекарственно-индуцированных гиперкинезов на животных, в частности на *Drosophila melanogaster*. Представлены данные по известным на настоящий момент моделям расстройств аутистического спектра на дрозофиле. Приводятся сведения о связанности и эволюционной консервативности сигнальных путей дофамина и mTOR, задействованных в этих моделях.

Вторая статья дает обзор исследований в области полногеномного секвенирования культурных форм и дикорастущих предков культурного винограда. Авторы привели информацию о текущем статусе геномных сборок и их статистических показателях. Развитие виноградарства предполагает создание коммерчески успешных сортов, устойчивых к фитопатогенам, способных плодоносить и вызревать в различных климатических условиях. Селекция винограда становится эффективнее с пониманием процессов доместикации, которое невозможно без наличия информации о структуре генома вида. Эти фундаментальные знания открывают возможности для применения подходов геномной селекции, а также методов маркер-опосредованной селекции для поиска потенциально важных аллелей генов.

Следующий обзор знакомит читателей с богатой историей и достижениями селекции твердой пшеницы в Италии – первой в мире страны по потреблению макаронных изделий. Селекция твердой пшеницы обусловлена необходимостью улучшения таких признаков, как скороспелость, устойчивость к полеганию, устойчивость к болезням и вредителям, засухоустойчивость, качество. Сегодня задача науки –помочь ускорить селекционный процесс с использованием новых современных подходов, что решается во всех исследовательских центрах и крупных корпорациях страны.

В оригинальной статье «Генетическое разнообразие и антиоксидантный потенциал сортов перца сладкого сибирской селекции» авторы отразили результаты исследований генетического сходства десяти сортов перца сибирской селекции с помощью генотипирования SSR-маркерами и оценки антиоксидантного потенциала фракции водорастворимых пигментов. Перец сладкий (*Capsicum annuum* L.) является экономически значимой пасленовой культурой. Его плоды – источник макро-, микроэлементов, витаминов А и С, каротиноидов, различных кислот, сахаров, а также полифенольных соединений, привлекающих особое внимание благодаря своим антиоксидантным свойствам, важным для профилактики и лечения различных заболеваний человека. В своей статье авторы показали, как на антиоксидантные свойства экстрактов влияют факторы «генотип» и «окраска плодов», а также какие сорта перца имеют наибольшую антиоксидантную активность.

Завершает номер материал, посвященный 85-летию со дня рождения ведущего отечественного генетика и цитогенетика растений, доктора биологических наук, профессора Виталия Анатольевича Пухальского, сделавшего немало важных открытий и воспитавшего большое количество талантливых учеников.

А.В. Кочетов
директор ИЦиГ СО РАН член-корреспондент РАН
главный редактор журнала «Письма
в Вавиловский журнал генетики и селекции»

Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;5(1):6-12
DOI 10.18699/Letters2019-5-1

pismavavilov.ru
DOI 10.18699/Letters2019-5-1

Перспективы моделирования лекарственно-индуцированных гиперкинезов на *Drosophila melanogaster*

Н.В. Адоньева[1], Е.А. Трифонова[1, 2], Н.Е. Грунтенко[1]

[1] Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
[2] Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирск, Россия

© Авторы, 2019
nadon@bionet.nsc.ru

Аннотация. В обзоре рассмотрены перспективы моделирования лекарственно-индуцированных гиперкинезов на животных, в частности, на *Drosophila melanogaster*. Представлены данные по известным на настоящий момент моделям расстройств аутистического спектра на дрозофиле. Приведены сведения о связанности и эволюционной консервативности сигнальных путей дофамина и mTOR, задействованных в этих моделях. Обсуждается гипотеза о том, что нарушения в сигнальном пути mTOR повышают вероятность возникновения лекарственных гиперкинезов, а также возможность поиска вариантов фармакологической коррекции лекарственно-индуцированных гиперкинезов с использованием в качестве модельных животных *D. melanogaster*.

Ключевые слова: *Drosophila melanogaster*; дофаминовые рецепторы; сигнальный путь mTOR; расстройства аутистического спектра; L-ДОФА-индуцированные дискинезии; тардивная дискинезия; фармакологическая коррекция.

Благодарности. Работа поддержана государственным бюджетным проектом № 0324-2019-0041.

Prospects for the simulation of drug-induced hyperkinesis on *Drosophila melanogaster*

N.V. Adonyeva[1], E.A. Trifonova[1, 2], N.E. Gruntenko[1]

[1] Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
[2] Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

© Autors, 2019
nadon@bionet.nsc.ru

Abstract. The review analyses the prospects of studying drug-induced hyperkinesis in animal models, *Drosophila melanogaster* in particular. The data on currently known *Drosophila* models of autism spectrum disorders and the data on connectivity and evolutionary conservatism of dopamine and mTOR signaling pathways are presented. The hypothesis on the probability of drug-induced hyperkinesis occurrence being increased by the disturbance in mTOR signaling pathway is discussed as well as the possibility of searching for pharmacological correction options with the use of *D. melanogaster* as a model.

Key words: *Drosophila melanogaster*; dopamine receptors; mTOR signaling pathway; autism spectrum disorder; L-DOPA-induced dyskinesias; tardive dyskinesia; pharmacological correction.

Введение

В последние десятилетия резко возросло использование нейролептиков для коррекции нейропсихических расстройств, особенно среди детей и подростков. Одним из самых часто встречающихся побочных эффектов приема длительных курсов нейролептиков являются медикаментозно индуцированные гиперкинезы. Для детей риск получить побочные эффекты в виде гиперкинезов при лечении нейролептиками составляет 16.1 % для рисперидона и 27.3 % для арипипразола.

Молекулярные механизмы формирования наиболее тяжелых видов гиперкинезов, L-ДОФА- и нейролептик-индуцированной тардивной дискинезии, не вполне ясны, но основная рабочая

гипотеза – это компенсаторное увеличение количества дофаминовых D1- и D2-рецепторов и развитие гиперчувствительности D1-рецепторов (Bezard et al., 2001). Появились первые доказательства, что эта гиперчувствительность реализуется через активацию сигнального пути mTOR (Santini et al., 2009). Но известно, что значительное количество мутаций, приводящих к расстройствам аутистического спектра (РАС), также связано с гиперактивацией сигнального пути mTOR. И, поскольку основной патологией, подлежащей коррекции нейролептиками в детском возрасте, в настоящее время являются РАС, возможно, что столь высокий процент побочных эффектов связан не только со спецификой самих препаратов, но и с метаболическими и генетическими особенностями детей с РАС, предрасположенных к формированию подобных побочных эффектов.

Преимущества *Drosophila* как модельного объекта

Понимание принципов функционирования человеческого мозга является одним из главных вызовов современной биологической науке. Применение животных для моделирования заболеваний человека является одним из самых многообещающих подходов в трансляционной медицине, особенно когда речь идет о скрининге большого количества потенциальных лекарственных препаратов (*таблица*).

Сегодня исследователи все чаще используют модельные организмы с более просто организованным и адаптированным для экспериментальных манипуляций мозгом. К таким модельным объектам относится дрозофила. Мозг *D. melanogaster*, состоящий приблизительно из 100 000 нейронов, относительно мал, но при этом достаточно сложен для создания удовлетворительных моделей. Секвенирование геномов человека и дрозофилы выявило, что более 70 % локусов человека, связанных с развитием наследственных заболеваний, имеют аналоги у *D. melanogaster* (Reiter et al., 2001). Использование дрозофилы как модельного животного очень выгодно с экономической точки зрения (дешевизна корма, возможность добавлять непосредственно в корм все необходимые препараты, высокая скорость воспроизводства и роста мух). На дрозофиле уже был успешно смоделирован ряд заболеваний человека (Fernandez-Funez et al., 2015; McGurk et al., 2015; Gáliková et al., 2018; Xiong, Yu, 2018), в том числе было создано несколько моделей РАС (Ueoka et al., 2019), но, насколько нам известно, лекарственно-индуцированные гиперкинезы вообще и тардивная дискинезия в частности еще не моделировалась на дрозофиле, хотя существуют предпосылки для успеха работы в этом направлении. Известно, что дофаминовая система, включая транспортные белки, ферменты биосинтеза и везикулы, консервативна от *Drosophila* до млекопитающих, также было показано, что дофаминовые рецепторы *Drosophila* функционируют как ауторецепторы и регулируют высвобождение дофамина (Vickrey, Venton, 2011). Более того, было показано, что агонисты D2-рецепторов (бромокриптин и квинпирол) уменьшают стимулированное выделение дофамина, а антагонисты D2-рецепторов (флупентиксол, бутакламол и галоперидол) увеличивают выделение дофамина у дрозофилы (Vickrey, Venton, 2011). Это сходство в функциональной активности дофаминовых рецепторов млекопитающих и *Drosophila* делает муху привлекательной для моделирования заболеваний, связанных с нарушениями в дофаминовой системе, например, тардивной дискинезии.

Сравнение мыши (*Mus musculus*) и дрозофилы (*D. melanogaster*) как модельных организмов (из Ueoka et al., 2019)

Comparison of mouse (*Mus musculus*) and *Drosophila* (*D. melanogaster*) as model organisms (from Ueoka et al., 2019)

Параметр	Мышь	Дрозофила
Размер генома, Gbp	2.8	0.14
Общие белок-кодирующие последовательности по сравнению с человеком, %	90	50
Совпадение генов, связанных с заболеваниями человека, %	65	75
Нейрональные клетки / мозг	1×10^5	7×10^7
Сложное поведение	+++	+
Время генерации, дней	50	10
Полногеномный скрининг	+	+++
Плодовитость потомков на самку	10	100
Этическое ограничение	+++	+

Сигнальный путь mTOR и РАС: краткие сведения

Сигнальный путь mTOR интегрирует множество внутриклеточных и экстраклеточных сигналов, включая кислород, факторы роста, нутриенты, стресс, инфекции, и вовлечен в регуляцию иммунного ответа, аутофагии, анаболического клеточного роста и пролиферации (в норме и при онкологии), а также долговременной синаптической пластичности и памяти. Протеинкиназа mTOR действует как центральный компонент двух мультибелковых комплексов: mTORC1 и mTORC2, – которые различаются композицией белков и субстратами. В норме трансляция, регулируемая mTOR, слегка ингибирована, и в большинстве случаев мутационное повреждение хотя бы одного из звеньев сигнального пути mTOR, повышающее трансляцию, приводит к нарушениям синаптической пластичности и поведения. С нарушениями регуляции локальной трансляции в дендритах связаны следующие моногенные РАС: нейрофиброматоз 1-го типа, синдром Нунана, синдром Костелло, синдром Каудена, туберозный склероз, синдром ломкой Х-хромосомы, синдром Ретта (Zoghbi, Bear, 2012). Два заболевания из этого списка уже были смоделированы на *Drosophila*, остановимся на них немного подробнее.

Модель синдрома ломкой Х-хромосомы

Синдром ломкой Х-хромосомы (СЛХ) диагностируется у 5–10 % детей с РАС и обычно характеризуется глубоким аутизмом со сниженным интеллектом. Подавляющее большинство пациентов с СЛХ – мужского пола, фенотипические проявления синдрома в этом случае весьма значительны и включают макроорхидизм, увеличенный размер ушей, асимметричные черты лица, увеличенные руки, часто – аномалии соединительной ткани, митраль-

ного клапана и аорты. У трети женщин-носительниц этой мутации при отсутствии каких-либо иных фенотипических проявлений снижен интеллект (Zoghbi, Bear, 2012).

Фенотип СЛХ вызывается транскрипционным сайленсингом гена *FMR1*, в 5′ нетранслируемом районе которого содержится нестабильный при передаче в поколениях CGG повтор. В норме количество CGG повторов не превышает 55, при СЛХ количество повторов достигает 200 и более, что приводит к метилированию всего промоторного района гена *FMR1*, сайленсингу гена, следовательно, отсутствию его белкового продукта FMRP. Функции FMRP включают транспорт большого количества мРНК в дендриты, прямую регуляцию стабильности некоторых из этих мРНК, приводящую чаще всего к ингибированию трансляции (Bagni, Oostra, 2013).

В экспериментах с модельными мышами, у которых нокаутирован ген, гомологичный *FMR1* (*Fmr1 KO*), было показано повышение базального уровня белкового синтеза в гиппокампе. Попытки скорректировать избыточный биосинтез белка в синапсах мышей с СЛХ были предприняты с использованием негативных регуляторов метаботрофных рецепторов глутамата (mGluR1 и mGluR5). В настоящее время по крайней мере 4 различных препарата, являющихся негативными регуляторами mGluR5, находятся на различных стадиях клинических испытаний для коррекции аберрантного поведения при СЛХ (Ebrahimi-Fakhari, Sahin, 2015).

Для дрозофил, мутантных по гену *dFMR1*, показано повышение уровня дофамина в мозге (Zhang et al., 2005). Эти мутанты являются хорошей моделью СЛХ человека, так как характеризуются нарушениями в циркадных ритмах и половом поведении самцов (Dockendorff et al., 2002; McBride et al., 2005), а также в структуре и функционировании нейронов грибовидного тела, что соответствует нарушению архитектуры дендритов при СЛХ человека (Morales et al., 2002; Michel et al., 2004).

Делеция ортолога гена *FMR1* у дрозофилы также воспроизводила многие фенотипические проявления СЛХ человека. Кроме этого, было продемонстрировано, что данные делеционные мутанты дрозофилы по *FMR1* погибали в ходе раннего развития на корме, содержащем повышенную концентрацию глутамата, что согласуется с теорией ведущей роли избыточного глутаматного сигналлинга в фенотипе СЛХ (Chang et al., 2008). Используя данный летальный фенотип, авторы исследования протестировали около 2000 различных соединений на способность корректировать фенотип СЛХ и идентифицировали 9 соединений, которые позволяли мухам выживать на повышенной концентрации глутамата. Три из этих 9 соединений были связаны с GABA-сигналлингом. Оказалось, что активация рецепторов GABA смягчала проявление СЛХ как у модельных мышей (Pacey et al., 2009), так и у дрозофил (Chang et al., 2008). В настоящее время R-баклофен, селективный агонист GABA-рецепторов, успешно прошел третью фазу клинических испытаний (Ebrahimi-Fakhari, Sahin, 2015). Данные исследования подтверждают ценность моделирования заболеваний человека на *D. melanogaster*, особенно в случаях, когда необходимо протестировать большое количество потенциальных лекарственных препаратов.

Дальнейшее изучение СЛХ на модели дрозофилы показало, что селективная экспрессия белка dfmr1 в инсулин-продуцирующих клетках мозга дрозофилы компенсировала нарушения памяти, вызванные мутацией в *dFMR1*. У мух с этой мутацией также была обнаружена гиперактивация инсулинового сигнального пути, который, как известно, связан с mTOR. Авторы продемонстрировали, что известный препарат, назначаемый при некоторых формах диабета, метформин, также улучшал память у мутантных по *dFMR1* дрозофил. Это исследование показывает, что коррекция интеллектуальных и поведенческих нарушений при РАС возможна даже с помощью известных и прошедших клинические испытания препаратов (Monyak et al., 2017). Метформин, как было подтверждено в работе X. Liu с коллегами (Liu et al., 2014), прямо ингибирует mTOR, усиливая ассоциацию PRAS40 с RAPTOR – одним из основных компонентов mTORC1-комплекса, что дополнительно усиливает позиции mTOR-ингибиторов как возможных препаратов для коррекции аутичного поведения и тардивной дискинезии.

Модель туберозного склероза

Туберозный склероз – это мультисистемное расстройство, характерной чертой которого являются доброкачественные опухоли (гамартомы), расположенные во многих органах и тканях, чаще всего в мозге, на коже, на глазах, в почках и в сердце (Curatolo et al., 2008). Психоневрологические проявления туберозного склероза очень разнообразны: у некоторых пациентов они полностью отсутствуют, другие демонстрируют значительное снижение интеллекта и судороги; около половины пациентов соответствуют критериям РАС (Крапивкин, Дорофеева, 2011; Zoghbi, Bear, 2012). Установлено, что на долю туберозного склероза приходится 5 % РАС (Curatolo et al., 1991).

Туберозный склероз вызывают мутации в двух генах, *TSC1* и *TSC2*, причем от 15 до 50 %, в зависимости от конкретного гена, приходится на спорадические мутации (Curatolo et al., 2008). Вероятность возникновения аутизма у детей с туберозным склерозом, имеющих мутацию в гене *TSC2*, выше, чем у пациентов с мутацией гена *TSC1* (Bolton, 2004). Продукты генов *TSC1* и *TSC2*, гамартин и туберин соответственно, формируют гетеродимерный комплекс, который является негативным регулятором mTOR. В отсутствие ингибирования со стороны TSC1/2 mTOR чрезмерно стимулирует клеточный рост и пролиферацию, мутации как *TSC1*, так и *TSC2* в гомозиготном состоянии летальны для эмбрионов.

В экспериментах на модельных животных было показано, что РАС и снижение интеллекта у больных туберозным склерозом, скорее всего, не связаны с эпилепсией и формированием доброкачественных опухолей. Особенно интересный фенотип был обнаружен у мышей Tsc2+/–, которые продемонстрировали нарушения синаптической пластичности и поведения при отсутствии судорог и избыточного разрастания нервной ткани (Ehninger et al., 2008). У данных мышей была усилена поздняя фаза длительной потенциации, как известно, требующая интенсивного белкового синтеза, но именно повышение уровня биосинтеза белка характеризует повышенную активность mTOR.

Туберозный склероз был также смоделирован на *D. melanogaster*, но в этом случае исследователи гиперэкспрессировали GTPазу Rheb, опосредующую действие Tsc-комплекса на mTOR, чтобы гиперактивировать сигнальный путь Tsc-Rheb-TOR. Гиперэкспрессия Rheb вызывала как набор морфологических изменений (увеличенные размеры аксонов и тела клеток в грибовидном теле мух), так и поведенческие нарушения (нарушение долговременной пищевой памяти). Авторы пришли к выводу, что данная модель отражает фенотип туберозного склероза человека и может быть полезна в дальнейших исследованиях (Brown et al., 2012).

У всех модельных линий мышей, мутантных по *TSC1* или *TSC2*, поведенческие и молекулярные нарушения устранялись после применения mTOR-ингибиторов, таких как эверолимус и сиролимус (рапамицин) (Meikle et al., 2008; Ehninger, Silva, 2011; Tsai, Sahin, 2011). Особенно интересно, что даже у взрослых мышей Tsc2+/– после лечения рапамицином восстановились как длительная потенциация, так и поведение и обучаемость (Ehninger et al., 2008), что доказывает обратимость поведенческих нарушений при аутизме. В настоящее время эверолимус одобрен американской Food and Drug Administration для лечения проявлений туберозного склероза, не относящихся к неврологическим, и проходят испытания этого препарата для лечения нейрокогнитивных нарушений у детей (Ebrahimi-Fakhari, Sahin, 2015).

Моделирование лекарственно-индуцированных гиперкинезов на животных

Использование животных для моделирования лекарственно-индуцированных гиперкинезов имеет 25-летнюю историю. Наиболее информативной и близкородственной человеку считается модель на приматах (макаках или бабуинах), позже для этой цели стали использоваться крысы и трансгенные мыши. Обычно для моделирования гиперкинезов у животных проводятся длительные курсы приема галоперидола или более короткие курсы L-ДОФА (Blanchet et al., 2012). До последнего времени не существовало удовлетворительной модели молекулярных механизмов тардивной дискинезии и способов ее коррекции, это состояние часто бывает необратимым (Blanchet et al., 2012). Основной рабочей гипотезой считалось компенсаторное увеличение количества дофаминовых D1- и D2-рецепторов и развитие гиперчувствительности D1-рецепторов. Также предполагалось, что большую роль играет оксидативный стресс, индуцируемый нейролептиками, и генетическая предрасположенность пациента (Cho, Lee, 2013; Lanning et al., 2016).

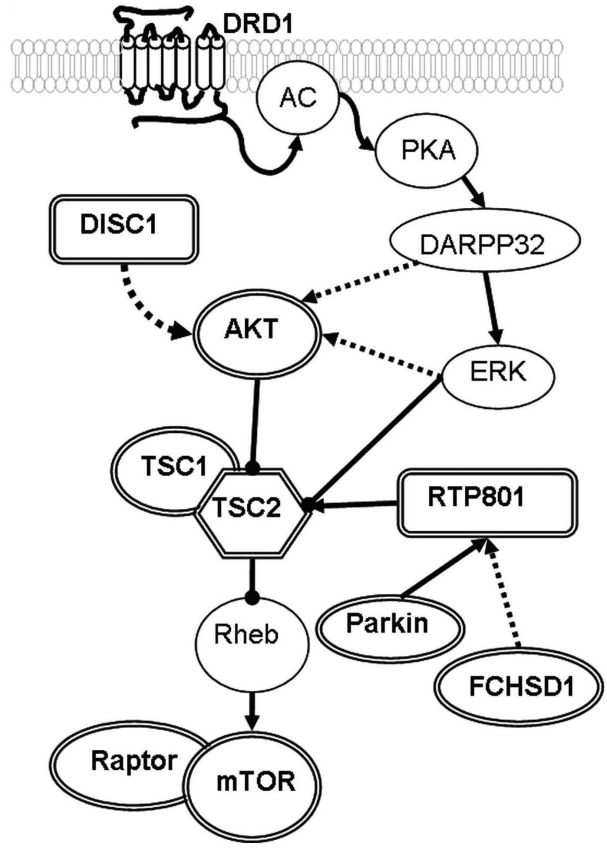
Российская школа психиатрии связывает возникновение тардивной дискинезии как с эксайтотоксичностью глутамата (повышенная цитотоксичность возбуждающих нейротрансмиттеров), так и с нарушениями дофаминергической гиперчувствительности, баланса между дофаминергической и холинергической системами, а также дисфункцией GABAергических механизмов (Ivanova et al., 2015; Ivanova, Loonen, 2016).

Консервативность дофаминовой системы *Drosophila*

Известно, что дофаминовая система, включая транспортные белки, ферменты биосинтеза и везикулы, консервативна от *Drosophila* до млекопитающих (Sugamori et al., 1995; Hearn et al., 2002). Два семейства G-протеин-сопряженных рецепторов опосредуют физиологические функции дофамина: активирующие (D1-подобные) и ингибирующие (D2-подобные) синтез АТФ и приводящие, соответственно, к активации или ингибированию генов-мишеней (Vallone et al., 2000). Показано, что агонист центральных и периферических D2-рецепторов человека – бромокриптин (De Leeuw Van Weenen et al., 2010) – эффективно стимулирует D2-рецепторы дрозофилы (Pendleton et al., 2002), изменяя активность ферментов синтеза дофамина (Bogomolova et al., 2010) и повышая двигательную активность (Draper et al., 2007; Lee et al., 2013). Также показана регуляция метаболизма дофамина у дрозофилы посредством бутакламола (Karpova et al., 2012; Rauschenbach et al., 2012) – антагониста дофаминовых рецепторов человека (Pugsley, Lippmann, 1977). Особо стоит отметить показанную для дрозофилы чувствительность к антагонисту D2-рецепторов метоклопрамиду (Bogomolova et al., 2010), длительный прием которого сопряжен с риском возникновения у пациентов тардивной дискинезии (Tesche et al., 2006). Было показано, что антагонисты D2-рецепторов бутакламол и галоперидол повышают высвобождение дофамина (Vickrey, Venton, 2011).

Взаимодействие дофаминового сигналлинга и путей регуляции mTOR

Дофаминовый сигналлинг у дрозофилы также прямо связан с памятью и обучением. Было показано, что из двух типов дофаминовых рецепторов (dDA1 и DAMB), высоко экспрессируемых в грибовидном теле, dDA1 участвуют в формировании памяти, а



Сигнальный путь DRD1/ERK/mTOR. Влияние дофамина на DRD1 приводит к активации PKA/DARPP32, что, в свою очередь, стимулирует ERK. Активация ERK способствует активации mTOR путем прямого ингибирования TSC2 или косвенного взаимодействия с AKT. TSC2 строго регулируется с помощью RTP801 (ген *DDIT4*), который, в свою очередь, зависит от активности Parkin (ген *PARK2*) и FCHSD1. Поскольку активность mTOR зависит от AKT, регулятор активности AKT DISC1, связанный с шизофренией, также был включен в путь (Mas et al., 2014).

The DRD1/ERK/mTOR pathway. The effect of dopamine on the DRD1 machinery results in activation of PKA/DARPP32 leading to ERK stimulation. Activation of ERK c mTOR by direct inhibition of TSC2 or indirect interaction with AKT. TSC2 is heavily regulated by RTP801 (gene name *DDIT4*) which in turns depends on Parkin (gene name *PARK2*) and FCHSD1 activity. DISC1, a regulator of AKT activity related to schizophrenia, has been included in the pathway (Mas et al., 2014).

DAMB обеспечивают забывание (Berry et al., 2012). Пресинаптические и постсинаптические (находящиеся в грибовидном теле) D2-рецепторы также необходимы для формирования памяти, и подавление их экспрессии при помощи РНК-интерферренции приводит к нарушениям в обучаемости (Qi, Lee, 2014).

Мутация в гене дофаминового транспортера, обеспечивающего прохождение дофамина через мембрану в синаптическую щель, приводит к нарушениям двигательной активности по типу, характерному для PAC (Hamilton et al., 2013), причем нарушения, которые можно вызвать у *D. melanogaster* повышенной экспрессией дофаминового транспортера, поддаются терапии галоперидолом (Chang et al., 2006).

Считается, что дискинезия, вызываемая L-ДОФА и нейролептиками, имеет сходный механизм. Участие генной сети mTOR в вызываемой антипсихотиками дискинезии было показано на выборке из 243 пациентов, в анализ было включено только 9 генов из mTOR (Mas et al., 2014). Затем исследователи подтвердили различия в уровне экспрессии генов пути mTOR и уровне фосфорилирования белков этого сигнального пути на модельных животных (Mas et al., 2016). Сигнальный путь DRD1 включает активацию пути mTOR – ключевого регулятора транскрипции и трансляции (*рисунок*). Активация киназы p70S6 считается критической для возникновения дискинезии, вызванной L-ДОФА, и связана с физиологией и патологией нервной системы (Mas et al., 2014).

Более подробно молекулярные механизмы L-ДОФА-индуцируемой дискинезии были проанализированы S. Subramaniam и его коллегами (Subramaniam et al., 2012). Болезнь Паркинсона вызывается дегенерацией дофаминергических нейронов среднего мозга, и L-ДОФА является наиболее используемым препаратом для коррекции этой патологии. Авторы предположили, что L-ДОФА может вызывать моторные побочные эффекты (дискинезию) через D1-рецепторы стриатума, которые передают сигнал через протеинкиназу A и DARPP-32 на Erk1/2 и/или GluR1 – рецептор глутамата, все из которых являются регуляторами mTOR. Но это предположение не получило экспериментального подтверждения, и авторы доказали, что L-ДОФА-индуцируемая дискинезия возникает как следствие физиологического связывания Rhes (во всех остальных структурах мозга – Rheb) с mTOR в стриатуме человека. Рапамицин и другие рапалоги-ингибиторы mTOR снимали побочные эффекты в виде тардивной дискинезии, но не затрагивали собственно корректирующее действие L-ДОФА. Токсичность рапамицина, который также является сильным иммуносупрессором, не обещает его широкого применения для лечения тардивной дискинезии, но препараты, блокирующие связывание Rhes с mTOR могли бы быть очень удачным выбором, так как Rhes не встречается в иных структурах мозга, кроме стриатума (Subramaniam et al., 2012).

Следует отметить, что в экспериментах на модельных животных именно рапамицин был использован для коррекции аутичного поведения, и во многих работах было сделано предположение о решающей роли нарушения регуляции mTOR в формировании фенотипа аутизма (Ehninger, Silva, 2011; Tsai, Sahin, 2011; Subramaniam et al., 2012; Xiong et al., 2012). Следовательно, активация mTOR вследствие тардивной дискинезии может утяжелять фенотип аутизма и/или дискинезия должна быстрее проявляться у некоторых аутистов, изначально имеющих гиперактивированный mTOR.

Заключение

Распространение различных видов тяжелых гиперкинезов как побочного эффекта возрастающего использования нейролептиков и L-ДОФА делает важной задачу поиска препаратов, корректирующих лекарственно вызванную дискинезию. Согласно литературным данным, они могут оказаться также корректорами поведения для некоторой части пациентов с расстройствами аутистического спектра. Поиск препаратов для механизм-обоснованной терапии аутизма является одним из актуальных направлений современной нейробиологии, и создание модели лекарственно-индуцированных гиперкинезов на *Drosophila* могло бы стать одним из перспективных направлений в этой области.

Список литературы / References

Крапивкин А.И., Дорофеева М.Ю. Нарушения умственного развития и поведения у детей с туберозным склерозом, Российский вестник перинатологии и педиатрии. 2011;(4):78-83.

[Krapivkin A.I., Dorofeeva M.Yu. Mental retardation and behavioral disorders in children with tuberous sclerosis *Ros. Vestn. Perinatol. Pediat.* 2011;(4):78-83. (In Russian)]

Bagni C., Oostra B.A. Fragile X syndrome: from protein function to therapy. *Am. J. Med. Genet. Part A.* 2013;161(11):2809-2821. DOI: 10.1002/ajmg.a.36241.

Berry J.A., Cervantes-Sandoval I., Nicholas E.P., Davis R.L. Dopamine is required for learning and forgetting in *Drosophila*. *Neuron.* 2012;74(3):530-542. DOI: 10.1016/j.neuron.2012.04.007.

Bezard E., Brotchie J.M., Gross C.E. Pathophysiology of levodopa-induced dyskinesia: potential for new therapies. *Nat. Rev. Neurosci.* 2001;2(8):577-588. DOI: 10.1038/35086062.

Blanchet P.J., Parent M.T., Rompré P.H., Lévesque D. Relevance of animal models to human tardive dyskinesia. *Behav. Brain Funct.* 2012;8(1):12. DOI: 10.1186/1744-9081-8-12.

Bogomolova E.V., Adonyeva N.V., Shumnaja L.V., Rauschenbach I.Yu., Gruntenko N.E. Suppression of dopamine D2-like receptors activates alkaline phosphatase in *Drosophila*. *Doklady Biological Sciences.* 2010;435(1):404-406. DOI: 10.1134/S0012496610060098.

Bolton P.F. Neuroepileptic correlates of autistic symptomatology in tuberous sclerosis. *Ret. Dev. Disabil. Res. Rev.* 2004;10(2):126-131. DOI: 10.1002/mrdd.20024.

Brown H.L.D., Kaun K.R., Edgar B.A. The small GTPase Rheb affects central brain neuronal morphology and memory formation in *Drosophila*. *PLOS One.* 2012;7(9):e44888. DOI: 10.1371/journal.pone.0044888.

Chang H.Y., Grygoruk A., Brooks E.S., Ackerson L.C., Maidment N.T., Bainton R.J., Krantz D.E. Overexpression of the *Drosophila* vesicular monoamine transporter increases motor activity and courtship but decreases the behavioral response to cocaine. *Mol. Psychiatry.* 2006;11(1):99-113. DOI: 10.1038/sj.mp.4001742.

Chang S., Bray S.M., Li Z., Zarnescu D.C., He C., Jin P., Warren S.T. Identification of small molecules rescuing fragile X syndrome phenotypes in *Drosophila*. *Nat. Chem. Biol.* 2008;4(4):256-263. DOI: 10.1038/nchembio.78.

Cho C.H., Lee H.J. Oxidative stress and tardive dyskinesia: pharmacogenetic evidence. *Prog. Neuropsychopharmacol. Biol. Psychiatry.* 2013;46:207-213. DOI: 10.1016/j.pnpbp.2012.10.018.

Curatolo P., Bombardieri R., Jozwiak S. Tuberous sclerosis. *Lancet.* 2008; 372(9639):657-668. DOI: 10.1016/S0140-6736(08)61279-9.

Curatolo P., Cusmai R., Cortesi F., Chiron C., Jambaque I., Dulac O. Neuropsychiatric aspects of tuberous sclerosis. *Ann. NY Acad. Sci.* 1991;615:8-16. DOI: 10.1111/j.1749-6632.1991.tb37743.x.

De Leeuw van Weenen J.E., Parlevliet E.T., Maechler P., Havekes L.M., Romijn J.A., Ouwens D.M., Pijl H., Guigas B. The dopamine receptor D2 agonist bromocriptine inhibits glucose-stimulated insulin secretion by direct activation of the α2-adrenergic receptors in beta cells. *Biochem. Pharmacol.* 2010;79(12):1827-1836. DOI: 10.1016/j.bcp.2010.01.029.

Dockendorff T.C., Su H.S., McBride S.M., Yang Z., Choi C.H., Siwicki K.K., Sehgal A., Jongens T.A. *Drosophila* lacking *dfmr1* activity show defects in circadian output and fail to maintain courtship interest. *Neuron.* 2002;34(6):973-984. DOI: 10.1016/s0896-6273(02)00724-9.

Draper I., Kurshan P.T., McBride E., Jackson F.R., Kopin A.S. Locomotor activity is regulated by D2-like receptors in *Drosophila*: an anatomic and functional analysis. *Dev. Neurobiol.* 2007;67(3):378-393. DOI: 10.1002/dneu.20355.

Ebrahimi-Fakhari D., Sahin M. Autism and the synapse: emerging mechanisms and mechanism-based therapies. *Curr. Opin. Neurol.* 2015;28(2):91-102. DOI: 10.1097/WCO.0000000000000186.

Ehninger D., Han S., Shilyansky C., Zhou Y., Li W., Kwiatkowski D.J., Ramesh V., Silva A.J. Reversal of learning deficits in a Tsc2+/– mouse model of tuberous sclerosis. *Nat. Med.* 2008;14(8):843-848. DOI: 10.1038/nm1788.

Ehninger D., Silva A.J. Rapamycin for treating Tuberous sclerosis and Autism spectrum disorders. *Trends Mol. Med.* 2011;17(2):78-87. DOI: 10.1016/j.molmed.2010.10.002.

Fernandez-Funez P., de Mena L., Rincon-Limas D.E. Modeling the complex pathology of Alzheimer's disease in *Drosophila*. *Exp. Neurol.* 2015;274:58-71. DOI: 10.1016/j.expneurol.2015.05.013.

Gáliková M., Klepsatel P. Obesity and aging in the *Drosophila* model. *Int. J. Mol. Sci.* 2018;19(7):1896. DOI: 10.3390/ijms19071896.

Hamilton P.J., Campbell N.G., Sharma S., Erreger K., Herborg Hansen F., Saunders C., Belovich A.N., NIH ARRA Autism Sequencing Consortium, Sahai M.A., Cook E.H., Gether U., McHaourab H.S., Matthies H.J., Sutcliffe J.S., Galli A. *De novo* mutation in the dopamine transporter gene associates dopamine dysfunction with autism spectrum disorder. *Mol. Psychiatry.* 2013;18(12):1315-1323. DOI: 10.1038/mp.2013.102.

Hearn M.G., Ren Y., McBride E.W., Reveillaud I., Beinborn M., Kopin A.S. A *Drosophila* dopamine 2-like receptor: Molecular characterization and identification of multiple alternatively spliced variants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2002;99(22):14554-14559. DOI: 10.1073/pnas.202498299.

Ivanova S.A., Loonen A.J.M. Levodopa-induced dyskinesia is related to indirect pathway medium spiny neuron excitotoxicity: A hypothesis based on an unexpected finding. *Parkinson's Disease.* V. 2016, Article ID 6461907, 5 pages. DOI: 10.1155/2016/6461907.

Ivanova S.A., Toshchakova V.A., Filipenko M.L., Fedorenko O.Y., Boyarko E.G., Boiko A.S., Semke A.V., Bokhan N.A., Aftanas L.I., Loonen A.J. Cytochrome P450 1A2 co-determines neuroleptic load and may diminish tardive dyskinesia by increased inducibility. *World J. Biol. Psychiatry.* 2015;16(3):200-205. DOI: 10.3109/15622975.2014.995222.

Karpova E.K., Bogomolova E.V., Romanova I.V., Gruntenko N.E., Rauschenbach I.Yu. Role of DopR in the molecular mechanism of the dopamine control of juvenile hormone metabolism in female *Drosophila*. *Russian J. Genet.* 2012;48(8):851-854. DOI: 10.1134/S102279541207006X.

Lanning R.K., Zai C.C., Müller D.J. Pharmacogenetics of tardive dyskinesia: an updated review of the literature. *Pharmacogenomics.* 2016;17(12):1339-51. DOI: 10.2217/pgs.16.26.

Lee G., Kikuno K., Bahn J.H., Kim K.M., Park J.H. Dopamine D2 receptor as a cellular component controlling nocturnal hyperactivities in *Drosophila melanogaster*. *Chronobiol. Int.* 2013;30(4):443-459. DOI: 10.3109/07420528.2012.741169.

Liu X., Chhipa R.R., Pooya S., Wortman M., Yachyshin S., Chow L.M., Kumar A., Zhou X., Sun Y., Quinn B., McPherson C., Warnick R.E., Kendler A., Giri S., Poels J., Norga K., Viollet B., Grabowski G.A., Dasgupta B. Discrete mechanisms of mTOR and cell cycle regulation by AMPK agonists independent of AMPK. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2014;111(4):E435-E444. DOI: 10.1073/pnas.1311121111.

Mas S., Gassó P., Boloc D., Rodriguez N., Mármol F., Sánchez J., Bernardo M., Lafuente A. Network analysis of gene expression in mice provides new evidence of involvement of the mTOR pathway in antipsychotic-induced extrapyramidal symptoms. *Pharmacogenomics J.* 2016;16:293-300. DOI: 10.1038/tpj.2015.48.

