

Обзорная статья  
УДК 575.1:581.4:635.051  
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-210-223



## Львиный зев (*Antirrhinum majus* L.): ретроспектива современной селекции

И. В. Барабанов, М. В. Васильева, И. Н. Анисимова, Р. С. Рахмангулов

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Иван Владимирович Барабанов, [i.barabanov@vir.nw.ru](mailto:i.barabanov@vir.nw.ru)

Сегодня значительный интерес для селекции декоративных культур представляет изучение молекулярно-генетических основ хозяйственно значимых признаков, механизмов возникновения межсортовых и межвидовых различий. В работе приведены общая характеристика и преимущества львиного зева (*Antirrhinum majus*) как модельного объекта генетических исследований, рассмотрены основные блоки генов, кодирующих признаки, обеспечивающие декоративную ценность, такие как форма цветка и соцветия, окраска венчика. Значительное внимание уделено активности мобильных элементов и транспозон-ассоциированному мутагенезу.

**Ключевые слова:** *Antirrhinum majus*, современная селекция, транскрипционные факторы, комплекс MYB-bHLH-WD, гомеозисные гены, транспозоны, антоцианы

**Благодарности:** статья подготовлена в рамках государственного задания (№ FGEM-2022-0011 «Разработка подходов ускоренной селекции для улучшения хозяйственно ценных признаков декоративных и ягодных культур»). Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

**Для цитирования:** Барабанов И.В., Васильева М.В., Анисимова И.Н., Рахмангулов Р.С. Львиный зев (*Antirrhinum majus* L.): ретроспектива современной селекции. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):210-223. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-210-223

## SURVEYS

Review article

DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-210-223

## Snapdragon (*Antirrhinum majus* L.): a retrospective review of contemporary breeding

Ivan V. Barabanov, Marina V. Vasilieva, Irina N. Anisimova, Ruslan S. Rakhmangulov

*N.I. Vavilov All-Russian All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia***Corresponding author:** Ivan V. Barabanov, i.barabanov@vir.nw.ru

Today, studying molecular genetic bases of important agronomic traits and mechanisms of intervarietal and interspecific differences is of considerable interest for ornamental crop breeding. General characteristics and advantages of snapdragon (*Antirrhinum majus*) as a model object for genetic research are presented. Main blocks of genes encoding plant characters that ensure the ornamental value (flower and inflorescence shapes, corolla color, etc.) are discussed. Considerable attention is paid to the activity of mobile elements, and transposon-associated mutagenesis.

**Keywords:** *Antirrhinum majus*, contemporary breeding, transcription factors, MYB-bHLH-WD complex, homeotic genes, transposons, anthocyanins

**Acknowledgements:** the article was prepared within the framework of the state task assigned to VIR according to the theme plan of research (No. FGEM-2022-0011 “Development of accelerated breeding approaches to the improvement of valuable agronomic characters in ornamental and berry crops”).

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

**For citation:** Barabanov I.V., Vasilieva M.V., Anisimova I.N., Rakhmangulov R.S. Snapdragon (*Antirrhinum majus* L.): a retrospective review of contemporary breeding. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):210-223. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-210-223

## Введение

Львиный зев – популярное декоративное растение, являющееся модельным объектом для генетических исследований. Молекулярно-генетические исследования львиного зева посвящены в основном выяснению генетической детерминации признаков, определяющих декоративную ценность растения: формы и типа соцветия, формы цветка, компактности растения и окраски венчика. Несмотря на значительное разнообразие сортимента (у львиного зева известно более 1000 сортов и гибридов), подавляющее большинство культивируемых сегодня на территории Российской Федерации сортов имеют зарубежное происхождение (Khanbabaeva, 2022). Замещение импорта, обогащение и расширение отечественного сортимента – основное направление деятельности российских селекционеров.

Главной задачей селекции декоративных растений является увеличение декоративной ценности при сохранении либо повышении устойчивости к биотическим и абиотическим стрессорам. Получение высококачественных, уникальных сортов методами классической селекции – длительный процесс. Ведение селекционной работы с привлечением современных биотехнологических и молекулярно-генетических методов позволяет ускоренно получать сорта с требуемыми характеристиками (Ryndin, Mokhno, 2012; Rakhmangulov, Tikhonova, 2021; Slepchenko, Pashchenko, 2021). Селекция на основе данных подходов, однако, требует обширной подготовительной работы – получения полной информации об организации генома культуры, тщательного изучения генов, кодирующих хозяйственно ценные признаки, выяснения молекулярных основ фенотипического разнообразия.

В данном обзоре представлена актуальная информация о достижениях в области изучения генома львиного зева. Особое внимание уделено исследованиям гомеозисных генов, контролирующих нормальное развитие органов, определяющих декоративную ценность растения: листьев (*CIN*), цветка (*GLO*, *DEF*, *CYC*, *DICH* и других), соцветия (*CEN*), габитуса растения. Обсуждается роль мобильных элементов в изменчивости признаков львиного зева, рассмотрены молекулярно-генетические основы фенилпропаноидного биосинтетического пути и его регуляции.

### Львиный зев большой (*Antirrhinum majus* L.) как объект генетических и селекционных исследований

#### Ботаническая характеристика

Львиный зев большой (*Antirrhinum majus* L.) – вид многолетних травянистых растений рода *Antirrhinum* L. семейства Plantaginaceae Juss. порядка Lamiales. Ранее относился к семейству Scrophulariaceae порядка Scrophulariales (Otero et al., 2021). На данный момент известно до 40 видов, включенных в род *Antirrhinum*; наибольшей популярностью у селекционеров и садоводов пользуется модельный для генетики вид *A. majus*, львиный зев большой (Otero et al., 2021). Сложность рода *Antirrhinum* систематики связывают с недавней дивергенцией видов, сопровождавшейся гибридизацией и интрогрессиями. Существующие системы предполагают деление рода на три секции согласно морфологическим характеристикам и эколого-географическим данным (Sutton, 1988). Система В. Ротмалера предполагала понижение таксона

*Antirrhinum* до секции и выделение в ней трех субсекций: *Antirrhinum*, *Kickxiella* и *Streptosepalum* (Rothmaler, 1956). Важно отметить, что распределение видов по группам различается в зависимости от выбранных критериев.

Для выяснения характера филогенетических связей между видами и уточнения таксономии рода *Antirrhinum* А. Отеро с соавторами (Otero et al., 2021) применили метод генотипирования путем секвенирования (GBS – genotyping by sequencing). Исследованная выборка включала 108 представителей 34 видов, в числе которых были как типовые (топотипические, из *locus classicus*), так и взятые в других местах произрастания образцы. Результаты филогеномного анализа лишь частично согласовались с делением рода на три секции на основании морфологических критериев. Полученные данные не подтвердили гипотезу о монофилетическом происхождении группы *A. majus* как типового вида рода.

Основное число хромосом в роде *Antirrhinum* –  $n = 8$ . Вид *A. majus* диплоидный ( $2n = 16$ ), другие дикорастущие виды имеют в соматических клетках 16, 18 или 32 хромосомы. На основе высококачественных срезов сортов *A. majus* (например, гибрида F1 ‘Maryland True Pink’) получены тетраплоидные формы (Isachkin et al., 2014; Hlaing et al., 2021; Khanbabaeva, 2022).

Львиный зев – высокодекоративная однолетняя красивоцветущая культура. Современные сорта и гибриды *A. majus* отличаются большим разнообразием по высоте (от 15 до 150 см), обильным и продолжительным цветением (более 200 дней), устойчивостью к низким температурам и заморозкам (до  $-5^{\circ}\text{C}$ ), приятным сладковатым ароматом, широкой цветовой гаммой, оригинальной формой цветков (могут быть простыми или махровыми, зигоморфными, реже актиноморфными) (Khanbabaeva et al., 2013). Центром происхождения и последующей диверсификации рода *Antirrhinum*, вероятно, является Пиренейский полуостров. Сегодня естественный ареал включенных в указанный род видов охватывает средиземноморское побережье Европы, Северной Африки и Ближнего Востока (Sutton, 1988). Вид *A. majus* в дикой природе наиболее распространен на северо-востоке Пиренейского полуострова и по европейской части побережья Средиземного моря; культивируется повсеместно (Otero et al., 2021). В средней полосе России *A. majus* выращивается как однолетняя цветочная культура, в условиях юга России – как двулетник. При соответствующих климатических условиях растения могут зимовать и продолжать рост на следующий год: в частности, в условиях Средиземноморья львиный зев является многолетним растением. В естественных условиях развивается нормальный главный корень, при выращивании в культуре при многочисленных пикировках главный корень повреждается и прекращает рост, формируется мощная корневая система, представленная боковыми корнями различных порядков.

#### Биология цветения

Для львиного зева предпочтительным является перекрестное опыление, имеет место однолюксная гаметофитная самонесовместимость, однако в процессе развития цветка существуют периоды снижения степени самонесовместимости (за день до раскрытия бутона или через 5–8 дней после) (Khanbabaeva et al., 2013), когда возможно самоопыление, как искусственное, так и спонтанное. Искусственное самоопыление проводят методом гейтоногамного (в пределах одного растения) опыления бутонов. На основе самонесовместимости

мости могут быть выведены линии с более длительным цветением (из-за отсутствия завязывания семян), самонесовместимость облегчает процессы гибридизации, так как отсутствует необходимость кастрации цветков (Khanbabaeva, 2011).

При подобном типе опыления оплодотворение происходит достаточно быстро, приводит к опаданию венчиков (связано с утратой декоративной ценности) через 1–3 дня, после чего завязывается плод – коробочка, содержащая от 80 до 130 семян. В отсутствие опыления цветок способен цвести до 7–10 дней. У махровых и стерильных форм цветение одного цветка без опыления может быть более продолжительным – до 11–14 дней (Khanbabaeva et al., 2013). Указанная выше продолжительность цветения растения, таким образом, обеспечена не длительностью цветения одного цветка, но постепенным распусканием цветков главного и боковых соцветий.

Высаженные в открытом грунте растения львиного зева опыляются крупными насекомыми – шмелями и пчелами, способными собственным весом отогнуть нижнюю губу цветка. Отмечено, что темноокрашенные формы в дневные часы опыляются интенсивнее и, соответственно, лучше завязывают семена.