Mas S., Gassóa P., Rittera M.A., Malagelada C., Bernardo M., Lafuente A. Pharmacogenetic predictor of extrapyramidal symptoms induced by antipsychotics: multilocus interaction in the mTOR pathway. *Eur. Neuropsychopharmacol.* 2014;25(1):51-59. DOI: 10.1016/j.euroneuro.2014.11.011.

McBride S.M., Choi C.H., Wang Y., Liebelt D., Braunstein E., Ferreiro D., Sehgal A., Siwicki K.K., Dockendorff T.C., Nguyen H.T., McDonald T.V., Jongens T.A. Pharmacological rescue of synaptic plasticity, courtship behavior, and mushroom body defects in a *Drosophila* model of fragile X syndrome. *Neuron.* 2005;45(5):753-764. DOI: 10.1016/j.neuron.2005.01.038.

McGurk L., Berson A., Bonini N.M. *Drosophila* as an *in vivo* model for human neurodegenerative disease. *Genetics.* 2015;201(2):377-402. DOI: 10.1534/genetics.115.179457.

Meikle L., Pollizzi K., Egnor A., Kramvis I., Lane H., Sahin M., Kwiatkowski D.J. Response of a neuronal model of tuberous sclerosis to mammalian target of rapamycin (mTOR) inhibitors: effects on mTORC1 and Akt signaling lead to improved survival and function. *J. Neurosci.* 2008;28(21):5422-5432. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.0955-08.2008.

Michel C.I., Kraft R., Restifo L.L. Defective neuronal development in the mushroom bodies of *Drosophila* fragile X mental retardation 1 mutants. *J. Neurosci.* 2004;24(25):5798-5809. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.1102-04.2004.

Monyak R.E., Emerson D., Schoenfeld B.P., Zheng X., Chambers D.B., Rosenfelt C., Langer S., Hinchey P., Choi C.H., McDonald T.V., Bolduc F.V., Sehgal A., McBride S.M.J., Jongens T.A. Insulin signaling misregulation underlies circadian and cognitive deficits in a *Drosophila* fragile X model. *Mol. Psychiatry.* 2017;22(8):1140-1148. DOI: 10.1038/mp.2016.51.

Morales J., Hiesinger P.R., Schroeder A.J., Kume K., Verstreken P., Jackson F.R., Nelson D.L., Hassan B.A. *Drosophila* fragile X protein, DFXR, regulates neuronal morphology and function in the brain. *Neuron.* 2002;34(6):961-972. DOI: 10.1016/s0896-6273(02)00731-6.

Pacey L.K., Heximer S.P., Hampson D.R. Increased $GABA_B$ receptor-mediated signaling reduces the susceptibility of fragile X knockout mice to audiogenic seizures. *Mol. Pharmacol.* 2009;76(1):18-24. DOI: 10.1124/mol.109.056127.

Pendleton R.G., Parvez F., Sayed M., Hillman R. Effects of pharmacological agents upon a transgenic model of Parkinson's disease in *Drosophila melanogaster*. *J. Pharmacol. Exp. Ther.* 2002;300(1):91-96. DOI: 10.1124/jpet.300.1.91.

Pugsley T.A., Lippmann W. Effect of butaclamol, a new neuroleptic, on serotoninergic mechanisms. *J. Pharm. Pharmacol.* 1977;29(3):135-138. DOI: 10.1111/j.2042-7158.1977.tb11269.x.

Qi C., Lee D. Pre- and postsynaptic role of dopamine D2 receptor DD2R in *Drosophila* olfactory associative learning. *Biology.* 2014;3(4):831-845. DOI: 10.3390/biology3040831.

Rauschenbach I.Yu., Bogomolova E.V., Karpova E.K., Shumnaya L.V., Gruntenko N.E. The role of D1-like receptors in the regulation of juvenile hormone synthesis in *Drosophila* females with increased dopamine level. *Doklady Biochemistry Biophysics.* 2012;446(1):231-234. DOI: 10.1134/S1607672912050134.

Reiter L.T., Potocki L., Chien S., Gribskov M., Bier E. A systematic analysis of human disease-assotiated gene sequences in *Drosophila melanogaster*. *Genome Res.* 2001;11(6):1114-1125. DOI: 10.1101/gr.169101.

Santini E., Heiman M., Greengard P., Valjent E., Fisone G. Inhibition of mTOR signaling in Parkinson's disease prevents L-DOPA-induced dyskinesia. *Sci. Signal.* 2009;2(80):ra36. DOI: 10.1126/scisignal.2000308.

Subramaniam S., Napolitano F., Mealer R.G., Kim S., Errico F., Barrow R., Shahani N., Tyagi R., Snyder S.H., Usiello A. Rhes, a striatal-enriched small G protein, mediates mTOR signaling and L-DOPA-induced dyskinesia. *Nat. Neurosci.* 2012;15(2):191-193. DOI: 10.1038/nn.2994.

Sugamori K.S., Demchyshyn L.L., McConkey F., Forte M.A., Niznik H.B. A primordial dopamine D1-like adenylyl cyclase-linked receptor from *Drosophila melanogaster* displaying poor affinity for benzazepines. *FEBS Lett.* 1995;362(2):131-138. DOI: 10.1016/0014-5793(95)00224-w.

Tesche S., Henckell C., Metternich F.U. Medikamentöse Therapie bei postoperativer Übelkeit und Erbrechen in der HNO: Metoclopramid bei umstrittener Wirksamkeit als Auslöser extrapyramidaler Störungen – ein Fallbeispiel. *Laryngo-Rhino-Otol.* 2006;85(11):824-826. DOI: 10.1055/s-2006-925015.

Tesche S., Henckell C., Metternich F.U. Therapy of postoperative nausea and vomiting in ENT – tardive dyskinesia as an adverse effect of metoclopramide – a case report. *Laryngo-Rhino-Otol.* 2006;85(11):824-826. DOI: 10.1055/s-2006-925015. (in German)]

Tsai P., Sahin M. Mechanisms of neurocognitive dysfunction and therapeutic considerations in tuberous sclerosis complex. *Curr. Opin. Neurol.* 2011;24(2):106-13. DOI: 10.1097/WCO.0b013e32834451c4.

Ueoka I., Pham H.T.N., Matsumoto K., Yamaguchi M. Autism spectrum disorder-related syndromes: modeling with *Drosophila* and *Rodents*. *Int. J. Mol. Sci.* 2019;20(17):4071. DOI: 10.3390/ijms20174071.

Vallone D., Picetti R., Borrelli E. Structure and function of dopamine receptors. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2000;24(1):125-132. DOI: 10.1016/S0149-7634(99)00063-9.

Vickrey T.L., Venton B.J. *Drosophila* Dopamine2-like receptors function as autoreceptors. *ACS Chem. Neurosci.* 2011;2(12):723-729. DOI: 10.1021/cn200057k.

Xiong Q., Oviedo H.V., Trotman L.C., Zador A.M. PTEN regulation of local and long-range connections in mouse auditory cortex. *J. Neurosci.* 2012;32(5):1643-52. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.4480-11.2012.

Xiong Y., Yu J. Modeling Parkinson's Disease in *Drosophila*: What have we learned for dominant traits? *Front. Neurol.* 2018;9:228. DOI: 10.3389/fneur.2018.00228.

Zhang Y.Q., Friedman D.B., Wang Z., Woodruff E. 3rd, Pan L., O'donnell J., Broadie K. Protein expression profiling of the *Drosophila* fragile X mutant brain reveals up-regulation of monoamine synthesis. *Mol. Cell. Proteomics.* 2005;4(3):278-290. DOI: 10.1074/mcp.M400174-MCP200.

Zoghbi H.Y., Bear M.F. Synaptic dysfunction in neurodevelopmental disorders associated with autism and intellectual disabilities. *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* 2012;4(3):1-23. DOI: 10.1101/cshperspect.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Адоньева Н.В., Трифонова Е.А., Грунтенко Н.Е. Перспективы моделирования лекарственно-индуцированных гиперкинезов на *Drosophila melanogaster*. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;5(1):6-12. DOI 10.18699/Letters2019-5-1.

For citation. Adonyeva N.V., Trifonova E.A., Gruntenko N.E. Prospects for the simulation of drug-induced hyperkinesis on *Drosophila melanogaster*. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;5(1):6-12. DOI 10.18699/Letters2019-5-1. (in Russian)

Поступила в редакцию 15.10.2019. После доработки 01.11.2019. Принята к публикации 11.11.2019.

Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;5(1):13-18
DOI 10.18699/Letters2019-5-2

pismavavilov.ru
DOI 10.18699/Letters2019-5-2

Полногеномное секвенирование культурных и дикорастущих форм винограда (*Vitis vinifera* L.)

Е.А. Григорьева ✉, М.М. Агаханов, И.В. Александрова, В.А. Волков

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), 190000, г. Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42, 44

© Авторы, 2019
✉ e.grigoreva@vir.nw.ru

Аннотация. Виноград является наиболее широко культивируемой и экономически важной плодовой культурой в мире. Развитие виноградарства предполагает создание коммерчески успешных сортов, устойчивых к фитопатогенам, способных плодоносить и вызревать в различных климатических условиях. Селекция винограда становится эффективнее с пониманием процессов доместикации, которое невозможно без наличия информации о геномной структуре вида. Эта информация открывает возможности применения методов геномной селекции, а также методов маркер-опосредованной селекции для поиска потенциально важных аллелей генов. Помимо этого становится возможным изучение некоторых эволюционных процессов винограда, таких как переход к обоеполому типу цветка в процессе доместикации. Статья рассматривает вопрос о состоянии исследований в области полногеномного секвенирования культурных форм и дикорастущих предков культурного винограда, приведена информация о текущем статусе геномных сборок и их статистических показателях.

Ключевые слова: виноград; полногеномное секвенирование; высокопроизводительное секвенирование; геномная сборка.

Благодарности. Исследования выполнены в рамках темы НИР № 0662-2019-0004 госзадания ВИР.

Whole genome sequencing of cultivated and wild varieties of grapevine (*Vitis vinifera* L.)

E.A. Grigoreva ✉, M.M. Agakhanov, I.V. Alexandrova, V.A. Volkov

Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), St. Petersburg, 190000, Russia

© Autors, 2019
✉ e.grigoreva@vir.nw.ru

Abstract. The Eurasian grapevine is one of the most widely cultivated and economically important fruit crop in the world. The development of commercially successful grapevine varieties is hampered by a lack of information about the structure of its genomes. In particular, this information is important for breeding of pathogen-resistance varieties that would be able to develop bunches under different climate conditions. The breeding of grapevine becomes more effective with an understanding of domestication processes which is impossible without knowledge of grapevine genome structure. This information provides an opportunity of applying methods of genomic and marker-assisted selection aimed at finding new important alleles. Besides, it becomes possible to study evolution processes of grapevine such us the changing of a flower type during domestication. This paper contains information about the current state of whole genome sequencing of cultivated grape and its wild progenitors.

Key words: grapevine; whole genome sequencing; NGS; genome assembly.

Виноград как культура

Вид *Vitis vinifera* L. включает в себя два подвида: виноград культурный *V. vinifera* L. ssp. *sativa* (DC.) Hegi и виноград дикорастущий *V. vinifera* ssp. *sylvestris* (Gmelin) Hegi. Многие авторы, опираясь на работы ботаника К.К. Гмелина (C. C. Gmelin), считают, что культурный виноград произошел от дикорастущего предка *V. vinifera* ssp. *sylvestris,* который в настоящее время считается практически исчезнувшим во многих местах первоначального ареала, что с каждым годом усложняет условия для его поиска (Ocete et al., 2008; Arnold et al., 2010). Основным фенотипическим признаком «диких виноградных лоз», отличающим дикий виноград от культурного, является двудомность (Негруль, 1968; Волынкин и др., 2009). Особи дикого винограда имеют или только мужские цветки с длинными прямыми тычинками и редуцированным пестиком, или

функционально женские цветки с хорошо развитым пестиком и короткими, отогнутыми вниз тычинками со стерильной пыльцой. Культурные сорта винограда в основном характеризуются гермафродитным типом цветка, и только сравнительно немногие из них имеют функционально женский цветок. Также стоит отметить, что ни при гибридизации, ни в результате инцухта появления особей с мужскими цветками не наблюдается (Бузин и др., 1937).

В процессе доместикации дикие формы винограда претерпели изменения, которые связывают с развитием виноделия и употреблением ягод в свежем виде. В процессе одомашнивания земледельцы учитывали содержание сахаров в ягодах и отбирали генотипы с более крупными, привлекательными, сладкими ягодами, это же приводило и к отбору гермафродитных форм, упрощавших возделывание культуры. В настоящее время обоеполый тип цветка – это основной признак, который отличает дикий виноград от культурного (Zecca et al., 2010).

Современный культурный виноград считается относительно недавним потомком дикорастущих форм, благодаря чему он должен сохранять многие генетические особенности, свойственные популяциям предков. Сравнение генотипов современных сортов с генотипами из дикорастущих популяций может показать, какие именно дикорастущие популяции являлись в прошлом объектом доместикации (Brown et al., 2009). Дикие родичи видов сельскохозяйственных культур имеют большое значение для селекционеров в качестве уникальных источников генетической изменчивости для использования в селекционных целях.

Доместикация винограда

Дикорастущий виноград был распространен в Южной Европе, а также в Западной Центральной Азии начиная с эпохи неолита. Согласно археологическим данным, первое введение в культуру винограда произошло на Ближнем Востоке (McGovern et al., 1996). Также одним из основных мест ранней доместикации винограда и зарождения виноделия считается территория Южного Кавказа (Азербайджан, Армения, Грузия) и восточные регионы Турции (Levadoux, 1956; Zohary, 1995; This et al., 2006). Вместе с тем некоторые исследования свидетельствуют о том, что имели место и вторичные события доместикации винограда в Средиземноморье (Aradhya et al., 2003; Grassi et al., 2003; Arroyo-García et al., 2006; Lopes et al., 2009; De Andrés et al., 2012).

На сегодняшний день, дикорастущие популяции винограда считаются, по большей части, смесью диких и культурных форм, а также спонтанных гибридов между ними (Lacombe et al., 2003; Laguna, 2003; This et al., 2006). Исследование генома винограда могло бы прояснить многие вопросы, связанные с эволюцией видов *Vitis* и их внутривидовым генетическом разнообразием. Так, например, был проведен анализ хлоропластного генома винограда; установлено, что его размер равен 160 928 п.н., а порядок и структура генов идентичны таковым во многих других растительных геномах (Arroyo-García et al., 2002). Однако внутривидовой полиморфизм хлоропластного генома был исследован без применения технологий высокопроизводительного секвенирования, лишь с помощью микросателлитных маркеров, которые выявляли полиморфизм 34 различных локусов. В результате как для *V. vinifera* ssp. *sativa*, так и для *V. vinifera* ssp. *sylvestris* были идентифицированы хлоротипы (хлоропластные гаплотипы), специфичные для конкретных географических регионов. Приуроченность различных типов хпДНК к определенным регионам также может прояснить вопрос о количестве событий доместикации (Gracía, 2013).

Состояние вопроса о полногеномном секвенировании культурного и дикорастущего винограда

Современные методы секвенирования можно разделить на три поколения: секвенирование методом терминации цепи (метод Сэнгера), секвенирование синтезом (Illumina) и секвенирование единичных молекул в реальном времени (SMRT, ONT). Метод терминации цепи был предложен в 1970-х гг. (Sanger et al., 1977) и усовершенствован в 1985 г. путем замены радиоактивной метки на нуклеотиды, конъюгированные с флуорохромами (Smith et al., 1986). Этот метод является экономически выгодным, хотя имеет ограничения в производительности: за один запуск в одном капилляре читается один фрагмент цепи ДНК при максимальной длине прочтения до 900 п.н.

Второе поколение секвенирования (Next Generation Sequencing, NGS), помимо повсеместно используемого секвенирования путем синтеза цепи, также включает в себя метод пиросеквенирования. Последний был впервые предложен в 1988 г. (Hyman, 1988), в его основе лежит механизм высвобождающегося пирофосфата при присоединении полимеразой нуклеотида, связывающегося с люциферазой, с последующей детекцией светового сигнала. Секвенаторы, основанные на такой технологии, имеют несколько большую производительность, однако не позволяют с высокой точностью определять нуклеотидный состав гомополимерных участков. Такой метод хорошо подходит для быстрого секвенирования коротких последовательностей ДНК и РНК, для выявления мутаций, что снижает время и стоимость исследования в сравнении с капиллярным электрофорезом (Montero et al., 2008). На данный момент полногеномное секвенирование по Сэнгеру и пиросеквенирование потеряли свою актуальность и уступили место более современным и дешевым методам, таким как секвенирование синтезом на Illumina. Секвенаторы данной технологии используют секвенирование на молекулярных кластерах с использованием флуоресцентно меченных предшественников, в своих последних вариантах позволяют получить до 6000 млрд нуклеотидов и до 20 млрд прочтений выходных данных, что существенно ускоряет работы по полногеномному секвенированию. Например, с использованием технологии Illumina был секвенирован геном *Picea abies* (L.) H. Karst., размер которого, по результатам сборки, оценивается в 19.6 млрд нуклеотидов (Nystedt et al., 2013).

Стоит отметить, что первая полногеномная сборка винограда была осуществлена с использованием метода секвенирования по Сэнгеру с дополнением методом пиросеквенирования (454 Life Science). Библиотеки для секвенирования были подготовлены по методу дробовика (whole genome sequencing, WGS). При использовании этого метода ДНК фрагментируют на мелкие участки (100–300 нуклеотидов) случайным образом, а затем секвенируют любым из методов.

Результаты полногеномного секвенирования культурных и дикорастущих форм винограда

Современные методы селекции экономически важных культур предполагают наличие информации об их геноме. Известно, что большинство признаков имеют полигенный характер, то есть

Таблица 1. Общая статистика геномной сборки *V. vinifera* (по результатам Jaillon et al., 2007)

Table 1. General characterization of whole genome assembly of *V. vinifera* (according to the results of Jaillon et al., 2007)

Статус сборки	Статус	Количество	NM, Кб	Длина, Кб	Размер, Мб	Процент в сборке
Контиги	Все полученные	19 577	65.9	557	467.5	–
Суперконтиги	Все полученные	3 514	2 065	12 675	487.1	100
	Привязанные к хромосомам	191	3 189	12 675	335.6	68.9
	Привязанные к хромосомам с физической ориентацией	143	3 827	12 675	296.9	60.9
Аннотация	Количество	Средний размер, п.н.	Общая длина, Мб	Проценты генома	%GC	
Генов	30 434	3 399	225.6	46.3	362	
Экзоны	149 351	130	33.6	6.9	44.5	
Интроны	118 917	213	178.6	36.7	34.7	
Межгенные регионы	30 453	3 544	2615	34.7	33.0	
тРНК*	600	73	0.04	NS	43.0	
микроРНК**	164	1 035	0.002	NS	35.9	
Ортология	Количество ортологичных белков	Средняя идентичность, %				
P. trichocarpa	12 996	72.7				
A. thaliana	11 404	65.5				
O. sativa	9 731	59.8				
Общие для эвдикот***	10 547					
Общие для магнолифит****	8 121					

* значения рассчитаны для экзонов
** консервативные семейства микроРНК
*** эвдикоты представлены *P. trichocarpa* и *A. thaliana*
**** магнолифиты представлены *P. trichocarpa*, *A. thaliana* и *O. sativa*

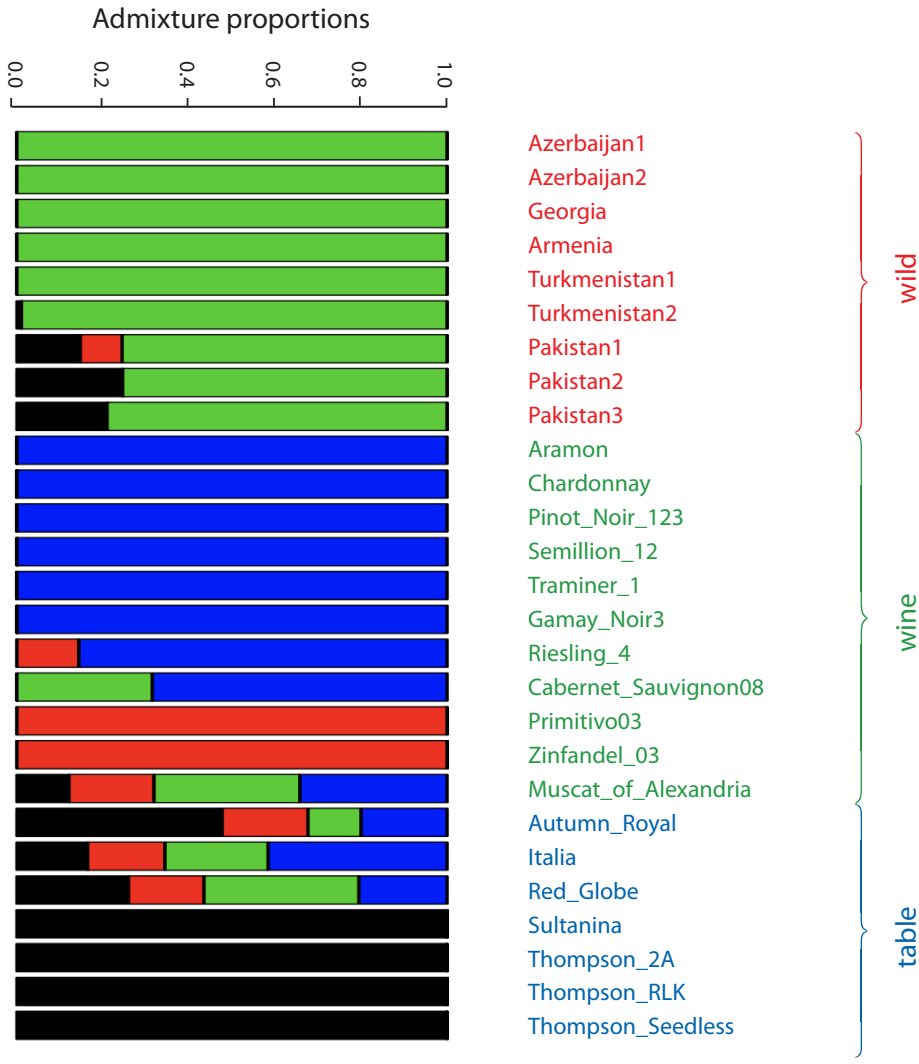
контролируются комплексом генов. В таком случае информация о геноме должна быть доступна в виде полногеномной последовательности (Reference sequence). С целью секвенирования культурного винограда был создан интернациональный консорциум (Grape Genome Program, https://www6.inra.fr/iggp, в результате работы которого была опубликована полногеномная последовательность культурного винограда. Она стала первым опытом полногеномной сборки для плодовых культур. В качестве объекта секвенирования была выведена линия винограда, полученная путем нескольких раундов последовательного самоопыления сорта Пино Нуар (PN4002), в результате чего гомозиготность этой линии составила около 93 %. Необходимость создания такой линии была обусловлена тем, что обычно сорта винограда показывают достаточно высокий уровень гетерозиготности (до 13 %), что препятствовало бы надежному формированию контигов в процессе сборки. Секвенирование было выполнено по методу Сэнгера с помощью технологии WGS. В результате было получено 8.4-кратное покрытие генома: 6.2 млн парно-концевых прочтений (Jaillon et al., 2007; табл. 1).

Текущая версия сборки линии PN40024 (GCA_000003745.2), депонированная в базу данных NCBI 2009/12/17, имеет 12-кратное покрытие, которое было получено путем комбинирования технологий секвенирования методом Сэнгера и пиросеквенирования на платформе 454 Life Science. Финиширование сборки и сборка мета-контигов были произведены с помощью добавления двух BAC-библиотек (http://bioinformatics.psb.ugent.be/genomes/view/Vitis-vinifera).

По результатам сборки было получено 59 883 контига, собранных в 2093 мета-контига, упорядоченных по 19 хромосомам. Упорядочивание по хромосомам производили с помощью генетической карты, полученной для скрещивания F1 сортов Syrah × Pinot Noir и генотипированной с использованием 1006 маркеров (Troggio et al., 2007). Для улучшения упорядочивания в анализ были также включены данные об однонуклеотидных полиморфизмах

Таблица 2. Количество и размеры собранных последовательностей (по Velasco et al., 2007)
Table 2. Amount and size of assembled reads (according to the results of Velasco et al., 2007)

Показатель	Количество	Общая длина, Мб	Вклад в размер генома, Мб
Полиморфные контиги	36 550	465.7	
Пропуски в гетерозиготах		48.9	24.5
Последовательности без пропусков		416.8	416.8
Неполиморфные контиги	22 061	65.1	32.5
Центромерные регионы		14.5	14.5
Кластеры рРНК		16.3	16.3
Всего	58 611		504.6



Популяционная структура образцов *V. vinifera* ssp. *sylvestris* и *V. vinifera* ssp. *vinifera* по результатам Zhou et al., 2017 (проект № PRJNA388292).

Population structure of *V. vinifera* ssp. *sylvestris* and *V. vinifera* ssp. *vinifera* samples according to the results of Zhou et al., 2017 (project No. PRJNA388292).

(SNP), полученные во время секвенирования методом WGS по Сэнгеру, с использованием системы генотипирования SNPlex. Максимальное генетическое расстояние между маркерами на группах сцепления не превышало 35 cM с минимальным значением LOD = 0.8 (Velasco et al., 2007).

Для выявления гомологичных и видоспецифичных последовательностей ДНК в полученной сборке был использован алгоритм поиска гомологий BLAST (https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi). Поиск гомологичных участков генома винограда осуществлялся с такими видами, как рис, тополь и арабидопсис. Это помогло идентифицировать не только ортологичные гены, но и паралоги в геноме винограда.

По результатам анализа для винограда было предсказано 29 585 генов, из которых 96.1 % находились в идентифицированных группах сцепления.

Из-за высокой гетерозиготности *V. vinifera* при сборке было выявлено множество гаплотип-специфических пробелов (последовательности, присутствующие в одном гаплотипе, но отсутствующие в другом). Общая длина таких пробелов составила 48.9 Мб. Причина этого в том, что в некоторых областях варианты гаплотипов были настолько различны вследствие гетерозиготности, что алгоритм не мог объединить их в один контиг. Множество таких необъединенных контигов сформировало гемизиготную ДНК (22 061 контиг длиной 65.1 Мб).

Общий размер генома оценивали как сумму гомологичных последовательностей для всех гаплотипов, объединенных в единый консенсус (416 × 2 = 836 Мб), и длину последовательности, представленной гемизиготной ДНК и пропусками. Таким образом, с включением длины последовательностей центромерных областей (14.5 × 2 + 16.3 × 2 = 61.6 Мб) размер диплоидного генома винограда составил 1009. 2 Мб, что в среднем составляет 504.6 Мб для гаплоидного генома (табл. 2). Эти результаты сопоставимы с информацией о геноме винограда, полученной ранее при создании генетической карты (Lodhi et al., 1995).

Наряду с этой сборкой, в NCBI сегодня депонированы также «черновые» варианты сборки таких сортов, как Месхетинский зеленый, Чхавери, Саперави, Ркацители, Шардоне. Однако для этих сборок не была реализована стадия финиширования, то есть закрытия пропусков между скаффолдами с последующей привязкой к хромосомам. Поэтому уровень сборки для грузинских сортов оценивается как «сборка по скаффолдам». Геном сорта Шардоне был собран на уровне «сборка для контигов».

Полногеномное секвенирование сортов Месхетинский зеленый, Чхавери, Саперави, Ркацители было инициировано Университетом сельского хозяйства Грузии (Agricultural University of Georgia). В рамках этого проекта была секвенирована как ядерная, так и внеядерная (хлоропластная и митохондриальная) ДНК. Выбор сортов был сделан таким образом, чтобы каждый из сортов представлял собой отдельную пластидную гаплогруппу: Чхавери (GTA), Саперави (ATT), Месхетинский зеленый (ATA), Ркацители (AAA) (Beridze et al., 2011; Tabidze et al., 2014).

Кроме того, с целью изучения вопросов доместикации, по методу WGS (Illumina) были секвенированы образцы дикорастущего винограда с различным географическим происхождением: Азербайджан (2 образца), Грузия (1 образец), Армения (1 образец), Туркменистан (2 образца), Пакистан (3 образца) – в сравнении с 11 сортами культурного винограда (рисунок). Анализ структуры популяций дикорастущего и культурного винограда показал, что образцы *V. vinifera* ssp. *sylvestris* формируют отдельную группу в пространстве главных компонент; сорта столового и винного винограда также относились к разным кластерам. В результате проведенного анализа SNP установлено, что предполагаемое расхождение между видами культурного и дикого винограда произошло примерно 22 тыс. лет назад (Zhou et al., 2017).

С целью изучения формирования цветков у диких видов было произведено секвенирование транскриптома по методу RNA-seq. Для этого были получены профили мРНК цветков дикорастущих форм на четырех стадиях развития цветка, и те же стадии были проанализированы для цветков культурного вида с женских и мужских растений (проект № SRR1239522) (Ramos et al., 2014).

Заключение

В настоящее время в базах данных нуклеотидных последовательностей доступна информация о полногеномном секвенировании культурных видов винограда и их дикорастущих предков. В базе данных NCBI депонирована полногеномная сборка линии культурного винограда PN40024 (GCA_000003745.2), а также данные о секвенировании широко используемых в виноделии сортов Месхетинский зеленый, Чхавери, Саперави, Ркацители. В базе данных ENA доступны необработанные данные секвенирования 9 дикорастущих видов винограда и 11 культурных форм с целью изучения вопроса доместикации. Также доступны данные о секвенировании мРНК *V. vinifera* ssp. *sylvestris*, представляющих интерес для исследований генетики пола у винограда.

В базах данных отсутствует информация о полногеномной сборке дикорастущего винограда. Однако уже опубликованные результаты открывают возможность более глубоко взглянуть на историю культуры винограда, процессов его доместикации и сделать шаг от селекции винограда классическими методами к маркер-вспомогательной селекции.

Список литературы / References

Бузин Н., Принц Я., Лазаревский М., Негруль А., Кац Я. Виноградарство. М.; Л.: Сельхозгиз, 1937.

[Buzin N., Prince Y., Lazarevsky M., Negrul A., Katz Y., *Viticulture.* M.; L.: Agricultural publishing house, 1937. (in Russian)]

Волынкин В.А., Полулях А.А. Эволюционное формирование генетического разнообразия культурных сортов и диких родичей у винограда. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции.* 2009;166:364-372.

[Volynkin V.A., Polulyah A.A. Evolutionary formation of genetic diversity of cultivars and wild relatives at the grapevine. *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Selektsii = Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding.* 2009;166:364-372. (in Russian)]

Негруль А.М. Виноградарство и виноделие. *Рипол Классик*, 1968.

[Negrul A.M. Viticulture and winemaking. *Ripol Classic.* 1968. (in Russian)]

Aradhya M.K., Dangl G.S., Prins B.H., Boursiquot J.M., Walker M.A., Meredith C.P., Simon C.J. Genetic structure and differentiation in cultivated grape, *Vitis vinifera* L. *Genet. Res.* 2003;81(3)179-192.

Arnold C., Schnitzler A., Parisot C., Maurin A. Historical reconstruction of a relictual population of wild grapevines (*Vitis vinifera* ssp. *sylvestris*, Gmelin, Hegi) in a floodplain forest of the upper Seine valley, France. *River Res. Appl.* 2010;26(7):904-914.

Arroyo-García R., Lefort F., Andrés M.T.D., Ibáñez J., Borrego J., Jouve N., Cabello F., Martínez-Zapater J.M. Chloroplast microsatellite polymorphisms in *Vitis* species. *Genome.* 2002;45(6):1142-1149.

Arroyo-García R., Ruiz-Garcia L., Bolling L., Ocete R., Lopez M.A., Arnold C., Ergul A., Söylemezo Lu G., Uzun H.I., Cabello F., Ibanez J. Multiple origins of cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L. ssp. *sativa*) based on chloroplast DNA polymorphisms. *Mol. Ecol.* 2006;15(12):3707-3714.

Beridze T., Pipia I., Beck J., Hsu S.C., Gamkrelidze M., Gogniashvili M., Tabidze V., This P., Bacilieri R., Gotsiridze V., Glonti M. Plastid DNA sequence diversity in a worldwide set of grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L. ssp. *vinifera*). *Bull. Georgian Nat. Acad. Sci.* 2011;5:91-96.

Bioinformatics and Evolutionary Genomics; 2007 [обновлено 2015; процитировано 10 сентября 2019]. Доступно: http://bioinformatics.psb.ugent.be/genomes/view/Vitis-vinifera

Blast Local Alignment Search Tool [сайт]. NCBI National Center for Biotechnology Information; 1990[обновлено 27 сентября 2019; процитировано 29 сентября 2019]. Доступно: https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi.

Brown T.A., Jones M.K., Powell W., Allaby R.G. The complex origins of domesticated crops in the Fertile Crescent. *Trends Ecol. Evol.* 2009;24(2):103-109.

De Andrés M.T., Benito A., Pérez-Rivera G., Ocete R., Lopez M.A., Gaforio L., Muñoz G., Cabello F., Martínez Zapater J.M., Arroyo-García R. Genetic diversity of wild grapevine populations in Spain and their genetic relationships with cultivated grapevines. *Mol. Ecol.* 2012;21(4):800-816.

García R.A.A., Revilla E. The current status of wild grapevine populations (*Vitis vinifera* ssp. *sylvestris*) in the Mediterranean basin. *InTech.* 2013; 51-72.

Grassi F., Labra M., Imazio S., Spada A., Sgorbati S., Scienza A., Sala F. Evidence of a secondary grapevine domestication centre detected by SSR analysis. *Theor. Appl. Genet.* 2003;107(7):1315-1320.

Grape Genome Program. INRA; 2017 [обновлено 3 июля 2018; процитировано 10 сентября 2019]. Доступно: https://www6.inra.fr/iggp

Hyman E.D. A new method of sequencing DNA. *Anal. Biochem.* 1988;174(2):423-436.

Jaillon O., Aury J.M., Noel B., Policriti A., Clepet C., Casagrande A., Choisne N., Aubourg S., Vitulo N., Jubin C., Vezzi A. The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla. *Nature*. 2007;449(7161):463.

Lacombe T., Laucou V., Di Vecchi M., Bordenave L., Bourse T., Siret R., David J., Boursiquot J.M., Bronner A., Merdinoglu D., This P. Inventory and characterization of *Vitis vinifera* ssp. *sylvestris* in France. Acta Horticulturae, 2003.

Laguna Lumbreras E. Sobre las formas naturalizadas de "*Vitis vinifera* L." en la Comunidad Valenciana, I. Especies. *Flora Montiberica.* 2003;(23):46-82. (in Spanish)

Levadoux L. Les populations sauvages et cultivées des *Vitis vinifera* L. *Institut national de la recherche agronomique.* 1956;1. (in French)

Lodhi M.A., Ye G.N., Weeden N.F., Reisch B.I., Daly M.J. A molecular marker based linkage map of *Vitis*. *Genome.* 1995;38(4):786-794.

Lopes M.S., Mendonça D., Rodrigues dos Santos M., Eiras-Dias J.E., da Câmara Machado A. New insights on the genetic basis of Portuguese grapevine and on grapevine domestication. *Genome.* 2009;52(9):790-800.

McGovern P.E., Glusker D.L., Exner L.J., Voigt M.M. Neolithic resinated wine. *Nature*. 1996;381(6582):480.

Montero C.I., Shea Y.R., Jones P.A., Harrington S.M., Tooke N.E, Witebsky F.G., Murray P.R. Evaluation of pyrosequencing technology for the identification of clinically relevant non dematiaceous yeasts and related species. *Eur. J. Clin. Microbiol. Infect. Dis.* 2008;27(9):821-830.

Nystedt B., Street N.R., Wetterbom A., Zuccolo A., Lin Y.C., Scofield D.G., Vezzi F., Delhomme N., Giacomello S., Alexeyenko A., Vicedomini R. The Norway spruce genome sequence and conifer genome evolution. *Nature.* 2013;497(7451):579.

Ocete R., López M.Á., Gallardo A., Arnold C. Comparative analysis of wild and cultivated grapevine (*Vitis vinifera*) in the Basque Region of Spain and France. *Agric. Ecosys. Envir.* 2008;123(1-3):95-98.

Sanger F., Nicklen S., Coulson A.R. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proc. Nati. Acad. Sci. USA*. 1977;74(12):5463-7.

Smith L.M., Sanders J.Z., Kaiser R.J., Hughes P., Dodd C., Connell C.R., Heiner C., Kent S.B., Hood L.E. Fluorescence detection in automated DNA sequence analysis. *Nature.* 1986;321(6071):674-679.

Tabidze V., Baramidze G., Pipia I., Gogniashvili M., Ujmajuridze L., Beridze T., Hernandez A.G., Schaal B. The complete chloroplast DNA sequence of eleven grape cultivars. Simultaneous resequencing methodology. *OENO One*. 2014:48(2):99-109.

This P., Lacombe T., Thomas M.R. Historical origins and genetic diversity of wine grapes. *TRENDS in Genet.* 2006;22(9):511-519.

Troggio M., Malacarne G., Coppola G., Segala C., Cartwright D.A., Pindo M., Stefanini M., Mank R., Moroldo M., Morgante M., Grando M.S. A dense single-nucleotide polymorphism-based genetic linkage map of grapevine (*Vitis vinifera* L.) anchoring Pinot Noir bacterial artificial chromosome contigs. *Genet.* 2007;176(4):2637-2650.

Ramos M.J.N., Coito J.L., Silva H.G., Cunha J., Costa M.M.R., Rocheta M. Flower development and sex specification in wild grapevine. *BMC Gen.* 2014;15(1):1095.

Velasco R., Zharkikh A., Troggio M., Cartwright D.A., Cestaro A., Pruss D., Pindo M., FitzGerald L.M., Vezzulli S., Reid J., Malacarne G. A high quality draft consensus sequence of the genome of a heterozygous grapevine variety. *PloS One.* 2007;2(12):e1326.5.

Zecca G.A., De Mattia F., Lovicu G., Labra M., Sala F., Grassi F. Wild grapevine: silvestris, hybrids or cultivars that escaped from vineyards? Molecular evidence in Sardinia. *Plant Biol.* 2010;12(3):558-562.

Zhou Y., Massonnet M., Sanjak J.S., Cantu D., Gaut B.S. Evolutionary genomics of grape (*Vitis vinifera* ssp. *vinifera*) domestication. *Proc Nat. Acad. Sci.* 2017;114(44):11715-11720.

Zohary D. The domestication of the grapevine *Vitis vinifera* L. in the Near East. O*rigins Ancient History Wine.* Routledge. 2003;44-51.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Григорьева Е.А., Агаханов М.М., Александрова И.В., Волков В.А. Полногеномное секвенирование культурных и дикорастущих форм винограда (*Vitis vinifera* L.). *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;5(1):13-18. DOI 10.18699/Letters2019-5-2.

For citation. Grigoreva E.A., Agakhanov M.M., Alexandrova I.V., Volkov V.A. Whole genome sequencing of cultivated and wild varieties of grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;5(1):13-18. DOI 10.18699/Letters2019-5-2. (in Russian)

Поступила в редакцию 15.10.2019. После доработки 29.10.2019. Принята к публикации 29.10.2019.

Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;5(1):19-34
DOI 10.18699/Letters2019-5-3

pismavavilov.ru
DOI 10.18699/Letters2019-5-3

Селекция твердой пшеницы в Италии

О.А. Ляпунова

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000, Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42, 44

© Автор, 2019
o.liapounova@vir.nw.ru

Аннотация. Твердая пшеница для Италии – основная зерновая культура. Италия – самый крупный производитель этой культуры в ЕС и первая страна в мире по объему потребления макаронных изделий, которые изготавливают строго из сортов высококачественной твердой пшеницы. Статья посвящена более чем вековой селекции твердой пшеницы в Италии. Подвижническая деятельность первых сельскохозяйственных генетиков, начиная с Назарено Стрампелли, Уго Де Киллиса, Франческо Д'Амато, их коллег и продолжателей, была насыщена драматическими коллизиями и превосходными достижениями, позволившими стране стать самодостаточной в производстве сначала мягкой, затем и твердой пшеницы. Мы также знакомим читателя с основными направлениями селекции твердой пшеницы, обусловленными необходимостью улучшения таких признаков, как скороспелость, устойчивость к полеганию, устойчивость к болезням и вредителям, засухоустойчивость, качество. Сегодня задача науки – помочь ускорить селекционный процесс с использованием новых современных подходов, что решается во всех исследовательских центрах и крупных корпорациях страны. Пример достижений этих исследований – новые сорта, отвечающие вызовам тенденций изменения условий выращивания и повышению требований производителей. В первую очередь нам хотелось более подробно и последовательно познакомить отечественных селекционеров с богатой историей и достижениями селекции твердой пшеницы в Италии.

Ключевые слова: пшеница твердая; история селекции; направления селекции; старый местный сорт; селекционный сорт.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания ВИР № 0662-2019-0006 «Поиск, поддержание жизнеспособности и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

Durum wheat breeding in Italy

Olga A. Lyapunova

Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44 Bolshaya Morskaya Str., St. Petersburg, 190000, Russia

© Autor, 2019
o.liapounova@vir.nw.ru

Abstract. Durum wheat is the main cereal crop in Italy. Italy is its largest producer in the EU and the leading country in the world in terms of consumption of pasta, which is made strictly from high-quality durum wheat varieties. The article considers the selection of durum wheat in Italy, which has more than a century of history. The ascetic activity of the first agricultural geneticists, beginning from Nazareno Strampelli, Ugo De Cillis, Francesco D'Amato, their colleagues and successors, was full of dramatic conflicts and excellent achievements that allowed the country to become self-sufficient in the production of bread and durum wheat. We also provide an introduction into the main trends in the breeding of durum wheat to improve such features as early maturity, resistance to lodging, resistance to diseases and pests, drought tolerance and quality. The current task of science is to intensify the breeding process using modern approaches, and it is being solved in all research centers and large corporations of the country. An example of the achievements of these studies is new varieties that meet the challenging trends in growing conditions and

increasing requirements of producers. First of all, we would like to outline the rich history and achievements of durum wheat breeding in Italy for domestic breeders in a detailed and consistent way.

Key words: durum wheat; breeding history; breeding trends; traditional variety; selection variety.

Введение

Твердая пшеница (*Triticum durum* Desf.) является одной из основных культур в Италии, что обусловлено большим объемом потребления макаронных изделий, которые изготавливают строго из сортов твердой пшеницы. В Италии и некоторых других странах для любых макаронных изделий используется термин «паста». На итальянском языке слово «паста» означает «тесто», а слово «макароны» – разновидность пасты: тонкие и широкие трубочки сухого теста разной длины.

Посевные площади твердой пшеницы составляют 1.3 млн га, объем производства оценивается в 4.5 млн т. На долю твердой пшеницы приходится 20 % производства зерновых в стране. В большей степени durum выращивают в самых южных частях полуострова и на островах, причем на области Апулия (Puglia) и Сицилия (Sicilia) приходится около 50 % площади durum.

Италия является ведущей страной-производителем твердой пшеницы: более 4 млн т в год (США – 2 млн т, Турция – 1.3 млн т и Бразилия и Россия – 1.2 и 1.1 млн т соответственно) (Fazio, 2017). Более 50 % обработанного зерна durum уходит на внутренний рынок пасты и около 50 % – на экспортный рынок. Твердую пшеницу экспортируют в Тунис (84 %), Францию и Турцию (по 4.8 %), Грецию (1.3 %), Бельгию (1.2 %) и менее 1 % – в Германию, Швейцарию и Великобританию (OEC, 2017).

По данным Международного совета по зерну (International Grains Council, IGC), в 2017–2018 гг. мировое потребление твердой пшеницы достигло 39.1 млн т, в том числе 2.8 млн т пошло на корм (Boyacioglu, 2017). Италия является страной с самым высоким потреблением макарон на душу населения в мире. По данным Национальной конфедерации фермеров Италии (Coldiretti) и Потребительской кооперации «Кооп-Италия» (Coop), итальянцы съедают в год более 25 кг макарон на одного человека и, в целом, примерно 1.5 млн т пасты. Для удовлетворения потребностей и компенсации экспорта макаронных изделий необходим импорт твердой пшеницы высокого качества. Экспортерами являются Канада (30 %), США (10 %), Австралия и Франция (по 13 %), Казахстан (11 %), Россия (3.4 %), Греция (2.8 %), Испания (2.4 %), Венгрия (1.8 %) Иран (1.3 %), Австрия (1.1 %), затем со значением менее 1 % в порядке убывания следуют Словакия, Германия, Польша, Хорватия, Греция, Турция, Болгария, Румыния и Украина (OEC, 2017).

Импорт твердой пшеницы в Италию связан не только с недостатком объема собственного производства, но и с потребностью в высококачественной durum. Италия – первый мировой производитель пасты из твердой пшеницы. Однако качество получаемого урожая для итальянского рынка недостаточно высоко, и низка однородность партии зерна, что обязывает главных производителей пасты импортировать зерно из-за границы. Поэтому Италия импортирует 20 % потребляемой твердой пшеницы, половина которой прибывает из Канады и США. Только эти страны могут поставить зерно, которое отвечает высоким требованиям к качеству сырья для пасты в Италии.

Канада имеет завидную международную репутацию как надежный поставщик высококачественной пшеницы. Сорта канадского западного янтарного дурума (Canada Western Amber Durum, CWAD) известны своим превосходным желтым цветом, высоким содержанием белка и большим выходом семолины – важными факторами производства пасты и кус-куса высочайшего качества, в то время как высокое содержание глютена обеспечивает хорошие кулинарные характеристики, а повышенное содержание каратиноидов – ярко-желтый цвет. Стремясь удовлетворить спрос Италии на высококачественную, высокой силы клейковины твердую пшеницу, канадские компании приобрели права испытывать, выращивать и продавать сорта durum, происходящие из пустыни. Эти сорта имеют более высокий уровень клейковины и могут помочь Канаде стать более конкурентоспособной на итальянском рынке durum (Italy..., 2003). В США, в Аризоне и Южной Калифорнии, по контрактам с ведущими итальянскими производителями макарон (Barilla, De Cecco и др.) выращивают так называемую пустынную твердую пшеницу. Сельхозпроизводители из этих штатов планируют посевы пшеницы во многом в соответствии с требованиями итальянских изготовителей.

В свою очередь Италия разрабатывает и осуществляет различные протекционистские правила и программы по улучшению качества итальянской durum, что может уменьшить спрос на высококачественную канадскую и американскую твердую пшеницу. В этом контексте рассматриваются научные достижения итальянских селекционеров, направленные на увеличение производства и улучшение качества твердой пшеницы с использованием богатого запаса генетического разнообразия, существующего в районе Средиземноморья, а также зародышевой плазмы, привнесенной из отдаленных географических районов.

История селекции пшеницы в Италии. Назарено Стрампелли – родоначальник современной сельскохозяйственной генетики

История селекции пшеницы в Италии начинается с Назарено Стрампелли (Nazareno Strampelli) (рис. 1). Он родился 29 мая 1866 г. в Криспьеро (Crispiero), части муниципалитета Кастельраймондо (Castelraimondo), в провинции Мачерата (Macerata) региона Марке (Marke) и получил высшее образование в области сельского хозяйства в Пизанском университете. В начале 1900-х гг., когда менделевские законы о наследовании все еще оставались неизвестными, Н. Стрампелли начал изучать пшеницу с целью улучшения качества и продуктивности. К этому его побудило то, что в начале XX в. Италия почти полностью зависела от импорта пшеницы. Н. Стрампелли хотел обеспечить Италию собственной пшеницей. Его метод, полностью инновационный на тот момент, основывался на следующих положениях: 1) внутривидовая гибридизация генетически отдаленных сортов пшеницы, а позже межродовые скрещивания с участием *Aegilops*, *Secale* и *Agropyron*;

Рис. 1. Назарено Стрампелли (1866–1942) (источник: Bressanini D., 2010).
Fig. 1. Nazareno Strampelli (1866–1942) (a source: Bressanini D., 2010).

2) из растений, полученных в результате скрещивания, были отобраны и размножены особи с наиболее интересными признаками; 3) полученные таким образом константные линии были переданы фитотехническим станциям, которые располагались в 10 местах Италии и предназначались для испытания в разных экологических условиях. Испытания не ограничивались только продуктивностью, а распространялись на стабильность производства, скороспелость, устойчивость к полеганию и к биотическим и абиотическим стрессам, на повышение качества зерна.

Метод Стрампелли был впервые внедрен в 1901 г. В 1903 г. Н. Стрампелли стал педагогом на кафедре сельского хозяйства в Риети. Его внимание привлек местный сорт мягкой пшеницы Rieti, который, выращиваясь с незапамятных времен в долине с холодной зимой, жарким и влажным летом, в среде, очень благоприятной для развития ржавчины, улучшал свои свойства и становился очень устойчивым к стрессам. Его генетические характеристики оставались неизменными на протяжении века, и Н. Стрампелли считал, что отбор в его поколениях был бесполезен. Желая получить новые свойства, Н. Стрампелли начал собирать местные сорта из разных уголков земного шара, чтобы попытаться ввести новые признаки в Rieti через скрещивания (Bressanini, 2010). В 1904 г. он начал разрабатывать программу гибридизации пшеницы на основе менделевских законов, с которыми познакомился в статьях Джузеппе Кубони, его профессора в Пизе. Реализации идей Н. Стрампелли противостоял академический истеблишмент, и в частности профессор Франческо Тодаро (Francesco Todaro) – выдающийся профессор агрономии в Болонье и, безусловно, самый аккредитованный генетический исследователь начала века. Франческо Тодаро не верил в полезность скрещиваний, отдавал предпочтение медленному отбору мутантных индивидуумов с интересными признаками в уже имевшихся тогда сортах (Mariani, 2015).

Но результаты работы Н. Стрампелли по скрещиванию местных сортов различного происхождения были настолько успешны, что он смог преодолеть скептическое отношение к своему методу, который называли быстро проходящей модой, и продолжить свои исследования. Его первый сорт мягкой пшеницы Carlotta (Rieti × Massy) был высокоурожайным в условиях более холодного климата и засухи, но высокорослым и позднеспелым. Целью Н. Стрампелли была скороспелая пшеница с коротким стеблем (устойчивая к полеганию) и мало восприимчивая к ржавчине. Следующий сорт Ardito – первый большой успех Н. Стрампелли. Среди разнообразных сортов пшеницы, которые Н. Стрампелли оценил в Риети, особенно привлек его внимание японский сорт Akagomughi. Н. Стрампелли получил бесплатный образец его семян в 1911 г. от компании Ingegnoli в Милане (Strampelli, 1932). Сорт не имел агрономической ценности, но был короткостебельным (обладал геном *Rht8*) и скороспелым (благодаря гену *Ppd-D1*) (Bianchi, 1995; Borojevic, Borojevic 2005a, b). В 1913 г. Н. Стрампелли скрестил линию Selezione 21, полученную в результате скрещивания устойчивого к ржавчине Rieti и высокоурожайного сорта Wilhelmina Tarwe с Akagomughi. В итоге был создан сорт Ardito – короткостебельный и, следовательно, устойчивый к полеганию сорт с высоким уровнем устойчивости к ржавчине, раннее созревание которого позволяло ему избегать стресса от засухи во время налива зерна. Селекционер добился своей цели.

Для своей работы Н. Стрампелли собрал около 250 местных сортов со всех частей планеты. Используя их, сделал около 800 комбинаций кросс и бэккросс скрещиваний, фенотипировал миллион растений и десятки тысяч константных линий по нескольким хозяйственно важным признакам и создал более 60 сортов мягкой пшеницы, некоторые из которых называли элитными (Boggini et al., 2004; Scarascia Mugnozza, 2005; Lusiani, 2015; Salvi, 2016b). Его новые сорта быстро распространились в странах Южной и Восточной Европы, бассейне Средиземного моря, Южной Америке и Китае, что позволило внедрить инновации в создание сортов пшеницы, которые стали традицией и изменили способ ее выращивания во всем мире (Capone, 2016). Работа Н. Стрампелли позволила Италии стать почти самодостаточной в производстве хлебной пшеницы. За успехи, достигнутые в генетическом улучшении пшеницы, и создание инновационных высокоурожайных сортов Н. Стрампелли был назван «магом пшеницы» (il mago del grano). Даже за рубежом он стал известен как «волшебник пшеницы» (the wheat wizard), когда в 1934 г. его сорт мягкой пшеницы Damiano Chiesa побил мировой рекорд по урожайности зерновых: 73 центнера с гектара (Defez, Salvi, 2016). Эскалация пшеницы Н. Стрампелли была поистине экстраординарной и не имела сопоставимых примеров в мире (Lorenzetti, 2000a).

Н. Стрампелли был первым европейским ученым, включившим японские сорта в свою селекционную работу. Он был предшественником Зеленой революции конца 1960-х гг. и отцом ее первой фазы; отцом второй фазы Зеленой революции справедливо считается Норман Эрнест Борлауг (Norman Ernest Borlaug) (Lorenzetti, 2000a, b; Salvi et al., 2013; Giorgi, 2014).

Senatore Cappelli – краткая история прославленной пшеницы durum

Для большинства итальянцев самым большим достижением исследований Н. Стрампелли остается твердая пшеница Senatore Cappelli. В 1907 г. депутат Королевства Италии Раффаэле Каппелли (Raffaele Cappelli), автор аграрной реформы начала двадцатого века, начавший модернизацию сельского хозяйства в Апулии, владелец многочисленных ферм, решил использовать одну из них для экспериментального выращивания. Он предложил Н. Стрампелли проводить экспериментальные посевы на своих полях близ Фоджи (Foggia). Н. Стрампелли без колебаний принял

это предложение (Lusiani, 2015). До начала 1910 г. он разработал программу по генетическому улучшению твердой пшеницы, изначально основанную на отборе чистых линий из местных сортов, выращиваемых в Южной Италии, на итальянских островах и в Средиземноморье. В 1915 г. он создал сорт с хорошими адаптивными свойствами, пригодный для приготовления макарон, полученный генеалогическим отбором из местного тунисского сорта Jenah Rhetifah, который в 1923 г. был выпущен в производство и назван в честь Р. Каппелли – Senatore Cappelli. Основная заслуга сенатора состоит в том, что его не подвела интуиция, когда он давал Н. Стрампелли разрешение на проведение экспериментов на своих полях. В свою очередь Н. Стрампелли не подвела его интуиция при отборе чистых линий с необходимыми характеристиками.

Н. Стрампелли создает другие сорта твердой пшеницы, полученные отбором из местных сортов, такие как Tripolino и Milazzo (Сицилия), Aziziah 17-45 (Палестина) и сорт Garigliano, полученный от скрещивания Tripolino × Cappelli. Но именно Cappelli имел успех среди итальянских фермеров благодаря его широкой адаптивности, неприхотливости к бедным глинистым почвам, отличным питательным качествам и высокой белковой ценности, несмотря на то что он высокорослый и склонен к полеганию. В Апулии эти характеристики обеспечили сорту прозвище «мясо бедных» (carne dei poveri). Его внедрение повысило среднюю урожайность с 0.9 т/га в 1920 г. до 1.2 т/га в конце 1930-х гг. (Maliani, 1998). В Италии в течение нескольких десятилетий Cappelli выращивался на большей части посевных площадей, занятых твердой пшеницей (до 60 %), и широко выращивался в средиземноморских странах. Сорт присутствует в родословной почти всех сортов твердой пшеницы Италии и других стран. Спустя почти столетие он все еще выращивался в регионах Южной Италии, например в Базиликате (Basilicata), как источник семолины для производства выдающейся пасты (Scarascia Mugnozza, 2005; Bressanini, 2010). Senatore Cappelli был в Национальном реестре культивируемых видов и сортов Италии в 1981 г., спустя почти 70 лет после начала его выращивания, и возделывался на протяжении 90 лет (Deidda et al., 2001).

Признание научных заслуг Назарено Стрампелли

На самом деле научное величие Н. Стрампелли заключается не в создании Cappelli, а в инновационном мышлении, понимании того, что с помощью скрещиваний можно собрать много полезных генов, очистить линии от нежелательных признаков и создать в итоге улучшенный сорт. Он был новатором, который занимался конкретной наукой и использовал ее для борьбы с одной из фундаментальных проблем человеческого существования – голодом. Однако долгое время мало кто соглашался с тем, что итальянский генетик заслуживает признания настоящего ученого: это было поставлено под сомнение его современниками из-за малого количества научных работ и того факта, что большое количество исследовательских работ по кормовым, садовым и техническим культурам никогда не были опубликованы (Strampelli, 1932). Но постепенно признание глобальной важности результатов Н. Стрампелли в селекции пшеницы и их положительного влияния на современную селекцию растений прогрессировало (Braun et al., 1997; Borojevic, 2003). Американский генетик Уоррен Кронстад (Warren Kronstad) вспомнил об этом во время пятой международной конференции по пшенице, состоявшейся в Анкаре в 1996 г., подчеркнув, что Н. Стрампелли был первым ученым в мире, который использовал японские сорта, такие как Akakomughi. Уго Де Киллис писал, что опыт Н. Стрампелли был уникальным как для достигнутых результатов, так и для времени, в которое они были достигнуты, что находилось в явном противоречии с обычной тенденцией представления результатов, предполагающих длительное время адаптации и акклиматизации (De Cillis, 1942). Исключительная актуальность работы Н. Стрампелли стала лучшим свидетельством научной ценности человека и полностью подтверждает его роль предшественника Зеленой революции и статус подлинного ученого, который должен получить всеобщее признание (Salvi et al., 2013).

О Н. Стрампелли написаны книги и статьи его биографом Серджио Сальви (Sergio Salvi): «По следам Назарено Стрампелли» (Salvi, 2013), «Человек, который хотел накормить мир: первые 150 лет Назарено Стрампелли» (Salvi, 2016a), «Бедный Назарено Стрампелли, “пленник” пшеницы Каппелли…!» (Salvi, 2016b) и другие. С. Сальви, биолог по образованию, исследователь в области генетики, в настоящее время занимается исследованиями и историко-научным распространением вопросов, касающихся агропродовольственного сектора и, в частности, сельскохозяйственной генетики: историко-научная биография Н. Стрампелли, происхождение и эволюция традиционных сортов пшеницы, концепция типичного продукта, восстановление сельскохозяйственных сортов, представляющих исторический интерес. Он является членом-корреспондентом Депутации национальной истории (Deputazione di Storia Patria) региона Марке.

В 2009 г. режиссер Джанкарло Баудена (Giancarlo Baudena) снял фильм «Человек пшеницы» (L’Uomo del grano). Он рассказывает о жизни Н. Стрампелли как одного из величайших генетиков всех времен. Фильм был показан на Всемирной выставке 2015 г. в Милане (Esposizione Universale Milano 2015) и проиллюстрировал главную тему «Экспо2015»: «Накормить планету – дать энергию для жизни» (Nutrire il Pianeta, Energia per la Vita).

В 2016 г. в честь 150-летия Н. Стрампелли в Италии в сельскохозяйственном институте Джузеппе Гарибальди в Мачерате (Macerata, Regione Marche) состоялось мероприятие «Buon Compleanno Nazareno Strampelli» – «С Днем рождения, Назарено Стрампелли!» Юбилей был организован Георгиевской академией Треи (Accademia Georgica Treia). Технические и научные моменты конференции были инициированы доктором С. Сальви. Он выступил с презентацией своей книги, изданной академией (Salvi, 2016a). Выдающиеся исследования Н. Стрампелли и ценность его наследия были подчеркнуты в докладах профессора сельскохозяйственной генетики Роберто Пара «Сельское хозяйство сталкивается с проблемами продовольственной безопасности, изменения климата и устойчивости: урок генетика Назарено Стрампелли» (Para, 2016), доктора Ориана Порфири «Пшеницы Стрампелли через столетие после их создания» (Porfiri, 2016), профессора генетики растений Римского университета Ла Сапиенца Норберто Поньи «Генетическое улучшение пшеницы и наследие Назарено Стрампелли» (Pogna, 2016).

В 1919 г. Н. Стрампелли создал Национальный институт генетики злаковых культур (Istituto Nazionale di Genetica per la Cerealicoltura, INGC), базирующийся в Риме, и руководил им до своей смерти (рис. 2).

В состав института вошли фитотехнические станции в следующих городах: в 1919 г. – в Фодже (рис. 3), в 1920 г. – в Палермо (Palermo)

Рис. 2. Национальный институт генетики злаковых культур, Рим (источник: https://it.wikipedia.org/wiki/Istituto_nazionale_di_genetica_per_la_cerealicoltura).
Fig. 2. National Genetic Institute for Cereal Culture, Roma (a source: https://it.wikipedia.org/wiki/Istituto_nazionale_di_genetica_per_la_cerealicoltura).

Рис. 3. Фитотехническая станция в Фодже (Апулия) (источник: http://qce.entecra.it/sezioni/Foggia.htm).
Fig. 3. Phytotechnical station in Foggia (Puglie) (a source: http://qce.entecra.it/sezioni/Foggia.htm).

и Риме (Roma), в 1928 г. – в Кальяри (Cagliari), в 1937 г. – в Бадии-Полезине (Badia Polesina), Монтаньяне (Montagnana), Урбино (Urbino) и Форли (Forlì).

В 1933 г. графиня Лидия Капрара (Lydia Caprara) пожертвовала INGC сельскохозяйственный фонд Morando Bolognini в 400 га, названный в честь ее мужа, для создания фитотехнической станции для Северной Италии и передала замок Sant'Angelo Lodigiano музею института. Следует отметить, что деятельность станции в Фодже (Stazione Fitotecnica per le Puglie) была сосредоточена на размножении и сохранении в чистоте новых сортов мягкой пшеницы, созданных Н. Стрампелли в Риети, и где позже была осуществлена программа интенсивного генетического улучшения твердой пшеницы.

В 1968 г. в результате слияния INGC и двух экспериментальных станций по выращиванию риса в Верчелли (Vercelli) и кукурузы в Бергамо (Bergamo), основанных в 1908 и 1920 гг. соответственно, был создан Экспериментальный институт зерновых культур (Istituto Sperimentale per la Cerealicoltura, ISC). Институт имел четыре отделения: прикладная генетика, маркетинг продукции, агрономические методы и планирование экспериментов. Основные задачи ISC – проведение исследований в области генетики, генетического улучшения сортов и методов их выращивания, выработка категорий качества продукции зерновых культур. При этом фитотехническая станция в Фодже была преобразована в периферийное отделение ISC – Sezione Operativa Periferica dell'Istituto Sperimentale per la Cerealicoltura. В августе 2007 г. отделение в Фодже стало Научно-исследовательским центром зерновых культур (Centro di Ricerca per la Cerealicoltura, CER).

В 2015 г. Совет по сельскохозяйственным исследованиям и анализу аграрной экономики (Consiglio per la ricerca in agricoltura e l'analisi dell'economia agraria, CREA) провел функциональную реорганизацию CER, преобразовав его в Исследовательский отдел по улучшению качества зерновых (L'Unità di Ricerca per la Valorizzazione Qualitativa dei Cereali, CER-QCE).). Сегодня этот отдел входит в состав Национального института генетики злаковых культур (Istituto Nazionale di Genetica per la Cerealicoltura, INGC).

Целью реорганизации, проведенной CREA в 2015 г., было устранение дублирования и рационализация экономических и кадровых ресурсов. Это позволило обеспечить жизнь 12 исследовательским центрам, 6 из которых – межотраслевые центры, а другие 6 – сеть центров по отдельным культурам и лесу. В состав межотраслевых центров входят исследовательские центры геномики и биоинформатики, сельского хозяйства и окружающей среды, защиты и сертификации, инженерных исследований и переработки сельскохозяйственной продукции, пищевых продуктов и питания, политики и биоэкономики. Межотраслевым центрам поручены миссии, связанные со сквозными аспектами сельского хозяйства, касающимися агропродовольственного сектора и агропромышленного комплекса, продовольствия и питания, европейской и национальной сельскохозяйственной политики. У остальных центров специальные миссии, в частности – по улучшению качества итальянских продуктов (Centri di Ricerca CREA, 2019).

Селекция твердой пшеницы в Италии после Назарено Стрампелли

Проект Н. Стрампелли по генетическому улучшению твердой пшеницы был продолжен после его смерти в INGC и региональных отделениях исследователями, которые в середине столетия создали новые сорта. Были созданы возможности для обеспечения сильного импульса фундаментальных исследований твердой пшеницы и активизации селекционной деятельности. Так, в 1940–1960-х гг. Ф. Казале (F. Casale) создал сорта Patrizio и Capeiti 8, отобранные из скрещивания Cappelli и палестинского сорта Eiti. Capeiti 8 ниже Cappelli и более скороспелый, но с плохими макаронными качествами (Casale, 1955). R. Forlani (1945) показала необходимость увеличения генетической изменчивости в итальянской твердой пшенице с помощью межвидовых скрещиваний. G. Conti (1948), работавшему на сельскохозяйственной опытной станции в Бари (Stazione Sperimentale Agricola di Bari), удалось отобрать интересные линии от Aziziah, а из знаменитой российской твердой пшеницы Таганрог[1] создать серию сортов Russello, которые в основном выращивались на Сицилии и в Южной Италии (De Cillis, 1964; D'Amato, 1989). R. Grifoni (1964) выбрал из созданных им многочисленных линий сорта Grifoni 234 и Grifoni 235 (Cappelli × Aziziah), которые на Апулийской равнине (la Pianura Pugliese) показали большую урожайность и устойчивость к полеганию, чем сорт Cappelli. Оптимальные качество зерна и урожайность были достигнуты в Южной Италии при выращивании сорта Appulo, созданного Р. Грифони в 1964 г. после отбора линий, полученных из гибрида [(Cappelli × Grifoni 235) × Capeiti] (Grifoni, 1964). К списку сортов, созданных в конце 1960-х гг., мож-

[1] Таганрог– объединенное название, данное в начале XX в. за рубежом различным российским коммерческим поставкам твердой пшеницы, экспорт которых осуществлялся, в основном, через порт Таганрога.

но добавить такие как Karel, Maristella, Nuragus, Ottava и Ichnusa, подходящие для условий засухи Сардинии (Barbieri, Deidda, 1968), и Trinakria с превосходным качеством макаронных изделий (Ballatore, 1970). Они характеризовались хорошей урожайностью, хорошим качеством и приспособляемостью к климатическим условиям Южной Италии. В частности, Karel характеризовался как высоким уровнем производства, так и стабильностью производства, превышающей стабильность производства Creso – короткостебельного и более скороспелого, чем другие сорта-карлики или полукарлики, но мелкозерного и среднего качества.

Новый сорт ISA-1 (Dionigi, 1971), созданный в Апулии, характеризовался скороспелостью и, таким образом, позволял избежать стресса засухи, хотя его урожайность и качество не соответствовали предпочтениям фермеров.

Следовательно, начиная с 1970-х гг., повышение урожайности стало основной целью многих селекционных программ, которые должны были быть достигнуты путем интрогрессии полезных признаков от гексаплоидных и диких видов пшеницы или с помощью программ мутагенеза, стимулирующих селекционную стратегию, принятую селекционерами после Второй мировой войны и направленную на уменьшение количества стеблей на растении, увеличение числа колосьев на единицу площади, короткостебельность, высокую фертильность, повышение индекса урожая (Porceddu, Blanco, 2014).

В 1970-х гг. многие исследователи пытались улучшить качества твердой пшеницы с помощью межвидовых скрещиваний. Были достигнуты явные успехи в отношении устойчивости к болезням, холоду и полеганию, а также к снижению процента мучнистых пятен на разрезе стекловидного зерна (yellow berry – желтая ягода). A. Alessandroni, B. Rusmini и M.C. Scalfati (1966) использовали диплоидные и гексаплоидные виды пшеницы, такие как *T. dicoccum*, *T. turgidum*, *T. sphaerococcum* и другие, в качестве источника устойчивости к патогенам, холоду и полеганию, а также для повышения фертильности колоса. J. Vallega и G. Zitelli (1973) разработали селекционную программу с использованием генов устойчивости к ржавчине, мучнистой росе и септории, присутствующих в других видах пшеницы и эгилопсах. В начале 1970-х гг. были созданы сорта Valgerardo, Valgiorgio, Valselva и другие, обладающие не только высокой устойчивостью к болезням, но и высоким потенциалом продуктивности, с хорошей адаптивностью и необходимым качеством (Vallega et al., 1974).

Особого внимания заслуживает деятельность Экспериментальной станции зерновых культур на Сицилии (La Stazione Sperimentale di Granicoltura per la Sicilia), где твердая пшеница является приоритетной зерновой культурой для исследования и создания новых сортов (рис. 4–6).

Профессор Уго Де Киллис (Ugo De Cillis) (рис. 7) с 1929 по 1948 г. был директором Экспериментальной станции зерновых культур на Сицилии, а с 1948 по 1971 г. возглавлял Национальный институт исследований зерновых культур. Его книга «Пшеницы Сицилии» (De Cillis, 1942) свидетельствует об усилиях, предпринимаемых станцией для сохранения ценных растительных ресурсов – наследия Сицилии и всего человечества. Одной из основных задач станции является содействие генетическому улучшению твердой пшеницы. В естественной сицилийской популяции сотрудниками станции были выполнены отборы многих чистых линий, которые они использовали для скрещиваний как лучшие родительские формы (таблица, рис. 8).

Рис. 4. Центральный офис станции в 1931 г., Катания (источник: http://www.granicoltura.it/p_storia.html).
Fig. 4. Station Central Office in 1931, Catania (a source: http://www.granicoltura.it/p_storia.html).

Рис. 5. Центральный офис станции в 1975 г., Кальтаджироне (источник: http://www.granicoltura.it/p_storia.html).
Fig. 5. Station Central Office in 1975, Caltagirone (a source: http://www.granicoltura.it/p_storia.html).

Рис. 6. Центральный офис станции с 2011 г., Санто Пьетро (источник: http://www.granicoltura.it/p_storia.html).
Fig. 6. Station Central Office since 2011, Santo Pietro (a source: http://www.granicoltura.it/p_storia.html).

Рис. 7. Профессор Уго Де Киллис (1901–1984) (источник: http://www.granicoltura.it/p_storia.html).
Fig. 7. Prof. Ugo De Cillis (1901–1984) (a source: http://www.granicoltura.it/p_storia.html).

TIMILIA BIANCUCCIA TRENTINO RUSSELLO

Рис. 8. Старые местные итальянские сорта, вошедшие в родословные современных сортов (источник: http://www.granicoltura.it/p_germoplasma.html).
Fig. 8. Italian landrace included in the pedigrees of modern varieties (a source: http://www.granicoltura.it/p_germoplasma.html).

Список скрещиваний с использованием чистых линий твердой пшеницы, отобранных на станции
List of crossing using pure durum wheat lines selected at the station

Crossing		
Russello × Eiti 6	Bufala rossa lunga × Eiti 6	Russello × Bidì
Eiti 6 × Timilia	Bidì × Abu-Fashi	Timilia × Regina
Eiti × Sammartinara	Bidì × Timilia	Timilia × Biancuccia
Eiti × Cappelli	Bidì × Trentino	Relforte × Psathas
Azizia × Cappelli	Bidì × Ruscia	Timilia × Urria
Bufala × Eiti	Bidì × Biancuccia	Sueda × Biancuccia

В результате на станции в разные годы были созданы следующие сорта твердой пшеницы: в 1930-е гг. – Russello SG7, Timilia SG1 и Timilia SG2 (внутрипопуляционная селекция); в 1940-е гг. – Timilia SG3 и Duro SG3 (VL Biancuccia × Timilia); в 1960-е гг. – Casale 92, Vera 63, Galatea 9, Patrizio 6, Capeiti 8 и Ciclope 66; в 1980-е гг. – Simeto, Alcantara и Platani; в 2000-е гг. – Tumminia SG3 и Russello SG8 (внутрипопуляционная селекция).

Сорт твердой пшеницы Timilia, или Tumminìa, которому более 2500 лет, – очень ценный сорт, типичен для региона Энны (Enna), находится под угрозой исчезновения. Путем отбора из него были созданы два сорта: один с черными остями (Timilia S.G.1 a reste nere), другой – с белыми (Timilia S.G.2 a reste bianche) (De Cillis, 1964). Слово «timilia» означает «ежеквартально». На самом деле вегетационный период этого сорта составляет всего три месяца, и он широко использовался в дождливые годы, когда посев был поздним.

Timilia также ценится за высокую урожайность и силу муки, но его коммерческая ценность мала, поскольку он дает муку очень темного цвета. Тем не менее из неё делают черный хлеб – круглый каравай, называемый в Сицилии «vastedda». Этот традиционный сицилийский хлеб, наиболее распространенный в городе Палермо, используется для приготовления pani câ meusa – бутерброда с селезенкой из телятины, – либо с сырами caciocavallo и ricotta. Большой популярностью пользуется домашний формовой хлеб Lentini с семенами кунжута на поверхности. По традиции к крупке из твердой пшеницы добавляют часть муки «тимилии», что обусловливает более длительный срок хранения хлеба.

Сегодня, когда актуальным является вопрос сохранения и использования старых местных сортов, нужно упомянуть о значительной работе сотрудников CER – книге «Древняя сицилийская пшеница – первое техническое руководство по распознаванию местных сортов сицилийской пшеницы» (Venora, Blangiforti, 2017) (рис. 9). Это важный вклад в укрепление уникального культурного и продовольственного наследия, которое сделало и делает Сицилию естественным перекрестком новой революции, нового понимания пищи, книга, которая пытается построить мост между традициями прошлого и вызовами будущего. Во вступлении к книге Умберто Анастаси (Umberto Anastasi) и Паоло Гуарначча (Paolo Guarnaccia), профессора Катанийского университета, отмечают, что старые местные сорта сицилийской пшеницы составляют генетическое наследие, которое имеет исключительную научную и культурную ценность, благодаря которому можно противостоять проблеме изменяющегося климата, сохранить уникальность питательных и биологически активных веществ и содержат в себе информацию о пути эволюции пшеницы для познания будущими поколениями исследователей. Необходимо пояснить, что в Италии называют древними зернами пшеницы (grani antichi) и за что они ценятся сегодня. Это все сорта пшеницы, которые выращивались до того, как селекционеры начали создавать сорта для промышленных целей, начиная примерно с 1970-х гг. Из пшеницы Senatore Cappelli было бы невозможно производить промышленную пасту: она слишком легко ломалась из-за низкого содержания глютена (клейковины). Со-

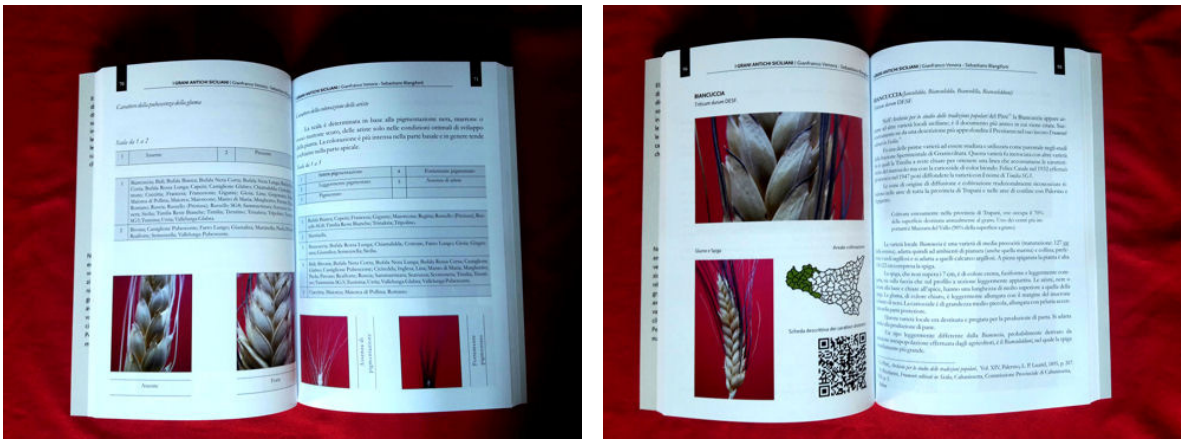


Рис. 9. Книга «Древняя сицилийская пшеница» (I Grani Antichi Siciliani) источник: http://www.granicoltura.it).