Аналогичные особенности отмечены у растений семейства Brassicaceae Burnett (Mamonov, Hanbabaeva, 2008).

#### Генетическое разнообразие

Сортимент львиного зева весьма разнообразен; подавляющее большинство сортов и гибридов получено методами классической селекции – путем индивидуального или массового отбора, отбора мутантных линий (например, сорт ‘Рубиновая Звезда’, характеризующийся актиноморфным цветком), гибридизации (сорта F1‘Madame Butterfly’ и F1‘Bright Butterflies’, также обладающие нехарактерным для данного типа симметричным цветком), полиплоидии (Khanbabaeva, 2022).

Сегодня большую ценность представляют исследования в области биотехнологии, а также работы, посвященные выяснению молекулярных основ хозяйственно значимых признаков львиного зева – типа цветка, соцветия, интенсивности и паттерна окраски и других. Данные, полученные в ходе таких исследований, позволяют вовлечь львиный зев в современный селекционный процесс. Привлечение современных методов, как уже было упомянуто ранее, может ускорить селекционный процесс, вывести его на качественно новый уровень – воздействие на гены напрямую, методами агробактериальной трансформации, редактирование по технологии CRISPR/Cas9 (Rakhmangulov, 2022), а также круглогодичное культивирование растений *in vitro* могут сократить сроки получения нового сорта с 10–12 лет до 3–5 лет, что весьма ценно в условиях необходимости замещения импорта декоративных культур (Rakhmangulov, Tikhonova, 2021).

Генетические изыскания с привлечением растений львиного зева продолжают уже более 150 лет. Упоминания львиного зева имеют место в трудах Менделя и Дарвина, в начале XX века стараниями Эрвина Баура *A. majus* утвердился в качестве модельного генетического объекта, затем интерес к нему несколько снизился. Повторный всплеск популярности *A. majus* пришелся на эру бурного развития молекулярной биологии; львиный зев оказался незаменим для изучения мобильных элементов у декоративных растений.

Геном *A. majus*, включающий приблизительно 510 миллионов пар оснований, успешно секвенирован и аннотирован в 2019 г. Для линии *A. majus* J17 показано наличие 37 714 генов, ассоциированных с синтезом белка (Li et al., 2019). Опубликование генома *A. majus* открыло новые возможности для исследования известного классического объекта генетики (Li et al., 2019).

Первая генетическая карта львиного зева, разработанная на основе анализа расщепляющейся популяции гибридов F<sub>2</sub> от скрещивания *A. majus* и *A. molle* L. (львиный зев мягкий), содержала 164 белок-кодирующих гена и сходное число молекулярных маркеров (AFLP, RFLP, ISTR и ISSR), локализованных в восьми группах сцепления, что сопоставимо с гаплоидным числом хромосом у *A. majus* (Schwarz-Sommer et al., 2003b). Впоследствии эта карта была соотнесена с классической генетической картой, также включавшей 8 групп сцепления, и цитологической картой хромосом, полученной методом гибридизации *in situ* (Zhang et al., 2005). Молекулярно-генетическая карта, полученная на основе анализа расщепляющейся популяции F<sub>2</sub> от скрещивания двух линий *A. majus*, покрывала примерно 95% генома и содержала более 300 маркеров, локализованных в восьми группах сцепления со средним расстоянием между маркерами около 2 сМ (1,28 миллионов пар оснований). Новая карта оказалась весьма эффективной для картирования транспозонов и мутаций в генах, контролирующих морфологические признаки (Schwarz-Sommer et al., 2010). Исследования львиного зева внесли значительный вклад в формирование современных представлений о генетике развития растений, понимание основ работы гомеозисных генов, путей биосинтеза пигментов и их регуляции, молекулярных основ фотосинтеза (Schwarz-Sommer et al., 2003a).

#### Генетический контроль развития цветка и соцветия

Строение цветка и строение соцветия являются важными признаками, определяющими декоративные качества красивоцветущих растений. Различия в строении цветка наравне с окраской венчика – значимый для селекции признак, определяющий уникальность и ценность сорта. В зависимости от сорта цветков может быть простым или махровым, в случае львиного зева также зигоморфным или актиноморфным (пилорическим). Примерами вариантов львиного зева с нехарактерной для вида формой цветка могут служить сорта ‘Juleiwa’ и F1‘Madame Butterfly’, обладающие соответственно актиноморфным (пилорическим) цветком и махровым актиноморфным (пилорическим) цветком.

Согласно основной классической модели “ABC”, разработанной на основе изучения гомеозисных мутантов *Arabidopsis thaliana* L. и *A. majus*, формирование органов цветка у растения регулируется тремя классами генов: А (чашелистики), В (лепестки и тычинки) и С (пестики) (Mizzotti et al., 2014; Qiao et al., 2023; Khojayori et al., 2024).

Развитие цветка начинается при переходе растения к генеративной стадии, что, в свою очередь, связано с накоплением растением достаточной вегетативной массы. Развитие цветка происходит в три этапа – переход к цветению, закладка флоральной меристемы и собственно развитие цветка. Указанные процессы генетически обусловлены, находятся под контролем ряда гомеозисных генов.

**Таблица. Гены, кодирующие факторы, обеспечивающие декоративную ценность сортов *Antirrhinum majus* L.**  
**Table. Genes for the factors determining the ornamental value of *Antirrhinum majus* L.**

Семейство генов	Название	Эффект, оказываемый продуктом гена
R2R3-MYB	<i>ROSEA1</i>	Повышают экспрессию структурных генов поздней стадии фенилпропаноидного биосинтетического пути, обеспечивают накопление антоцианов в тканях лепестка
	<i>ROSEA2</i>	
	<i>VENOSA</i>	Повышает экспрессию структурных генов поздней стадии фенилпропаноидного биосинтетического пути, обеспечивает накопление антоцианов в жилках венчика, формирование «венозной окраски»
	<i>ELUTA</i>	Препятствует биосинтезу антоцианов в тканях венчика, подавляет экспрессию генов <i>bHLH</i>
bHLH	<i>DELILA</i>	Совместно с факторами MYB и WD контролирует биосинтез антоцианов; наиболее активен в долях венчика
	<i>DELILA-like</i>	Совместно с факторами MYB и WD контролирует биосинтез антоцианов; наиболее активен в трубке венчика
	<i>MUTABILIS (INCOLORATA I)</i>	Совместно с факторами MYB и WD контролирует биосинтез антоцианов
WD	<i>WDR</i>	Кодирует белок WD, входящий в состав комплекса MBW
Гены, кодирующие ферменты фенилпропаноидного биосинтетического пути	<i>NIVEA</i>	Фермент халкон-синтаза, катализирует превращение кумароил-коэнзима А в халкон
	<i>CHI</i>	Фермент халкон-изомераза, катализирует перестройку халкона в нарингенин
	<i>INCOLORATA II</i>	Фермент флавонол-3-гидроксилаза, катализирует превращение нарингенина в дигидрокемпферол
	<i>EOSINEA</i>	Фермент флавонол-3'-гидроксилаза, катализирует превращение дигидрокемпферола в дигидрокверцетин
	<i>PALLIDA</i>	Фермент дегидрофлавонол-4-редуктаза, катализирует превращение дигидрокемпферола в лейкопеларгонидин и дигидрокверцетина в лейкоцианидин
	<i>CANDICA</i>	Фермент антоцианидинсинтаза, участвует в превращении лейкопеларгонидинов и лейкоцианидинов в пеларгонидины и цианидины соответственно
Гомеозисные гены	<i>FLORICAULA</i>	Закладка флоральной меристемы, переход к цветению
	<i>CYCLOIDEA</i>	Экспрессируясь в дорсальной части флоральной меристемы, определяют его адаксиальную идентичность, контролируют развитие лепестков, развитие и прекращение роста тычинок, активируют экспрессию гена <i>RADIALIS</i>
	<i>DICHOTOMA</i>	
	<i>RADIALIS</i>	Контролирует развитие билатерально-симметричного цветка, подавляет активность <i>DIV</i> в дорсальной части цветка; совместно с <i>DIV</i> контролирует развитие латеральных лепестков.
	<i>DIVARICATA</i>	Контролирует развитие вентральной части цветка; совместно с <i>RAD</i> контролирует развитие латеральных лепестков
	<i>DEFICIENS</i>	Совместно контролируют нормальное развитие генеративных частей цветка и лепестков
	<i>GLOBOSA</i>	
	<i>CINCINNATA</i>	Обеспечивает координацию клеточных слоев при развитии листа
	<i>PHANTASTICA</i>	Обеспечивает развитие нормальных, ланцетовидных листьев
<i>TFL1</i> -подобные гены	<i>CENTRORADIALIS</i>	Блокирует развитие терминального цветка, обеспечивает развитие открытого соцветия

Закладка флоральной меристемы и переход к цветению у *A. majus* находятся под контролем продукта гена *FLORICAULA (FLO)*. Показано, что ген *FLO* демонстрирует высокий уровень экспрессии уже на начальных этапах развития цветка во взаимодействии с другими гомеозисными генами, контролируя его нормальную дифференциацию. Растения с рецессивной мутацией *flo* характеризуются соцветиями, полностью лишенными цветков (Coen et al., 1990; Carpenter, Coen, 1990).

Цветки дикого типа *A. majus* двусторонне симметричные (зигоморфные) с адаксиальной (дорсальной) областью, которая отличается от абаксиальной (вентральной) области. В частности, две адаксиальные доли лепестка увеличены по сравнению с латеральными и абаксиальными долями, а адаксиальная тычинка прекращает рост на ранних стадиях развития, таким образом в зрелом возрасте цветок львиного зева имеет только четыре фертильные тычинки. Было показано, что для определения идентичности адаксиальной области цветка у *A. majus* необходимы гены *CYCLOIDEA (CYC)* и *DICHOTOMA (DICH)*. У двойных мутантов *suc-dich* формируются радиально симметричные (актиноморфные, или пилорические) цветки (Gübitz et al., 2003).

Присутствие аллеля дикого типа одного из упомянутых генов приводит к развитию частично актиноморфного (пилорического) цветка, сила фенотипического проявления признака в данном случае варьирует. В свою очередь, у одиночных мутантов *dich* наблюдаются лишь незначительные изменения адаксиальных лепестков и преимущественно дикий тип андроеца, мутанты *suc* производят цветки, имеющие высокую степень симметрии и нормальные тычинки.