Fig. 9. The book "The Ancient Sicilian Grains" (I Grani Antichi Siciliani) (a source: http://www.granicoltura.it).

временные сорта в первую очередь имеют гораздо более высокий индекс глютена и дают более эластичное тесто, устойчивое к тепловым ударам, что сокращает время производственного процесса. Но вкус и аромат практически исчезли из критериев отбора в связи с использованием очень рафинированной муки. Сегодня итальянские потребители считают, что современные сорта несут ответственность за распространение целиакии и непереносимости пшеницы. Целиакия – это заболевание, при котором глютен не только не расщепляется, но и вызывает иммунную реакцию организма. Разнообразие проявлений этого генетического заболевания стало одной из причин недавно начавшейся паники вокруг глютена. Различия в структуре глютена обсуждались и будут обсуждаться снова, но до сегодняшнего дня исследования, проводимые на различных популяциях населения, свидетельствовали о том, что древние зерна раздражают кишечник меньше, чем современные. Еще не до конца ясно, происходит ли это из-за глютена, поэтому сегодня больше не говорят о непереносимости глютена, а говорят о непереносимости пшеницы (Lusiani, 2017). Поэтому в последние годы старые местные сорта, как и те, которые были созданы Н. Стрампелли, переживают вторую молодость, особенно в органических цепях (Ляпунова, 2018).

В начале 1960-х гг. урожай твердой пшеницы, благодаря улучшению агрономической практики, хотя и составлял около 1.8–2.0 т/га, был намного ниже, чем урожай хлебной (мягкой) пшеницы. Сорта твердой пшеницы имели более высокую цену за качество макаронных изделий, но культура была убыточной даже для фермеров Южной Италии, в основном из-за низкой урожайности и недостаточной реакции на удобрения. Это вызвало устойчивое уменьшение посевных площадей и отсутствие внимания со стороны генетиков и физиологов растений. Твердую пшеницу можно определить как «вид-сироту» для научных исследований в области генетики, физиологии сельскохозяйственных культур, технологического качества (Scarascia Mugnozza, 2005). Скрещивания между филогенетически очень близкими сортами, которые принесли большой прогресс, уже было недостаточно. Необходимы были исследования, которые способствовали бы познанию генетики вида, как теоретические, так и практические, определяющие показатели влияния на продуктивность и адаптивность к сложным агроэкологическим условиям, а также помогли бы улучшить качество твердой пшеницы. Результаты исследований предназначались для использования в селекционных программах для получения сортов, наиболее подходящих для выращивания. Для реализации этих целей в 1958 г. в Лаборатории генетики растений и мутагенеза в Центре ядерных исследований Касачии (Centro Ricerche Nucleari della Casaccia, ENEA) Национального комитета по ядерной энергии (CNEN) был разработан и реализован исследовательский проект научного консультанта Ф. Д'Амато и директора лаборатории Дж.Т. Скараши Муньоццы (G.T. Scarascia Mugnozza).

Рис. 10. Профессор Франческо Д'Амато (1916–1998) (источник: Scarascia Mugnozza, 2005).

Fig. 10. Prof. Francesco D'Amato (1916–1998) (a source: Scarascia Mugnozza, 2005).

Франческо Д'Амато (Francesco D'Amato) (рис. 10) – это ученый, имевший большое международное признание в области естественных наук: ботаники, цитогенетики, биологии развития; доктор естественных наук, почетный доктор сельскохозяйственных наук, профессор ботаники, директор института ботаники университета Кальяри (1957–1959 гг.); профессор генетики, директор Института генетики Пизанского университета (1959–1991 гг.); лауреат одной из самых престижных премий Италии – премии Фельтринелли (Premio Feltrinelli) Национальной академии деи Линчеи (Accademia Nazionale dei Lincei) в области ботаники (1956 г.) и прикладной биологии (1981 г.). Это одна из старейших академий наук Европы, она основана в 1603 г. Академики называют себя «рысьеглазыми» (lincei) в знак признания особой зоркости зрения, кото-

рая необходима для научного познания и которая особо присуща рыси. Научный интерес к мутагенезу у Ф. Д'Амато появился после участия в исследованиях по радиогенетике и химическому мутагенезу диплоидных видов *Hordeum vulgare* в лаборатории Шведской ассоциации семеноводов в Свалеве под руководством профессора А. Густафссона (A. Gustafsson).

Проект D'Amato – Scarascia Mugnozza преследовал две цели: использовать твердую пшеницу в качестве модельного растения для исследований в области генетики, цитогенетики и мутагенеза и увеличить изменчивость вида путем индукции и отбора полезных мутаций (D'Amato, 1992). Эти цели были направлены на разработку исследований и методов для практического применения посредством проведения широких полевых экспериментов с генотипами, лабораторный анализ которых показал их полезность для генетического улучшения твердой пшеницы. Зерновки сортов твердой пшеницы Cappelli, Aziziah, Capeiti, Garigliano, Russello, Grifoni облучали различными дозами рентгеновских лучей, тепловых нейтронов, быстрых нейтронов или обрабатывали различными концентрациями химических мутагенов. Полученные мутанты несли аллели для исправления дефектов, таких как восприимчивость к полеганию и задержка колошения, и использовались для создания сортов, обладающих более высокой урожайностью и хорошей адаптацией к агроэкологии. Интересные результаты были получены при изучении наследственной основы количественных признаков, связанных с урожайностью зерна: дата колошения, количество колосков на главном колосе, длина колоса, масса зерна, количество стеблей, длина стебля и продолжительность фаз вегетационного периода (Bagnara, Scarascia Mugnozza, 1973). Ф. Д'Амато показал, что твердая пшеница, в то время считавшаяся в международной литературе «Золушкой», оказалась отличным материалом для приобретения знаний об общем характере культуры. Выделенные мутации составили материал для обширных генетических, цитогенетических, биохимических и физиологических исследований в Центре Касачии (Casaccia) и других местах. Мутанты и сегрегационные поколения после скрещивания мутантов с сортами подвергались многолетним агрономическим тестам, и были выделены новые сорта твердой пшеницы. Они улучшили производство в Италии и других странах, где некоторые из них использовались в качестве родительских линий в селекционных программах для получения короткостебельных сортов твердой пшеницы во Франции, Австрии (Gandur и Unidur), Греции, Болгарии (Lozen, Sredets и др.), а также в США в качестве родителей сортов синтетической культуры тритикале (Scarascia Mugnozza et al., 1993). Несколько новых сортов были испытаны в рамках программы FAO-IAEA-CNEN «Оценка мутантных линий твердой пшеницы в бассейне Средиземного моря». Основными участниками этой программы были: лаборатория CNEN (Casaccia – Roma) – G.T. Scarascia Mugnozza, D. Bagnara, A. Bozzini, C. Mosconi; IAEA (МАГАТЭ) (Vienna) – B. Sigurbljornsson, P.T. Bogyo; FAO (Rome) – J. Tessi. Испытания проводились в течение пяти лет (1966–1970 гг.) в 35 местах (от Марокко до Пакистана и Индии) на 13 сортах: 9 мутантных линиях и 4 контрольных сортах (двух местных и двух широко культивируемых итальянских сортах). Материал оценивали по 15 показателям полевой оценки, включая устойчивость к желтой ржавчине (Bogyo et al., 1974). В Центре Касачии некоторые из лучших мутантов были зарегистрированы как новые сорта серии Castel: Castelporziano и Castelfusano из Cappelli, Casteldelmonte из Grifoni, Castelnuovo из Garigliano. Castelporziano отличался от Cappelli одним частично доминантным геном, способным уменьшить высоту на 34 % (Bozzini, Scarascia Mugnozza, 1967). Благодаря своему эректоидному гену Castelporziano не полегает в самых неблагоприятных условиях выращивания.

CNRN-ENEA была разработана программа для изучения поведения новой индуцированной генетической изменчивости в зародышевой плазме пшеницы и были исследованы потомки от скрещивания тетраплоидной и гексаплоидной пшеницы для повышения общих знаний и размножения (Blanco et al., 1988; Bozzini, 1988).

В 1974 г. был создан сорт Creso, полученный от скрещивания мутантной короткостебельной линии твердой пшеницы CpB144 и короткостебельной линии мягкой пшеницы из CIMMYT, несущей карликовые гены *Rht1* на хромосоме 4A от Norin 10. Этот сорт является наивысшей точкой генетических исследований, призванных восполнить разрыв между потенциалом урожайности твердой пшеницы и хлебной пшеницы в Италии. Фактически потенциал урожайности Creso несколько раз достигал 10 т/га, сохраняя в то же время хорошее качество зерна для производства макаронных изделий и устойчивость к *Fusarium graminearum* и нескольким расам бурой ржавчины (Bozzini, Bagnara, 1974). Можно сказать, что современные сорта пшеницы были рождены с созданием Creso, который до сих пор является пятым наиболее распространенным сортом твердой пшеницы в Италии (первые – Simeto, Duilio, Ciccio, Arcangelo). Он считается флагманом итальянских исследований, которые используются в программах генетического улучшения твердой пшеницы в США, Канаде, Австралии, Аргентине и Китае, а также в наиболее важных международных исследовательских центрах (Lusiani, 2017).

В результате реализации задач проекта Исследовательским центром Касачии было создано 22 зарегистрированных сорта твердой пшеницы, шесть из которых были получены в результате прямого отбора индуцированных мутантов, а остальные – в результате скрещивания (Scarascia Mugnozza et al., 1993).

В 1990-х гг. сотрудники секции ISC в Фодже разработали программы по изучению генетики и физиологии твердой пшеницы, селекции высокоурожайных сортов и улучшению качества. Были созданы сорта Ofanto, Lesina, Gargano, Venosa, занявшие свое место в производстве твердой пшеницы Италии в течение десятилетия. Среди физиологических параметров было уделено внимание повышению фотосинтетической активности и ее устойчивости, числу зерновок, транслокации и аккумуляции фотосинтеза в зернах. Особое внимание было уделено флаговому листу с широкой, но не длинной пластинкой, более длинному колосу с большим количеством колосков, крупным чешуям и длинным остям, долго сохраняющимся зелеными (Spano et al., 2003).

Помимо крупных исследовательских центров свой вклад в селекцию твердой пшеницы внесли частные фирмы и сельскохозяйственные факультеты университетов Южной Италии.

Сотрудники университетов Палермо, Сассари (Sassari) и Неаполя (Napoli) создали уже упомянутые сорта твердой пшеницы, адаптированные к местным условиям, – Trinakria, Maristella, Ichnusa. В первой половине 1980-х гг. в университете Бари (Bari) Дж.Т. Скараша Муньоцца, А. Бланко и их коллеги создали сорта Messapia, Salentino и Salizia. Сорт Messapia значительно превосходил знаменитый Creso по скороспелости и продуктивности (Blanco et al., 1988). В поисках более быстрых и эффективных альтернатив традиционным методам селекции сотрудники университетов Бари и Витербо (Viterbo) создали карту генетических

связей твердой пшеницы (Blanco et al., 1998; Lotti et al., 2000). В Болонском университете была проведена обширная работа по внедрению метода SSR-анализа для характеристики генетических расстояний среди образцов твердой пшеницы (Maccaferri et al., 2003, 2005). Конечная цель этого исследования, основанного на SSR, состояла в том, чтобы идентифицировать большую группу генотипов, подходящих для поиска ассоциаций генотип – фенотип и картирования локусов количественных признаков (QTL), влияющих на агрономические признаки. Университеты проводят изучение диких видов подтриба Triticinae и переноса генов ценных признаков в твердую пшеницу. С цитогенетической и генетической точек зрения оценивают методики проведения таких переносов для достижения положительных результатов (Simeone et al., 2000). В университете Витербо осуществляются исследовательские проекты по генетическому анализу видов *Aegilops* L. (Giorgi et al., 2003) и по гибридизации *Triticum durum* Desf. с растениями диплоидного вида *Dasypyrum villosum* (L.) P. Candargy (De Pace et al., 2001).

Программы частных компаний в основном направлены на получение генотипов с высокой и стабильной урожайностью, устойчивых к биотическим и абиотическим стрессам.

Чирилло Малиани (Cirillo Maliani), итальянский генетик, иностранный член ВАСХНИЛ (1967), проделал замечательную работу с использованием межвидовых скрещиваний, главным образом с мягкой пшеницей, и получил высокоурожайные и высокопротеиновые сорта твердой пшеницы Viscardo, Montanari, Carlo Jucci, Giovanni Raineri (Maliani, 1968). На Сицилии селекционер П. Калканьо (P. Calcagno) создал высокоурожайные высококачественные сорта Simeto, Platani, Colosseo, Ciccio и Cannizzo, которые в основном выращиваются сегодня в Италии, Испании, Греции, Португалии и Северной Африке (Scarascia Mugnozza, 2005).

Семеноводческая компания Società Produttori Sementi (S.I.S.) в Болонье выпустила в 1990-х гг. сорт твердой пшеницы Lira – первый итальянский сорт, отобранный с использованием электрофореза глиадина в качестве маркера качества, сорт Zena – первый итальянский сорт, имеющий крупу высокого индекса желтого цвета, и сорт Svevo – очень ранний и с исключительно высоким качеством для приготовления макарон. Частные семеноводческие компании Società Italiana Sementi (Bologna), Eurogen (Enna), ISEA (Ancona) и COSEME (Foggia) также принимали участие в реализации программ по созданию высокопродуктивных сортов твердой пшеницы.

Количество зарегистрированных сортов твердой пшеницы, которое было ниже 10 в начале 1980-х гг., выросло до 145 в 2001–2013 гг. благодаря финансовой поддержке ЕС, связанной с использованием зарегистрированных сортов семян и введением в Италии Национального реестра сортов. В 2013 г. Национальное агентство по сертификации семян (ENSE) сертифицировало более 200 тыс. т семян твердой пшеницы, причем наибольшая доля была у сорта Iride (12.4 %), затем – у сортов Simeto и Saragolla (11.4 и 9.3 % соответственно); 76 % сертифицированных семян принадлежали 20 сортам из 136 зарегистрированных. Creso спустя 35 лет все еще выращивался на 1.3 % площади, предназначенной для сертифицированных семян твердой пшеницы (Porceddu, Blanco, 2014).

В последние годы большая доля сортов приходится на частные компании. В качестве примера можно привести семеноводческую компанию Apsovsementi S.p.A. (Voghera, Lombardia). Она была основана в 1967 г. группой фермеров Северной Италии с целью использовать свой опыт и климатические условия своей территории для создания и развития семенного бизнеса, основанного на производстве и сбыте высококачественных семян. Селекционные программы компании ориентированы на селекцию сортов с высокой урожайностью, наибольшей приспособляемостью к различным условиям внешней среды, с лучшим качеством и высокой устойчивостью к болезням. Эти цели достигаются с помощью очень эффективной селекционной программы, основанной на тестировании и скрещивании наилучшего сорта для каждого типа и агросреды, использовании разнообразного глобального банка генотипов. Отбор производится с эксклюзивным сочетанием различных методик с самыми передовыми методами молекулярного скрининга, позволяющими выявить и быстро отследить лучшие линии, которые станут новыми сортами. Поддержку селекционной деятельности оказывают широкие испытательные сети для скрининга и оценки ценности сортов и того, чтобы их качество отвечало потребностям производителя и рынка (Apsovsementi S.p.A., 2019).

Сегодня в каталоге компании 13 сортов твердой пшеницы: Diogene (2017), Platone (2016), Caboto (2016), Vespucci (2010), Teodorico (2014), Tirex (2007), Pitagora (2009), Kenobi (2012), Dylan (2002), Colombo (2010), Casanova (2003), Biensur (2000), Ariosto (2005). В предложении твердой пшеницы для крупного центрального и южного рынка доминируют очень известные сорта Colombo и Tirex, которые сочетают постоянную высокую продуктивность с качеством. Оба сорта имеют большой спрос у основных производителей макаронных изделий. Новый сорт Diogene наделен исключительной устойчивостью к листовым болезням. Другими интересными продуктами являются Teodorico и Kenobi, к которым добавлены две новинки: Caboto – среднеранний сорт, устойчивый к бурой ржавчине, с очень высокой урожайностью по всей территории страны, и Platone – поздний сорт, устойчивый к полеганию и фузариозу колоса, очень продуктивный в плодородных районах Северной и Центральной Италии, и поэтому уже вошедший в культуру во Франции. Оба сорта имеют ценные качественные характеристики (Apsovsementi varieties catalog, 2019).

Основные направления селекции твердой пшеницы в Италии

Селекция твердой пшеницы в Италии нацелена сегодня на улучшение таких признаков, как скороспелость, устойчивость к полеганию, устойчивость к болезням и вредителям, засухоустойчивость, а также на решение проблем ограниченного количества и одновременного снижения фертильных побегов, низкой фертильности колоска.

Селекционный прогресс в морфофизиологических и агрономических признаках сортов твердой пшеницы, созданных в Италии в XX в., был исследован P. De Vita и его коллегами (2007). Они показали, что генетический выигрыш наиболее четко ассоциируется с более высоким числом зерновок на квадратный метр, что указывает на необходимое увеличение числа зерен и числа колосков в колосе.

Короткостебельность

Постепенное уменьшение высоты растений, связанное у злаков с увеличением индекса урожая (HI), сопровождаемое эффектом увеличения мощности потока и распределения биомассы, также является одной из основных целей селекции. В 1960-х и 1970-х гг., одновременно с производством синтетических удобрений, которые не могли быть полностью использованы высокорослыми сортами из-за полегания, которое они вызывали, была выявлена

группа основных генов (*Rht*, *reduced heigth*), называемая в целом «карликовыми генами». Первоначальный эффект от введения карликовых генов в твердую пшеницу часто был отрицательным, а успех был достигнут, когда генетический фон, в который они были вставлены, был изменен путем выбора генотипов, в которых избыточные ассимиляты были перенесены в колос, где они позволили продуцировать большее количество зерновок при равном количестве колосков. Уменьшение высоты также позволило увеличить использование азотного удобрения и, следовательно, производство биомассы без полегания (Porceddu, Blanco, 2014).

Генетическая устойчивость к болезням

Изменение климата приводит к серьезным изменениям в микробных системах почв, возникновению и распределению сорняков, насекомых и болезней (Easterling et al., 2007). Наиболее распространенная позиция селекционеров в отношении генетической устойчивости создаваемых сортов заключается в том, чтобы отдавать предпочтение низким уровням длительной устойчивости, основанным на нескольких генах, вместо высокого уровня устойчивости, контролируемого отдельными генами, несмотря на широкую генетическую изменчивость, присутствующую в сортах и диких популяциях родственных видов (Porceddu, Blanco, 2014).

Самые большие потери вызывает стеблевая ржавчина (*Puccinia graminis f.* ssp. *tritici*). Для борьбы с расами патогена, существующими в Италии, селекционеры использовали устойчивые сорта из Северной Дакоты (Yuma, Ld 390, Lakota и Wells) и образцы полбы (*T. dicoccum*) (Bozzini, 1966; Zitelli, 1968).

Для преодоления поражения листовой ржавчиной (*Puccinia recondita*) были получены линии Giorgio и Gerardo (Zitelli, 1973), которые использовались селекционерами для дальнейшей работы.

Первым источником фактора устойчивости к мучнистой росе (*Blumeria graminis*) был американский сорт Yuma, в родословную которого входят устойчивые сорта *T. dicoccum* Vernal и Khapli (Bozzini, 1966; Zitelli, Vallega, 1968).

Позднее многие гены устойчивости к ржавчине, мучнистой росе и фузариозу были идентифицированы у родственных видов и введены в твердую пшеницу (Ceoloni et al., 2014). Исследуя высокий уровень устойчивости к листовой ржавчине итальянского сорта Creso, авторы пришли к выводу, что ген *Lr14* можно рассматривать как важный ген устойчивости, который в настоящее время используется селекционерами в средиземноморских районах (Marone et al., 2009; Maccaferri et al., 2010).

Фузариоз колоса (Fusarium head blight, FHB), вызванный *Fusarium graminearum*, является одним из наиболее существенных заболеваний пшеницы в мире, приводящим к потере урожая и загрязнению микотоксинами. Для борьбы с этой болезнью сотрудниками итальянских университетов Туссии (Università della Tuscia, Viterbo), Падуи (Università degli Studi di Padova), Болоньи (University of Bologna), Национального исследовательского совета в Парме, Университета Британской Колумбии в Канаде (University of British Columbia) и Бейлорского медицинского колледжа (Baylor College of Medicine) в США были проведены совместные работы по созданию трансгенных растений пшеницы, которые были бы наделены новыми способностями к ингибированию, коррелирующему со значительной задержкой симптомов, вызванных фузариозом (Ferrari et al., 2012; Moscetti et al., 2013).

В Италии широко распространен переносимый почвой вирус злаковой мозаики (CSBMV), где он часто вызывает снижение урожайности восприимчивых сортов пшеницы на ~50–70 %. Учеными Болонского университета были проведены исследования сравнения реакций на вирус мозаики у 89 сортов твердой пшеницы в течение семи сезонов за период с 1995 по 2005 г. в поле возле Болоньи с естественными источниками инокулята CSBMV (Vallega et al., 2009). Результаты исследования показали, что большинство итальянских коммерческих сортов твердой пшеницы довольно восприимчивы к CSBMV, и ни один из них не был признан полностью устойчивым. Такое же наблюдение было сделано для большого количества сортов твердой пшеницы из других стран. Основная часть немногих идентифицированных сортов с высокой устойчивостью к CSBMV получена из сорта Edmore (США), и поэтому разумным предположением является то, что Edmore и его устойчивые к CSBMV производные несут основной ген устойчивости к CSBMV или блок генов. Чтобы проверить эту гипотезу, в течение 2007–2008 гг. в поле с естественными источниками инокулята CSBMV было выращено 160 рекомбинантных инбредных линий поколения F8 (RIL F8), полученных от скрещивания сортов Neodur (Франция) (устойчивый сорт, выведенный на основе Edmore) и Cirillo (Италия) (высокочувствительный). Авторы пришли к выводу, что сорт Neodur внес по крайней мере три, возможно, связанных основных гена. Исследование дало доказательство наличия значительного темпа изменения относительной степени устойчивости линий с точки зрения выраженности симптомов. В настоящее время популяция Neodur / Cirillo профилируется для идентификации QTL, ассоциированного с его специфическими генами устойчивости к CSBMV, и для выяснения природы генов, вызывающих временное изменение устойчивости, и того, что порождает искажение модели наследования.

Засухоустойчивость

Среди ряда абиотических и биотических факторов, снижающих продуктивность и стабильность производства сельскохозяйственных культур, засуха считается одним из наиболее важных (Borlaug, Dowswell, 2005). Быстрое расширение ирригационного и несельскохозяйственного использования воды в сочетании с угрожающим сокращением запасов пресной воды и растущими расходами усиливают потенциал для конфликтов между различными категориями пользователей и между странами (Tuberosa et al., 2007). Основные элементы глобального изменения климата – повышение температуры и концентрации CO_2, изменения в возникновении болезней и почвенных микробов – будут влиять на посевные площади пшеницы во всем мире. Главной проблемой для селекционеров пшеницы на этом этапе является выбор генотипов, способных переносить тепловой стресс и дефицит воды. Перед ними стоит задача создать сорта, которые могут оптимально использовать воду в более влажные годы в сочетании с устойчивостью к засухе в течение многих лет, которые не имеют оптимального уровня осадков. Возможность такого сочетания была представлена A. Blum (2005) в его обзоре по селекции на засухоустойчивость. Основой для анализа явились достижения CIMMYT, где созданы сорта, которые сочетают в себе высокий урожайный потенциал в благоприятных условиях с толерантностью к менее благоприятным условиям засухи или дефицита воды. Глобальная программа пшеницы CIMMYT подчеркивает важность создания сортов пшеницы со стабильными урожаями в широком диапазоне сред. Такие сорта, идентифицированные путем тестирования партнерами Национальных сельскохозяйственных исследовательских систем (National Agricultural Research Systems, NARS) в Международной сети улучшения качества пшеницы, образуют ге-

нетическую основу для дальнейшего повышения толерантности к стрессу и засухе. Лучшее понимание биохимических процессов и физиологических механизмов, позволяющих сельскохозяйственным культурам справляться с негативными последствиями нехватки воды, является важной предпосылкой для селекционной деятельности (Bingham, McCabe, 2006). При выборе устойчивых линий селекционеры опираются на ряд морфологических и физиологических показателей, таких как форма устьиц, их размеры и количество на единицу площади листа, водный потенциал листа, способность к осмотической адаптации, относительное содержание влаги, накопление осмолитов и абсцизовой кислоты, которая тормозит ростовые и метаболические процессы, подавляет транспирацию (Tuberosa, Salvi, 2002; Cattivelli et al., 2008; Tuberosa, 2012). Фенотипирование продолжает представлять собой ключевой шаг в понимании стрессоустойчивости в молекулярную эпоху (Porceddu, Blanco, 2014). На уровне сельскохозяйственных культур эмпирическая селекция в условиях дефицита воды была успешной и остается самым важным путем для увеличения урожайности и водопользования (Condon et al., 2004).

На рабочем совещании WUEMED (Water Use Efficiency in MEDiterranean Agriculture) в Риме в сентябре 2005 г. были определены основные факторы, нацеленные на производство более засухоустойчивых сортов: ранний активный рост для улучшения посевов и уменьшения испарения почвы; корневая архитектура и размер для оптимизации сбора воды и питательных веществ в соответствии с условиями, преобладающими в данной среде; ингибирование побега для увеличения его выживаемости и накопления углеводов в стеблях для обеспечения налива зерна (Tuberosa et al., 2007). По итогам рабочего совещания были сделаны акценты на схемы, которые объединяют традиционные подходы к отбору с результатами исследований по выявлению признаков, ограничивающих урожай в условиях дефицита воды (Araus et al., 2002, 2003); на определение генетической основы этих признаков посредством картирования QTL и их клонирования (Salvi, Tuberosa, 2005); на модели, способные интегрировать информацию, полученную при исследовании культур на молекулярном, клеточном, физиологическом, эволюционном, агрономическом и других уровнях, и их способность реагировать на изменение условий окружающей среды (Tardieu, 2003). Так, J.L. Araus и его коллеги (2002), говоря о физиологических особенностях, которые способствуют повышению продуктивности в условиях умеренной засухи, выделяют такие факторы, как улучшение эффективности водопользования и индекс урожайности. Клонирование генов открыло новые перспективы в выяснении механизмов растений, вызванных стрессом. Особенно интересными в этом вопросе являются результаты, связанные с экспрессией последовательностей и мРНК в сортах твердой пшеницы Capeiti и Creso, протестированных при различных уровнях водного стресса на стадии снижения (Cattivelli et al., 2002). Геномная карта основных локусов и QTL, влияющих на стрессоустойчивость, определила решающую роль хромосом группы 5, где была обнаружена самая высокая концентрация QTL и основных локусов, контролирующих адаптацию растения к окружающей среде (Tuberosa et al., 2002). Обширные молекулярные исследования привели к клонированию многих связанных со стрессом генов и чувствительных элементов. Было показано, что экспрессия некоторых генов, связанных со стрессом, сопряжена со стрессоустойчивыми QTL, что позволяет предположить, что эти гены могут представлять молекулярную основу стрессоустойчивости (Aprile et al., 2013). Иная стратегия реагирования на стресс была обнаружена у двух сортов твердой пшеницы, характеризующихся различной эффективностью водопользования, подверженных засухе, жаре и сочетанию обоих стрессов. Сорт Ofanto (более низкая эффективность водопользования) в условиях засухи активировал большой набор хорошо известных генов, связанных с засухой, в то время как Cappelli (более высокая эффективность водопользования) показал конститутивную экспрессию нескольких генов, вызванных засухой в Ofanto, и модуляцию ограниченного числа генов в ответ на стресс (Rampino et al., 2012). R. Tuberosa и S. Salvi (2006) представили обзор подходов, основанных на геномике, для повышения засухоустойчивости сельскохозяйственных культур. Обращает на себя внимание публикация D. Sehgal и R. Yadav (2010), где основное внимание уделяется точности выбора морфофизиологических признаков для определения засухоустойчивости и представлен обзор о молекулярных маркерах, которые могут быть использованы для повышения эффективности селекции по этим признакам в селекционных программах.

Качество зерна и макаронных изделий

В производстве макаронных изделий в Италии в основном используется зерно твердой пшеницы, а качество макаронных изделий всегда было одной из важнейших целей селекции. Технологическое качество крупки из твердой пшеницы (semolina) стало одной из целей исследований по генетическим и биохимическим улучшениям для производства макаронных изделий, а в последнее время – и по улучшению хлебопекарных качеств. Только на Сицилии более 50 видов традиционных сортов хлеба из твердой пшеницы были классифицированы в Атласе сицилийского хлеба (Atlante del pane di Sicilia). Проект Атласа был осуществлен исследовательским консорциумом «Gian Pietro Ballatore» (L'Atlante del pane di Sicilia (1999–2001), 2019). В средиземноморских районах использование сортов твердой пшеницы для производства хлеба постоянно растет из-за его вкусовых качеств и длительного срока хранения по сравнению с хлебом, полученным из мягкой пшеницы (Pogna et al., 1996, 2002). Процесс производства итальянского хлеба из твердой пшеницы, в основном ремесленного характера, укоренившегося со временем, варьируется от одного района к другому, что приводит к широкому ассортименту продуктов. Многие из них получили признание качества на национальном уровне. Кроме того, три вида хлеба были отмечены европейскими знаками: «Pane di Altamura» и «Pagnotta del Dittaino» были признаны «Защищенным обозначением происхождения» ("Protected Designation of Origin" – PDO), а «Pane di Matera» - как «Защищенный географическим указанием» ("Protected Geographical Indication" – PGI) (Pasqualone, 2012).

U. De Cillis (1942) был первым, кто показал, что из макаронных изделий, произведенных с использованием стекловидных зерен и содержащих больше белка, получается продукт лучшего качества. Позже к тем же выводам пришли многие другие ученые, которые также показали существование постоянной взаимосвязи между свойствами и содержанием глютена и качеством пасты (теста) (Novaro et al., 1993; Mariani et al., 1995; Autran, Galterio, 1989; D'Egidio et al., 1990). Эти работы способствовали активизации итальянских ученых в исследовании состава белка зерна, содержания белка в зерне и цвета зерна с использованием различных подходов.

Качество макаронных изделий сильно зависит от количества и качества клейковины в составе белка зерна. Глютен (gluten) – английское наименование клейковины, а клебер (kleber) – немецкое. Глютен представляет собой протеиновый комплекс, состоя-

щий из компонентов глиадина и глютенина, первый делает массу глютена растяжимой и эластичной, второй – прочной. Концентрация белка зерна – самый важный индекс качества семолины для получения пасты (D'Egidio et al., 1990). При оценке качества зерна необходимо учитывать два фактора: количество белка и качество глютена. Первый определяется средой, в которой растение растет и достигает зрелости. Если влажности, инсоляции или удобрения недостаточно, зерно рискует не достичь надлежащего качества и, следовательно, иметь низкую протеиновую ценность. Второе связано с сортом: современная пшеница durum вырабатывает более стойкий глютен, в то время как глютен старых сортов менее стойкий. Также чрезмерное использование химических продуктов, таких как глифосфат для высушивания зерна перед сбором урожая в Канаде, транспортировка за тысячи километров и длительное хранение в неидеальных условиях, могут поставить под угрозу качество.

Поскольку глютен состоит из полипептидов, контролируемых отдельными кодоминантными факторами, особое внимание было уделено анализу этих генов. Было проведено много исследований аллельной изменчивости локусов Gli и Glu и взаимосвязей с технологическим качеством (Dal Belin Peruffo et al., 1982; Porceddu et al., 1983; Laiandra et al., 1987, 1990). Было показано, что компоненты глиадинов кодируются генами *Gli-1*, расположенными на коротких плечах гомеологичных хромосом групп 1 и 6 (Laiandra et al., 1984); локусы для низкомолекулярных (LMW) субъединиц глютенина (Glu-3) расположены на коротких плечах хромосом группы 1, тесно сцепленных с *Gli-1* (Pogna et al., 1990); существует огромное количество генетических вариаций для субъединиц глиадина и глютенина, как в культивируемой пшенице, так и в диких сородичах (Ciaffi et al., 1992), что дает возможность выбора. В генетических и селекционных программах университета Витербо, направленных на улучшение качества глютена, комплексные локусы, контролирующие субъединицы глиадина и глютенина, и последующее воздействие на качество глютена также изучались с использованием методов молекулярных маркеров. Гомологичные гены, кодирующие протеиндисульфидизомеразу (PDI) – важный фермент, участвующий в образовании дисульфидных связей и влияющий на их промоторы и качество, были клонированы и охарактеризованы (Ciaffi et al., 2006). A. Blanko и его коллеги (2002) использовали молекулярные и морфологические маркеры для обнаружения и сравнения в различных средах значимости QTL, участвующих в выражении сложных признаков, таких как содержание белка зерна, объем седиментации, цвет семолины и урожай зерна. Был сделан вывод, что количество QTL, которые влияют на признак, не может быть правильно оценено в одной среде. Более того, поскольку успех каждой селекционной программы во многом зависит от эффективности селекции, был предложен и применен ряд методов для оценки новых генотипов твердой пшеницы. В качестве альтернативы скрещиванию мощным инструментом для производства новых линий может быть трансгенная технология. В настоящее время технология рекомбинантных ДНК предоставляет передовые средства для идентификации и выделения генов, кодирующих специфические характеристики в определенном организме, и для передачи копий этих генов в совершенно другой организм. Технология рекомбинантных ДНК была применена также в твердой пшенице для производства новых линий без использования классических методологий скрещивания и отбора. Сотрудничество между Научно-исследовательским институтом зерновых культур (Foggia) и Отделом сельскохозяйственных наук Бристольского университета (Великобритания) позволило оптимизировать метод трансформации твердой пшеницы (вид, хорошо известный как непокорный для трансформации) и получить растения сорта Ofanto, трансформированные для субъединиц глютенина (Terzi et al., 2005).

Содержание белка и другие качественные параметры зерна твердой пшеницы являются полигенными признаками, на которые сильно влияют факторы окружающей среды. Их оценка и получение улучшенных линий дорогостоящи, трудоемки из-за низкой наследуемости и сложных биологических основ. По этим причинам селекционеры ищут альтернативные стратегии, более быстрые и надежные. Картирование QTL позволяет идентифицировать ассоциированные молекулярные маркеры, которые можно использовать при вспомогательном отборе и, следовательно, выполнять генотипический отбор в альтернативе традиционному фенотипическому отбору. У твердой пшеницы сегрегация популяции рекомбинантных инбредных линий была получена путем скрещивания с сортом Messapia (низкое содержание белка) и диким тетраплоидом *T. dicoccoides* (высокое содержание белка). Для этой популяции была составлена молекулярная карта, которая в настоящее время содержит 458 маркеров, включающих комплекс морфологических, биохимических, RFLP, AFLP и микросателлитных маркеров (Blanco et al., 1998, 2004).

Среди других параметров, влияющих на качество макаронных изделий, желтый цвет является характеристикой, которая хотя и имела второстепенное значение в прошлом, в настоящее время приобретает все большее значение и в Италии. Только недавно итальянские селекционеры начали серьезно рассматривать проблему содержания пигмента. Желтый цвет макаронных изделий определяется содержанием каротиноидов и активностью липоксигеназы, причем оба эти признака контролируются несколькими основными генами с аддитивными эффектами и значительно зависят от условий окружающей среды. Значительное увеличение содержания каротиноидов было получено с помощью хромосомной инженерии с интрогрессией в твердую пшеницу гена *Yp* (желтый пигмент) из *Agropyron elongatum* (Ceoloni et al., 2005). Генетическая изменчивость компонентов YPC (концентрация желтого пигмента) и каротиноидов была проанализирована в 102 образцах дикой и культурной тетраплоидной пшеницы (Digesù et al., 2009). В целом, современные сорта показали значительно более высокие значения YPC по сравнению со старыми сортами и образцами *T. dicoccum* и *T. dicoccoides*. Значение YPC или 4.2 ppm считается минимальным количеством для того, чтобы получить макароны приемлемого цвета. Большинство современных французских сортов и некоторые итальянские, такие как Grecale и Svevo, превышают это значение. Общее содержание каротиноидов имеет полигенный характер с высокой наследуемостью. Выделены клоны библиотеки BAC, содержащие гены, кодирующие три различных фермента в биосинтезе каротиноидов: фитосинтаза (PSY), фитоендесатураза (PDS) и каротиндесатураза (ZDS) (Cenci et al., 2004).

Если рассматривать стратегию улучшения основных факторов, влияющих на качество твердой пшеницы, то селекция с помощью молекулярных маркеров для идентификации генотипов твердой пшеницы, имеющих QTL, коррелирующих в пространстве и времени с признаками урожайности и качества, может быть интересной задачей для ускорения идентификации необходимых генотипов (Scarascia Mugnozza, 2005).

Заключение

Селекция твердой пшеницы в Италии, направленная на создание новых сортов, выгодных изготовителю самой потребляемой продукции в стране, – процесс безостановочный. Сегодня он требует новых подходов и методов, которые должны помочь ускорить создание высокопродуктивных и высококачественных сортов. Все исследовательские центры, университеты и крупные корпорации, которые в последнее время в основном и создают новые сорта, занимаются изучением и использованием достижений геномной селекции (GS) и, следовательно, пополнением знаний о геноме твердой пшеницы.

В рамках международного проекта Пшеничная инициатива (Wheat Initiative, 2019), координатора глобальных исследований пшеницы, в 2013 г. была создана экспертная рабочая группа по геномике и селекции твердой пшеницы (The Expert Working Group on Durum Wheat Genomics and Breeding). Предложение о создании экспертной группы было представлено Луиджи Каттивелли (Luigi Cattivelli, Agricultural Research Council (CRA), Italy) и Роберто Тубероза (Roberto Tuberosa, University of Bologna, Italy), которые сегодня являются ее сопредседателями. Цель – собрать и объединить деятельность тех, кто заинтересован в продвижении конкретных исследовательских мероприятий, направленных на повышение продуктивности и качества твердой пшеницы, а также сотрудничество с научным сообществом, занимающимся геномикой хлебной пшеницы. Экспертная группа два раза в год проводит встречи своих членов с представлением отчетов о работе в форме докладов на ту или иную актуальную тему. В частности, в 2019 г. в Болонье проведен тренинг-курс «Геномная селекция пшеницы» (Genomics-assisted breeding of wheat), основная цель которого – преобразовать передовую геномную информацию в практическую селекцию с помощью геномики. Любой специалист из любой страны, желающий принять участие в работе экспертной группы по геномике и селекции твердой пшеницы, может стать ее членом (Wheat Initiative. The Expert Working Group on Durum Wheat Genomics and Breeding, 2019).

Список литературы / References

Ляпунова О.А. Средиземноморские староместные сорта твердой пшеницы, сохраняемые в коллекции ВИР. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179:3:68-84. DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-68-8.

[Lyapunova O.A. Mediterranean landraces of durum wheat preservedin the Vavilov collection (VIR). *Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Selektsii = Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179:3:68-84. DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-68-8. (in Russian)]

Alessandroni A., Rusmini B., Scalfati M.C. Influenza di specie del genere *Triticum* e di altri generi nelle discendenze di incroci interspecifici e intergenerici per il miglioramento genetico di *Triticum durum*. *Ist. Naz. Cerealicoltura* (Roma). 1966;88bis:1-26.

Aprile A., Havlickova L., Panna R., Marè C., Borrelli G.M., Marone D., Perrotta C., Rampino P., De Bellis L., Curn V., Mastrangelo A.M., Rizza F., Cattivelli L. Different stress responsive strategies to drought and heat in two durum wheat cultivars with contrasting water use eficiency. *BMC. Genomics*. 2013;14:821.

Apsovsementi S.p.A., 2019. available at http://www.apsovsementi.com/it/.

Apsovsementi varieties catalog, 2019. available at http://www.apsovsementi.com/it/catalogo/.

Araus J.L., Slafer G.A., Reynolds M.P., Royo C. Plantbreeding and water relations in C3 cereals: what should we breed for? *Ann. Bot.* 2002;89:925-940.

Araus J.L., Bort J., Steduto P., Villegas D., Royo C. Breeding cereals for Mediterranean conditions: ecophysiological clues for biotechnology application. *Ann. Appl. Biol.* 2003;142:129-141.

Autran J.C., Galterio G. Associations between electrophoretic composition of protein, quality characteristics and agronomical attributes of durum wheats. II. Protein-quality associations. *J. Cereal Sci.* 1989;9:195-215.

Bagnara D., Scarascia Mugnozza G.T. Outlook in breeding for yield in durum wheat: Scarascia Mugnozza G.T. (ed). Proceedings of the Symposium of Genetics and Breeding of durum wheat. Bari, Italy, May 14–18, 1973;249-274.

Ballatore G.P. Due nuove cultivar di grano duro. *Inf. Agr.* 1970;38:2963-2966.

Barbieri A., Deidda M. Contributo al miglioramento genetico del grano duro. *Sementi Elette.* 1968;3:1-3.

Bianchi A. Nazareno Strampelli: wheat breeder extraordinaire and father of Italy's 'Green revolution'. *Diversity.* 1995;11:135-136.

Bingham I.J., McCabe V.B. Commercially available plant growth regulators and promoters modify bulk tissue abscisic acid concentrations in spring barley, but not root growth and yield response to drought. *Ann. Appl. Biol.* 2006;149:291-304. DOI: 10.1111/j.1744-7348.2006.00093.x.

Blanco A., Bellomo M.P., Cenci M.P., De Giovanni C., D'Ovidio R., Iacono E., Laddomada B., Pagnotta M.A., Porceddu E., Sciancalepore A., Simeone R., Tanzarella O.A. A genetic linkage map of durum wheat. *Theor. Appl. Genet.* 1998;97:721-728.

Blanco A., De Pace C., Porceddu E., Scarascia Mugnozza G.T. Genetics and breeding of durum wheat in Europe: Fabiani G., Lintas C. (eds). Durum wheat: chemistry and technology, AACC, St. Paul, MN, USA. 1988;17-45.

Blanco A., Pasqualone A., Troccoli A., Di Fonzo N., Simeone R. Detection of grain protein content QTLs across environments in tetraploid wheats. *Plant Mol. Biol.* 2002;48(5-6):615-623. DOI: 10.1023/A:1014864230933.

Blanco A., Simeone R., Cenci A., Gadaleta A., Tanzarella O.A., Porceddu E., Salvi S., Tuberosa R., Figliuolo G., Spagnoletti P., Roder M., Korzun V. Extention of the "Messapia × *dicoccoides*" linkage map of *Triticum turgidum* (L.) Thell. *Cell. Mol. Biol. Lett.* 2004;9(3):529-541.

Blum A. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential – are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Aust. J. Agric. Res.* 2005;56:1159-1168. DOI: 10.1071/AR05069.

Boggini G., Cattaneo M., Corbellini M., Perenzin M., Brandolini A., Vaccino P. Le varietà di frumento tenero costituite da Nazareno Strimpelli: descrizione morfologica, agronomica, biochimica, molecolare e tecnologica. *Rivisitazione scientifica di una pagina di storia italiana.* 2004.

Bogyo T.P., Scarascia Mugnozza G.T., Sigurljornsson B., Bagnara D., Bozzini A. Durum wheat yield performance nurseries. Proceedings of the Fourth FAO/Rockefeller Foundation Wheat Seminar, Tehran, Iran, May 21–June 2, 1973. FAO, Rome, Italy. 1974;26-35.

Borlaug N.E., Dowswell C.R. Feeding a world of tenbillion people: a 21st century challenge: Tuberosa R., Phillips R.L., Gale M. (eds). Proceedings of 'In the Wake of the Double Helix: From the Green Revolution to the Gene Revolution', 27–31 May 2003. Bologna, Italy. 2005;3-24.

Borojevic K. Art and science of Italian wheat breeding and its influence on breeding in South and Central Europe: Pogna N.E., Romano M., Pogna A.E., Galterio G. (eds). Proceedings of the Tenth International Wheat Symposium, Paestum, Italy 2003. Rome: Istituto Sperimentale per Cerealicoltura. 2003;109-113.

Borojevic K., Borojevic K. Historic role of the wheat variety Akakomugi in Southern and Central European wheat breeding programs. *Breed. Science*. 2005a;55(3):253-256. DOI: 10.1270/jsbbs.55.253.

Borojevic K., Borojevic K. The transfer and history of 'reduced height genes' (*Rht*) in wheat from Japan to Europe. *J. Heredity.* 2005b;96(4):455-459. DOI: 10.1093/jhered/esi060.

Boyacioglu H. Global durum wheat use trending upward. October 11, 2017. World-grain.com. available at https://www.world-grain.com/articles/8777-global-durum-wheat-use-trending-upward.

Bozzini A. Eredità della resistenza all'oidio in incroci tra frumenti tetraploidi. *Genet. Agrar.* 1966; 20:249-254.

Bozzini A. Origin, distribution and production of durum wheat in the world: Fabiani G., Lintas C. (eds). Durum wheat: chemistry and technology. AACC, St. Paul, MN, USA. 1988;1-16.

Bozzini A., Bagnara D. Creso, Tito, Mida, new durum wheats from CNEN Agricultural Laboratory. *Inf. Agr.* 1974;20:1-6.

Bozzini A., Scarascia Mugnozza G.T. A dominant short straw mutation induced by thermal neutrons in durum wheat. *Wheat Inf. Serv.* 1967;23-34, 5-6.

Braun H.-J., Altay F., Kronstand W.E., Beniwal S.P.S., McNab A. Wheat: prospects for global improvement. Proceedings of the 5th International Wheat Conference Ankara, Turkey, 10–14 June 1996. Developments in Plant Breeding, Berlin: Springer. 1997;6:582 pages.

Bressanini D. Il Senatore Cappelli e gli altri grani di Nazareno Strampelli. Marzo 2010. Le Scienze. Edizione italiana di Scientific American. available on line at http://bressanini-lescienze.blogautore.espresso.repubblica.it/2010/03/22/il-senatore-cappelli-e-gli-altri-grani-di-nazareno-strampelli.

Capone L. Nazareno Strampelli, il genetista che piantava i semi dell'innovazione. Il Foglio quotidiano. Maggio 2016. available on line at https://www.

ilfoglio.it/scienza/2016/05/30/news/nazareno-strampelli-il-genetista-che-piantava-i-semi-dellinnovazione-96692.
Casale F. Tre novità agrarie. *Genet. Agrar.* 1955;5:339-350.
Cattivelli L., Baldi P., Crosatti C., Di Fonzo N., Faccioli P., Grossi M., Mastrangelo A.M., Pecchioni N., Stanca M. Chromosome regions and stress-related sequences involved in resistance to abiotic stress in *Triticeae*. *Plant Mol. Biol.* 2002;48:649-665.
Cattivelli L., Rizza F., Badeck F.W., Mazzucotelli E., Mastrangelo A.M., Francia E., Marè C., Tondelli A., Stanca A.M. Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. *Field Crop. Res.* 2008;105(1-2):1-14. DOI: 10.1016/j.fcr.2007.07.004.
Ceoloni C., Kuzmanovic L., Forte P., Gennaro A., Bitti A. Targeted exploitation of gene pools of alien Triticeae species for sustainable and multi-faceted improvement of the durum wheat crop. *Crop Past Sci.* 2014;65(1):96-111. DOI: 10.1071/CP13335.
Ceoloni C.M., Pasquini M., Simeone R. The cytogenetic contribution to the analysis and manipulation of the durum wheat genome: Royo C., Nachit M.N., Di Fonzo N., Araus J.L., Pfeiffer W.H., Slafer G.A. (eds). Durum wheat breeding: current approaches and future strategies. Haworth Press, New York, USA. 2005.
Cenci A., Somma S., Chantret N., Dubcovsky J., Blanco A. PCR identiication of durum wheat BAC clones containing genes coding for carotenoid biosynthesis enzymes and their chromosome localization. *Genome.* 2004;47;911-917.
Centri di Ricerca CREA, 2019. available at https://www.crea.gov.it/it/centri-di-ricerca.
Ciaffi M., Dominici L., Laiandra D., Porceddu E. Seed storage proteins of wild wheat progenitors and their relationships with technological properties. *Hereditas.* 1992;116(3):315-322.
Ciaffi M., Paolacci A.R., D'Aloisio E., Tanzarella O.A., Porceddu E. Cloning and characterization of wheat PDI (protein disulide isomerase) homoeologous genes and promoter sequences. *Gene.* 2006;366(2):209-218. DOI: 10.1016/j.gene.2005.07.032.
Condon G., Richards R.A., Rebetzke G.J., Farquhar G.D. Breeding for high water-use efficiency. *J. Exp. Bot.* 2004;55:2447-2460. DOI: 10.1093/jxb/erh277.
Conti G. Il problema granario appulo-lucano. Risultati di un ventennio di selezione. *Annali di Sperimentazione Agricola.* 1948;Nuova Serie 2:317-354.
D'Amato F. The progress of Italian wheat production in the first half of the 20th Century; the contribution of breeders. *Agric. Med.* 1989;119:157-174.
D'Amato F. Induced mutations in crop improvement: basic and applied aspects. *Agric. Med.* 1992;122:31-60.
D'Egidio M.G., Fortini S., Galterio G., Mariani B.M., Sgrulletta D., Volpi M. Protein content and composition of Italian durum wheat semolina: correlations with spaghetti cooking quality. *Qualitas Plantarum. Plant Foods Hum. Nutr.* 1979;28(4):333-348.
D'Egidio M.G., Mariani B.M., Nardi S., Novaro P., Cubadda R. Chemical and technological variables and their relationships: a predictive equations for pasta cooking quality. *Cereal Chem.* 1990;67:275-281.
Dal Belin Peruffo A., Pallavicini C., Pintor R., Pogna N.E. Analysis of wheat varieties by gliadin electrophoregrams. III. Catalogue of electrophoregram formulas of 22 Italian durum wheat varieties. *Genet. Agr.* 1982;36:365-374.
De Cillis U. I frumenti siciliani. Stazione Sperimentale di Granicoltura per la Sicilia, *Catania.* 1942;1-323.
De Cillis U. Le finalita che si richiedono al miglioramento genetico del frumento duro ed i mezzi per raggiungerle. *Genet. Agr.* 1964;18:51-70.
De Pace C., Snidaro D., Ciaffi M., Vittori D., Ciofo A., Qualset C., Scarascia Mugnozza G.T. Introgression of *Dasypyrum villosum* chromatin into common wheat improves grain protein quality. *Euphytica.* 2001;117:67-75.
Defez R., Salvi S. La "magia della scienza" non è stregoneria: più Strampelli, meno Steiner. Biodinamica in università, Harry Potter sale in cattedra. Il Foglio quotidiano. Novembre 2016. available on line at https://www.ilfoglio.it/scienza/2016/11/20/news/agricoltura-biodinamica-strampelli-steiner-107079.
Deidda M., Motzo R., Giunta F., Fois S. Evoluzione varietale e qualità in frumento duro (*Triticum turgidum* ssp. *durum*): dalle vecchie popolazioni alle attuali cultivar. available at www.anisn.it - Università degli Studi di Sassari - Facoltà di Agraria: Dipartimento di Scienze agronomiche e Genetica vegetale agraria, 18 dicembre 2001;1-30.
Digesù A.M., Platani C., Cattivelli L., Mangini G., Blanco A. Genetic variability in yellow pigment components in cultivated and wild tetraploid wheats. *J. Cereal Sci.* 2009;50(2);210-218. DOI: 10.1016/j.jcs.2009.05.002.
Dionigi A. Informazioni sperimentali del triennio 1969–71 sul nuovo grano duro precocissimo "ISA uno". *Annali ISA.* 1971;2:335-353.
Easterling W.E., Aggarwal P.K., Batima P., Brander K.M., Erda L., Howden S.M., Kirilenko A., Morton J., Soussana J.-F., Schmidhuber J., Tubiello F.N. Food, fibre and forest products: Parry M.L. et al. (eds). Proceedings Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of WG II to the Fourth Assessment Report of the IPCC. Cambridge University Press, UK. 2007;273-313.
Fazio L. The pasta is 'made in Italy.' The wheat isn't. Il manifesto, Italy, Rome, 2017. available at https://global.ilmanifesto.it/the-pasta-is-made-in-italy-the-wheat-isnt.
Ferrari S., Sella L., Janni M., De Lorenzo G., Favaron F., D'Ovidio R. Transgenic expression of polygalacturonase-inhibiting proteins in Arabidopsis and wheat increases resistance to the lower pathogen *Fusarium graminearum*. *Plant Biol.* 2012;14(s1):31-38. ISSN: 1438-8677.
Forlani R. Il frumento: monografia di genetica agraria. Pavia, Italy. 1945;1-128.
Giorgi B. Le due rivoluzioni verdi del XX secolo: i protagonisti, i luoghi, i tempi, i grani impiegati, i risultati – un piccolo omaggio a due grandi benefattori dell'umanità, Nazareno Strampelli e Norman Borlaug. CERMIS, Centro ricerche e Sperimentazione per il Miglioramento Vegetale "N. Strampelli". 2014.
Giorgi D., D'Ovidio R., Tanzarella O.A., Ceoloni C., Porceddu E. Isolation and characterisation of S genome specific sequences from *Aegilops* species of the *Sitopsis* section. *Genome.* 2003;46(3):478-489. DOI: 10.1139/g03-022.
Grifoni R. Appulo: nuovo grano duro precoce. *Terra Pugliese.* 1964;13:1.
Italy: Wheat and durum. *Bi-weekly bulletin.* December 19, 2003;16(22).
L'Atlante del pane di Sicilia (1999-2001), 2019. available at http://www.ilgranoduro.it/ documenti/atlante-del-pane.pdf.
Laiandra D., Benedettelli S., Margotta B., Spagnoletti-Zeuli P.L., Porceddu E. Seed storage proteins and wheat genetic resources: Srivastava J.P., Damania A.B. (eds). Proceedings of Wheat genetic resources: meeting diverse needs, Aleppo, Syria. 1990;73-87.
Laiandra D., Colaprico G., Kasarda D.D., Porceddu E. Null alleles of gliadin blocks in bread and durum wheat cultivars. *Theor. Appl. Genet*. 1987;74:610-616.
Laiandra D., Kasarda D.D., Morris R. Chromosomal assignment of gene coding for the wheat gliadin protein components of the cultivar Cheyenne and Chinese Spring by two dimensional electrophoresis. *Theor. Appl. Genet.* 1984;68:531-539.
Lorenzetti R. La scienza del grano. L'esperienza scientifica di Nazareno Strampelli e la granicoltura italiana dal periodo giolittiano al secondo dopoguerra. Roma, Ministero per i beni e le attività culturali. 2000a;1-377.
Lorenzetti R. The Wheat Science: The Green Revolution of Nazareno Strampelli. *J. Genet. Breed.* 2000b;1-230.
Lotti C., Salvi S., Pasqualone A., Tuberosa R., Blanco A. Integration of AFLP markers into and RFLP-based map of durum wheat. *Plant Breed.* 2000;119:1-10. DOI: 10.1046/j.1439-0523.2000.00526.x.
Lusiani M. L'incredibile storia dell'inventore del grano Cappelli. Amore Nerra Magazine, 2015. available at https://www.amoreterra.com/magazine/it-IT.
Lusiani M. Che cosa sono i grani antichi. Amore Nerra Magazine 19.01.2017. available at https://www.amoreterra.com/magazine/it-IT.
Maccaferri M., Sanguineti M.C., Donini P., Tuberosa R. Microsatellite analysis reveals a progressive widening of the genetic basis in the elite durum wheat germplasm. *Theor. Appl. Genet.* 2003;107(5):783-797. DOI: 10.1007/s00122-003-1319-8.
Maccaferri M., Sanguineti M.C., Mantovani P., Demontis A., Massi A., Ammar K., Kolmer J.A., Czembor J.H., Ezrati S., Tuberosa R. Association mapping of leaf rust response in durum wheat. *Mol. Breed.* 2010;26(2):189-228. DOI: 10.1007/s11032-009-9353-0.
Maccaferri M., Sanguineti M.C., Tuberosa R. Analysis of linkage disequilibrium in a collection of elite durum wheat genotypes. *Mol. Breed.* 2005;15:271-289. DOI: 10.1007/s11032-004-7012-z.
Maliani C. Importance du blé dur et son amélioration génétique par le moyen du croisement interspécifique. *Melhoramento.* 1968;21:28-33.
Maliani C. Nuove varietà di grano duro e loro caratteristiche. *Quaderni Accademia Georgofili VI.* 1998;57-64.
Mariani B.M., D'Egidio M.G., Novaro P. Durum wheat quality evaluation: influence of genotype and environment. *Cereal Chem.* 1995;72:194-197.
Mariani L. Nazareno Strampelli e il suo tempo di (con un commento di Alberto Guidorzi). Note a margine del convegno "Storia e attualità di Nazareno Strampelli" del 6 giugno 2015. available at at https://agrariansciences.blogspot.ru/2015/ 06/nazareno-strampelli-e-il-suo-tempo_18.html.
Marone D., Del Olmo A.I., Laidò G., Sillero J.C., Emeran A.A., Russo M.A., Ferragonio P., Giovanniello V., Mazzucotelli E., De Leonardis A.M., de Vita P., Blanco A., Cattivelli L., Rubiales D., Mastrangelo A.M. Genetic analysis of durable

resistance against leaf rust in durum wheat. *Mol. Breed.* 2009;24(1):25-39. DOI: 10.1007/s11032-009-9268-9.

Masoni A. Grain Quality of Durum Wheat as Affected by Environment and Cropping Practices. Research Project. Programmi di Ricerca Scientifica di Rilevante Interesse Nazionale Cofinanziamento 1999. Was available at http://www.agr.unipi.it/daga/ MURST.

Moscetti I., Tundo S., Janni M., Sella L., Gazzetti K., Tauzin A., Giardina T., Masci S., Favaron F., D'Ovidio R. Constitutive expression of the xylanase inhibitor TAXI-III delays Fusarium head blight symptoms in durum wheat transgenic plants. *Mol. Plant-Microbe Inter.* 2013; 26(12):1464-1472. DOI: 10.1094/MPMI-04-13-0121-R.

Novaro P., D'Egidio M.G., Mariani B.M., Nardi S. Combined effect of protein content and hightemperature drying system on pasta cooking quality. *Cereal Chem.* 1993;70:716-719.

OEC – Economic Complexity Ranking of Countries (2013–2017). available at https://atlas.media. mit.edu/it.

Para R. L'agricoltura di fronte alle sfide della sicurezza alimentare, dei cambiamenti climatici e della sostenibilità: la lezione del genetista Nazareno Strampelli. Presentazione 21 maggio 2016, Macerata, l'Istituto Agrario "Giuseppe Garibaldi". available at http://www.accademiageorgica.it/ eventi/2016/ buoncompleannostrampelli.html.

Pasqualone A. Italian durum wheat breads. In book: Bread consumption and health, Chapter: Italian durum wheat breads, Publisher: Nova Science Publisher Inc., Eds: M.T. Pedrosa, S. Clerici. 2012;57-79.

Pogna N. Il miglioramento genetico dei frumenti e l'eredità di Nazareno Strampelli. Presentazione 21 maggio 2016, Macerata, l'Istituto Agrario "Giuseppe Garibaldi". available at http://www.accademiageorgica.it/eventi/2016/ buoncompleannostrampelli.html.

Pogna N.E., Autran J.C., Mellini F., Laiandra D., Feillet P. Chromosome 1B-encoded gliadins and glutenins subunits in durum wheat: genetic and relationship to gluten strength. *J. Cereal Sci.* 1990;11:15-34.

Pogna N.E., Gazza L., Corona V., Zanin R., Niglio A., Mie E., Palumbo M., Boggini G. Puroindolines and kernel hardness in wheat species. In: Ng P.K.W., Wrigley C.W. (eds). Wheat quality elucidation: the Bushuk legacy. AACC, St. Paul, MN, USA. 2002;155-169.

Pogna N.E., Tusa P., Boggini G. Genetics and biochemical aspects of dough quality in wheat. *Adv. Food. Sci.* 1996;18:145-151.

Porfiri O. I frumenti di Strampelli ad oltre un secolo dalla loro costituzione. Presentazione 21 maggio 2016, Macerata, l'Istituto Agrario "Giuseppe Garibaldi". available at http://www.accademiageorgica.it/eventi/2016/ buoncompleannostrampelli.html

Porceddu E., Blanco A. Evolution of durum wheat breeding in Italy: Porceddu E., Damania A.B., Qualset C.O. (eds). Proceedings of the International Symposium on Genetics and breeding of durum wheat Bari: CIHEAM. 2014;157-173 (Options Méditerranéennes: Série A. Séminaires Méditerranéens; n. 110).

Porceddu E., Laiandra D., Scarascia Mugnozza G.T. Genetics of seed proteins in wheat. Proceedings of Seed Proteins, Nijhoff and Junk Publication, London. 1983;77-141.

Rampino P., Mita G., Fasano P., Borrelli G.M., Aprile A., Dalessandro G., De Bellis L., Perrotta C. Novel durum wheat genes up-regulated in response to a combination of heat and drought stress. *Plant Physiol. Biochem.* 2012;56:72-78. DOI: 10.1016/j.plaphy.2012.04.006.

Salvi S. Sulle tracce di Nazareno Strampelli. *Treia, Accademia Georgica.* 2013;70.

Salvi S. L'uomo che voleva nutrire il mondo: i primi 150 anni di Nazareno Strampelli. *Treia, Accademia Georgica.* 2016a;1-95.

Salvi S. Povero Nazareno Strampelli, "prigioniero" del grano Cappelli…!, agosto 2016b. Agrarian Sciences. available at.

Salvi S., Porfiri O., Ceccarelli S. Nazareno Strampelli, the 'Prophet' of the green revolution. 2013. *J. Agric. Sci.* 151, 1-5. DOI: 10.1017/S0021859612000214.

Salvi S., Tuberosa R. To clone or not to clone plant QTLs: present and future challenges. *Trends Plant Sci.* 2005;10:297-304. DOI: 10.1016/j.tplants.2005.04.008.

Scarascia Mugnozza G.T. The contribution of Italian wheat geneticists: From Nazareno Strampelli to Francesco D'Amato: Tuberosa R., Phillips R.L., Gale M. (eds). Proceedings of the International Congress "In the Wake of the Double Helix: from the Green Revolution to the Gene Revolution". Bologna, 27–31 May 2003, Italy. 2005;53-75.

Scarascia Mugnozza G.T., D'Amato F., Avanzi S., Bagnara D., Belli M.L., Bozzini A., Brunori A., Cervigni T., Devreux M., Donini B., Giorgi B., Martini G., Monti L.M., Moschini E., Mosconi C., Porreca G., Rossi L. Mutation breeding for durum wheat (*Triticum turgidum* ssp. *durum* Desf.) improvement in Italy. *Mutat. Breed. Rev.* 1993;10:1-28.

Sehgal D., Yadav R. Molecular Markers Based Approaches for Drought Tolerance: Jain S., Brar D. (eds). *Mol. Tech. Crop Improv.* Springer, Dordrecht. 2010. DOI https://doi.org/10.1007/978-90-481-2967-6_9.

Simeone R., Galasso I., Pignone D., Blanco A. Introgression of powdery mildery resistance from wild species to wheat. Proceedings of the 11th EWAC Conference. Novosibirsk, Russia, July 24–28, 2000; 55-59.

Spano G., Di Fonzo N., Perrotta C., Platani C., Ronga G., Lawlor D.W., Napier J.A., Shewry P.R. Physiological characterization of "stay green" mutants in durum wheat. *J. Exp. Bot.* 2003;54(386):1415-1420. DOI: 10.1093/jxb/erg150 ·

Strampelli N. Origini, sviluppi, lavori e risultati. Milano, Italy: Istituto Nazionale di Genetica per la Cerealicoltura, Alfieri & Lacroix. 1932.

Tardieu F. Virtual plants: modelling as a tool for the genomics of tolerance to water deficit. *Trends Plant Sci.* 2003;8:9-14. DOI: 10.1016/S1360-1385(02)00008-0.

Terzi V., Pastori G., Shewry P.R., Di Fonzo N., Stanca M., Faccioli P. Real-time PCR-assisted selection of wheat plants transformed with HMW glutenin subunit genes. *J. Cereal Sci.* 2005;41(1):133-136. DOI:10.1016/j.jcs.2004.08.001

Tuberosa R., Giuliani S., Parry M.A.J., Araus J.L. Improving water use efficiency in Mediterranean agriculture: what limits the adoption of new technologies? *Ann. Appl. Biol.* 2007;150:157-162. DOI: 10.1111/j.1744-7348.2007.0012.

Tuberosa R., Salvi S. Genomics-based approaches to improve drought tolerance of crops. *Trends Plant Sci.* 2006;11:405-412. DOI: 10.1016/j.tplants.2006.06.003.

Tuberosa R., Salvi S., Sanguineti M.C., Landi P., Maccaferri M., Conti S. Mapping QTLs regulating morpho-physiological traits and yield: Case studies, shortcomings and perspectives in drought-stressed maize. *Ann. Bot.* 2002;89:941-963. https://doi.org/10.1093/aob/mcf134.

Vallega V., Rubies-Autonell C., Pisi A.M., Ratti C. Indexed data for comparing the reaction to cereal soilborne mosaic virus of durum wheat cultivars assayed in different seasons. *Ann. Wheat News.* 2009;55:100-105.

Venora G., Blangiforti S. I grani antichi siciliani – Manuale tecnico per il riconoscimento delle varietà locali dei frumenti siciliani. Le Fate Editore, di Ragusa. 2017;1-196. ISBN-13: 978-88-940976-6-5.

Vallega J., Spagnoletti P.L., Porceddu E. Hystorical perspective of wheat breeding in Italy. Proceedings of the Fourth FAO/Rockefeller Foundation on Wheat Seminar, Tehran, Iran, May 21–June 2, 1973. FAO, Rome. 1974;115-125 .

Vallega J., Zitelli G. New high yielding Italian durum wheat varieties: Scarascia Mugnozza G.T. (ed). Proceedings of the Symposium on Genetics and Breeding of durum wheat. Bari, Italy, May 14–18, 1973;373-399.

Wheat Initiative, 2019. available at https://www.wheatinitiative.org/

Wheat Initiative. The Expert Working Group on Durum Wheat Genomics and Breeding, 2019. available at https://www.wheatinitiative.org/durum-wheat-genomics-and-breeding.

Zitelli G. Inheritance of resistant factors to some Italian races of Puccinia graminis tritici in several durum wheats (Wells, Lakota, Yuma, Alex 281, Alex 299). Proceedings of Cereal Rust Conference. Oeiras, Portugal. 1968;163-166.

Zitelli G. Genetic improvement of durum wheat for disease resistance: Scarascia Mugnozza G.T. (ed). Proceedings of Symp. Genet. Breed. Durum Wheat, Bari, May 14-18. University Bari, Bari, Italy. 1973;473-487.

Zitelli G., Vallega J. Ereditarietà dei caratteri di resistenza all'*Erysiphe graminis triticie* alla *Puccinia graminis tritici* presenti in Yuma (*T. durum*). *Genetica Agraria*, 1968;22:207-222.

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Ляпунова О.А. Селекция твердой пшеницы в Италии. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции.* 2019;5(1):19-34. DOI 10.18699/Letters2019-5-3.

For citation. Lyapunova Olga A. Durum wheat breeding in Italy. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2019;5(1):19-34. DOI 10.18699/Letters2019-5-3. (in Russian)

Поступила в редакцию 14.10.2019. После доработки 29.10.2019. Принята к публикации 29.10.2019.

Оригинальное исследование /
Original article

Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;5(1):35-43
DOI 10.18699/Letters2019-5-4

pismavavilov.ru
DOI 10.18699/Letters2019-5-4

Генетическое разнообразие и антиоксидантный потенциал сортов перца сладкого (*Capsicum annuum* L.) сибирской селекции

И.В. Тоцкий[1], Е.И. Гордеева[1], Т.В. Кукоева[1], А.Ф. Петров[2], Р.С. Юдина[1], Е.К. Хлесткина[1, 3], О.Ю. Шоева[1]

[1] Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
[2] Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия
[3] Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия

© Авторы, 2019
totsky@bionet.nsc.ru

Аннотация. Перец сладкий (*Capsicum annuum* L.) – экономически значимая пасленовая культура. Его плоды служат источником макро-, микроэлементов, витаминов А и С, каротиноидов, различных кислот, сахаров, а также полифенольных соединений, привлекающих особое внимание благодаря своим антиоксидантным свойствам, важным для профилактики и лечения различных заболеваний человека. В настоящей работе с помощью генотипирования SSR-маркерами проведено исследование генетического сходства десяти сортов перца сибирской селекции, имеющих желтую, красную и фиолетовую окраску плодов, и оценен антиоксидантный потенциал фракции водорастворимых пигментов. По данным микросателлитного генотипирования перцы были разделены на три кластера: в первый вошли сорта Красавец Приобья и Гранатовый браслет, а также Ятаган и гибрид, полученный от сорта Сибирский экспресс, сгруппированные попарно; второй кластер составили Бегемот и Золото Сибири, а третий – Кавалер и Сибирский князь. Сорта Мавр и Солнечный не вошли ни в один из кластеров, что указывает на их генетическую удаленность от других сортов перца, в том числе друг от друга. Суммарное содержание водорастворимых антиоксидантов, экстрагированных в условиях, максимально приближенных к таковым в желудочно-кишечном тракте, варьировало от 0.75 мкг-экв. ГК/г у красноплодного Бегемота до 1.54 мкг-экв. ГК/г у фиолетово-красноплодного гибрида, полученного от сорта Сибирский экспресс. С помощью непараметрического критерия Краскела – Уоллиса было показано, что на антиоксидантные свойства экстрактов влияют факторы «генотип» и «окраска плодов». Фиолетовоплодные сорта перца имели наибольшую антиоксидантную активность, статистически достоверно отличающуюся от таковой у красноплодных перцев. Группа желтых перцев по суммарному содержанию антиоксидантов занимала промежуточное положение между фиолетово- и красноплодными перцами и статистически не отличалась от них. Между содержанием антоцианов, оцененным спектрофотометрически при длине волны 530 нм, и антиоксидантной активностью выявлена слабая, но достоверная корреляция ($r_s = 0.41$, $p \leq 0.05$).

Ключевые слова: молекулярные маркеры; микросателлиты; кластерный анализ; антоцианы.

Благодарности. Работа выполнена в рамках бюджетного проекта № 0259-2019-0011.

Genetic diversity and antioxidant properties of the bell pepper (*Capsicum annuum* L.) cultivars bred for Siberia

I.V. Totsky[1], E.I. Gordeeva[1], T.V. Kukoeva[1], A.F. Petrov[2], R.S. Yudina[1], E.K. Khlestkina[1, 3], O.Yu. Shoeva[1]

[1] Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
[2] Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia
[3] Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44 Bolshaya Morskaya Str., St. Petersburg, 190000 Russia

© Autors, 2019
totsky@bionet.nsc.ru

Abstract. Bell pepper (*Capsicum annuum* L.) is an economically significant crop. Its fruits are a source of macro-, microelements, vitamins A and C, carotenoids, various acids, sugars, as well as polyphenolic compounds, which attract special attention due to their antioxidant properties that are important for the prevention and treatment of various human diseases. In the present study, in addition to the

genetic similarity of ten pepper cultivars with yellow, red and purple color of fruits bred for Siberian region, the antioxidant potential of the water-soluble pigments fraction of these peppers was studied. Based on microsatellite genotyping, peppers were divided into three clusters. The first cluster included four cultivars that grouped in two subclasters: Krasavec Priob'ya and Granatovyj braslet; Yatagan and hybrid obtained from the cultivar Sibirskij ekspress. Second cluster consisted of Begemot and Zoloto Sibiri. The third cluster included Kavaler and Sibirskij knyaz'. Cultivars Mavr and Solnechnyj were not included in any of the clusters, which indicates their genetic distance from each other as well as from the other pepper cultivars. The total content of water-soluble antioxidants extracted under conditions close to those ones in the gastrointestinal tract ranged from 0.75 μg of *gallic acid equivalent*/g in red fruits of Begemot up to 1.54 μg of *gallic acid equivalent*/g in the purple-red fruits of hybrid obtained from the cultivar Sibirskij ekspress. Using the non-parametric Kruskal – Wallis test, it was shown that the factors "genotype" and "fruit color" influence on the antioxidant properties of extracts. Pepper cultivars with purple fruits had the highest antioxidant activity, statistically different from that one of the red peppers. The total antioxidants content of the yellow peppers was an intermediate between purple and red peppers and did not statistically differ from them. A weak but significant correlation was revealed between the anthocyanin content, which was evaluated by a spectrophotometer at a wavelength 530 nm, and antioxidant activity ($r_S = 0.41$, $p \leq 0.05$).

Key words: molecular markers; microsatellites; cluster analysis; anthocyanins.

Введение

В последнее время во всем мире, в том числе в нашей стране, особую популярность приобретают функциональные продукты питания, содержащие физиологически активные, ценные и безопасные для здоровья компоненты с известными физико-химическими характеристиками, для которых выявлены и научно обоснованы полезные для сохранения и улучшения здоровья свойства (Фотев и др., 2018). Интерес к потреблению плодов перца *Capsicum annum* L. в качестве функционального продукта питания в значительной степени обусловлен содержанием в них биологически активных соединений. Плоды перца служат источником макро-, микроэлементов, витаминов А и С, различных кислот, сахаров, алкалоидов, а также они богаты полифенольными соединениями и каротиноидами, обладающими антиоксидантными свойствами, потребление которых снижает риск воспалительных процессов, рака, сердечно-сосудистых заболеваний, диабета и ожирения (Ahuja et al., 2006; Rao, Rao 2007; Meghvansi et al., 2010; Zimmer et al., 2012).

Окраска плодов перца – одна из его важных продовольственных характеристик – может быть зеленой, желтой, оранжевой, красной, фиолетовой, коричневой или черной. Пигменты, определяющие такое разнообразие цветов, относятся к флавоноидным и каротиноидным соединениям, которые могут присутствовать в плодах перца в различных комбинациях и соотношениях, придавая каждому генотипу уникальные биохимические свойства. Так, красный перец накапливает каротиноиды ликопин, капсантин и его изомер капсорубин. В желтом болгарском перце преобладают каротиноиды зеаксантин, β-каротин, β-криптоксантин, виолаксантин, антраксантин и кукурбитаксантин и содержится совсем мало ликопина. Зеленый болгарский перец содержит каротин и ликопин. Фиолетовая окраска обусловлена флавоноидными пигментами антоцианами (Nadeem et al., 2011). Разные системы генов и клеточные механизмы контролируют синтез антоцианов и каротиноидов в плодах перца (Liu et al., 2018; Ohmiya et al., 2019). Все названные соединения входят в антиоксидантный пул, однако каротиноиды относятся к жиро-, а антоцианы – к водорастворимым пигментам. Сравнение антиоксидантной активности фенольной и масляной (каротиноиды и α-токоферол) фракций показало, что первая вносит наибольший вклад в антиоксидантный потенциал перцев (Blanco-Ríos et al., 2013).