Результаты клонирования показали, что *CYC* и *DICH* являются близкородственными генами семейства транскрипционных факторов ТСР. Гены этого семейства кодируют специфические для растений транскрипционные факторы, контролирующие, по-видимому, рост меристемы и примордиев (Luo et al., 1996, 1999; Cubas et al., 2001). Имя семейства происходит от названий белков-регуляторов транскрипции – TEOSINTE BRANCHED 1 (TB1) у *Zea mays* (Doebley et al., 1997), *CYCLOIDEA (CYC)* у *Antirrhinum majus* (Luo et al., 1996), *PROLIFERATING CELL FACTORS 1* и *2 (PCF1* и *PCF2)* у *Oryza sativa* (Kosugi, Ohashi, 1997). Все известные ТСР характеризуются наличием 59-аминокислотного домена спираль-петля-спираль (bHLH), ныне известного как домен ТСР (Cubas et al., 2001; Wang et al., 2022). *CYC* и *DICH* активируют экспрессию гена *RADIALIS*.

Цветки носителей генов *RADIALIS (RAD)* и *DIVARICATA (DIV)* состоят из пяти лепестков и обладают дорсовентральной асимметрией (или билатеральной симметрией). *DIV* обеспечивает развитие вентральных частей цветка по дикому типу, однако в дорсальных частях его эффект подавлен продуктом гена *RAD* (Galego, Almeida, 2002). Уравновешенная активность факторов *DIV* и *RAD* обеспечивает развитие латеральных лепестков по дикому типу (Kramer, 2019). Сами по себе лепестки дикого типа различны по форме, причем вентральный лепесток симметричен, но два боковых и два дорсальных асимметричны. У мутантов *radialis* и *cycloidea* усилена вентральная идентичность латеральных и дорсальных лепестков. У мутантов *dichotoma* асимметрия дорсальных лепестков снижена. Напротив, у *divaricata* – полудоминантного мутанта – вентральные органы дорсализованы.

Помимо приведенных выше генов нормальное развитие цветка также находится под контролем гена-ортолога *APETALA* и гена-ортолога *PISTILLATA* арабидопсиса –

генов *DEFICIENS (DEF)* и *GLOBOSA (GLO)* соответственно. Нарушение функции *GLO* приводит к нарушению развития лепестков, а также и к развитию карпелоидных (напоминающих плодolistики) тычинок. Эксцизия транспозона восстанавливает функцию *GLO*. Нестабильные аллели имеются и у второго гена, *DEF*, фенотипически мутации проявляются неотличимо от таковых для мутанта *globosa (glo)* (Tröbner et al., 1992).

Форма и особенности соцветия важны для признания декоративной ценности сорта. Значимые признаки соцветий – тип ветвления, порядок распускания цветков (от основания к вершине или же наоборот), наличие либо отсутствие терминального цветка. Важно иметь в виду, что для львиного зева характерны не одиночные цветки, а соцветия, включающие несколько или множество цветков.

Для *A. majus*, характерно соцветие кисть – ботриоидное соцветие с моноподиальным нарастанием и акропетальным распусканием цветков (снизу вверх). Соцветия, в зависимости от наличия либо отсутствия терминального цветка, называют соответственно закрытыми либо открытыми, детерминантными либо индетерминантными (Kuznetsova, Timonin, 2017). Дикий тип львиного зева характеризуется открытыми соцветиями. Такие соцветия с точки зрения флористики имеют значительный недостаток – неограниченно удлиняясь, они постепенно утрачивают декоративные свойства. Под все возрастающим весом соцветия стебель искривляется, делая растения непригодными как для украшения приусадебных участков, общественных пространств, так и для использования в срезанном виде.

У львиного зева развитие терминального цветка находится под контролем гена *CEN (CENTRORADIALIS)* – ключевого регулятора времени цветения и архитектуры соцветия растений, гомолога гена *TFL1 (TERMINAL FLOWER 1)* арабидопсиса (Bradley et al., 1996). Белок, кодируемый геном *CEN*, структурно сходен с представителями эволюционно консервативного семейства фосфатидилэтаноламин-связывающих белков (PEBP) и, очевидно, являясь компонентом внутриклеточных сигнальных путей, обеспечивает взаимодействие между киназами и их эффекторами (Banfield, Brady, 2000). Функционально ген *CEN* является антагонистом описанных выше генов *FLO* и *SQUA* (подсемейство *SQUAMOSA* транскрипционных факторов класса *MADS-box*) (Coen et al., 1990; Huijser et al., 1992), подавляя их экспрессию в апикальной меристеме и обеспечивая таким образом развитие открытого соцветия (Krylova, 2020). Важно отметить, что у арабидопсиса ген *TFL1* не является единственным регулятором цветения. Семейство *TFL*-подобных генов *Arabidopsis thaliana* L. включает следующие гены: *MOTHER OF FT AND TFL1 (MFT)*, *FLOWERING LOCUS T (FT)*, *TWIN SISTER OF FT (TSF)*, *BROTHER OF FT AND TFL1 (BFT)*, *ARABIDOPSIS THALIANA CENTRORADIALIS HOMOLOG (ATC)*. Перечисленные гены функционально можно разделить на три группы: активаторы цветения (*FT* и *TSF*), ингибиторы цветения (*TFL1*, *ATC*, *BFT*) и группу *MFT*. Более поздние исследования показывают, что ген *CEN* львиного зева стоит соотносить скорее с геном *ATC* арабидопсиса, нежели с самим *TFL1*. Регуляция развития терминального цветка у табака находится под контролем семи *CEN*-подобных генов (*CET*) (Krylova, 2020).

У *A. majus* известен мутантный генотип *centroradialis (cen)* (Bradley et al., 1996), провоцирующий развитие терминального цветка за счет формирования верхушечной флоральной меристемы. Мутантный аллель *cen*, в от-

личие от аналогичной мутации *tfl1* арабидопсиса (Shannon, Meeks-Wagner, 1991), обеспечивает относительно постоянное число латеральных цветков (Cremer et al., 2001). Мутация *cen* неустойчива, в потомстве от самоопыления мутантных растений наблюдаются растения с открытым соцветием. У таких растений, однако, могут развиваться боковые соцветия с терминальным цветком. Подобная вариабельность в потомстве объясняется природой мутации, вызванной встраиванием в последовательность мобильного элемента, принадлежащего к группе Tam (transposon of *Antirrhinum majus*) – Tam10. Эксцизия транспозона может происходить некорректно, оставляя в четвертом экзоне гена *CEN* «след» длиной в три пары нуклеотидов (ATT), в результате чего при трансляции между аспарагиновой кислотой (148) и глицином (149) исходной последовательности белка CENTRORADIALIS встраивается аминокислота изолейцин. Такой тип мутации получил название *cen-2r* (*dtf*, или *delayed terminal flower*). Растения – носители подобного варианта мутации – демонстрируют отложенное развитие терминального цветка. Длительность развития соцветия, количество боковых цветков в нем, срок появления терминального цветка не детерминированы и зависят от условий среды – длины светового дня, уровня освещенности и температуры (Cremer et al., 2001).

#### Генетический контроль развития листьев

Декоративные растения можно разделить на две большие группы – красивоцветущие и декоративно-лиственные; львиный зев, несомненно, стоит отнести к первой группе. Цвет и форма листьев у красивоцветущих растений играют вторичную роль в обеспечении декоративности. Тем не менее оригинальная форма листьев может служить дополнительным критерием при выборе потребителем определенного сорта. Развитие нормальных, ланцетовидных листьев у львиного зева находится в том числе под контролем гена-ортолога *ASYMMETRIC LEAVES1* (*AS1*) арабидопсиса – *PHANTASTICA* (*PHAN*). Мутация *phantastica* (*phan*), связанная с потерей активности гена, привела к образованию листьев и лепестков, в которых клетки, расположенные в дорсальной части, приобрели вентральную идентичность, а латеральный рост был потерян (Waites, Hudson, 1995). Оба ортолога участвуют в подавлении генов *KNOX* (knotted-like homeobox), которые кодируют гомеодомен-содержащие транскрипционные факторы, участвующие в обеспечении правильного порядка инициации развития органов и поддерживающие нормальную работу меристем (Hake et al., 2004), что необходимо для развития листа нормальной формы. Однако эффект их несколько различен: в частности, у *as1*-мутантных листьев арабидопсиса сохраняются дорсовентральная полярность и уплощенная листовая пластинка (Vugne et al., 2000).

После того как рост листовой пластинки был инициирован, ее нормальное развитие зависит в том числе от пространственной и временной координации процессов деления и растяжения клеток. Такая координация и, следовательно, нормальное развитие утрачивается у мутантов *cincinnata* (*cin*) арабидопсиса и львиного зева, которые демонстрируют усиленный латеральный рост листьев, причем разрастающийся край листа постепенно скручивается. Подобные наблюдения согласуются с тем, что ген *CIN* охарактеризован как усилитель чувствительности к сигналу остановки роста (Nath et al., 2003). Гомологи *CIN* кодируют транскрипционные факторы ТСП и экспрессируются в клетках обширной зоны, располо-

женной дистально от зоны пролиферации. Результаты изучения растений дикого типа и мутантов *cin* с использованием методов молекулярной генетики и цитогенетики показали, что мишенями ТСП, кодируемых *CIN*, являются рецепторы цитокининов (Gupta et al., 2014). Таким образом воздействуя на указанные гены, возможно получать уникальные сорта декоративных растений с нехарактерной для исходного типа формой листьев, привлекательной для потребителя. Кроме того, изучение *CIN*-подобных генов в других растениях позволит точнее установить степень их влияния на скручивание листьев.

#### Генетический контроль окраски

Окраска цветка и других частей растения определяется различными группами пигментов – каротиноидами, хлорофиллами, беталаинами, но главным образом – пигментами флавоноидной группы, в том числе антоцианами. Антоцианы в различных сочетаниях обеспечивают не только окраску пурпурного, фиолетового, синего и иных оттенков, но и отвечают за устойчивость к стрессорным факторам среды (Tanaka et al., 2008; Nassour et al., 2020). Известно, что антоцианы подразделяются на три класса – цианидины, пеларгонидины и дельфинидины. В венчике *A. majus* могут накапливаться цианидины и пеларгонидины, тогда как дельфинидины и контролирующий их синтез ген *F3'5'H*, кодирующий флавонол-3',5'-гидроксилазу, не обнаружены. Важно отметить, что указанный выше класс антоцианов синтезируется в венчиках других представителей рода *Antirrhinum* – *A. kelloogii* (Hook. & Arn.) Rothm. и *A. nuttallianum* (Benth.) D.A. Sutton (Ishiguro et al., 2011). Помимо антоцианов, венчик *A. majus* содержит также пигменты ауруны. Сочетание аурунов, окрашивающих желтое пятно (может быть расположено в области срастания нижних и боковых лепестков, в нижней части нижней губы или же вблизи указанных областей), и антоциановых или, напротив, неокрашенных участков создает визуальный ориентир для насекомых-опылителей. Некоторые виды также имеют расширенные зоны накопления ауруна, в результате чего доли венчика становятся полностью желтыми. Интенсивность окраски цветка и узор могут быть признаками, которые не только привлекают опылителей, но и вносят значительный вклад в их отбор у рода *Antirrhinum* и, возможно, также в репродуктивную изоляцию (и, следовательно, видообразование) (Hodges, Arnold, 1994; Oyama, 2002). Эпидермис лепестка, расположенный над жилками проводящей системы, пронизывающей лепесток, может быть окрашен ярче прочих участков венчика, формируя так называемую «венозную» окраску. Яркость окраски эпидермиса, лежащего над жилками, также обладает ненулевой способностью привлекать опылителей, а продолжаясь в недоступной наблюдателю внутренней части трубки, «венозная» окраска как бы намечает путь движения насекомого (Shang et al., 2011).

*Antirrhinum majus* представляет классическую модель для изучения и понимания механизмов формирования пигментации цветков у растений. Молекулярно-генетической основой полиморфизма окраски цветка *A. majus* являются различная экспрессия или особенности строения структурных (*CHS*, *CHI*, *DFR*, *F3H*, *F3'H*, *F3'5'H*, *ANS*) и регуляторных (*R2R3-MYB*, *bHLH*, *WDR*) генов фенилпропаноидного биосинтетического пути (Schwinn et al., 2006; Shoeva, Khlestkina, 2018; Sannikova, 2020). Мутации, влияющие на активность указанных генов у львиного зева, охарактеризованы для всех значимых локусов, кодирую-

щих важнейшие ферменты пути биосинтеза антоцианов: халкон-синтазу (*nivea*; *CHS*) (Sommer, Saedler, 1986), флаванон-3-гидроксилазу (*incolorata*; *F3H*) (Martin et al., 1991), дигидрофлавонол-4-редуктазу (*pallida*; *DFR*) (Martin et al., 1985), а также для генов антоцианидинсинтазы (*candica*; *ANS*) (Martin et al., 1991) и флавонон-3'-гидроксилазы (*eosinea*; *F3'H*) (Harrison, Stickland, 1974). Как правило, нокаут-мутации в этих локусах приводят к появлению неокрашенных цветков или, в случае с мутацией *eosinea*, цветков, продуцирующих альтернативные типы антоцианов (Sommer et al., 1985). Мутации в регуляторных генах обыкновенно не отменяют пигментацию, но изменяют рисунок пигментации в цветках: *delila* (*Del*, кодирующий транскрипционный фактор bHLH-1) влияет на пигментацию в трубке венчика; *Mut* – на пигментацию в долях венчика; *rosea 1* и *2* – на рисунок и интенсивность пигментации в долях венчика и трубке; *venosa* – на пигментацию эпидермиса над жилками в долях и трубках. Важно отметить, что последние из указанных регуляторных генов влияют в основном на уровень экспрессии генов, активных на поздних этапах биосинтетического пути антоцианов (Martin et al., 1991; Schwinn et al., 2006).

Гены семейства MYB кодируют эволюционно консервативные транскрипционные факторы, присутствующие почти у всех эукариотических организмов (Сао et al., 2020). Семейство MYB характеризуется наличием на N-конце одноменного консервативного ДНК-связывающего домена, содержащего 1–3 неполных повтора (R) длиной 50–53 аминокислотных остатка каждый (Du et al., 2009). Особенности повторов служат основанием для разделения генов MYB на подсемейства. Наибольший интерес при изучении декоративных культур представляют гены подсемейства R2R3-MYB, белковые продукты которых имеют мотив спираль-поворот-спираль (helix-turn-helix, НТН) (Rosinski, 1998; Dubos et al., 2010), позволяющий связываться со специфической последовательностью ДНК и регулировать экспрессию целевого гена. Важнейшими генами, участвующими в регуляции пути биосинтеза антоцианов у *Arabidopsis thaliana*, являются гены подсемейства R2R3-MYB – *PAP1* (*production of anthocyanin pigment 1*) и *PAP2*, известные также как *MYB75* и *MYB90* соответственно; кроме того – *MYB113* и *MYB114* (Koes et al., 2005; Krylova, Mikhailova, 2021). Указанные гены способны регулировать продукцию ферментов как ранней, так и поздней стадий биосинтеза пигментов, в частности дегидрофлавонолредуктазы и антоцианидинсинтазы, активируя экспрессию генов *DFR* и *ANS* соответственно (Carey et al., 2004; Campanella et al., 2014; Cavallini et al., 2015). У табака (*Nicotiana tabacum* L.) основная роль в регуляции экспрессии структурных генов биосинтетического пути антоцианов отводится гену *AN2*, сходному с *MYB114 Arabidopsis thaliana* (Pattanaik et al., 2010). У петунии, характеризующейся значительным разнообразием окраски, в том числе различными паттернами окраски, также известны регуляторные гены подсемейства R2R3-MYB, отвечающие за различное распределение пигмента: *AN2* – лепестки, *AN4* – трубка венчика и пыльники, а также гены, отвечающие за общий оттенок венчика и листьев – *PHZ* (*Purple Haze*) и *DPL* (*Deep Purple*) (Quattrocchio et al., 1999; Albert et al., 2011).

Исследования регуляторных генов семейства MYB у львиного зева берут свое начало в 80-х годах прошлого века. Изначально идентифицировано 6 различных генов (*MYB305*, *MYB306*, *MYB308*, *MYB315*, *MYB330*, *MYB340*), контролирующих метаболические пути. Описанные

представители семейства генов MYB показывали высокую степень идентичности в консервативных доменах. Показано, что уровень экспрессии как регуляторных, так и структурных генов биосинтеза антоцианов возрастает в процессе развития цветка, и, хотя цветки представляют собой сложные органы с множеством различных тканей, такая картина экспрессии позволила предположить, что вышеуказанные гены MYB участвуют в регуляции процессов, происходящих в зрелых тканях, а не в процессах, связанных с дифференциацией самих цветочных органов (Jackson et al., 1991).

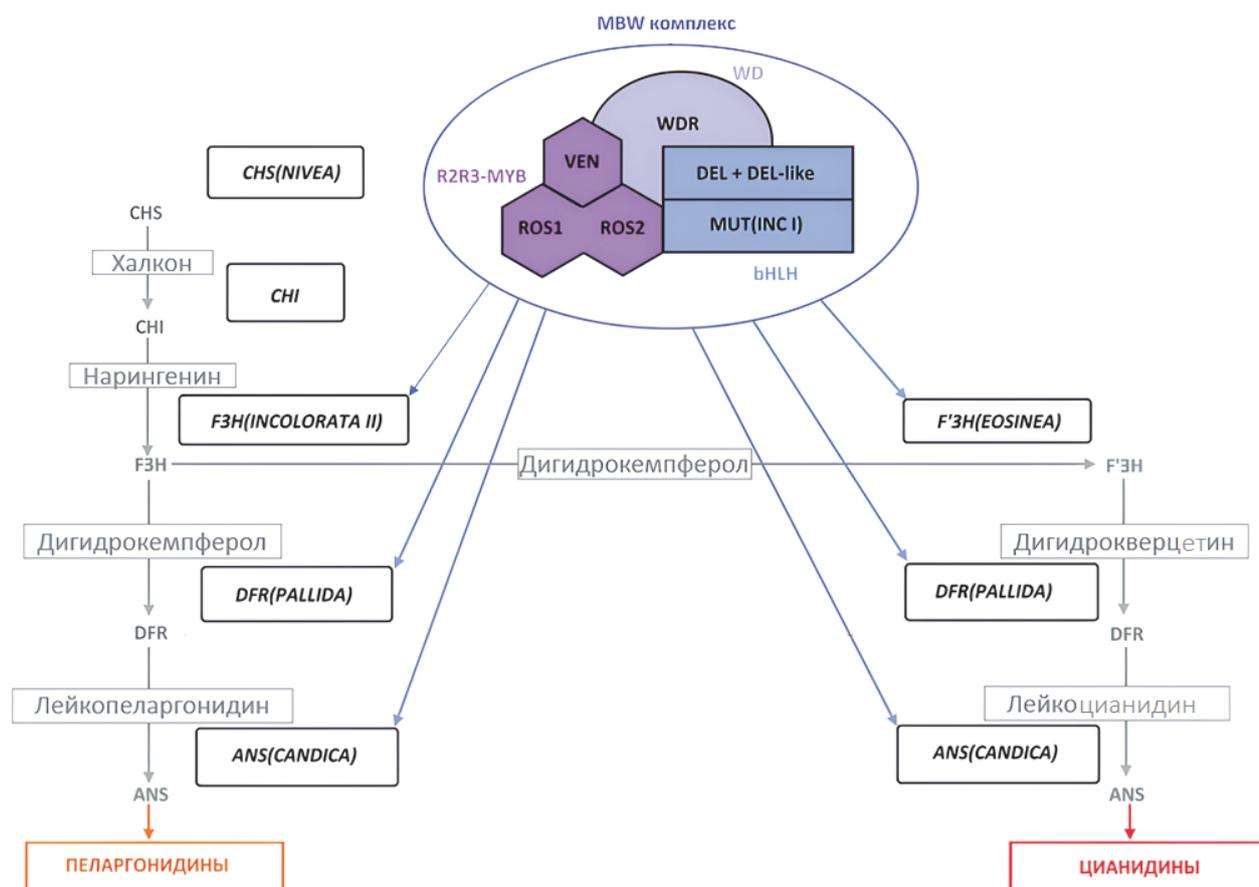
Сегодня известно, что факторы MYB действуют не автономно, но совместно с продуктами других регуляторных генов – *bHLH* и *WD*, формируя комплекс MYB-bHLH-WD. Специфическая роль белков MYB в указанных комплексах позволяет считать, что регуляторная активность и специфичность комплекса более всего зависит от активности конкретного MYB-фактора, входящего в его состав (Schwinn et al., 2006). Поскольку активность факторов MYB определяет интенсивность и/или характер продукции антоцианов, то растения могут быть особенно чувствительны к концентрации указанных транскрипционных факторов. Такая чувствительность может способствовать дублированию этих генов, а затем и их эволюционному расхождению, способствующему появлению вариаций в интенсивности и паттерне окраски в растительных тканях. Изучение функциональной активности каждого конкретного транскрипционного фактора, аллельного разнообразия кодирующих генов позволит в ходе селекционного процесса воздействовать на гены точно, получая уникальные фенотипы.