Перец – теплолюбивая культура: его родиной являются Мексика, Центральная Америка и северная часть Южной Америки. Семена жгучего стручкового перца были импортированы в Испанию в 1493 году. Позже вместе с турецкими завоевателями прибыли на территорию Болгарии, где местные селекционеры вывели из жгучего перца сладкие крупноплодные сорта, которые распространились далее по Европе и Азии (Basu, De, 2003). Сегодня сладкий перец распространен далеко за пределами центра своего происхождения и возделывается даже в таких районах со сложными климатическими условиями, как Западная Сибирь, где были выведены и успешно культивируются в открытом грунте местные адаптированные сорта перцев. Цель настоящей работы – исследование генетического разнообразия сортов перца сибирской селекции и антиоксидантного потенциала фракции водорастворимых пигментов, выделенных из плодов перца с различной окраской.

Материалы и методы

Растительный материал

Для работы были выбраны сорта перца сладкого селекции ЦСБС СО РАН (Новосибирск), СибНИИРС (Новосибирск), Зсоос ВНИИО (Барнаул) и агрофирмы «Седек» (Домодедово), адаптированные для культивирования в открытом грунте в условиях Западной Сибири, а также гибрид, полученный от сорта Сибирский экспресс (далее – гибрид Сибирского экспресса), отличающийся от исходного сорта красно-фиолетовой окраской плода и большей крупноплодностью (рис. 1). Характеристики сортов перца представлены в таблице 1. Семена перцев были получены из СибНИИРС и ЦСБС СО РАН.

Выделение ДНК, генотипирование и кластерный анализ

Выделение ДНК из листьев перца проводили с использованием набора DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen) согласно инструкции производителя. Для генотипирования сортов овощного перца использовали полиморфные микросателлитные маркеры, меченные на

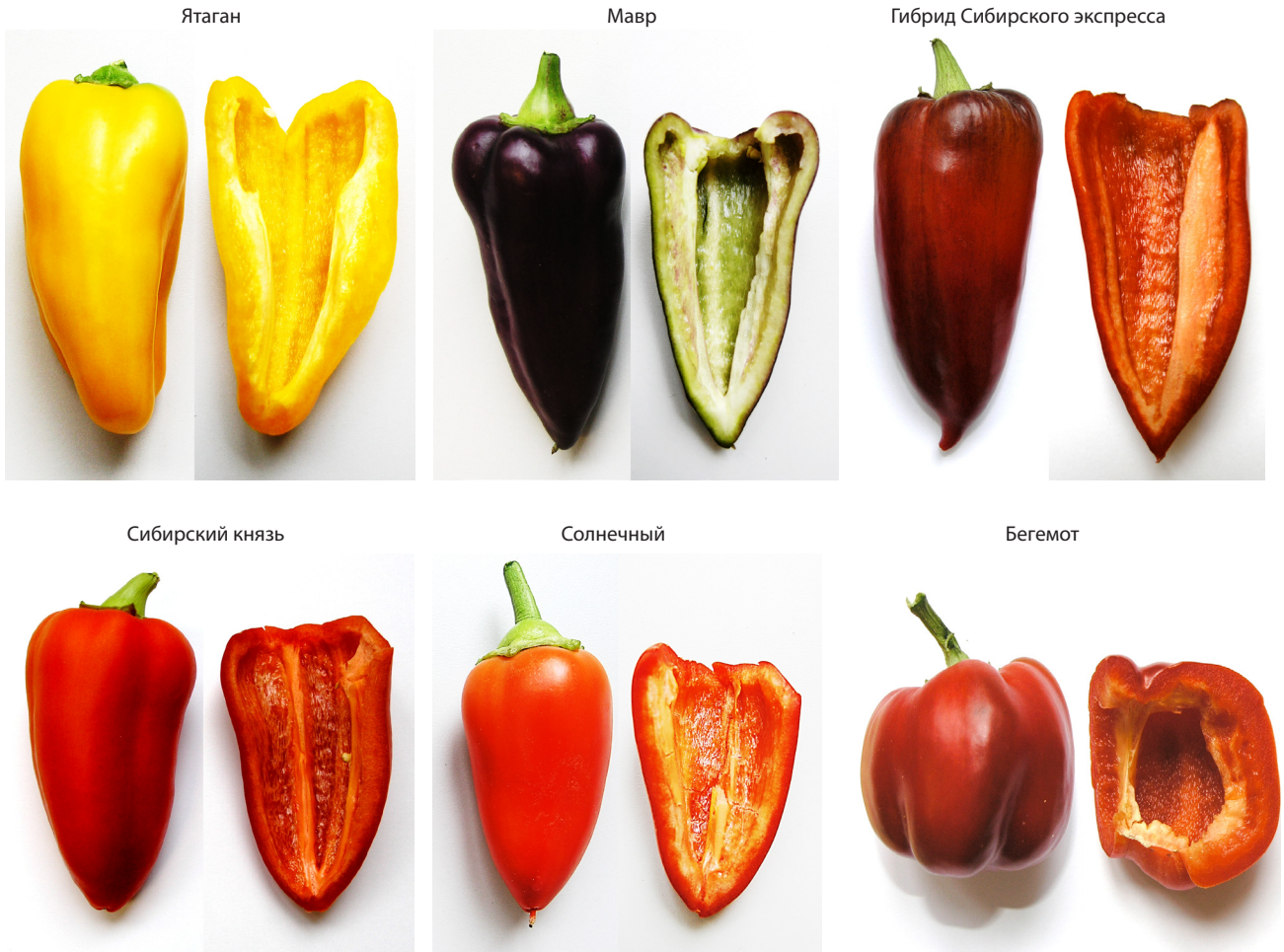


Рис. 1. Сибирские сорта перца сладкого, используемые в исследовании.
Figure 1. Siberian cultivars of bell pepper used in the current study.

Таблица 1. Характеристика сортов перца сладкого, используемых в работе
Table 1. Characteristics of the bell pepper cultivars used in the current study

№	Сорт	Окраска плода в биологической спелости	Срок созревания	Масса плода, г	Организация-создатель сорта
1	Бегемот	Красная	Среднеспелый	170	ЦСБС СО РАН
2	Гранатовый браслет	Красная	Раннеспелый	180	СибНИИРС
3	Золото Сибири	Желтая	Среднеспелый	250	ЦСБС СО РАН
4	Кавалер	Красная	Раннеспелый	80	ЗСООС ВНИИО
5	Красавец Приобья	Красная	Раннеспелый	152	СибНИИРС
6	Мавр	Фиолетовая	Раннеспелый	110	агрофирма «Седек»
7	Сибирский князь	Фиолетовая	Раннеспелый	150	ЗСООС ВНИИО
8	Сибирский экспресс	Красная	Раннеспелый	50	ЦСБС СО РАН
9	Солнечный	Красная	Раннеспелый	80	СибНИИРС
10	Ятаган	Желтая	Среднеспелый	80	ЦСБС СО РАН

Таблица 2. Микросателлитные маркеры, используемые для генотипирования сортов перца сладкого
Table 2. Microsatellites used for genotyping of the bell pepper cultivars

Маркер	Структура праймеров	Повтор	Длина, нукл.	*T* отжига, °C	Метка	Источник
Gpms93	F:atccttggcgtattttgcac; R:ttcactttgcacacaggctt	$(TA)_{14}(GA)_{27}$	202–268	60	FAM	Nagy et al., 2007
Hpsm1-5	F:ccaaacgaaccgatgaacactc; R:gacaatgttgaaaaaggtggaagac	$(AT)_{11}(GT)_{17}$	311	55	FAM	Lee et al., 2004
Epms310	F:tgggaagagaaattgtgaaagc; R:aggaaacatggttcaatgcc	$(CAT)_{13}$	140–172	60	FAM	Nagy et al., 2007
Epms331	F:aacccaatccccttatccac; R: gcattagcagaagccatttg	$(CA)_{10}$	92–107	60	R6G	Nagy et al., 2007
Epms397	F:gcaccctcccaatacaaatc; R:gatcacggagaaagcaaagg	$(CA)_{20}$	102–117	60	FAM	Nagy et al., 2007
Epms419	F:ttcaggtgcaggtatcatcg; R:gggtacttgtccatttatccag	$(AAT)_{6}$	224–248	60	R6G	Nagy et al., 2007

5′-конце флуоресцентными красителями FAM и R6G (табл. 2). Меченые праймеры синтезировали в ООО «Синтол» (Россия), немеченые – в ООО «Биоссет» (Россия).

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в реакционной смеси объемом 20 мкл, содержащей 60–130 нг геномной ДНК, 67 мМ трис-HCl (pH 8.8), 2 мкл 1.8 мМ $MgCl_2$, 0.25 мкл каждого dNTP, по 0.25 мкМоль каждого микросателлитного праймера, 1 единицу *Taq* полимеразы, в следующих условиях: после 2 мин денатурации при 94 °C проводили 45 циклов, включавших 1 мин при 94 °C, 1 мин при 55 °C (для маркера *Hpsm1-5*) или 60 °C (для маркеров *Gpms93*, *Epms310*, *Epms331*, *Epms397* и *Epms419*) и 2 мин при 72 °C. В конце программы амплификации проводили один пятиминутный цикл при 72 °C. После окончания ПЦР продукты реакции разводили в соотношении 1:10. В новые микропробирки вносили 1 мкл разведенных продуктов реакции и высушивали в вакуумной сушилке при 45 °C в течение 15 мин.

Анализ фрагментов ПЦР проводили с использованием генетического анализатора «Нанофор-05» (Синтол-ИАП, Россия) в ЦКП Сектор геномных исследований ИЦиГ СО РАН. Анализ данных осуществляли при использовании программного обеспечения Fragment v72. В качестве маркера длины использовали LIZ-500 (ThermoFisher Scientific, США).

Данные микросателлитного генотипирования использовали для кластерного анализа, который проводили с помощью онлайн-программы POPTREEW (http://poptree.med.kagawa-u.ac.jp) с использованием метода присоединения соседей. Устойчивость узлов оценивали с помощью бутстреп-анализа на основе 1000 случайных выборок.

Выделение антоцианов и оценка антиоксидантной активности

Анализ содержания доступных при питании человека антоцианов и суммарного содержания антиоксидантов (ССА) проводили в созревших плодах (в подвяленном виде), выращенных в условиях гидропонной теплицы ЦКП «Лаборатория искусственного выращивания растений» ИЦиГ СО РАН. Экстрагирование антоцианов проводили в условиях, приближенных к таковым при усвоении пищи в желудочно-кишечном тракте (ЖКТ). К мелкоизмельченному образцу (1 г), добавляли 20 мл 1 % водного раствора HCL, перемешивали и инкубировали в течение одного часа при 37 °C. Каждый образец был представлен в трех повторностях. (Хлесткина и др., 2017). Затем экстракт фильтровали с помощью фильтра «Зеленая лента» (ООО Бавер) (Приложение 1). Полученный фильтрат использовали для оценки антиоксидантной активности на приборе «Близар» (Интерлаб, Россия) согласно инструкции производителя. Результат выражали в эквивалентах галловой кислоты (мкг-экв. ГК/г). Для оценки относительного содержания антоцианов проводили дополнительное центрифугирование в течение 15 мин при 4 °C со скоростью 12 000 об./мин. Содержание антоцианов в полученном супернатанте измеряли с помощью спектрофотометра SmartSpec™ Plus (BioRad, www.bio-rad.com) при длине волны 530–700 нм по методу, описанному ранее (Abdel-Aal, Hucl, 1999).

Статистическая обработка результатов

Значимость различий между образцами по изученным параметрам оценивали по среднему значению из трех последовательных измерений с помощью критерия Манна – Уитни (*U*-теста) (Mann, Whitney, 1947). Непараметрический критерий Краскела – Уоллиса (*H*-тест) (Kruskal, Wallis, 1952) был использован для определения влияния факторов «генотип» и «окраска плодов» на суммарное содержание антиоксидантов в водных экстрактах 1 % HCl. Достоверность отличий между группами была протестирована с помощью критерия Тьюки (*HSD*-теста) (Tukey, 1949). Достоверными считали различия при $p \leq 0.05$. Степень взаимосвязи между параметрами оценивали с помощью коэффициентов ранговой корреляции Спирмена. Статистическую обработку результатов проводили с помощью программы Statistica 6.0 (StatSoft Inc., 2001).

Результаты

Генотипирование и кластерный анализ

С помощью SSR-маркеров, описанных в литературе, было проведено генотипирование десяти сортов перца. Для микросател-

Таблица 3. Данные генотипирования сортов перца сладкого с помощью SSR-маркеров. Указаны длины ПЦР-фрагментов в нуклеотидах

Table 3. Genotyping data of bell pepper cultivars with SSR-markers. The PCR-product length is indicated in nucleotides

Сорт	*Epms310*	*Epms331*	*Epms397*	*Epms419*	*Gpms93*	*Hpsm1-5*
Бегемот	175	85	108	236	258	318
Гранатовый браслет	174	80	108	234	252	321
Золото Сибири	175	85	108	236	0	320
Кавалер	174	84/105	112	238	256	323
Красавец Приобья	174	104	108	234	252	323
Мавр	175	104	108	236	256	323
Солнечный	173	83	108	233	258	324
Сибирский князь	175	84/105	108	240	256	323
Сибирский экспресс	174	104	116	234	0	320
Ятаган	174	85/104	108	234	0	320

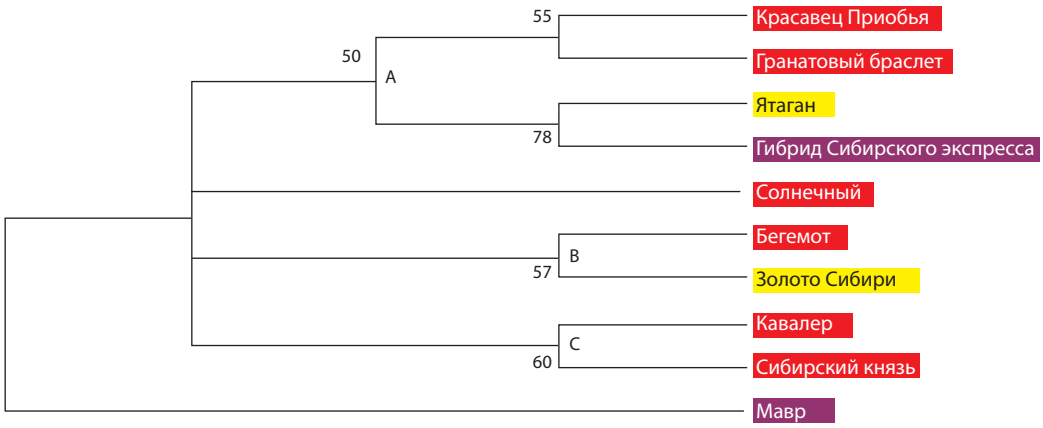


Рис. 2. Кластерный анализ сортов сладкого перца сибирской селекции на основе данных микросателлитного генотипирования. Цифрами отмечены значения бутстреп-поддержки узлов ветвления в процентах, рассчитанные на основе 1000 случайных выборок.

Figure 2. Cluster analysis of bell pepper cultivars bred for Siberia based on microsatellite genotyping. The numbers mark bootstrap values for nodes counted using 1000 independent iterations.

литных маркеров *Epms310* и *Epms397* выявлено три аллельных варианта; для *Gpms93* – четыре. Самыми полиморфными в изучаемой коллекции перцев оказались следующие маркеры: *Epms419* – шесть, *Hpsm1*-5 – шесть, *Epms331* – семь аллелей. У сортов Кавалер, Сибирский князь и Ятаган маркер *Epms331* был представлен в гетерозиготном состоянии (табл. 3).

Данные микросателлитного генотипирования были использованы для кластерного анализа (рис. 2). Десять сортов перца были разделены на три кластера, бутстреп-поддержка внутренних узлов которых превышала 50 %. В кластер *A* вошли Красавец Приобья, Гранатовый браслет и Ятаган, Сибирский экспресс, которые были сгруппированы попарно. В кластер *B* вошли Бегемот и Золото Сибири, а в кластер *C* – Кавалер и Сибирский князь. Сорта Мавр и Солнечный не вошли ни в один из кластеров, что указывает на их генетическую удаленность от других сортов перца, в том числе друг от друга.

Количественная оценка антоцианов и суммарное содержание антиоксидантов

Относительное содержание антоцианов в нарезанных ножом плодах перца после часовой экстракции в водном растворе 1 % HCl, измеренное при оптической плотности OD530–700, варьировало от 0.008 у красноплодного Гранатового браслета до 0.041 у фиолетовоплодного Мавра. Наибольшие значения оптической плотности раствора 0.024 и 0.041 при изучаемой длине волны были отмечены для фиолетово-красных плодов гибрида Сибирского экспресса и фиолетовых плодов Мавра соответственно (рис. 3).

Суммарное содержание антиоксидантов в цветных перцах варьировало от 0.62 мкг/г у красноплодного Бегемота до 1.54 мкг/г у фиолетово-красноплодного гибрида Сибирского экспресса (рис. 4). При попарном сравнении ССА в экстрактах плодов перца различных сортов были выявлены как достоверные различия

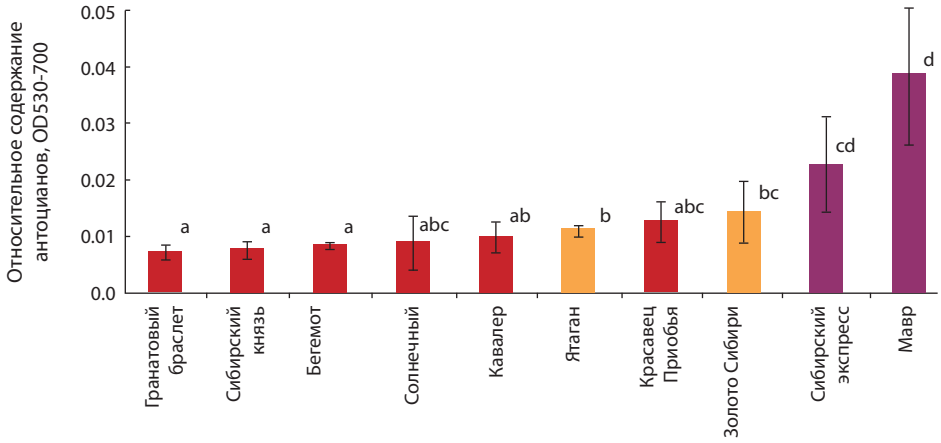


Рис. 3. Оптическая плотность раствора антоцианов после часовой экстракции в 1 % растворе HCl при 37 °C. Разными буквами отмечены достоверно отличающиеся значения между сортами при $p \leq 0.05$ (*U*-тест).
Figure 3. Optical density of anthocyanin extracts obtained after one hour extraction in 1 % solution of HCl under 37 °C. Different letters mark statistically significant differences between cultivars at $p \leq 0.05$ (*U*-test).

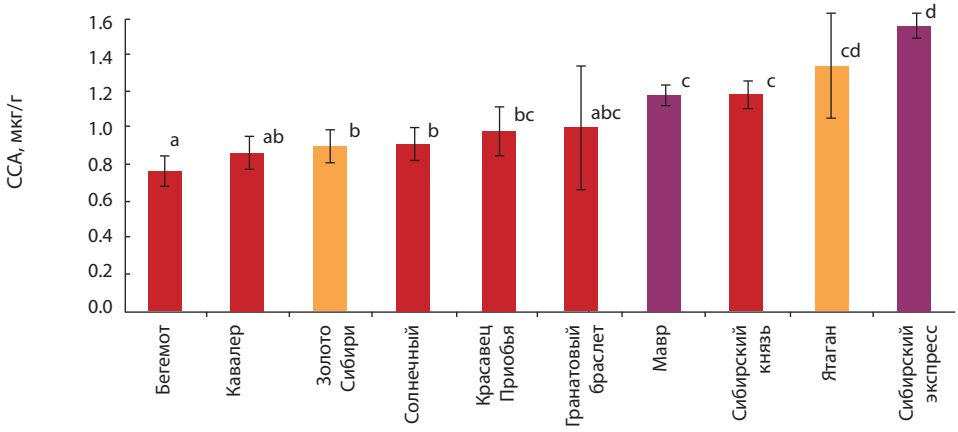


Рис. 4. Суммарное содержание антиоксидантов после часовой экстракции в 1 % растворе HCl при 37 °C. Разными буквами отмечены достоверно отличающиеся значения между сортами при $p \leq 0.05$ (*U*-тест).
Figure 4. Total antioxidant content after one hour extraction in 1 % solution of HCl under 37 °C. Different letters mark statistically significant differences between cultivars at $p \leq 0.05$ (*U*-test).

между сортами, имеющими одинаковую окраску плода (например, Бегемот *vs* Солнечный *vs* Сибирский князь, Золото Сибири *vs* Ятаган, Мавр *vs* гибрид Сибирского экспресса), так и отсутствие различий между сортами, обладающими разной пигментацией, например, Золото Сибири *vs* Солнечный, Мавр *vs* Сибирский князь *vs* Ятаган (см. рис. 4). Для того чтобы оценить, существует ли взаимосвязь между содержанием антоцианов и антиоксидантным потенциалом экстрактов, был проведен корреляционный анализ, показавший наличие слабой корреляции между концентрацией антоцианов и суммарным содержанием антиоксидантов ($r_s = 0.41$, $p \leq 0.05$). С помощью непараметрического критерия Краскела – Уоллиса было показано, что фактор «генотип» оказывает влияние на антиоксидантный статус экстрактов перца (табл. 4). Между группами перцев из кластеров *A* и *B* были выявлены достоверные отличия ($p = 0.0217$, *HSD*-тест). При группировании сортов по их окраске и тестировании фактора «окраска плода» было обнаружено, что этот фактор оказывает влияние на антиоксидантный статус экстрактов перца. Наибольшей антиоксидантной активностью обладали экстракты, полученные из фиолетовоплодных перцев, а наименьшей – из красноплодных. Желтоплодные перцы занимали промежуточное положение по своей антиоксидантной активности. Между группой фиолетово- и красноплодных перцев были отмечены статистически достоверные отличия ($p = 0.0015$, *HSD*-тест, Приложение 2).

Таблица 4. *H*-тест Краскела – Уоллиса: оценка влияния различных факторов на суммарное содержание антиоксидантов у перцев сладких сибирской селекции
Table 4. Kruskal – Wallis *H*-test: effect of different factors on total antioxidant content in bell peppers bred for Siberia

Фактор	Группы	Размер группы	Сумма рангов	df	*H*	*p*-уровень значимости	Влияние фактора
Генотип	Кластер A	12	244	4	12.04	0.0171	да
	Кластер B	6	39				
	Кластер C	6	87				
	Мавр	3	63				
	Солнечный	3	32				
Окраска плода	Желтые	6	101	2	9.16	0.0102	да
	Красные	18	217				
	Фиолетовые	6	147				

Обсуждение

Ранее проведенные исследования показали, что антиоксидантный потенциал плодов перца определяется концентрацией аскорбиновой кислоты, а также фракциями водо- и жирорастворимых соединений, содержание которых может существенно варьировать между различными сортами перца и зависит от стадии зрелости плода, его цвета и условий произрастания (Lee et al., 1995; Howard et al., 2000; Fox et al., 2005; Sun et al., 2007; Frary et al., 2008; Nadeem et al., 2011). В данном исследовании была проведена оценка концентрации водорастворимых пигментов антоцианов, относящихся к фракции фенольных соединений, которые, согласно A.K. Blanco-Ríos с коллегами (2013), вносят наибольший вклад в антиоксидантный потенциал перцев по сравнению с фракцией жирорастворимых антиоксидантов. Чтобы оценить долю антоцианов, доступных для усвоения в организме человека, их экстрагирование проводили в условиях, максимально приближенных к условиям в ЖКТ (Хлесткина и др., 2017). Было показано, что суммарное содержание фракции водорастворимых антиоксидантов варьировало между сортами перца, различия могли достигать двукратного значения, при этом наибольшее ССА было детектировано в экстракте из фиолетово-красных перцев гибрида Сибирского экспресса, накапливающего как красные каротиноиды, так и фиолетовые антоцианы (см. рис. 1 и 3). Между содержанием антоцианов и ССА была выявлена слабая, но статистически достоверная корреляция ($r_s = 0.41$, $p \leq 0.05$), что указывает на то, что другие соединения, которые экстрагировали совместно с антоцианами, также вносят вклад в ССА. В ряде работ была показана положительная корреляция между антиоксидантной активностью и суммарным содержанием фенольных соединений в свежих плодах перца и продуктах их переработки (Yao et al., 2010; Zhuang et al., 2012; Medina-Juárez et al., 2012; Chávez-Mendoza et al., 2015). Однако в некоторых исследованиях такой корреляции не обнаружено (Campos et al., 2013). Между содержанием каротиноидов и антиоксидантной активностью наблюдались, в зависимости от сорта, как положительная, так и отрицательная корреляции (Chávez-Mendoza et al., 2015). Помимо фенольных соединений и каротиноидов положительная корреляция была выявлена между ССА и концентрацией аскорбиновой кислоты (Chávez-Mendoza et al., 2015). Как показано, генетическая изменчивость между сортами оказывает существенное влияние на антиоксидантную активность плодов перцев.

В нашей работе для того, чтобы оценить, влияют ли факторы «генотип» и «окраска плодов» на антиоксидантную активность перцев, изучаемые сорта были объединены в группы на основе их ко-кластеризации на дендрограмме, сконструированной по данным микросателлтиного анализа (см. рис. 2), и окраски плодов соответственно. С помощью теста Краскела – Уоллиса было показано статистически достоверное влияние этих факторов на ССА (табл. 4). Для кластеров *A* и *B* характерна наибольшая и наименьшая антиоксидантная активность соответственно. При тестировании влияния окраски было установлено, что фиолетовоплодные сорта перца имели наибольшую антиоксидантную активность, статистически достоверно отличающуюся от таковой у красноплодных перцев. Группа желтых перцев по суммарному содержанию антиоксидантов занимала промежуточное положение между фиолетово- и красноплодными перцами и статистически не отличалась от них. В работе T. Sun с коллегами (2007) было показано, что среди зеленых, желтых, оранжевых и красных перцев самой низкой антиоксидантной активностью обладают зеленые перцы, характеризующиеся самым низким суммарным содержанием фенольных соединений и лютеолина по сравнению с перцами, окрашенными каротиноидами, и полным отсутствием капсантина, тогда как между остальными окрашенными перцами существенных отличий в антиоксидантной активности не выявлено. Хотя, в отличие от упомянутой работы, в представленном исследовании проведена оценка только водорастворимой фракции антиоксидантов, полученные нами данные подтверждают выводы, сделанные T. Sun с коллегами, изучавшими весь пул антиоксидантов плодов перца.

Заключение

Проведенное исследование антиоксидантной активности десяти сортов перца сладкого сибирской селекции, имеющих желтую, красную и фиолетовую окраску плодов, подтверждает выводы о том, что на суммарное содержание антиоксидантов перца оказывают влияние генотип и окраска плода. Впервые показано, что фиолетовоплодные сорта перцев имеют наибольшее содержание

водорастворимых антиоксидантов, доступных для усвоения в организме человека, что делает их особенно привлекательными в качестве функциональных продуктов питания.

Список литературы / References

Фотев Ю.В., Пивоваров В.Ф., Артемьева А.М., Куликов И.М., Гончарова Ю.К., Сысо А.И., Гончаров Н.П. Концепция создания Российской национальной системы функциональных продуктов питания. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(7):776-783. DOI: 10.18699/VJ18.421.

[Fotev Yu.V., Pivovarov V.F., Artemyeva A.M., Kulikov I.M., Goncharova Y.K., Syso A.I., Goncharov N.P. [Concept of producing of the Russian national system of functional food]. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(7):776-783. DOI: 10.18699/VJ18.421. (in Russian)]

Хлесткина Е.К., Усенко Н.И., Гордеева Е.И., Стабровская О.И., Шарфунова И.Б., Отмахова Ю.С. Маркер-контролируемое получение и производство форм пшеницы с повышенным уровнем биофлавоноидов: оценка продукции для обоснования значимости направления. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(5):545-553. DOI: 10.18699/VJ17.25-o.

[Khlestkina E.K., Usenko N.I., Gordeeva E.I., Stabrovskaya O.I., Sharfunova I.B., Otmakhova Y.S. Evaluation of wheat products with high flavonoid content: justification of importance of marker-assisted development and production of flavonoid-rich wheat cultivars. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal Genetics Breeding.* 2017;21(5):545-553. DOI: 10.18699/VJ17.25-o. (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.

Ahuja K.D., Robertson I.K., Geraghty D.P., Ball M.J. Effects of chili consumption on postprandial glucose, insulin, and energy metabolism. *Am. J. Clin. Nutr.* 2006;84(1):63-69. DOI: 10.1093/ajcn/84.1.63.

Basu S.K., De A.K. Capsicum: historical and botanical perspectives: De A.K. (ed). Capsicum. The Genus Capsicum. London, UK, Taylor Francis Group. 2003;1-15. DOI: 10.1201/9780203381151-8.

Blanco-Ríos A.K., Medina-Juarez L.A., González-Aguilar G.A., Gamez-Meza N. Antioxidant activity of the phenolic and oily fractions of different sweet bell peppers. *Journal Mexican Chemical Society.* 2013;57(2):137-143. DOI: 10.29356/jmcs.v57i2.226.

Campos M.R.S., Gomez K.R., Ordonez Y.M., Ancona D.B. Polyphenols, ascorbic acid and carotenoids contents and antioxidant properties of habanero pepper (*Capsicum chinense*) fruit. *Food Nutrition Sci.* 2013;4(8):47-54. DOI: 10.4236/fns.2013.48A006.

Chávez-Mendoza C., Sanchez E., Muñoz-Marquez E., Sida-Arreola J.P., Flores-Cordova M.A. Bioactive compounds and antioxidant activity in different grafted varieties of bell pepper. *Antioxidants* (*Basel*). 2015;4(2):427-446. DOI: 10.3390/antiox4020427.

Fox A.J., Del Pozo-Insfran D., Lee J.H., Sargent S.A., Talcott S.T. Ripening-induced chemical and antioxidant changes in bell peppers as affected by harvest maturity and postharvest ethylene exposure. *HortScience*. 2005;40(3):732-736. DOI: 10.21273/hortsci.40.3.732.

Frary A., Keceli M.A., Okmen B., Sigva H.O., Yemenicioglu A., Doganlar S. Water-soluble antioxidant potential of Turkish pepper cultivars. *Hort Sci*. 2008;43(3):631-636. DOI: 10.21273/HORTSCI.43.3.631.

Howard L.R., Talcott S.T., Brenes C.H., Villalon B. Changes in phytochemical and antioxidant activity of selected pepper cultivars (*Capsicum* species) as influenced by maturity. *J. Agric. Food Chem.* 2000;48(5):1713-1720. DOI: 10.1021/jf990916t.

Kruskal W.H., Wallis W.A. Use of ranks in one-criterion variance analysis. *J. Am. Stat. Assoc.* 1952;47(260):583-621. DOI: 10.2307/2280779.

Lee J.M., Nahm S.H., Kim Y.M., Kim B.D. Characterisation and molecular genetic mapping of microsatellite loci in pepper. *Theor. Appl. Genet*. 2004;108(4):619-627. DOI: 10.1007/s00122-003-1467-x.

Lee Y., Howard L.R., Villalon B. Flavonoids and antioxidant activity of fresh pepper (*Capsicum annuum*) cultivars. *J. Food Sci.* 1995;60(3):473-476. DOI: 10.1111/j.1365-2621.1995.tb09806.x.

Liu Y., Tikunov Y., Schouten R.E., Marcelis L.F.M., Visser R.G.F., Bovy A. Anthocyanin biosynthesis and degradation mechanisms in solanaceous vegetables: a review. *Frontiers Chemistry.* 2018;6(52):1-17. DOI: 10.3389/fchem.2018.00052.

Mann H.B., Whitney D.R. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Ann. Math. Stat*. 1947;18(1):50-60. http://www.jstor.org/stable/2236101.

Meghvansi M.K., Siddiqui S., Khan M.H., Gupta V.K., Vairale M.G., Gogoi H.K., Singh L. Naga chilli: A potential source of capsaicinoids with broadspectrum ethnopharmacological applications. *J. Ethnopharmacol*. 2010;132(1):1-14. DOI: 10.1016/j.jep.2010.08.034.

Medina-Juárez L.A., Molina-Quijada D.M.A., Del Toro-Sanches C.L., González-Aguilar G.A., Gámez-Meza N. Antioxidant activity of peppers (*Capsicum annuum* L.) extracts and characterization of their phenolic constituents. *Interciencia*. 2012;37(8):588-593.

Nadeem M., Anjum F.M., Khan M.R., Saeed M., Riaz A. Antioxidant potential of Bell Pepper (*Capsicum annuum* L.) - A Review. *Pak. J. Food Sci*. 2011;21(1-4):45-51.

Nagy I., Stágel A., Sasvári Z., Röder M.S., Ganal M. Development, characterization, and transferability to other Solanaceae of microsatellite markers in pepper (*Capsicum annuum* L.). *Gen*. 2007;50(7):668-688. DOI: 10.1139/g07-047.

Ohmiya A., Kato M., Shimada T., Nashima K., Kishimoto S., Nagata M. Molecular basis of carotenoid accumulation in horticultural crops. *Horticulture Journal*. 2019;88(2):135-149. DOI: 10.2503/hortj.UTD-R003.

Rao A.V., Rao L.G. Carotenoids and human health. *Pharmacol. Res*. 2007;55(3):207-216. DOI: 10.1016/j.phrs.2007.01.012.

Sun T., Xu Z., Wu C.-T., Janes M., Prinyawiwatkul W., No H.K. Antioxidant activities of different colored sweet bell peppers (*Capsicum annuum* L.). *J. Food Sci*. 2007;72(2):S98-S102. DOI: 10.1111/j.1750-3841.2006.00245.x.

Tukey J.W. Comparing individual means in the analysis of variance. *Biometrics*. 1949;5(2):99-114. DOI: 10.2307/3001913.

Yao Y., Sang W., Zhou M., Ren G. Phenolic composition and antioxidant activities of 11 celery cultivars. *J. Food Sci*. 2010;75(1):C9-C13. DOI: 10.1111/j.1750-3841.2009.01392.x.

Zhuang Y., Chen L., Sun L., Cao J. Bioactive characteristics and antioxidant activities of nine peppers. *J. Funct. Foods*. 2012;4(1):331-338. DOI: 10.1016/j.jff.2012.01.001.

Zimmer A.R., Leonardi B., Miron D., Schapoval E., Oliveira J.R., Gosmann G. Antioxidant and anti-inflammatory properties of *Capsicum baccatum*: From traditional use to scientific approach. *J. Ethnopharmacol.* 2012;139(1):228-233. DOI: 10.1016/j.jep.2011.11.005.

ORCID ID

Igor' V. Totsky https://orcid.org/0000-0001-5565-9097
Elena I. Gordeeva https://orcid.org/0000-0003-3166-7409
Rimma S. Yudina https://orcid.org/0000-0001-7345-359
Elena K. Khlestkina http://orcid.org/0000-0002-8470-8254
Olesya Yu. Shoeva https://orcid.org/0000-0001-5289-8631

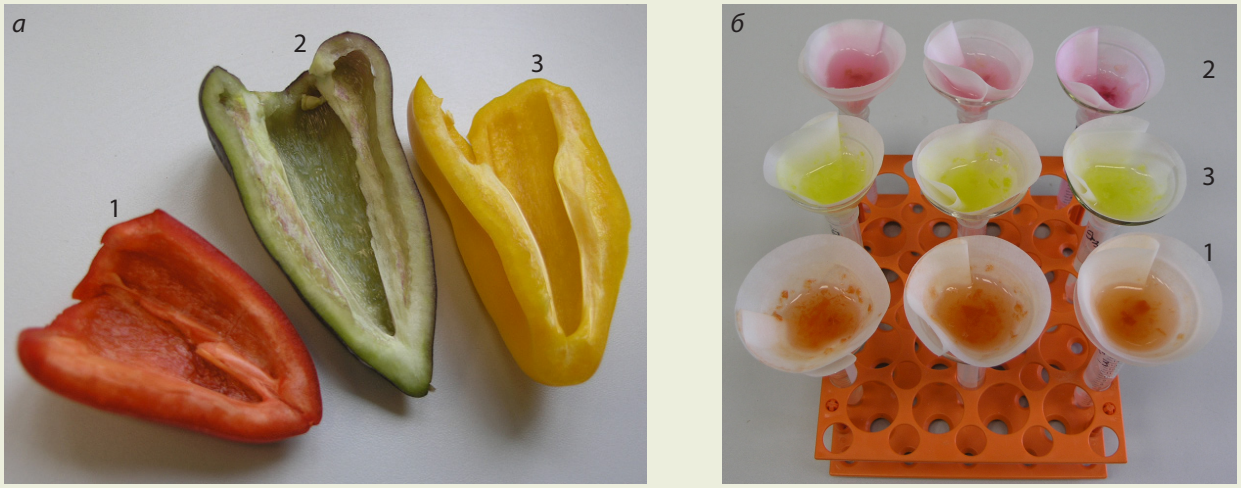
Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Тоцкий И.В., Гордеева Е.И., Кукоева Т.В., Петров А.Ф., Юдина Р.С., Хлесткина Е.К., Шоева О.Ю. Генетическое разнообразие и антиоксидантный потенциал сортов перца сладкого (*Capsicum annuum* L.) сибирской селекции. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;5(1):35-43. DOI 10.18699/Letters2019-5-5.