Комплекс MYB-bHLH-WD регулирует интенсивность и характер распределения антоциановой пигментации в растениях посредством контроля транскрипции генов, кодирующих ферменты пути биосинтеза антоцианов. Анализ мутантов *A. majus* показал, что антоциановая окраска контролируется через регуляцию генов финальной части пути, начиная с гена *F3'H*, кодирующего флаванон-3'-гидроксилазу (Martin et al., 1991) (рисунок).

На данный момент известны гены, кодирующие важнейшие R2R3-MYB-связанные транскрипционные факторы, активные в цветках *A. majus*, а именно: *ROSEA1*, *ROSEA2* и *VENOSA* (Schwinn et al., 2006).

Анализ фенотипов показал, что эти гены влияют на интенсивность и характер продукции антоцианов в цветках. Каждый из генов приводит к различному проявлению антоциановой пигментации. Гены *ROSEA1* и *ROSEA2* входят в состав сложного локуса, члены которого тесно связаны друг с другом (5,4 тысяч пар оснований между их кодирующими областями) и обеспечивают окраску всего венчика. Ген *VENOSA* экспрессируется независимо от генов *ROSEA1* и *ROSEA2* и отвечает за более темную окраску жилок, описанную выше. Указанные гены также, подобно своим ортологам у арабидопсиса, действуют совместно с генами *bHLH* (*DELILA*, *DELILA-like* и *MUTABILIS* (*INCOLORATA 1*)) и фактором *WD* (Schwinn et al., 2006).

Активность *VENOSA* и *ROSEA2* избыточна по отношению к активности *ROSEA1*, поскольку фенотипы *VENOSA* и *ROSEA2* наблюдались только у мутантов *rosea*. *ROSEA1*, таким образом, вероятно, эпистатичен по отношению к другим членам семейства. Помимо описанных выше генов сегодня изучен ген *ELUTA*, также принадлежащий к семейству R2R3-MYB, продукт которого препятствует биосинтезу антоцианов, воздействуя на гены, кодирующие элементы регуляторного комплекса MBW. *ELUTA* подавляет экспрессию генов *bHLH* и обеспечивает развитие



**Рисунок.** Путь биосинтеза антоцианов у *Antirrhinum majus* L.

Указаны ключевые субстраты и ферменты, в том числе: CHS – халконсинтаза; CHI – халкон изомеразы; F3H – флаванон-3-гидроксилаза, F3'H – флавоноид-3'-гидроксилаза, DFR – дигидрофлавонол-4-редуктаза; ANS – антоцианидинсинтаза, а также гены, кодирующие указанные белки у львиного зева. Также на рисунке приведен регуляторный комплекс MBW, представленный транскрипционными факторами семейств bHLH (DELILA, MUTABILIS (INCOLORATA I), DELILA-like), R2R3-MYB (ROSEA1, ROSEA2, VENOSA) и белком WDR. Комплекс MBW активирует транскрипцию генов, кодирующих ферменты поздней стадии фенолпропановидного биосинтетического пути, начиная с гена *F3H(INCOLORATA II)* (модифицировано по Delgado-Vargas et al., 2000)

**Figure.** Anthocyanin biosynthesis pathways in *Antirrhinum majus* L.

Key substrates and enzymes are indicated, including: CHS, chalcone synthase; CHI, chalcone isomerase; F3H, flavanone-3-hydroxylase, F3'H, flavonoid-3'-hydroxylase, DFR, dihydroflavonol-4-reductase; ANS, anthocyanidin synthase, and the genes encoding the abovementioned proteins in snapdragon. Also shown is the MBW regulatory complex represented by transcription factors of the bHLH (DELILA, MUTABILIS (INCOLORATA I), DELILA-like), R2R3-MYB (ROSEA1, ROSEA2, VENOSA) families and the WDR protein. The MBW complex activates transcription of genes encoding enzymes of the late-stage phenylpropanoid biosynthetic pathway, starting with the *F3H(INCOLORATA II)* gene (modified according to Delgado-Vargas et al., 2000)

специфической окраски «бычий глаз» – венчик лишен окраски, в то же время на лицевой стороне цветка, в области срастания губ венчика, сохраняется пигментированный участок (Albert et al. 2021; Moss et al., 2024).

Кроме того, упомянутые bHLH-факторы MUTABILIS (INCOLORATA I) и DELILA оказываются полностью избыточными в лепестках, поскольку один может вполне компенсировать отсутствие другого. Тем не менее некоторые их взаимодействия с членами семейства MYB могут быть специфическими или предпочтительными. В частности, в лепестках *ROSEA2* взаимодействует, по-видимому, только с DELILA (Schwinn et al., 2006). Позднее был открыт еще один член семейства факторов bHLH – DEL-like. Активность фактора идентична таковой у DELILA, но, в отличие от последнего, достигает максимальных значений не в дистальной части венчика (в так называемых долях), а в проксимальной его части (в труб-

ке венчика) (Albert et al., 2021). Изучение гена *DELILA*, кодирующего основной спирально-петлевой транскрипционный фактор (bHLH) львиного зева, необходимый для активации экспрессии поздних биосинтетических генов (включая *F3H*, *DFR*, *ANS* и *UFGT*) в трубке венчика (Goodrich et al., 1992; Martin, Gerats, 1993), привело к открытию схожих закономерностей взаимодействия регуляторных генов у других растений.

На основе молекулярной характеристики гена *DELILA* было показано, что сходные гены влияют на выработку антоцианов и у других двудольных растений, например у петунии (*Petunia* Juss.). У петунии был описан комплекс MBW – AN2/AN1/AN11 (Nehiri et al., 2011), в котором для активации биосинтеза антоцианов упомянутый ранее белок AN2 взаимодействует с bHLH-белком AN1 и белком AN11, содержащим WD-повтор (Spelt et al., 2000). Другой обнаруженный в геноме петунии bHLH-белок, JAF13, так-

же взаимодействует с AN2, но JAF13 не способен компенсировать эффекты мутации и поэтому вряд ли может быть непосредственно вовлечен в регуляцию транскрипции генов биосинтеза антоцианов (Quattrocchio et al., 1998; Spelt et al., 2000). У растений арабидопсиса идентифицировано три фактора транскрипции семейства bHLH, участвующих в позитивной регуляции биосинтеза антоцианов: GL3 (Glabra 3), EGL3 (Enhancer of Glabra 3) и TT8 (Transparent testa 8). Указанные факторы обладают комплексным действием, помимо участия в синтезе пигментов оказывают влияние также на развитие трихом, семенной кожуры. В геноме арабидопсиса обнаружен также и ген *TTG1*, кодирующий белок WD (Walker et al., 1999).

Несмотря на то что фенилпропаноидный биосинтетический путь хорошо изучен, установлены ключевые ферменты и факторы, осуществляющие регуляцию, молекулярно-генетические основы различий в интенсивности, оттенке и паттерне окраски нуждаются в дальнейшем уточнении для каждого конкретного фенотипа.

Изучение генов, контролирующих окраску венчика – важнейшего фактора декоративности красивоцветущих культур, позволит установить генетическую основу межсортных и межвидовых различий по данному признаку, механизм их возникновения.

#### Влияние мобильных генетических элементов

Одним из источников генных мутаций в растительных организмах являются мобильные элементы (транспозоны, ретротранспозоны). Выше уже упоминались эффекты, оказываемые мобильными элементами на гомеозисные гены, также имеет место влияние на гены, отвечающие за окраску. Фенотипический эффект вставки транспозона обыкновенно связан с деактивацией гена и, в случае генов, ассоциированных с биосинтезом пигментов, отсутствием окраски. Известно, что транспозоны Tam1, Tam2, Tam3, встраиваясь в различные локусы генома *A. majus*, вызывают изменение распределения пигмента или же его отсутствие (Martin et al., 1985; Nehl et al., 1987; Sommer et al., 1988). Например, вставка транспозона Tam1 в промоторную область *NIVEA* (гена, кодирующего фермент халкон-синтазу) предотвращает его экспрессию, провоцируя развитие белых цветков. Эксцизии транспозона в соматических клетках приводят к восстановлению функции гена – в зависимости от топологии эксцизий на неокрашенных цветках развиваются полосы и пятна, несущие пигмент (Sommer et al., 1985; Rakhmangulov et al., 2022). Гибриды, полученные при скрещивании мутантных растений с растениями дикого типа, оказывались фенотипически сходными с диким типом, тогда как растения от скрещиваний с носителями неактивного аллеля *niv* характеризовались неокрашенными цветками (Schwarz-Sommer et al., 2003a).

Приведенные выше результаты опытов показывают, что мутация, вызванная встраиванием транспозона Tam1 в ген *NIVEA*, наследуется по рецессивному типу. Подобное встраивание описано также и для локуса *PALLIDA*. Исследователями отмечается высокое разнообразие фенотипических проявлений встраивания транспозона – могут формироваться бледно окрашенные и неокрашенные венчики, цветки, имеющие кольцевую пигментацию в основании трубки венчика, пятнистые венчики (Harrison, Fincham, 1964). Транспозон Tam1 способен также встраиваться в локус *INCOLORATA II*, провоцируя развитие цветков цвета слоновой кости с кольцом бледно-красной пигментации у основания трубки венчика и оттенком пигмента на лепестках. На

некоторых венчиках имеют место дискретные красные пятна или сектора. Мутации *pal* и *incolorata* чувствительны к температуре, при температуре 15°C они происходят с большей частотой, чем при 20°C и 25°C (Nehl et al., 1987). Транспозон Tam2, встраиваясь в ген, кодирующий bHLH-подобный белок DELILA, способен вызывать мутацию *del-602*, характеризующуюся окрашенными лепестками и белой трубкой венчика. Транспозон Tam3 может встраиваться как в структурные гены фенилпропаноидного биосинтетического пути (*PAL*), так и в гомеозисные гены (*FLO*) (Coen et al., 1990). Другие транспозоны, связанные с гомеозисными генами (Tam10, Tam12), описаны выше. Кроме того, вставка Tam3 может провоцировать развитие листьев желтоватого или оливкового оттенка (мутация *olive-605*) (Sutton, 1988). Транспозон Tam4 по строению сходен с Tam1 и Tam2 – имеют сходные инвертированные повторы чуть менее 15 нуклеотидов длиной и гомологичные участки длиной около 700 пар оснований. Эффект от вставки и последующей эксцизии Tam4 сходен с таковым у прочих транспозонов – мутация *niv600*, вызванная вставкой, по своим фенотипическим проявлениям сходна с описанной выше вставкой транспозона Tam1 в тот же локус (Martin, Gerats, 1993).

Рассмотренные выше мутации и транспозон-ассоциированные мутации вообще показывают высокую нестабильность. В потомстве от самоопыления мутантных растений проявляется как родительский пятнистый фенотип, так и более стабильные белые и окрашенные (с различной интенсивностью окраски) венчики. Неточная эксцизия транспозона может оставлять в последовательности след длиной в несколько пар нуклеотидов. Такая мутация уже является стабильной и наследуется в ряду поколений. В качестве примера можно привести описанную выше мутацию *delayed terminal flower* в гене *CEN* (Cremer et al., 2001).

Изучение мобильных элементов представляет интерес с точки зрения изучения межклеточных взаимодействий, использования транспозонов в качестве ДНК-зондов, создания химер, стабильных и нестабильных мутантных линий. Именно с помощью меченых транспозонов были выявлены описанные выше гены, контролирующие развитие цветка.

#### Заключение

Благодаря своей неприхотливости, богатому разнообразию форм и расцветок, крупному цветку и быстрому развитию, львиный зев снискал большую популярность среди ученых-ботаников и основателей генетики. В эру молекулярной биологии львиный зев приобрел статус модельного объекта. Вклад *A. majus* в первые исследования, посвященные мобильным элементам, – первый изолированный транспозон (Tam1), первые исследования генов, контролирующих нормальное развитие цветка и соцветия, – неocenim. Сегодня, однако, львиный зев подвергся незаслуженному забвению – пик интереса к культуре приходится на период с 80-х годов прошлого века до середины нулевых годов. Сегодня геном львиного зева полностью секвенирован и аннотирован, что дает стимул дальнейшим исследованиям. На сегодняшний день известны гены, кодирующие все основные признаки, обеспечивающие декоративность львиного зева, – форму листьев, тип и характеристики цветка и соцветия, окраску венчика. Известно, что значительная часть разнообразия связана с встраиванием в последовательности генов мобильных элементов (транспозонов), коими

изобилует геном *A. majus*. Последующее вырезание транспозонов также оказывает влияние на фенотип, может приводить к формированию устойчивой мутантной линии. В то же время иные причины, обеспечивающие полиморфизм расцветок венчика, например такие как делеции, инсерции, однонуклеотидные замены в генах, связанных с окраской цветка, не идентифицированы. Ситуация идентична и для иных упомянутых в обзоре генов.

Важно отметить, что часть цветков характеризуется сильным сладким ароматом, иные же лишены запаха. Аромат – второстепенный, но значимый признак декоративных культур, однако исследования, посвященные данной теме, весьма немногочисленны.

Дальнейшее изучение аллельного разнообразия генов, кодирующих основные ферменты фенилпропаноидного биосинтетического пути, регуляторных генов, ассоциированных с ним, а также генов, контролирующих нормальное развитие цветка и соцветия львиного зева как модельного объекта, позволит выявить механизмы возникновения полиморфизма, разработать на их основе методики редактирования и применять их в том числе и на других декоративных культурах, получая высокодекоративные сорта с заданными характеристиками.

#### References / Литература

- Albert N.W., Butelli E., Moss S.M.A., Piazza P., Waite C.N., Schwinn K.E. et al. Discrete bHLH transcription factors play functionally overlapping roles in pigmentation patterning in flowers of *Antirrhinum majus*. *The New Phytologist*. 2021;231(2):849-863. DOI: 10.1111/nph.17142
- Albert N.W., Lewis D.H., Zhang H., Schwinn K.E., Jameson P.E., Davies K.M. Members of an R2R3-MYB transcription factor family in *Petunia* are developmentally and environmentally regulated to control complex floral and vegetative pigmentation patterning. *The Plant Journal*. 2011;65(5):771-784. DOI: 10.1111/j.1365-313x.2010.04465.x
- Banfield M.J., Brady R.L., The structure of *Antirrhinum centro-radialis* protein (CEN) suggests a role as a kinase regulator. *Journal of Molecular Biology*. 2000;297(5):1159-1170. DOI: 10.1006/jmbi.2000.3619
- Bradley D., Carpenter R., Copsey L., Vincent C., Rothstein S., Coen E. Control of inflorescence architecture in *Antirrhinum*. *Nature*. 1996;379(6568):791-797. DOI: 10.1038/379791a0
- Byrne M., Barley R., Curtis M., Arroyo J.M., Dunham M., Hudson A. et al. *Asymmetric leaves1* mediates leaf patterning and stem cell function in *Arabidopsis*. *Nature*. 2000;408(6815):967-971. DOI: 10.1038/35050091
- Campanella J.J., Smalley J.V., Dempsey M.E. A phylogenetic examination of the primary anthocyanin production pathway of the Plantae. *Botanical Studies*. 2014;55(1):10. DOI: 10.1186/1999-3110-55-10
- Cao Y., Li K., Li Y., Zhao X., Wang L. MYB transcription factors as regulators of secondary metabolism in plants. *Biology (Basel)*. 2020;9(3):61. DOI: 10.3390/biology9030061
- Carey C.C., Strahle J.T., Selinger D.A., Chandler V.L. Mutations in the pale aleurone color regulatory gene of the *Zea mays* anthocyanin pathway have distinct phenotypes relative to the functionally similar *TRANSPARENT TESTA GLABRA1* gene in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Cell*. 2004;16(2):450-464. DOI: 10.1105/tpc.018796
- Carpenter R., Coen E.S. Floral homeotic mutations produced by transposon-mutagenesis in *Antirrhinum majus*. *Genes and Development*. 1990;4(9):1483-1493. DOI: 10.1101/gad.4.9.1483
- Cavallini E., Matus J.T., Finezzo L., Zenoni S., Loyola R., Guzzo F. et al. The phenylpropanoid pathway is controlled at different branches by a set of R2R3-MYB C2 repressors in grapevine. *Plant Physiology*. 2015;167(4):1448-1470. DOI: 10.1104/pp.114.256172
- Coen E.S., Romero J.M., Doyle S., Elliott R., Murphy G., Carpenter R. *floricaula*: a homeotic gene required for flower development in *Antirrhinum majus*. *Cell*. 1990;63(6):1311-1322. DOI: 10.1016/0092-8674(90)90426-f
- Cremer F., Lönig W.E., Saedler H., Huijser P. The delayed terminal flower phenotype is caused by a conditional mutation in the *CENTRORADIALIS* gene of snapdragon. *Plant Physiology*. 2001;126(3):1031-1041. DOI: 10.1104/pp.126.3.1031
- Cubas P., Coen E., Zapater J.M. Ancient asymmetries in the evolution of flowers. *Current Biology*. 2001;11(13):1050-1052. DOI: 10.1016/s0960-9822(01)00295-0
- Delgado-Vargas F., Jiménez A.R., Paredes-López O. Natural pigments: carotenoids, anthocyanins, and betalains – characteristics, biosynthesis, processing, and stability. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 2000;40(3):173-289. DOI: 10.1080/10408690091189257
- Doebley J., Stec A., Hubbard L. The evolution of apical dominance in maize. *Nature*. 1997;386(6624):485-488. DOI: 10.1038/386485a0
- Du H., Li Z., Liu L., Tang X.F., Yang W.J., Wu Y.M. et al. Biochemical and molecular characterization of the plant MYB transcription factors family. *Biochemistry*. 2009;74(1):5-16. [in Russian] [Ду Х., Ли Ч., Лю Л., Тан С.Ф., Ян В.Ц., Ву Я.М. и др. Биохимические и молекулярные характеристики MYB-семейства факторов транскрипции растений. *Биохимия*. 2009;74(1):5-16].
- Dubos C., Stracke R., Grotewold E., Weisshaar B., Martin C., Lepiniec L. MYB transcription factors in *Arabidopsis*. *Trends in Plant Science*. 2010;15(10):573-581. DOI: 10.1016/j.tplants.2010.06.005
- Galego L., Almeida J., Role of *DIVARICATA* in the control of dorsoventral asymmetry in *Antirrhinum* flowers. *Genes and Development*. 2002;16(7):880-891. DOI: 10.1101/gad.221002
- Goodrich J., Carpenter R., Coen E.S. A common gene regulates pigmentation pattern in diverse plant species. *Cell*. 1992;68(5):955-964. DOI: 10.1016/0092-8674(92)90038-e
- Gübitz T., Caldwell A., Hudson A. Rapid molecular evolution of *CYCLOIDEA*-like genes in *Antirrhinum* and its relatives. *Molecular Biology and Evolution*. 2003;20(9):1537-1544. DOI: 10.1093/molbev/msg166
- Gupta M.D., Aggarwal P., Nath U. *CINCINNATA* in *Antirrhinum majus* directly modulates genes involved in cytokinin and auxin signaling. *The New Phytologist*. 2014;204(4):901-912. DOI: 10.1111/nph.12963
- Hake S., Smith H.M.S., Holtan H., Magnani E., Mele G., Ramirez J. The role of *knox* genes in plant development. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*. 2004;20:125-151. DOI: 10.1146/annurev.cellbio.20.031803.093824
- Harrison B.J., Fincham J.R.S. Instability at the *Pal* locus in *Antirrhinum majus*. *Heredity*. 1964;19(2):237-258. DOI: 10.1038/hdy.1964.28
- Harrison B.J., Stickland R.G. Precursors and genetic control of pigmentation. I. Induced biosynthesis of pelargonidin, cyanidin and delphinidin in *Antirrhinum majus*. *Heredity*. 1974;33:108-112.
- Hehl R., Sommer H., Saedler H. Interaction between the Tam1 and Tam2 transposable elements of *Antirrhinum*