For citation. Totsky I.V., Gordeeva E.I., Kukoeva T.V., Petrov A.F., Yudina R.S., Khlestkina E.K., Shoeva O.Yu. Genetic diversity and antioxidant properties of the bell pepper (*Capsicum annuum* L.) cultivars bred for Siberia *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;5(1):35-43. DOI 10.18699/Letters2019-5-5. (in Russian)

Поступила в редакцию 15.10.2019. После доработки 29.10.2019. Принята к публикации 29.11.2019.

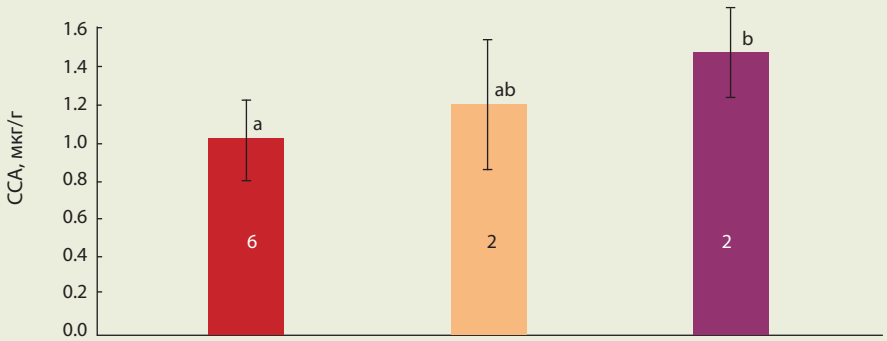
ПРИЛОЖЕНИЕ 1
SUPPLEMENT 1



Красно-, фиолетово- и желтоплодные перцы в разрезе (А) и фильтрование их экстрактов после часового экстрагирования в водном растворе 1 % HCl при 37 °C (Б). Цифрами отмечены сорта перца Солнечный (1), Мавр (2) и Ятаган (3).

Sections of red, purple and yellow peppers (A) and filtration of their extracts (B) obtained after one hour extraction in 1 % solution of hydrochloric acid under 37 °C. Numbers mark Solnechnyj (1), Mavr (2), Yatagan (3).

ПРИЛОЖЕНИЕ 2
SUPPLEMENT 2



Суммарное содержание антиоксидантов в группе красно-, желто- и фиолетовоплодных сортов перца сладкого после часовой экстракции в 1 % растворе HCl при 37 °C. Разными буквами отмечены достоверно отличающиеся значения между группами при $p \leq 0.05$ (*HSD*-тест). Цифрами отмечено количество сортов в каждой группе.

Total antioxidant content in groups of red, yellow and purple pepper cultivars after one hour extraction in 1 % solution of HCl under 37 °C. Different letters mark statistically significant differences between cultivars at $p \leq 0.05$ (*HSD*-test). Numbers mark quantity of cultivars in each group.

Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;01(1):44-55
DOI 10.18699/ Letters2019-5-5

pismavavilov.ru
Авторы, 2019
e-mail: a.soloviev70@gmail.com
DOI 10.18699/ Letters2019-5-5

Виталий Анатольевич Пухальский: к 85-летию со дня рождения

Н.П. Гончаров[1], Г.И. Карлов[2], А.М. Кудрявцев[3], В.П. Упелниек[4], А.А. Соловьев[2]

[1] Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
[2] Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии, Москва, Россия
[3] Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, Россия
[4] Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, Москва, Россия

On the 85th anniversary of Vitaliy A. Pukhalskiy

N.P. Goncharov[1], G.I. Karlov[2], A.M. Kudryavtsev[3], V.P. Upelniek[4], A.A. Soloviev[2]

[1] Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia
[2] All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology (ARRIAB), Moscow, Russia
[3] Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia
[4] Federal State Budgetary Institution of Sciences the Main Botanical Garden named after Tsitsin of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Виталий Анатольевич Пухальский
Источник: https://duma.mos.ru/ru/0/news/novosti-fraktsiy/timiryazevskaya-akademiya-doljna-vnov-stat-glavnyim-agrarnyim-vuzom-stranyi?tryMobile=0

Ведущий отечественный генетик и цитогенетик растений, доктор биологических наук, профессор Виталий Анатольевич Пухальский родился 9 ноября 1934 года в селе Подоплеки Фаленского района Кировской области (бывшая Вятская селекционная станция, ныне Фаленская ГСС) в семье селекционеров, аспирантов вавиловского Всесоюзного института растениеводства (Шумный, Гончаров, 2008).

Среднюю школу окончил в Москве и в 1952 году поступил в Московскую сельскохозяйственную академию им. К.А. Тимирязева, на отделение селекции и семеноводства, которую окончил с

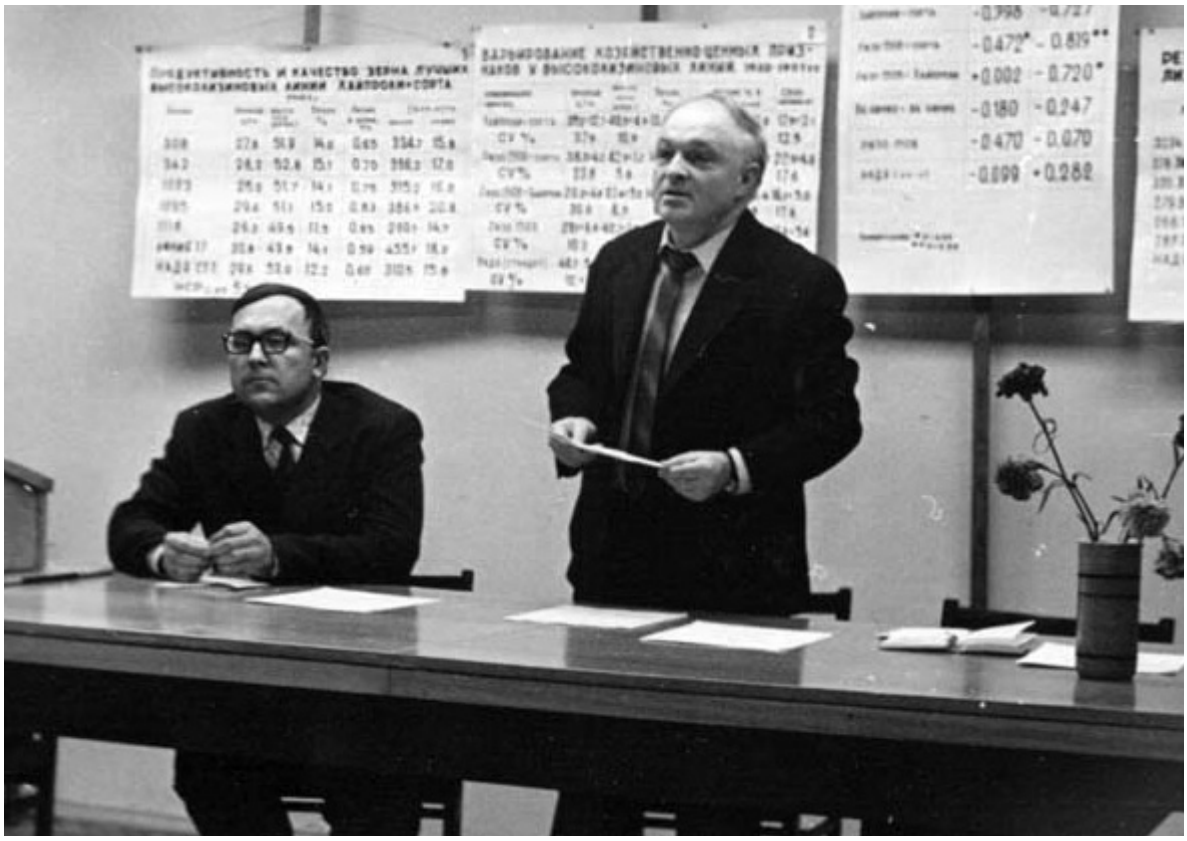
Аспирантура в ТСХА.

Мироновка перед отъездов в ТСХА.

Доцент В.А. Пухальский.

За бинокуляром.

Никитский ботанический сад.



На конференции.

В полях.

В Немчиновке.

С коллегами КНР.

отличием. После окончания академии в 1957 году был направлен на работу на Мироновскую селекционно-опытную станцию Всесоюзного института кукурузы (Киевская обл.), где работал сначала в качестве научного сотрудника по селекции пшеницы, а затем заведовал группой селекции зернобобовых культур.

В 1960 году В.А. Пухальский поступил в аспирантуру на кафедру генетики, селекции и семеноводства ТСХА, которую успешно окончил, защитив кандидатскую диссертацию на тему «Биология и морфогенез озимой твердой пшеницы». После защиты диссертации был оставлен на кафедре, где проработал в должности ассистента, а затем доцента до 1980 года. В этот период В.А. Пухальский проводил научные исследования в области цитогенетики и частной генетики пшеницы. Эти исследования были посвящены проблеме селективного оплодотворения у пшеницы и изучению генов летальности в роде *Triticum* L. Результаты исследований были обобщены в диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук на тему «Исследование генных систем, вызывающих летальность в роде *Triticum* L., применительно к генетической теории селекции». Диссертация была защищена в 1982 году в Институте общей генетики РАН. В этом же году ВАК присвоил ему ученую степень доктора биологических наук, а в 1983 году – профессора.

В 1969–1970 годах в течение 10 месяцев был на научной стажировке в итальянском Национальном Атомном Центре (Centro studi nucleari Casaccia, Santa Maria di Galeria), г. Рим.

Большой период жизни В.А. Пухальский посвятил научно-исследовательской работе в НИИСХ ЦРНЗ (Немчиновка, Московская обл.), в котором в 1980 году был избран на должность заведующего лабораторией генетики и цитологии и проработал до 1992 года. Научные интересы и исследования в этот период охватывали проблему оптимизации селекционного процесса пшеницы и ячменя на основе инконгруентных скрещиваний, применения генетических и цитологических маркеров и методов биотехнологии.

Одновременно в 1985 году В.А. Пухальский был приглашен в Институт общей генетики имени Н.И. Вавилова РАН (г. Москва) для заведования лабораторией генетических методов селекции, в дальнейшем лаборатория генетики растений. В 1992 году оставил работу в Немчиновке и полностью перешел на работу в Институт общей генетики РАН. Проводимые им исследования охватывают такие проблемы, как изучение генетических основ иммунитета растений к фитопатогенам, разработка подходов к получению трансгенных растений, создание системы генетических, биохимических, цитологических и молекулярных маркеров для сравнительного изучения генома, генетического разнообразия и филогении культурных растений и их сородичей.

На основе разработанной В.А. Пухальским методики в лаборатории с использованием агробактериальной трансформации впервые в России была получена трансгенная пшеница, что опровергает устоявшееся на тот момент мнение о неприменимости агробактериальной трансформации к однодольным. Одновременно им с сотрудниками получены растения табака и картофеля с рекомбинантным геном α-интерферона человека (1990–1996). Внедрение биотехнологических методов в селекционный процесс позволило впервые в России создать сорт ярового ячменя Биос-1, районированный в четырех регионах РФ. В.А. Пухальским с сотрудниками получены антивирусные растительные вакцины, с успехом применяемые в агрокомбинатах, и разработаны технологии их производства. Большой интерес представляют выполненные работы по генетическому мониторингу пшеницы в связи с антропогенной деятельностью человека. Несомненно, что все эти вопросы имеют как фундаментальное, так и прикладное значение. Весомый вклад в развитие генетической теории селекции и применения генетических методов представлен в его научных публикациях – им опубликовано более 360 печатных работ, включая две монографии (обе в соавторстве).

С 1992 года В.А. Пухальский возобновил преподавательскую работу, став профессором кафедры генетики Московской сельскохозяйственной академии имени К.А. Тимирязева, в дальнейшем – кафедры генетики и биотехнологии и кафедры генетики, биотехнологии, селекции и семеноводства. На протяжении более 20 лет он читал курс лекций по генетике для студентов агрономического и агрохимического факультетов, внедряя генетические знания в молодые студенческие умы. Лекции Виталия Анатольевича всегда привлекали не только студентов, но и аспирантов и сотрудников академии. Его опыт преподавательской работы отражен в учебных пособиях. В.А. Пухальский является автором и соавтором десяти учебных пособий для студентов агрономических специальностей, специализирующихся в области селекции и генетики сельскохозяйственных культур.

Большой вклад Виталий Анатольевич внес в подготовку кадров высшей квалификации. Под его руководством защищена 21 кандидатская. Он был консультантом шести докторских диссертаций.

Как крупный специалист в своей области В.А. Пухальский регулярно участвует в работе международных съездов, симпозиумов и совещаний. Его постоянно приглашают в экспертные комиссии. В разные годы В.А. Пухальский был членом экспертного совета ВАК (1993–2002), членом Научного совета Министерства науки и технологий РФ по подпрограмме «Перспективные процессы производства сельскохозяйственной продукции», членом Бюро отделения растениеводства РАСХН и диссертационных советов. Он также входил в состав редколлегии журнала «Генетика» и редакционного совета журнала «Селекция и семеноводство».

За свою большую и многогранную жизнь Виталий Анатольевич Пухальский сделал немало важных открытий, воспитал большое число учеников. В его славный юбилей от имени всех учеников и коллег мы сердечно поздравляем доктора биологических наук, профессора Виталия Анатольевича Пухальского и желаем крепкого здоровья, долгих лет жизни, творческих успехов и всего самого наилучшего.

Библиографический указатель трудов А.В. Пухальского

Учебники и учебные пособия

Иванова С.В., Долгодворова Л.И., Карябин Н.А., Пухальский В.А., Соловьев А.А. Рабочая тетрадь для лабораторно-практических занятий по цитологии и генетике. – М.: МСХА, 1996. – 19 с.

Иванова С.В., Долгодворова Л.И., Пухальский В.А., Смиряев А.В., Соловьев А.А. Задачник по генетике. – М.: МСХА, 1996. – 78 с.

Наумов А.А., Пухальский В.А. Селекция пшеницы (учебное пособие). – М., 1984. – 47 с.

Пухальский В.А. Частная селекция полевых культур (ч. I. Пшеница, кукуруза). – М.: ТСХА, 1972. – 89 с.

Пухальский В.А. Кукуруза. В кн. Частная селекция полевых культур. – М.: Колос, 1975. – С. 159–199.

Пухальский В.А. Пшеница. В кн. Частная селекция полевых культур. – М.: Колос, 1975. – С. 9–55.

Пухальский В.А. Менделизм. Принципы и методы генетического анализа. Генетика. – М.: КолосС, 2003.

Пухальский В.А. Цитологические основы наследственности. Генетика. – М.: КолосС, 2003.
Пухальский В.А. Введение в генетику. – М.: МСХА, 2004.
Пухальский В.А. Введение в генетику. – М.: КолосС, 2007. – 223 с.
Пухальский В.А. Введение в генетику. – М.: ИНФРА-М, 2014. – 224 с.
Пухальский В.А., Зеленов А.Н. Горох: В кн. Частная селекция полевых культур. – М.: Колос, 1975. – С. 227–242.
Пухальский В.А., Иванова С.В. Рис: В кн. Частная селекция полевых культур, – М.: Колос, 1975. – С. 140–158.
Пухальский В.А., Иванова С.В., Степанова Л.В. Тетрадь для лабораторных работ по курсу «Цитология растений». – М.: ТСХА, 1978. – 39 с.
Пухальский В.А., Иванова С.В., Степанова Л.В. Тетрадь для лабораторных работ по курсу «Цитология растений». – М.: ТСХА, 1982. – 39 с.
Пухальский В.А., Соловьев А.А., Юрцев В.Н. Цитология и цитогенетика растений. – М.: МСХА, 2004.
Пухальский В.А., Соловьев А.А., Бадаева Е.Д., Юрцев В.Н. Практикум по цитологии и цитогенетике растений. – М.: КолосС, 2007.
Юрцев В.Н., Пухальский В.А. Методическое руководство к лабораторным практическим занятиям по цитологической и эмбриологической микротехнике. – М.: ТСХА, 1968. – 113 с.

Монографии и научные издания

Алтухов Ю.П., Захаров-Гезихус И.А., Пухальский В.А. и др. Динамика популяций генофондов при антропогенных воздействиях. – М.: Наука, 2004. – 619 с.
Коваленко Е.Д., Коломиец Т.М., Киселева М.И., Соломатин Д.А., Родина Н.А., Пухальский В.А., Руденко М.И. Рекомендации по использованию сортообразцов ячменя в качестве исходного материала в селекции сортов, устойчивых к наиболее вредоносным возбудителям болезней. – М., 1999. – 28 с.
Мережко А.Ф., Пухальский В.А., Писарева Л.А. Прилюк А.В. Морфологические признаки пшеницы. Коллективная монография «Генетика культурных растений. Зерновые культуры». – Л.: Агропромиздат, 1986.
Пухальский В.А. Научные исследования в области генетики и селекции пшеницы в Италии. Изд. ВИНИТИСХ МСХ СССР. – М., 1973. – 64 с.
Пухальский В.А., Мартынов С.П., Добротворская Т.В. Гены гибридного некроза пшениц: Теория вопроса и каталог носителей летальных генов / РАН. Ин-т общ. генетики им. Н.И. Вавилова. – М.: МСХА, 2002. – 316 с.
Гончаров Н.П., Вишнякова М.А., Котелкина И.В., Лассан Т.К. Георгий Дмитриевич Карпеченко [Известный специалист в области генетики и отдаленной гибридизации с.-х. культур, сподвижник Вавилова Н.И.] / Н.П. Гончаров [и др.]; отв. ред. В.А. Пухальский. Российская академия наук, Сибирское отделение, Институт цитологии и генетики, Рос. акад. с.-х. наук, Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова. – 3-е изд., испр. и доп. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2013. – 252 с.

Научные статьи

Бадаев Н.С., Амосова А.В., Пухальский В.А., Зеленин А.В. Изменение Ag-окрашивания ядрышкообразующих районов у межсортовых гибридов ячменя. *Генетика*. 1994. Т. 30. № 11. С. 1507–1512.
Бадаева Е.Д., Будашкина Е.Б., Билинская Е.Н., Пухальский В.А. Закономерности межгеномных замещений хромосом у межвидовых гибридов пшеницы и их использование для создания генетической номенклатуры хромосом *Triticum timopheevii*. *Генетика*. 2010. Т. 46. № 7. С. 869–886.
Бадаева Е.Д., Дедкова О.С., Пухальский В.А., Зеленин А.В. Сравнительное цитогенетическое исследование видов *Aegilops* L., содержащих N-геном. *Генетика*. 2012. Т. 48. № 5. С. 617–627.
Бадаева Е.Д., Лоскутов И.Г., Шелухина О.Ю., Пухальский В.А. Цитогенетическое исследование диплоидных видов рода *Avena* L., содержащих As-геном. *Генетика*. 2005. Т. 41. № 12. С. 1718–1724.
Бадаева Е.Д., Прокофьева З.Д., Билинская Е.Н., Оболенкова Л.А., Соломатин Д.А., Зеленин А.В., Пухальский В.А. Цитогенетический анализ устойчивых к бурой ржавчине и мучнистой росе гибридов, полученных от скрещивания мягкой пшеницы (*Triticum aestivum*, AABBDD) с пшеницами группы *Timopheevi* (AtAtGG). *Генетика*. 2000. Т. 36. № 12. С. 1663–1673.
Бадаева Е.Д., Раунет В.В., Дедкова О.С., Митрофанова О.П., Зеленин А.В., Пухальский В.А. Использование искусственных нейронных сетей для анализа внутривидовой дивергенции гексаплоидной пшеницы *Triticum spelta* L. на основании рисунков дифференциального окрашивания хромосом. *Биологические мембраны*. 2005. Т. 22. № 3.
Бадаева Е.Д., Шелухина О.Ю., Дедкова О.С., Лоскутов И.Г., Пухальский В.А. Сравнительное цитогенетическое исследование гексаплоидных видов *Avena* L. [Исследование изменений кариотипа в процессе эволюции]. *Генетика*. 2011. Т. 47. № 6. С. 783–795.
Билинская Е.Н., Мартынов С.П., Оболенкова Л.А., Драгович А.Ю., Пухальский В.А. Исследование генома культурных растений и их сородичей применительно к генетической теории селекции: генотипы по генам гибридного некроза сортов озимой мягкой пшеницы Сербии. Динамика генофондов. – М., 2008. – С. 190–191.
Брежнева Т.А., Упелниек В.П., Пухальский В.А. Генетический контроль компонентов глиадина у вида пшеницы *Triticum spelta* L. *Генетика*. 2010. Т. 46. № 5. С. 640–644.
Вареница Е.Т., Пухальский В.А. Селекция озимой пшеницы в Италии. *Сельское хозяйство за рубежом* (*растениеводство*). 1968. № 4. С.25–31.
Гинс В.К., Пискунова Н.П, Мутускин А.А., Пухальский В.А., Мухин Е.Н. / Светозависимое восстановление НАДФ в хлоропластах и активность гликолатоксидазы у яровых пшениц разной продуктивности в онтогенезе. *Физиология растений*. 1985. Т. 32. Вып. 1. С. 53–60.
Гинс В.К., Пискунова Н.П., Лысенко Г.Г., Пухальский В.А., Мухин Е.Н. Фотовосстановление НАДФ и кислорода в хлоропластах листа яровой пшеницы в фазах кущения и выхода в трубку. *Физиология растений*. 1987. Т. 34. Вып. 3. С. 461–468.
Гинс В.К., Пискунова Н.П., Макарова И.Ю, Пухальский В.А. Теплоустойчивость фотосистемы II хлоропластов сортов ярового ячменя. *Сельскохозяйственная биология*. 1993. № 5. С. 90–94.
Гинс В.К., Пискунова Н.П., Хомутова Г.К., Тихонов А.Н., Мухин Е.Н., Пухальский В.А. Динамика содержания реакционных центров фотосинтеза I (p700) и их фотовосстановительной активности в онтогенезе сортов яровой пшеницы. *Физиология растений*. 1986. Т. 33. Вып. 5. С. 904–912.
Гинс В.К., Пухальский В.А., Мухин Е.Б. Эффективность работы электротранспортной цепи хлоропластов пшеницы при различных температурах в связи с проявлением гибридного некроза. *Доклады ВАСХНИЛ*. 1981. № 6. С. 7–9.
Горюнова С.В., Бадаева Е.Д., Лоскутов И.Г., Пухальский В.А. Молекулярная филогения рода *Avena* L.: Материалы XII Московского совещания по филогении растений, посвященного 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана. – М., 2010. – С. 123–126.
Горюнова С.В., Кочиева Е.З., Чикида Н.Н., Пухальский В.А. RAPD-анализ внутривидовой изменчивости и филогенетических связей видов эгилопса (*Aegilops*), содержащих геном D. *Генетика*. 2004. Т. 40. № 5. С. 642–651.
Горюнова С.В., Чикида Н.Н., Бадаева Е.Д., Пухальский В.А. Полиморфизм и филогения D-геномных видов *Aegilops* L. по данным анализа микросателлитных локусов хлоропластного генома. *Вестник МГУ* (*серия Биология*). 2010. Т. 65. № 4. С. 21–24.
Дедкова О.С., Бадаева Е.Д., Амосова А.В., Мартынов С.П., Раунет В.В., Митрофанова О.П., Пухальский В.А. Разнообразие и происхождение европейской популяции *Triticum dicoccum* (Schrank) Schuebl. на основании хромосомного анализа. *Генетика*. 2009. Т. 45. № 9. С. 1234–1243.
Дедкова О.С., Бадаева Е.Д., Митрофанова О.П., Билинская Е.Н., Пухальский В.А. Исследование внутривидового разнообразия тетраплоидной пшеницы *Triticum dicoccum* (Schrank.) Schuebl с помощью метода дифференциального окрашивания хромосом. *Генетика*. 2007. Т. 43. № 11. С. 1517–1533.
Дедкова О.С., Бадаева Е.Д., Митрофанова О.П., Зеленин А.В., Пухальский В.А. Анализ внутривидовой дивергенции гексаплоидной пшеницы *Triticum spelta* L. с помощью метода дифференциального окрашивания хромосом. *Генетика*. 2004. Т. 40, № 10. С. 1352–1369.
Джорджи Б., Пухальский В.А., Саккардо А. Изучение дицентрических хромосом у некоторых видов тетраплоидных пшениц. *Известия ТСХА*. 1972. Вып. 5. С. 63–67.
Добротворская Т.В., Драгович А.Ю., Мартынов С.П., Пухальский В.А. Генеалогический и статистический анализ наследования аллелей глиадин-кодирующих локусов в модельном наборе сортов мягкой пшеницы. *Генетика*. 2009. Т. 45. № 6. С. 781–792.
Добротворская Т.В., Мартынов С.П., Пухальский В.А. Анализ происхождения генов гибридного некроза у российских сортов мягкой пшеницы. *Генетика*. 1998. Т. 34. № 10 С.1359–1367.
Добротворская Т.В., Мартынов С.П., Пухальский В.А. Тенденции изменения генетического разнообразия сортов яровой мягкой пшеницы, районированных на территории России в 1929–2003 гг. *Генетика*. 2004. Т. 40. № 11. С. 1509–1522.

Драгович А.Ю., Зима В.Г., Фисенко А.В., Беспалова Л.А., Букреева Г.И., Мельникова Е.Е., Щипкова Н.И., Пухальский В.А. Сопоставление двух существующих каталогов аллелей глиадинкодирующих локусов у озимой мягкой пшеницы. *Генетика*. 2006. Т. 42. № 8. С. 1107–1116.

Иванова С.В., Пухальский В.А., Ронис Н.Б. О нарушениях мейоза у пентаплоидных гибридов пшеницы. *Сельскохозяйственная биология*. 1979. Т. 14, № 5, С. 577–581.

Извекова Л.И., Андреева Э.Н., Вострова Н.Г., Фетисов А.В., Пухальский В.А. Штаммы вирусов для вакцинации растений: Фундаментальные науки народному хозяйству. – М.: Наука, 1990.

Извекова Л.И., Подъяпольская Т.С., Андреева Э.Н., Вострова Н.Г., Квасников Б.В., Игнатова С.И., Горшкова Н.С., Пухальский В.А. Селекция томата на устойчивость к ВТМ. *Плодоовощное хозяйство*. 1987. № 3. С. 47–50.

Извекова Л.И., Подъяпольская Т.С., Андреева Э.Н., Вострова Н.Г., Пухальский В.А., Квасников Б.В., Игнатова С.И., Горшкова Н.С. Вариабельность ВТМ и ее роль в селекции томата на устойчивость. *Плодоовощное хозяйство*. 1987. № 2. С. 28–30.

Извекова Л.И., Подъяпольская Т.С., Андреева Э.Н., Пухальский В.А., Вострова Н.Г., Квасников Б.В., Игнатова С.И., Горшкова Н.С. Вариабильность ВТМ и ее роль в селекции томатов на устойчивость. *Плодоовощное хозяйство*. 1987. № 1.

Истомина Е.А., Андреева Э.Н., Славохотова А.А., Коростылева Т.В., Шиян А.Н., Пухальский В.А. Вакцинация – эффективный способ защиты растений. *Гавриш*. 2014. № 4. С. 41–45.

Истомина Е.А., Коростылева Т.В., Конопкин А.А., Шиян А.Н., Коротцева И.Б., Пухальский В.А., Одинцова Т.И. Защита огурца от вирусной инфекции [Использование вакцины ВИРОГ-43М в борьбе с вирусом зеленой крапчатой мозаики огурца]. *Гавриш*. 2016. № 6. С. 56–61.

Истомина Е.А., Коростылева Т.В., Рожнова Н.А., Рогожин Е.А., Пухальский В.А., Одинцова Т.И. Гены гевеиноподобных антимикробных пептидов семейства WAMP пшеницы: экспрессия в ответ на действие фитогормонов и факторов внешней среды [Опыты на проростках гексаплоидной пшеницы *Triticum kiharae*]. *Генетика*. 2016. Т. 52. № 11. С. 1300–1310.

Истомина Е.А., Славохотова А.А., Коростылева Т.В., Семина Ю.В., Щербакова Л.А., Пухальский В.А., Одинцова Т.И. Гены гевеиноподобных антимикробных пептидов семейства WAMP у видов рода *Aegilops*. *Генетика*. 2017. Т. 53. № 12. С. 1402–1410.

Коваленко Е.Д., Киселева М.И., Соломатин Д.А., Родина Н.А., Пухальский В.А., Руденко М.И. Исходный материал ячменя для селекции сортов с устойчивостью к основным возбудителям болезней. *Агрохимия*. 2002. № 4. С. 78–80.

Коваленко Е.Д., Киселева М.И., Соломатин Д.А., Руденко М.И., Пухальский В.А. Об устойчивости сортов ячменя к сетчатой пятнистости. *Селекция и семеноводство*. 2001. № 1–2. С. 57–59.

Козленко Л.В., Пухальский В.А. Продуктивность гибридов первого и второго поколений от межсортовых скрещиваний мягкой яровой пшеницы. *Известия ТСХА*. 1970. № 4. С. 86–91.

Козленко Л.В., Пухальский В.А. Проявление гетерозиса у мягкой яровой пшеницы (*T. aestivum* L.). *Известия ТСХА*. 1969. Вып. 1. С. 183–186.

Коломиец Т.М., Коваленко Е.Д., Стрижекозин Ю.А., Руденко М.И., Пухальский В.А. Изучение параметров частичной устойчивости сортов ячменя к возбудителям темно-бурой и сетчатой пятнистости [Фитопатологические критерии для отбора сортов с длительной устойчивостью]. *Микология и фитопатология*. 1998. Т. 32. № 4. С. 42–46.

Коростылева Т.В., Одинцова Т.И., Козловская Г.В., Пухальский В.А. Исследование белков листьев в трансгенных растениях табака, экспрессирующих двунитевую РНК при вирусной инфекции. *Генетика*. 2004. Т. 40. № 4. С. 531–537.

Кочиева Е.З., Рыжова Н.Н., Храпалова И.А., Пухальский В.А. Использование метода RAPD-анализа в определении генетического полиморфизма и филогенетических связей у представителей рода *Lycopersicon* (Tourn) Mill. *Генетика*. 2002. Т. 38, № 9. С. 1298–1303.

Кочиева Е.З., Рыжова Н.Н., Храпалова И.А., Пухальский В.А. Определение генетического полиморфизма и филогенетических связей у представителей рода *Lycopersicon* (Tourn.) Mill методом маркирования межмикросателитных последовательностей (ISSR). *Генетика*. 2002. Т. 38. № 8. С. 1133–1142.

Кудрявцев А.М., Мартынов С.П., Броджио М., Пухальский В.А. Оценка правомерности использования RAPD-анализа для выявления филогенетических связей между сортами яровой твердой пшеницы (*T. durum* Desf.). *Генетика*. 2003. Т. 39. № 9. С. 1237–1246.

Куравамвели Д.С., Пухальский В.А. Деполиплоидизация мягкой пшеницы. *Сельское хозяйство за рубежом*. 1982. № 1. С. 23–27.

Лапочкина И.Ф, Пухальский В.А. Изучение мейоза у межвидовых гибридов *T. spelta* × *T. durum*. *Цитология и генетика*. 1983. Т. 17. № 5. С. 3–8.

Лапочкина И.Ф., Пухальский В.А. Влияние генотипа *Aegilops speltoides* Tansch. на характер конъюгации хромосом у гибридов, полученных с участием *T. aestivum*. *Цитология и генетика*. 1989. Т. 23, № 3. С. 24–29.

Лапочкина И.Ф., Пухальский В.А. Влияние облученной пыльцы отцовского компонента на уровень конъюгации хромосом у гибридов F_1 *T. aestivum* × *T. kiharae*. *Известия СО АН СССР*. 1990. Вып. 2. С. 31–32.

Лапочкина И.Ф., Ронис Н.Б., Пухальский В.А. Мейоз и стабилизация микроспорогенеза у межвидовых тетраплоидных гибридов *T. spelta* × *T. aestivum*. *Сельскохозяйственная биология*. 1984. № 8. С. 53–56.

Лапочкина И.Ф., Соломатин Д.А., Сережкина Г.В., Гришина Е.Е., Вишнякова Х.С., Пухальский В.А. Линии мягкой пшеницы с генетическим материалом *Aegilops speltoides* Tausch. [Получение гибридов, оценка их устойчивости к грибным болезням, цитогенетический анализ]. *Генетика*. 1996. Т. 32. № 12. С. 1651–1656.

Мальченко В.В., Иорданская И.В., Пухальский В.А. Генетическая характеристика сортов озимой пшеницы селекции НПО «Подмосковье»: Сб. «Совершенствование селекционно-генетических процессов при выведении сортов зерновых и зернобобовых культур в Нечерноземной зоне». – М., 1990.

Мальченко В.В., Пухальский В.А., Кызласов В.Г., Руденко М.И., Латыпов А.З., Иорданская И.В., Марченко И.В. Генетика высоты растений зерновых культур в системе диаллельных скрещиваний: Сб. «Селекция зерновых культур на стабильность урожайности, иммунитета и качество зерна в Нечерноземной зоне». – М., 1986. – С. 113–124.

Мартынов С.П., Добротворская Т.В., Пухальский В.А. Анализ генетического разнообразия сортов яровой твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.), районированных на территории России в 1929–2004 гг. *Генетика*. 2005. Т. 41. № 10. С. 1358–1368.

Мартынов С.П., Добротворская Т.В., Пухальский В.А. Динамика генетического разнообразия сортов озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), районированных на территории России в 1929–2005 гг. *Генетика*. 2006. Т. 42. № 10. С. 1359–1370.

Могутова О.Б., Денисова Л.В., Лазарева Е.Н., Пухальский В.А., Смолин В.П. Донорские свойства высоколизиновых мутантов ячменя и выделение перспективных форм с повышенным содержанием белка и лизина в зерне. *Сельскохозяйственная биология*. 1986. № 9. С. 15–18.

Муравенко О.В., Бадаев Н.С., Бадаева Е.Д., Пухальский В.А., Зеленин А.В. Идентификация хромосом ячменя в соответствии с генетической номенклатурой хромосом пшеницы. *Доклады АН СССР*. 1986. № 3. С. 724–727.

Муравенко О.В., Бадаев Н.С., Руденко М.И., Пухальский В.А., Зеленин А.В. Закономерности становления и организации генома злаков. Сообщение II. Хромосомный полиморфизм межсортовых гибридов ячменя. *Генетика*. 1990. Т. 26. № 6. С. 1070–1078.

Муравенко О.В., Руденко М.И., Оноприенко В.С., Пухальский В.А., Зеленин А.В. Количественный анализ хромосомного полиморфизма ячменя. *Генетика*. 1986. Т. 22. № 12. С. 2831–2838.

Неттевич Э.Д., Молчанова Л.М., Чистякова В.Н., Пухальский В.А., Смолин В.П., Денисова Л.В., Внучкова В.А. Гаплоидия как метод создания исходного материала в селекции. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1989. № 7. С. 93–99.

Николаев А.А., Пухальский В.А., Упелниек В.П. Генетическое разнообразие местных яровых пшениц (*Triticum aestivum* L.) Западной и Восточной Сибири по генам глиадинов. *Генетика*. 2009. Т. 45. № 2. С. 215–224.

Новосельская-Драгович А.Ю., Фисенко А.В., Имашева А.Г., Пухальский В.А. Сравнительный анализ динамики генетического разнообразия по глиадинкодирующим локусам среди сортов озимой мягкой пшеницы *Triticum atstivum* L., созданных за 40-летний период научной селекции в Сербии и Италии. *Генетика*. 2007. Т. 43. № 11. С. 1478–1485.

Новосельская-Драгович А.Ю., Крупнов В.А., Сайфулин Р.А., Пухальский В.А. Динамика генетического разнообразия саратовских сортов мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. (по глиадинкодирующим локусам) за 80-летний период научной селекции. *Генетика*. 2003. Т. 39. № 10. С. 1338–1346.

Новосельская-Драгович А.Ю., Фисенко А.В., Пухальский В.А. Генетическая дифференциация сортов мягкой пшеницы с использованием множественных глиадинкодирующих локусов. *Генетика*. 2013. Т. 49. № 5. С. 569–579.

Одинцова Т.И., Андреева Э.Н., Пухальский В.А., Мусолямов А.Х., Егоров Ц.А. Структурный анализ белка оболочки вируса зеленой крапчатой мозаики огурца. *Биохимия*. 2000. Т. 65. Вып. 5. С. 672–679.

Одинцова Т.И., Васильева И.М., Коростылева Т.В., Уткина Л.Л., Славохотова А.А., Рогожин Е.А., Шиян А.А., Пухальский В.А., Засухина Г.Д. Антимутагенная активность β-пуротионина Tk-AMP-BP пшеницы. *Генетика*. 2011. Т. 47. № 9. С. 1267–1270.

Одинцова Т.И., Коростылева Т.В., Славохотова А.А., Андреева Э.Н., Пухальский В.А. Исследование генома культурных растений и их сородичей применительно к генетической теории селекции: исследование структуры гевеиноподобных антимикробных пептидов семян *Triticum kicharae* и кодирующих генов для выяснения их роли во врожденном иммунитете растений. Динамика генофондов. – М., 2008. – С. 183–186.

Одинцова Т.И., Коростылева Т.И., Уткина Л.Л., Андреев А.А., Славохотова А.А., Истомина ЕА., Пухальский В.А., Егоров Ц.А. Антимикробные пептиды пшеницы [На примере *Triticum kiharae*]. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012. Т. 16. № 1. С. 107–115.