- majus*. *Molecular and General Genetics*. 1987;207(1):47-53. DOI: 10.1007/bf00331489
- Hichri I., Barrieu F., Bogs J., Kappel C., Delrot S., Lauvergeat V. Recent advances in the transcriptional regulation of the flavonoid biosynthetic pathway. *Journal of Experimental Botany*. 2011;62(8):2465-2483. DOI: 10.1093/jxb/erq442
- Hlaing T.S., Kondo H., Deguchi A., Miyoshi K. Induction of adventitious shoots and tetraploids in *Antirrhinum majus* L. by treatment of antimetabolic agents in vitro without plant growth regulators. *Plant Biotechnology (Tokyo)*. 2021;38(1):145-152. DOI: 10.5511/plantbiotechnology.20.0731a
- Hodges S.A., Arnold M.L. Floral and ecological isolation between *Aquilegia formosa* and *Aquilegia pubescens*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1994;91(7):2493-2496. DOI: 10.1073/pnas.91.7.2493
- Huijser P., Klein J., Lönning W.E., Meijer H., Saedler H., Sommer H. Bractomania, an inflorescence anomaly, is caused by the loss of function of the MADS-box gene *squamosa* in *Antirrhinum majus*. *The EMBO Journal*. 1992;11(4):1239-1249. DOI: 10.1002/j.1460-2075.1992.tb05168.x
- Isachkin A.V., Soloviev A.A., Khanbabaeva O.E., Bodganova V.D., Zarenkova E.G. Studying the influence of colchicine aqueous solution treatment on characteristics modification of two horticultural groups of snapdragon (*Antirrhinum majus* L.). *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2014;(4):5-17. [in Russian] (Исачкин А.В., Соловьев А.А., Ханбабаева О.Е., Богданова В.Д., Заренкова Е.Г. Изучение влияния обработок водным раствором колхицина на изменение признаков у двух садовых групп львиного зева (*Antirrhinum majus* L.). *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*. 2014;(4):5-17).
- Ishiguro K., Taniguchi M., Tanaka Y. Functional analysis of *Antirrhinum kelloogii* flavonoid 3'-hydroxylase and flavonoid 3',5'-hydroxylase genes; critical role in flower color and evolution in the genus *Antirrhinum*. *Journal of Plant Research*. 2011;125(3):451-456. DOI: 10.1007/s10265-011-0455-5
- Jackson D., Culianez-Macia F., Prescott A.G., Roberts K., Martin C. Expression patterns of *myb* genes from *Antirrhinum* flowers. *The Plant Cell*. 1991;3(2):115-125. DOI: 10.2307/3869281
- Khanbabaeva O.E. Biological and technological bases of the breeding of ornamental herbaceous annual plants of the order *Lamiales* Bromhead (Biologicheskiye i tekhnologicheskiye osnovy selektsii dekorativnykh travyanistykh odnoletnikh rasteniy porjadka yasnokotsvetnyye [*Lamiales* Bromhead]) [dissertation]. Moscow: RSAU Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 2022. [in Russian] (Ханбабаева О.Е. Биологические и технологические основы селекции декоративных травянистых однолетних растений порядка ясноткоцветные (*Lamiales* Bromhead): дис. ... докт. с.-х. наук. Москва: РГАУ МСХА имени К.А. Тимирязева; 2022).
- Khanbabaeva O.E. Gametophytic self-incompatibility in snapdragon breeding (*Antirrhinum majus* L.): a monograph (Gametofitnaya samonesovmestimost v selektsii lvinogo zeva (*Antirrhinum majus* L.): monografiya). Moscow: RSAU Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 2011. [in Russian] (Ханбабаева О.Е. Гаметофитная самонесовместимость в селекции львиного зева (*Antirrhinum majus* L.): монография. Москва: РГАУ МСХА имени К.А. Тимирязева; 2011).
- Khanbabaeva O.E., Bogdanova V.D., Zarenkova E.G. Studying of flowering and pollination biology of dwarf snapdragon (*Antirrhinum majus* L.) varieties and lines. *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2013;(5):92-100. [in Russian] (Ханбабаева О.Е., Богданова В.Д., Заренкова Е.Г. Изучение биологии цветения и опыления сортов и линий карликового львиного зева (*Antirrhinum majus* L.). *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*. 2013;(5):92-100).
- Khojayori F.N., Ponraj U., Buch K., Zhao Y., Herrera-Ubaldo H., Glover B.J. Evolution and development of complex floral displays. *Development (Cambridge)*. 2024;151(21):dev203027. DOI: 10.1242/dev.203027
- Koes R., Verweij W., Quattrocchio F. Flavonoids: A colorful model for the regulation and evolution of biochemical pathways. *Trends in Plant Science*. 2005;10(5):236-242. DOI: 10.1016/j.tplants.2005.03.002
- Kosugi S., Ohashi Y. PCF1 and PCF2 specifically bind to cis elements in the rice proliferating cell nuclear antigen gene. *The Plant Cell*. 1997;9(9):1607-1619. DOI: 10.1105/tpc.9.9.1607
- Kramer E.M. Plus ça change, plus c'est la même chose: The developmental evolution of flowers. *Current Topics in Developmental Biology*. 2019;131:211-238. DOI: 10.1016/bs.ctdb.2018.11.015
- Krylova E.A. The role of *TFL1* orthologs in determining of plant architectonics. *Russian Journal of Genetics*. 2020;56(11):1308-1322. DOI: 10.1134/S1022795420110058
- Krylova E.A., Mikhailova A.S. Regulation of flavonoid biosynthesis in representatives of the tribe Phaseoleae DC. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2021;4(3):15-25. [in Russian] (Крылова Е.А., Михайлова А.С. Регуляция биосинтеза флавоноидов у представителей трибы фасолиевые Phaseoleae DC. *Биотехнология и селекция растений*. 2021;4(3):15-25). DOI: 10.30901/2658-6266-2021-3-01
- Kuznetzova T.V., Timonin A.C. Inflorescence: morphology, evolution, taxonomic significance (application of complementary approaches) (Sotsvetiye: morfologiya, evolyutsiya, taksonomicheskoye znachenie [primeneniye komplementarnykh podkhodov]). Moscow: KMK; 2017. [in Russian] (Кузнецова Т.В., Тимонин А.К. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов). Москва: КМК; 2017).
- Li M., Zhang D., Gao Q., Luo Y., Zhang H., Ma B. et al. Genome structure and evolution of *Antirrhinum majus* L. *Nature Plants*. 2019;5(2):174-183. DOI: 10.1038/s41477-018-0349-9
- Luo D., Carpenter R., Copsey L., Vincent C., Clark J., Coen E. Control of organ asymmetry in flowers of *Antirrhinum*. *Cell*. 1999;99(4):367-376. DOI: 10.1016/s0092-8674(00)81523-8
- Luo D., Carpenter R., Vincent C., Copsey L., Coen E. Origin of floral asymmetry in *Antirrhinum*. *Nature*. 1996;383(6603):794-799. DOI: 10.1038/383794a0
- Mamonov E.V., Hanbabaeva O.E. Gametophyte self-incompatibility of inbred snap dragon lines (*Antirrhinum majus* L.) depending both upon flower age and environmental conditions. *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2008;(1):95-100. [in Russian] (Мамонов Е.В., Ханбабаева О.Е. Гаметофитная самонесовместимость инбредных линий львиного зева (*Antirrhinum majus* L.) в зависимости от возраста цветка и условий среды. *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*. 2008;(1):95-100).
- Martin C., Carpenter R., Sommer H., Saedler H., Coen E.S. Molecular analysis of instability in flower pigmentation of *Antirrhinum majus*, following isolation of the *pallida* locus by transposon tagging. *The EMBO Journal*. 1985;4(7):1625-1630. DOI: 10.1002/j.1460-2075.1985.tb03829.x

- Martin C., Gerats T. Control of pigment biosynthesis genes during petal development. *The Plant Cell*. 1993;5(10):1253-1264. DOI: 10.1105/tpc.5.10.1253
- Martin C., Prescott A., Mackay S., Bartlett J., Vrijlandt E. Control of anthocyanin biosynthesis in flowers of *Antirrhinum majus*. *The Plant Journal*. 1991;1(1):37-49. DOI: 10.1111/j.1365-313x.1991.00037.x
- Mizzotti C., Galliani B.M., Masiero S. The backstage of the ABC model: the *Antirrhinum majus* contribution. *Plant Biosystems*. 2014;148(1):176-186. DOI: 10.1080/11263504.2013.877531
- Moss S.M.A., Zhou Y., Butelli E., Waite C.N., Yeh S.M., Cordeiro S.B. et al. Painted flowers: *Eluta* generates pigment patterning in *Antirrhinum*. *The New Phytologist*. 2024;243(2):738-752. DOI: 10.1111/nph.19866
- Nassour R., Ayash A., Al-Tameemi K. Anthocyanin pigments: structure and biological importance. *Journal of Chemical and Pharmaceutical Sciences*. 2020;13(4):45-57.
- Nath U., Crawford B.C.W., Carpenter R., Coen E. Genetic control of surface curvature. *Science (New York)*. 2003;299(5611):1404-1407. DOI: 10.1126/science.1079354
- Otero A., Fernández-Mazuecos M., Vargas P. Evolution in the model genus *Antirrhinum* based on phylogenomics of topotypic material. *Frontiers in Plant Science*. 2021;12:631178. DOI: 10.3389/fpls.2021.631178
- Oyama R.K. Pollinator-mediated reproductive isolation and speciation in *Antirrhinum* (Veronicaceae) [dissertation]. Cambridge, MA: Harvard University; 2002.
- Pattanaik S., Kong Q., Zaitlin D., Werkman J.R., Xie C.H., Patra B. et al. Isolation and functional characterization of a floral tissue-specific R2R3-MYB regulator from tobacco. *Planta*. 2010;231(5):1061-1076. DOI: 10.1007/s00425-010-1108-y
- Qiao Z., Song X., Kong Y., Shi S., Yan B., Egea-Cortines M. et al. Molecular mechanisms regulating ornamental traits and scent production in snapdragon (*Antirrhinum majus* L.). *Horticulture Advances*. 2023;1:15. DOI: 10.1007/s44281-023-00019-y
- Quattrocchio F., Wing J., Woude K., Souer E., Vetten N., Mol J., Koes R. Molecular analysis of the *anthocyanin2* gene of petunia and its role in the evolution of flower color. *The Plant Cell*. 1999;11(8):1433-1444. DOI: 10.1105/tpc.11.8.1433
- Rakhmangulov R.S. Application of the CRISPR/Cas system for gene editing in ornamental crops. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2022;5(3):33-41. [in Russian] (Рахмангулов Р.С. Применение системы CRISPR/Cas для редактирования генов декоративных культур. *Биотехнология и селекция растений*. 2022;5(3):33-41). DOI: 10.30901/2658-6266-2022-3-01
- Rakhmangulov R.S., Barabanov I.V., Erastenkova M.V., Ivanov A.A., Kovalenko T.V., Mezhdina K.M. et al. The new directions in genetics, breeding and biotechnology of ornamental and berry crops in the N.I. Vavilov Institute of Plant Genetic Resources (VIR). *Plant Biotechnology and Breeding*. 2022;5(4):65-78. [in Russian] (Рахмангулов Р.С., Барабанов И.В., Ерастенкова М.В., Иванов А.А., Коваленко Т.В., Междина К.М. и др. Новые направления в генетике, селекции, биотехнологии декоративных и ягодных культур в ВИР им. Н.И. Вавилова. *Биотехнология и селекция растений*. 2022;5(4):65-78). DOI: 10.30901/2658-6266-2022-4-03
- Rakhmangulov R.S., Tikhonova N.G. Breeding of ornamental plants in Russia. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2021;4(4):40-54. [in Russian] (Рахмангулов Р.С., Тихонова Н.Г. Селекция декоративных растений в России. *Биотехнология и селекция растений*. 2021;4(4):40-54). DOI: 10.30901/2658-6266-2021-4-04
- Rosinski J.A., Atchley W.R. Molecular Evolution of the Myb family of transcription factors: evidence for polyphyletic origin. *Journal of Molecular Evolution*. 1998;46(1):74-83. DOI: 10.1007/pl00006285
- Rothmaler W. Taxonomische Monographie der Gattung *Antirrhinum*. Berlin: Akademie Verlag; 1956. [in German]
- Ryndin A.V., Mokhno V.S. Creating new genotypes in gerbera. *Vestnik of the Russian Agricultural Science*. 2012;(5):24-26. [in Russian] (Рындин А.В., Мохно В.С. Создание новых генотипов герберы. *Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук*. 2012;(5):24-26).
- Sannikova V.Yu. Genetic engineering as a way to obtain ornamental plants with a changed flower color. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2020;3(1):40-45. [in Russian] (Санникова В.Ю. Генная инженерия как способ получения декоративных растений с измененной окраской цветков. *Биотехнология и селекция растений*. 2020;3(1):40-45). DOI: 10.30901/2658-6266-2020-1-01
- Schwarz-Sommer Z., Davies B., Hudson A. An everlasting pioneer: the story of *Antirrhinum* research. *Nature Reviews Genetics*. 2003a;4(8):657-666. DOI: 10.1038/nrg1127
- Schwarz-Sommer Z., de Andrade Silva E., Berndtgen R., Lönning W.E., Müller A., Nindl I. et al. A linkage map of an F<sub>2</sub> hybrid population of *Antirrhinum majus* and *A. molle*. *Genetics*. 2003b;163(2):699-710. DOI: 10.1093/genetics/163.2.699
- Schwarz-Sommer Z., Gübitz T., Weiss J., Gómez-di-Marco P., Delgado-Benarroch L., Hudson A. et al. A molecular recombination map of *Antirrhinum majus*. *BMC Plant Biology*. 2010;10:275. DOI: 10.1186/1471-2229-10-275
- Schwinn K., Venail J., Shang Y., Mackay S., Alm V., Butelli E. et al. A small family of MYB-regulatory genes controls floral pigmentation intensity and patterning in the genus *Antirrhinum*. *The Plant Cell*. 2006;18(4):831-851. DOI: 10.1105/tpc.105.039255
- Shang Y., Venail J., Mackay S., Bailey P.C., Schwinn K.E., Jameson P. et al. The molecular basis for venation patterning of pigmentation and its effect on pollinator attraction in flowers of *Antirrhinum*. *The New Phytologist*. 2011;189(2):602-615. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2010.03498.x
- Shannon S., Meeks-Wagner D.R. A mutation in the *Arabidopsis* TFL1 gene affects inflorescence meristem development. *The Plant Cell*. 1991;3(9):877-892. DOI: 10.1105/tpc.3.9.877
- Shoeva O.Yu., Khlestkina E.K. Anthocyanins participate in the protection of wheat seedlings against cadmium stress. *Cereal Research Communications*. 2018;46(2):242-252. DOI: 10.1556/0806.45.2017.070
- Slepchenko N.A., Paschenko O.I. Composition and condition of perennial herbaceous flower crops collection of FRC SSC of RAS. *Subtropical and Ornamental Horticulture*. 2021;(76):66-80. [in Russian] (Слепченко Н.А., Пашенко О.И. Состав и состояние коллекции многолетних травянистых цветочных культур ФИЦ СЦ РАН. *Субтропическое и декоративное садоводство*. 2021;(76):66-80). DOI: 10.31360/2225-3068-2021-76-66-80
- Sommer H., Bonas U., Saedler H. Transposon-induced alterations in the promoter region affect transcription of the chalcone synthase gene of *Antirrhinum majus*. *Molecular and General Genetics*. 1988;211(1):49-55. DOI: 10.1007/BF00338392
- Sommer H., Carpenter R., Harrison B.J., Saedler H. The transposable element Tam3 of *Antirrhinum majus* generates a novel type of sequence alterations upon excision. *Molecular and General Genetics*. 1985;199(2):225-231. DOI: 10.1007/BF00330263

- Sommer H., Saedler H. Structure of the chalcone synthase gene of *Antirrhinum majus*. *Molecular and General Genetics*. 1986;202(3):429-434. DOI: 10.1007/BF00333273
- Spelt C., Quattrocchio F., Mol J., Koes R. *anthocyanin1* of petunia encodes a basic-helix loop helix protein that directly activates structural anthocyanin genes. *The Plant Cell*. 2000;12(9):1619-1631. DOI: 10.1105/tpc.12.9.1619
- Sutton D.A. A revision of the tribe Antirrhineae. London: British Museum; 1988.
- Tanaka Y., Sasaki N., Ohmiya A. Biosynthesis of plant pigments: anthocyanins, betalains and carotenoids. *The Plant Journal*. 2008;54(4):733-749. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2008.03447.x
- Tröbner W., Ramirez L., Motte P., Hue I., Huijser P., Lönning W.E. et al. *GLOBOSA*: a homeotic gene which interacts with *DEFICIENS* in the control of *Antirrhinum* floral organogenesis. *The EMBO Journal*. 1992;11(13):4693-4704. DOI: 10.1002/j.1460-2075.1992.tb05574.x
- Waites R., Hudson A. *phantastica*: a gene required for dorsoventrality of leaves in *Antirrhinum majus*. *Development*. 1995;121(7):2143-2154. DOI: 10.1242/dev.121.7.2143
- Walker A.R., Davison P.A., Bolognesi-Winfield A.C., James C.M., Srinivasan N., Blundell T.L. et al. The *TRANSPARENT TESTA GLABRA1* locus, which regulates trichome differentiation and anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis*, encodes a WD40 repeat protein. *The Plant Cell*. 1999;11(7):1337-1350. DOI: 10.1105/tpc.11.7.1337
- Wang J.L., Wang H.W., Cao Y.N., Kan S.L., Liu Y.Y. Comprehensive evolutionary analysis of the *TCP* gene family: further insights for its origin, expansion, and diversification. *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:994567. DOI: 10.3389/fpls.2022.994567
- Weberling F. Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge: Cambridge University Press; 1989.
- Zhang D., Yang Q., Bao W., Zhang Y., Han B., Xue Y. et al: Molecular cytogenetic characterization of the *Antirrhinum majus* genome. *Genetics*. 2005;169(1):325-335. DOI: 10.1534/genetics.104.031146

### Информация об авторах

**Иван Владимирович Барабанов**, младший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, i.barabanov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7793-9823>

**Марина Васильевна Васильева**, ведущий специалист, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, vasilieva@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8687-1592>

**Ирина Николаевна Анисимова**, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, irina\_anisimova@inbox.ru, <https://orcid.org/0000-0003-0474-8860>

**Руслан Султанович Рахмангулов**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, r.rakhmangulov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1200-3113>

### Information about the authors

**Ivan V. Barabanov**, Associate Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, i.barabanov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7793-9823>

**Marina V. Vasilieva**, Leading Specialist, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, vasilieva@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8687-1592>

**Irina N. Anisimova**, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, irina\_anisimova@inbox.ru, <https://orcid.org/0000-0003-0474-8860>

**Ruslan S. Rakhmangulov**, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, r.rakhmangulov@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1200-3113>

**Вклад авторов:** все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

**Contribution of the authors:** the authors contributed equally to this article.

**Конфликт интересов:** авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Conflict of interests:** the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 29.12.2024; одобрена после рецензирования 23.01.2025; принята к публикации 03.03.2025. The article was submitted on 29.12.2024; approved after reviewing on 23.01.2025; accepted for publication on 03.03.2025.