Одинцова Т.И., Турищева М.П., Андреева Э.Н., Пухальский В.А. Структурно-функциональные изменения в хлоропластах томатов с разными генами устойчивости к вирусу табачной мозаики при заражении вирусом. *Генетика*. 1996. Т. 32. № 11. С. 1545–1552.

Одинцова Т.И., Фетисов А.В., Андреева Э.Н., Извекова Л.И., Егоров Ц.А., Пухальский В.А. Структурные исследования белка оболочки вируса зеленой крапчатой мозаики огурца. *Доклады РАСХН*. 1996. № 6. С. 26–28.

Одинцова Т.И., Янаудите Р.Л., Егоров Ц.А., Извекова Л.И., Андреева Э.Н., Пухальский В.А. Обнаружение интерфероноподобных белков в листьях томатов. *Доклады АН СССР* (*Биохимия*). 1990. Т. 314. № 5. С. 1250–1252.

Одинцова Т.И., Янаудите Р.Л., Егоров Ц.А., Извекова Л.И., Андреева Э.Н., Пухальский В.А. Белки томатов при инфекции ВТМ. *Доклады АН СССР*. 1990. Т. 313. № 3. С. 733–736.

Одинцова Т.Н., Егоров Ц.А., Коростылева Т.В., Козловская Г.В., Пухальский В.А. Исследование генома культурных растений и их сородичей применительно к генетической теории селекции: исследование спектров дефензинов у устойчивых и восприимчивых к фитопатогенам видов пшеницы. Биоразнообразие и динамика генофондов. Подпрограмма II «Динамика генофондов». Рос. акад. наук. – М., 2007. – С. 139–141.

Поморцев А.А., Бугрий О.В., Нецветаев В.П., Пухальский В.А. Компонентный состав гордеина и соотношение фракций белка зерна ячменя. *Доклады ВАСХНИЛ*. 1990. № 5. С. 13–18.

Поморцев А.А., Животовский Л.А., Калабушкин Б.А., Лялина Е.В., Пухальский В.А. Оценка максимальной частоты «чужих» биотипов в популяции с учетом априорных данных. *Экология*. 2005. № 2. С. 106–109.

Поморцев А.А., Животовский Л.А., Калабушкин Б.А., Пухальский В.А. Электрофорез запасных белков как метод сортового контроля у ярового ячменя. *Селекция и семеноводство*. 2004. № 3. С. 20–28.

Поморцев А.А., Мартынов С.П., Лялина Е.В., Пухальский В.А. Кластерная структура популяций ячменя (*Hordeum vulgare* L.) по гордеин-кодирующим локусам в странах Передней Азии, Северной и Северо-Восточной Африки, Ближнего Востока и Южной Аравии. *Генетика*. 2013. Т. 49. № 10. С. 1190–1201.

Поморцев А.А., Терещенко Н.А., Лялина Е.В., Офицеров М.В., Пухальский В.А. Хромосомная локализация гена устойчивости к пыльной головне *Run8* у ячменя. *Генетика*. 1998. Т. 34. № 11. С. 1513–1517.

Поморцев А.А., Терещенко Н.А., Офицеров М.В., Пухальский В.А. Хромосомная локализация гена устойчивости к пыльной головне *Run 6* у ячменя. *Генетика*. 1999. Т. 35. № 7. С. 1016–1018.

Пухальский А.В., Пухальский В.А. К 100-летию научной селекции растений в России. *Селекция и семеноводство*. 2003. № 2. С. 16–32.

Пухальский А.В., Удачин Р.А., Пухальский В.А. Основатель отечественной тритикологии (к 120-летию со дня рождения профессора К.А. Фляксбергера). *Селекция и семеноводство*. 2000. № 2. С. 26–33.

Пухальский В.А. Влияние продолжительности освещения, интенсивности и спектрального состава света на рост и развитие озимой твердой пшеницы. *Доклады ТСХА*. 1961. Вып. 72. С. 65–72.

Пухальский В.А. Формирование генеративных органов у новых форм озимых твердых пшениц в условиях различных световых режимов. *Доклады ТСХА*. 1961. Вып. 62. С. 133–142.

Пухальский В.А. Стадийное развитие озимых твердых пшениц. *Доклады ТСХА*. 1962. Вып. 77. С. 85–93.

Пухальский В.А. Биология и морфогенез новых форм озимой твердой пшеницы. автореферат дис. ... канд. сельскохозяйственных наук. – М.: Московская ордена Ленина сельскохозяйственная академия имени К.А. Тимирязева, 1963.

Пухальский В.А. Ботаническое описание новых форм озимых твердых пшениц. *Доклады ТСХА*. 1963. Вып. 88. С. 231–233.

Пухальский В.А. Развитие и рост озимой твердой пшеницы *Triticum durum* Desf. в условиях различного спектрального состава в зависимости от продолжительности фотопериода. *Экспериментальный морфогенез*. 1963. МГУ. Т. 1. С. 137–144.

Пухальский В.А. Стадия яровизации и световая стадия у озимых твердых пшениц. *Доклады ТСХА*. 1964. Вып. 98. С. 243–249.

Пухальский В.А. Влияние светового режима на развитие и рост озимых твердых пшениц. *Известия ТСХА*. 1965. № 4. С 114–126.

Пухальский В.А. Влияние сроков осеннего сева на ход формирования генеративных и вегетативных органов у озимых пшениц. *Доклады ТСХА*. 1965. Вып. 102.

Пухальский В.А. Книга о биологическом контроле за развитием и ростом растений. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1965. № 1. С. 152–153.

Пухальский В.А. Новые формы озимой твердой пшеницы. *Селекция и семеноводство*. 1965. № 6. С. 40–43.

Пухальский В.А. Стадия яровизации у твердой пшеницы (*T. durum*) при различных световых режимах. *Доклады ТСХА*. 1965. Вып. 113. С. 107–109.

Пухальский В.А. Селекционная ценность новых форм озимых твердых пшениц: Сб. «Говорят молодые ученые». – М.: Московский рабочий, 1966. – С. 114–118.

Пухальский В.А. Список генов кукурузы. *Сельское хозяйство за рубежом*. 1971. № 3. С. 14–19.

Пухальский В.А. Изучение некоторых мутантов твердых пшениц (*T. durum* Desf.) на наличие в генотипах генов гибридного некроза. *Доклады ТСХА*. 1972. Вып. 187. С. 73–74.

Пухальский В.А. Распространение генов гибридного некроза яровых и озимых сортов мягких пшениц СССР. *Известия ТСХА*. 1972. Вып. 6. С. 73–79.

Пухальский В.А. К проблеме гибридного некроза в генетике пшеницы. *Доклады ТСХА*. 1974. В. 204. С. 119–122.

Пухальский В.А. Генетические основы гибридного некроза. *Известия ТСХА*. 1975. Вып. 2. С. 75–83.

Пухальский В.А. Географическое распространение генов гибридного некроза по территории СССР. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1975. № 8. С. 49–56.

Пухальский В.А. Локализация генов гибридного некроза в сортах пшеницы СССР в зависимости от образа жизни. *Доклады ТСХА*. 1975. Вып. 209. С. 75–79.

Пухальский В.А. Генетика некрозного треугольника. *Доклады ТСХА*. 1976. Вып. 224. Ч. 2. С. 56–60.

Пухальский В.А. Локализация генов гибридного некроза в генотипах современных и стародавних сортов мягкой пшеницы СССР. *Труды Арм. НИИЗ, сер. Пшеница, Эчмиадзин*. 1976. № 1. С. 31–41.

Пухальский В.А. Некоторые вопросы генетики гибридного некроза. *Труды Арм.НИИЗ, сер. Пшеница, Эчмиадзин*. 1976. № 2. С. 81–86.

Пухальский В.А. Влияние условий произрастания на экспрессивность генов гибридного некроза. *Доклады ВАСХНИЛ*. 1977. № 9. С. 17–18.

Пухальский В.А. Гены гибридного некроза и некоторые вопросы генетической теории селекции: Сб. «Актуальные вопросы селекции и семеноводства полевых культур ТСХА». – М., 1978. – С. 82–86.

Пухальский В.А. Исследование генетических систем, вызывающих летальность в роде *Friticum* L., применительно к генетической теории селекции: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.15. – М., 1981. – 53 с.

Пухальский В.А. Предисловие к русскому изданию кн. К.С. Гилла «Карликовые пшеницы» (пер. с английского). – М.: Колос, 1984. – С. 3–4.

Пухальский В.А. Число генов окраски зерна у сортов яровой мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.). *Генетика*. 1984. Т. 20. № 3. С. 457–462.

Пухальский В.А. Генетика – селекционерам. *Нечерноземье*. 1989. № 6. С. 41–42.

Пухальский В.А. К разработке системного подхода в определении генов, детерминирующих количественные и качественные признаки. *Сельскохозяйственная биология* (*сер. Биология растений*). 1992. № 1. С. 17–22.

Пухальский В.А. Обоснование подхода к изучению геногеографии у пшеницы и ячменя [Использование маркерных генов]. *Генетика*. 1994. Т. 30 (Приложение). С. 129.

Пухальский В.А. Материалы к изучению генов гибридного некроза в роде *Triticum* L. *Генетика*. 1996. Т. 32. № 4. С. 541–546.

Пухальский В.А. Использование молекулярно-генетических подходов при изучении устойчивости растений к фитопатогенам. Типы устойчивости растений к болезням (материалы научного семинара). – СПб., 2003. – С. 10–16.

Пухальский В.А. Проблемы генетической теории селекции. *Информационный вестник ВОГиС*. 2005. Т. 9. № 3. С. 306–316.

Пухальский В.А., Аникеева Н.Ф., Данаилов Ж.П., Косарева Г.А. К познанию гибридной карликовости у пшеницы. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1982. № 1. С. 52–61.

Пухальский В.А., Билинская Е.Н., Иорданская И.В. Распределение генов гибридного некроза у сортов и линий яровой мягкой пшеницы [Изучение сортов селекции СибНИИСХ]. *Селекция и семеноводство*. 1998. № 2. С. 13–18.

Пухальский В.А., Билинская Е.Н. Идентификация генов гибридного некроза у сортов озимой мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.). *Генетика*. 1998. Т. 34, № 12. С. 1639–1647.

Пухальский В.А., Билинская Е.Н. Некротические генотипы современных сортов яровой мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.) России, Украины, Белоруссии и Казахстана. *Генетика*. 1997. Т. 33. № 11. С. 1523–1528.

Пухальский В.А., Билинская Е.Н. Новые данные по изучению генов гибридного некроза сортообразцов вида *T. dicoccum* (Scbrank) Schnell. *Генетика*. 1999. Т. 35. № 10. С. 1390–1395.

Пухальский В.А., Билинская Е.Н., Кудрявцев А.М. Мониторинг отягощенности геномов сортов озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) генами гибридного некроза. *Генетика*. 2018. Т. 54. № 12. С. 1466–1472.

Пухальский В.А., Билинская Е.Н., Мартынов С.П., Добротворская Т.В., Оболенкова Л.А. Новые данные по распространению генов гибридного некроза в сортах озимой мягкой пшеницы (*Triticum aetivum* L). *Генетика*. 2008. Т. 44. № 2. С. 209–218.

Пухальский В.А., Билинская Е.Н., Мартынов С.П., Оболенкова Л.А. Исследование генома культурных растений и их сородичей применительно к генетической теории селекции: анализ наличия генов гибридной летальности в геномах современных сортов озимой мягкой пшеницы Чехии. Динамика генофондов. – М., 2007. – С. 151–153.

Пухальский В.А., Вареница Е.Т. Семеноводство зерновых культур в Италии. *Селекция и семеноводство*. 1966. № 6. С. 33–58.

Пухальский В.А., Вьюгина Г.В. Исследование некротических гибридов мягкой яровой пшеницы в первом и втором гибридных поколениях. *Известия ТСХА*. 1978. Вып. 6. С. 56–62.

Пухальский В.А., Вьюгина Г.В. Содержание каратиноидов в листьях некротических гибридов яровой мягкой пшеницы. *Сельскохозяйственная биология*. 1983. № 6. С. 81–82.

Пухальский В.А., Гинс В.К., Пискунова Н.П. Генетическая детерминация признака фотохимической активности хлоропластов листьев яровой пшеницы. *Доклады ВАСХНИЛ*. 1984. № 7. С. 2–4.

Пухальский В.А., Данаилов Ж.П. Влияние генов гибридного некроза на проявление гетерозиса в F1 у гибридов мягкой яровой пшеницы. *Доклады ТСХА*. 1972. Вып. 180. Ч. 11. С. 109–112.

Пухальский В.А., Данаилов Ж.П. К вопросу о продуктивности F2 гибридов пшеницы, проявивших в F1 депрессию под влиянием комплементарных генов некроза. *Доклады ТСХА*. 1972. Вып. 182. С. 169–173.

Пухальский В.А., Дикарев В.Г. Изучение развития зародыша и эндосперма у яровой мягкой пшеницы. *Известия ТСХА*. 1975. Вып. 4. С. 60–67.

Пухальский В.А., Дикарев В.Г., Новиков Н.Н. Электрофоретическое изучение легкорастворимых белков зерна нормальных и некротических гибридов яровой мягкой пшеницы и их родительских форм. *Известия ТСХА*. 1976. Вып. 6. С. 70–80.

Пухальский В.А., Зуев Е.В., Билинская Е.Н., Кудрявцев А.М. Распространение аллелей генов гибридного некроза в генотипах аборигенных сортов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) Ирана, Афганистана, Палестины и Трансиордании. *Генетика*. 2019. Т. 55. № 8. С. 904–911.

Пухальский В.А., Иванова С.В., Ронис Н.Б. Лапочкина И.Ф. Расщепление по числу хромосом у межвидовых гибридов пшеницы. *Известия ТСХА*. 1983. Вып. 4. С. 59–63.

Пухальский В.А., Иванова С.В., Ронис Н.Б. О хромосомном расщеплении в популяциях второго поколения межвидовых гибридов пшеницы *T. aestivum* x *T. durum*. *Известия ТСХА*. Вып. 4. 1980. С. 49–55.

Пухальский В.А., Иорданская И.В., Бадаева Е.Д., Лапочкина И.Ф., Билинская Е.Н. Генетический анализ признака «отсутствие воскового налета на колосе» у линии мягкой пшеницы. *Генетика*. 1999. Т. 35. № 9. С. 1223–1227.

Пухальский В.А., Козленко Л.В. Влияние генов некроза на проявление депрессии у гибридов первого поколения при межсортовых скрещиваниях пшеницы. *Генетика*. 1970. Т. 6. № 9. С. 16–21.

Пухальский В.А., Козленко Л.В. Гибридный некроз у пшеницы. *Сельскохозяйственная биология*. 1969. № 1. Т. 4. С. 44–50.

Пухальский В.А., Козленко Л.В. Комбинационная ценность сортов яровой мягкой пшеницы. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1971. № 8. С. 47–54.

Пухальский В.А., Козленко Л.В., Аникеева Н.Ф. Закономерности наследования массы одной гибридной зерновки: Сб. «Совершенствование селекционно-генетического и семеноводческого процессов зерновых и зернобобовых культур в Нечерноземье». – М., 1988. – С. 74–85.

Пухальский В.А., Косарева Г.А. Влияние комплементации генов гибридного некроза на количественные признаки в первом поколении гибридов яровой мягкой пшеницы. *Известия ТСХА*. 1978. Вып. 3. С. 67–79.

Пухальский В.А., Косарева Г.А. Локализация генов гибридного некроза в сортах яровой пшеницы различных экологических групп. *Известия ТСХА*. 1976. Вып. 5. С. 58–63.

Пухальский В.А., Косарева Г.А. Материалы к изучению гибридной карликовости у яровой пшеницы. *Доклады ТСХА*. 1975. Вып. 214. С. 55–89.

Пухальский В.А., Косарева Г.А. О генетике гибридного некроза. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1978. № 7. С. 26–33.

Пухальский В.А., Куравамвели Д.С., Новиков Н.Н. Взаимосвязь дозы генома D и состава белков в эндосперме мягкой пшеницы. *Доклады ВАСХНИЛ*. 1980. № 10. С. 8–10.

Пухальский В.А., Лапочкина И.Ф. Влияние генотипа на некоторые закономерности отдаленной гибридизации: Сб. тез. докл. «Роль отдаленной гибридизации в эволюции и селекции пшеницы». – Тбилиси: ГрузСХИ, 1985. – С. 37–38.

Пухальский В.А., Лапочкина И.Ф. Межвидовая гибридизация в роде *Triticum* L. с участием естественной и искусственной спельты. *Известия ТСХА*. Вып. 5. 1980. С. 33–44.

Пухальский В.А., Латыпова Г.А., Лызлов Е.В. Генетическая дивергенция сортов овса. *Доклады ВАСХНИЛ*. № 4. 1990. С. 13–16.

Пухальский В.А., Максимов И.Л. Гистохимическая характеристика генеративных органов озимой мягкой и твердой пшеницы. *Доклады ТСХА*. 1966. Вып. 122. С. 107–109.

Пухальский В.А., Максимов И.Л. Морфологическая изменчивость у сорта озимой твердой пшеницы Мичуринка. *Доклады ТСХА*. 1965. Вып. 108. С. 243–246.

Пухальский В.А., Максимов И.Л. Случаи спонтанной гибридизации у озимой твердой пшеницы. *Известия ТСХА*. 1967. Вып. 4. С. 92–101.

Пухальский В.А., Мальченко В.В., Кызласов В.Г., Руденко М.И., Латыпов А.З., Иорданская И.В., Марченко Н.В. Проявление гетерозиса у пшеницы и ячменя в системе диаллельных скрещиваний. *Генетика*. Т. 25. № 3. 1989. С. 487–497.

Пухальский В.А., Мартынов С.П., Билинская Е.Н. Динамика генов гибридного некроза в сортах озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) российской селекции. *Генетика*. 2010. Т. 46. № 11. С. 1516–1524.

Пухальский В.А., Могутова О.Б., Руденко М.И. Генные взаимодействия в гибридных популяциях ярового ячменя, полученных на основе доноров высоколизиновости. *Доклады ВАСХНИЛ*. 1986. № 7. С. 9–12.

Пухальский В.А., Могутова О.Б., Руденко М.И., Ли Л.М. Наследование массы 1000 зерен и содержание лизина в зерне гибридами ячменя с участием высоколизиновых доноров: Сб. «Селекционно-генетические исследования зерновых, зернобобовых культур в Центральном районене Нечерноземья». – М.: НИИСХЦРН3, 1985. – С. 33–40.

Пухальский В.А., Одинцова Т.И., Извекова Л.И., Андреева Э.Н., Коростылева Т.В., Истомина Е.А., Славохотова А.А., Шиян А.Н., Козловская Г.В., Оболенкова Л.А., Бадаева Е.Д., Билинская Е.Н. Проблемы естественного и приобретенного иммунитета растений. К развитию идей Н.И. Вавилова. *Информационный вестник ВОГиС*. 2007. Т. 11. № 3–4. С. 631–649.

Пухальский В.А., Поморцев А.А., Драгович А.Ю., Одинцова Т.И., Упелниек В.П., Кудрявцев В.М., Хадеева Н.В., Ратькин А.В., Оболенкова Л.А., Горюнова С.В. Исследование генома культурных растений и их сородичей применительно к генетической теории селекции. Динамика генофондов растений, животных и человека. – М., 2005.

Пухальский В.А., Ронис Н.Б. О влиянии качества пыльцы на завязываемость зерен у пшеницы при парных скрещиваниях. *Доклады ТСХА*. 1966. Вып. 126. С. 69–72.

Пухальский В.А., Ронис Н.Б. О физиологических предпосылках селективного оплодотворения у пшеницы. *Сельскохозяйственная биология*. 1973. № 4. С. 503–506.

Пухальский В.А., Ронис Н.Б. Селективное оплодотворение у пшеницы. *Сельскохозяйственная биология*. 1970. № 3. С. 438–440.

Пухальский В.А., Ронис Н.Б. Селективное оплодотворение у пшеницы. *Доклады ТСХА*. 1969. Вып. 152.

Пухальский В.А., Ронис Н.Б., Аникеева Н.Ф. О селективном оплодотворении у пшеницы. *Селекция и семеноводство*. 1978. № 3. С. 18–20.

Пухальский В.А., Ронис Н.Б., Иванова С.В. Особенности мейоза у яровой пшеницы Московская 21. *Селекция и семеноводство*. № 7. 1980. С. 13–14.

Пухальский В.А., Руденко М.И. Использование метода ОСП в проработке гибридных популяций ярового ячменя: Сб. «Селекционно-генетические исследования зерновых, зернобобовых культур в Центральном районе Нечерноземья». – М.: НИИСХЦРН3, 1985. – С. 40–47.

Пухальский В.А., Рыбакова М.И., Иорданская И.В. Селективное наследование некротических генотипов у озимой мягкой пшеницы. *Доклады Россельхозакадемии*. 1998. № 1. С. 3–4.

Пухальский В.А., Смирнов.С.П., Коростылева Т.В., Билинская Е.Н., Елисеева А.А. Генетическая трансформация пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с помощью *Agrobacterium tumefaciens*. *Генетика*. 1996. Т. 32. № 11. С. 1596–1600.

Пухальский В.А., Уколов А.А. Зависимость зимостойкости новых форм озимой твердой пшеницы от накопления сахаров в осенний период. *Доклады ТСХА*. 1963. Вып. 93. С. 53–56.

Пухальский В.А., Уколов А.А. Зависимость зимостойкости озимых твердых пшениц от накопления сахаров в осенний период. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1965. С. 113–117.

Пухальский В.А., Ячевская Г.Л., Довнар Т.И., Волкова Г.А. Интрогрессия чужеродных генов, определяющих ценные признаки, в геном *T. aestivum* с использованием облучения пыльцы. Всесоюзный радиобиологический съезд. – Пущино, 1989. – С. 641.

Размалогов В.П., Пухальский В.А. Культура пыльцевых зерен *T. aestivum* L. *in vitro*. *Доклады АН СССР*. 1979. Т. 244. № 5. С. 1278–1280.

Размологов В.П., Пухальский В.А. Культура пыльников *Triticum aestivum* L. *in vitro*. *Бюл. Гл. Бот. Сада АН СССР*. 1982. Вып. 123. С. 64–68.

Ремесло В.Н., Пухальский В.А. Межсортовая гибридизация озимой пшеницы при свободном ветроопылении. *Агробиология*. 1961. № 2. С. 169–176.

Рожнова Н.А., Геращенков Г.А., Одинцова Т.И., Мусин С.М., Пухальский В.А. Синтез новых белков картофеля *in vitro* при защитном действии арахидоновой кислотой в процессе развития вирусных инфекций. *Физиология растений*. 2001. Т. 48. № 6. С. 897–905.

Руденко М.И., Алексеева И.Ю., Пухальский В.А. Оценка селекционной ценности сортов и гибридов ярового ячменя. Принципы и методы селекции и семеноводства зерновых и зернобобовых культур в Нечерноземье (25 лет Московскому селекцентру). – М., 1996. – С. 51–57.

Славохотова А.А, Андреева Э.Н., Шиян А.Н., Одинцова Т.И., Пухальский В.А. Исследование генома культурных растений и их сородичей применительно к генетической теории селекции: исследование первичных структур геномов вакцинного и патогенных штаммов зеленой крапчатой мозаики огурца. Динамика генофондов. – М., 2007.

Славохотова А.А., Андреева Э.Н., Шиян А.Н., Одинцова Т.И., Пухальский В.А. Особенности генов белка оболочки российских штаммов вируса зеленой крапчатой мозаики огурца. *Генетика*. 2007. Т. 43. № 11. С. 1461–1467.

Славохотова А.А., Истомина Е.А., Андреева Э.Н., Шиян А.Н., Одинцова Т.И., Пухальский В.А. Исследование генома культурных растений и их сородичей применительно к генетической теории селекции: изучение динамики накопления белков оболочки аттенуированных и патогенных штаммов табамовирусов в растениях-хозяевах. Динамика генофондов. – М., 2008. – С. 192–197.

Слезина М.П., Коростылева Т.В., Славохотова А.А., Истомина Е.А., Щербакова Л.А., Пухальский В.А., Одинцова Т.И. Гены гевеиноподобных антимикробных пептидов пырея *Elytrigia repens* (L.) Desv. ex Nevski. *Генетика*. 2018. Т. 54. № 10. С. 1136–1144.

Смирнов С.П., Крашенинникова Л.В., Пухальский В.А. Устойчивость к вирусу табачной мозаики у трансгенных растений табака, индуцирующих альфа-интерферон человека. *Доклады АН СССР*. 1991. Т. 317. № 3. С. 732–734.

Смирнов С.П., Крашенинникова Л.В., Пухальский В.А. Эффект синтеза молекул двунитевой РНК в трансгенных растениях табака на устойчивость к вирусу табачной мозаики. *Доклады АН СССР*. 1993. Т. 331. № 2. С. 241–245.

Смирнов С.П., Крашенинникова Л.В., Теверовская Э.Х., Пухальский В.А. Создание экспрессивного интегративного вектора и его использование для введения в растения гена рекомбинантного альфа-интерферона человека. *Генетика*. 1990. Т. 26. № 12. С. 2101–2121.

Смирнов С.П., Пухальский В.А. Родственные вирусу табачной мозаики молекулы нуклеиновых кислот, присутствующие в здоровых растениях табака. *Доклады АН СССР*. 1991. Т. 320. № 5. С. 1254–1257.

Уколов А.А., Пухальский В.А. История и селекция озимой твердой пшеницы в СССР. *Известия ТСХА*. 1964. № 2. С. 95–107.

Уколов А.А., Пухальский В.А. Особенности формирования генеративных и вегетативных органов у новых форм озимой твердой пшеницы. *Известия ТСХА*. 1964. № 3. С. 23–33.

Уколов А.А., Пухальский В.А. Петр Иванович Лисицын (к 100-летию со дня рождения). *Селекция и семеноводство*. 1977. № 1. С. 22–23.

Уколов А.А., Пухальский В.А. Работы Тимирязевской сельскохозяйственной академии по созданию сортов твердой озимой пшеницы. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1962. № 7. С. 54–63.

Уколов А.А., Пухальский В.А. Стадийное развитие озимых твердых пшениц. *Агробиология*. 1964. № 6. С. 879–888.

Уколов А.А., Пухальский В.А., Максимов И.Л. Завязывание зерен у твердой озимой пшеницы при различных способах опыления. *Доклады ТСХА*. 1965. Вып. 108. С. 237–242.

Уткина Л.Л., Жабон Е.О., Славохотова А.А., Рогожин Е.А., Шиян А.Н., Гришин Е.В., Егоров Ц.А., Одинцова Т.И., Пухальский В.А. Гетерологичная экспрессия синтетического гена нового гевеиноподобного пептида *Leymus arenarius* в клетках *Eschrichia coli*. *Генетика*. 2010. Т. 46, № 12. С. 1645–1651.

Фетисов А.В., Одинцова Т.И., Извекова Л.И., Пухальский В.А. Белки листьев огурца при вирусной инфекции. *Известия АН СССР* (*Серия биол.*). 1991. Т. 4. С. 619–624.

Хадеева Н.В., Легкобит М.П., Хуссейн И.А., Яковлева Е.Ю., Пухальский В.А. Размножение клубнеобразующих видов стахиса (*Stachys sieboldii* и *S. palustris*) посредством индукции микроклубней *in vitro*. *Нетрадиционные сельскохозяйственные лекарственные и декоративные растения*. 2006. № 1 (3).

Шелухина О.Ю., Бадаева Е.Д., Брежнева Т.А., Лоскутов И.Г., Пухальский В.А. Сравнительное исследование диплоидных видов рода *Avena* L. с использованием цитогенетических и биохимических маркеров: *A. pilosa* M.B. и *A. clauda* Dur. *Генетика*. 2008. Т. 44. № 9. С. 1246–1251.

Шелухина О.Ю., Бадаева Е.Д., Брежнева Т.А., Лоскутов И.Г., Пухальский В.А. Сравнительное исследование диплоидных видов рода *Avena* L. с использованием цитогенетических и биохимических маркеров: *Avena canariensis* Baum et Fedak и *A. longiglumis* Dur. *Генетика*. 2008. Т. 44. № 6. С. 798–806.

Шелухина О.Ю., Бадаева Е.Д., Лоскутов И.Г., Пухальский В.А. Сравнительное цитогенетическое исследование тетраплоидных видов овса с AC-геномным составом: *Avena insularis*, *A. magna* и *A. murphyi*. *Генетика*. 2007. Т. 43. № 6. С. 747–761.

Шиян А.Н., Мильшина Н.В., Снегирева П.Б., Пухальский В.А. Изучение первичной структуры вакцинного штамма вируса табачной мозаики V-69. *Генетика*. 1994. Т. 30. № 12. С. 1626–1629.

Ячевская Г.Л., Кызласов В.Г., Мальченко В.В., Руденко М.И., Пухальский В.А., Иорданская И.В., Федорова Т.Н., Макарова И.Ю., Алексеева И., Лапочкина И.Ф. Ретроспективный взгляд на использование методов и подходов к созданию и оценке исходного материала в лаборатории генетики и цитологии (1966–1995) [Селекционно-генетические исследования зерновых культур и их сородичей]. Принципы и методы селекции и семеноводства зерновых и зернобобовых культур в Нечерноземье (25 лет Московскому селекцентру). – М., 1996. – С. 208–214.

Ячевская Г.Л., Пухальский В.А., Довнар Т.И., Волкова Г.А. Неоцентрическая активность у пшенично-пырейных гибридов. *Известия СО АН СССР*. 1990. Вып. 2. С. 18.

Ячевская Г.Л., Пухальский В.А., Довнар Т.И., Волкова Г.А. Цитогенетические основы получения добавленных и замещенных линий пшеницы: Сб. «Современные методы изучения структур и функций биологических систем». – М., 1988. – С. 35–37.

Ячевская Г.Л., Пухальский В.А., Лапочкина И.Ф., Довнар Т.И., Волкова Г.А. Цитогенетическая характеристика пшенично-пырейных и пшенично-эгилопсовых гибридов F1 и F2BC1: Сб. «Селекция зерновых культур на стабильность урожайности, иммунитета и качество зерна в Нечерноземной зоне». – М., 1986. – С. 156–167.

Badaeva E., Shelukhina O.Y., Goryunova S., Loskutov I., Pukhalskiy V. Phylogenetic relationships of tetraploid AB-genome Avena species evaluated by means of cytogenetic (C-banding and FISH) and RAPD analyses. *Journal Botany*. 2010. V. 2010.

Badaeva E.D., Kellwagen J., Knupffer H., Wasserman L., Dedkova O.S., Mitrofanova O., Kovaleva O., Liapanova O., Pukhalskiy V.A., Osakan H., Graner A., Willcocx G., Kilian B. Chromosomal Passports Provide New Insighes into Diffusion of Emmer Wheat. *PLOS ONE*. May 29. 2015. P. 1–25. DOI: 10.1371/joumal.Pone.0128556.

Badaeva E.D., Shelukhina O.Y., Pukhalskiy V.A., Diederichsen A., Loskutov I.G. Comparative cytogenetic analysis of *Avena macrostachya* and diploid C-genome *Avena* species. *Genome*. 2010. V. 53. No. 2. P. 125–137.

Bagnara D., Poukhalski V., Rossi L. Eredita, del peso delle cariossidi in cultivar e linee mutanti di frumento duro. *Genetica Agraria*. 1972. V. 26. No. 3–4. P. 247–277.

Egorov T.A., Grishin E.V., Odintsova T.I., Pukhalsky V.A. Diversity of wheat antimicrobial peptides. *Peptides*. 2005. V. 26. No. 11. P. 2064–2073.

Lapochkina I.F., Solomatin D.A, Pukhalskiy V.A. Introgression of resistance genes to powdery mildew and brown rest from *Aegilops speltoides* Tausch. in to common wheat genome upon hybridization and using pollen irradiation. *Plant Science* (*Sofia*). 1994. V. 31. No. 7. P. 47–51.

Odintsova T.I., Korostyleva T.V., Pukhalsky V.A., Grishin E.V., Egorov T.A., Odintsova M.S. Analysis of *Triticum boeoticum* and *Triticum urartu* seed defensins: to the problem of the origin of polyploid wheat genomes. *Biochimie*. 2008. V. 90. No. 6. P. 939–946.

Odintsova T.I., Kudryavtsev A.M., Pukhalsky V.A., Rogozhin E.A., Sklyar I.V., Musolyamov A.K., Grishin E.V., Egorov T.A., Smirnov A.N. Antifungal activity of storage 2s albumins from seeds of the invasive weed dandelion *Taraxacum officinale* Wigg. *Protein Peptide Letters*. 2010. T. 17. No. 4. P. 522–529.

Odintsova T.I., Pukhalsky V.A., Egorov T.A., Musolyamov A.Kh., Grishin E.V., Odintsova M.S. Seed defensins from *T. kiharae* and related species: genome localization of defensin-encoding genes. *Biochimie*. 2007. T. 89. No. 5. P. 605–612.

Odintsova T.I., Slavokhotova A.A., Khadeeva N.V., Korostyleva T.V., Pukhalsky V.A., Vassilevski A.A., Musolyamov A.K., Finkina E.I., Rogozhin E.A., Grishin E.V., Egorov T.A. A novel antifungal hevein-type peptide from *Triticum kiharae* seeds with a unique 10-cysteine motif. *FEBS Journal*. 2009. V. 276. No. 15. P. 4266–4275.

Osipova E.V., Balakhnina V.P., Rudenko M.I., Pukhalskiy V.A. The selection of homozygous lines of barley resistant to *Heterodera filipjevi* based on the nematode resistant turkish k-6808 cultivar. *Russian Journal Nematology*. 1997. V. 5. No. 1. P. 23–26.

Pukhalskiy V.A, Odintsova T.I., Izvekova L.I., Andreeva E.N., Fetisov A.V., Shiyan A.N., Snegireva P.B. Study of thenature of virus pathogenicity and mechanisms of induced plant resistance in the system cucumber-CGMMV and tomato-TMV. *Plant Science* (*Sofia*). 1994. V. 31. No. 7. P. 248–251.

Pukhalskiy V.A. Analysis of necrotic genotypes in *Triticum aestivum* L. cultivars produced in the former USSR republics. *Annual Wheat Newsletter*. 1997. V. 43. P. 202.

Pukhalskiy V.A., Bilinskaya E.N. Distribution of hybrid necrosis genes in winter wheat genotypes. *Annual Wheat Newsletter*. 1998. V. 44. P. 191.

Pukhalskiy V.A., Bilinskaya E.N. Genotype analysis of a Spring–type cultivars of common wheat carrying the *Lr13* gene for the presence of the *Ne2m* gene. *Annual Wheat Newsletter*. 2018. V. 64. P. 36–37.

Pukhalskiy V.A., Bilinskaya E.N., Martinov S.P., Obolenkova L.A. Hybrid necrosis genes in modern cultivars of winter common wheat of the Czech Republic. *Annual Wheat Newsletter*. 2007. V. 53. P. 82.

Pukhalskiy V.A., Bilinskaya E.N., Udachin R.A. Hybrid necrosis genes in aboriginal wheats of middle asia in the light of the problem of the primary centers of biodiversity of the *Triticum* L. genus. *Euphytica*. 2009. V. 165. No. 3. P. 533–543.

Pukhalskiy V.A., Martynov S.P., Dobrotvorskaya T.V. Analysis of geographical and breeding-related distribution of hybrid necrosis genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica*. 2000. V. 114. No. 3. P. 233–240.

Pukhalsky V.A. Winter durum wheat in the USSR. *Triticum, nev. series Sydney*. 1964. No. 7. P. 14–15.

Slavokhotova A.A., Istomina E.A., Andreeva E.N., Korostyleva T.V., Pukhalskiy V.A., Shijan A.N., Odintsova T.I. An attenuated strain of cucumber green mottle mosaic virus as a biological control agent against pathogenic viral strains. *American Journal Plant Scie*. 2016. V. 7. P. 724–732.

Список литературы / References

Шумный В.К., Гончаров П.Л. Памяти академика РАСХН Анатолия Васильевича Пухальского (16.07.1909–28.02.2008). *Информационный вестник ВОГиС*. 2008;12(1–2):262-267.

Shumny V.K., Goncharov P.L. In memoriam: Academician of the Russian Academy of Agricultural Sciences Anatoliy V. Pukhalskiy (July 16, 1909 – February 28, 2008). *Herald Vavilov Society Geneticists Breeding Scientists*. 2008;12(1–2):262-267 (in Russian).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Гончаров Н.П., Карлов Г.И., Кудрявцев А.М., Упелниек В.П., Соловьев А.А. Виталий Анатольевич Пухальский: к 85-летию со дня рождения. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;5(1):44-55. DOI 10.18699/Letters2019-5-5.

For citation. Goncharov N.P., Karlov G.I., Kudryavtsev A.M., Upelniek V.P., Soloviev A.A. On the 85th anniversary of Vitaliy A. Pukhalskiy. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Letters to Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;5(1):44-55. DOI 10.18699/Letters2019-5-5. (in Russian)

Поступила в редакцию 02.11.2019. После доработки 07.11.2019. Принята к публикации 07.11.2019.

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

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

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

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

При перепечатке материалов ссылка на журнал обязательна.

Издатель: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения Российской академии наук»,
Адрес издателя: проспект Академика Лаврентьева, 10, Новосибирск, 630090
Адрес редакции: проспект Академика Лаврентьева, 10, Новосибирск, 630090
Телефон редакции: 363 4963, доб. 5316
✉ Электронный адрес редакции: pismavavilov@bionet.nsc.ru

Издание подготовлено информационно-издательским отделом ИЦиГ СО РАН.
Начальник отдела: Т.Ф. Чалкова. Дизайн: А.В. Харкевич. Верстка: О.Н. Савватеева.

Дата публикации: 18.12.2019