

КОЛЛЕКЦИИ МИРОВЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПРИОРИТЕТНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

Научная статья

УДК 633.368;575.1

DOI: 10.30901/2227-8834-2025-2-79-91



Взаимосвязь признаков арахиса (*Arachis hypogaea* L.) и уровня экспрессии гена кукумопин-синтазы

В. Д. Бемова¹, Е. А. Пороховинова¹, Т. В. Якушева², Л. П. Подольная¹, В. А. Гаврилова¹

¹ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

² Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Кубанская опытная станция – филиал ВИР, Краснодарский край, Россия

Автор, ответственный за переписку: Виктория Дмитриевна Бемова, viktoria.bemova@yandex.ru

Актуальность. Арахис – ценная сельскохозяйственная культура. Последние исследования показали, что арахис относится к природно-трансгенным растениям, то есть в его геноме содержится Т-ДНК, называемая клеточной (клТ-ДНК), полученная в ходе эволюции от агробактерий. Ген *cus* кодирует кукумопин-синтазу, отвечающую за синтез кукумопина. Ранее было доказано, что этот ген в арахисе сохранил неповрежденную рамку считывания и активно экспрессируется в разных органах растения, однако его влияние на растения до сих пор не известно. В данном исследовании мы попытались проанализировать все изученные нами хозяйственно ценные признаки арахиса и найти корреляции между их проявлением и уровнем экспрессии гена *cus*.

Материалы и методы. В работе использовано 63 образца арахиса (*Arachis hypogaea* L.) коллекции ВИР, для 10 из которых получены результаты анализа уровня экспрессии гена *cus* в разных органах (корни, стебель, листья). Эколого-географическое испытание проводилось в 2019–2021 гг. в двух пунктах, различающихся по климатическим и почвенным условиям: на Кубанской опытной станции – филиале ВИР и в Прикаспийском аграрном федеральном научном центре РАН. Описание морфологических и хозяйственно ценных показателей осуществлялось в соответствии с методическими указаниями. Оценка жирнокислотного состава семян проводили с помощью газовой хроматографии, сопряженной с масс-спектрометрией, оценку содержания белка – по методу Кьельдаля. Статистическую обработку данных проводили в программе Statistica 7.0.

Результаты и заключение. С помощью оценки изменчивости хозяйственно ценных признаков, изученных в течение трех лет эколого-географического испытания, исследована взаимосвязь этих признаков с уровнем экспрессии гена *cus* в разных органах арахиса. В результате анализа обнаружены тенденции, которые позволяют утверждать, что высокий уровень экспрессии гена *cus* влияет на продуктивность, продолжительность периода «всходы – цветение», массу 1000 бобов.

Ключевые слова: арахис, кукумопин-синтаза, экспрессия генов, факторный анализ главных компонент

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № FGEM-2022-0005 «Растительные ресурсы масличных и прядильных культур ВИР как основа теоретических исследований и их практического использования».

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы

Для цитирования: Бемова В.Д., Пороховинова Е.А., Якушева Т.В., Подольная Л.П., Гаврилова В.А. Взаимосвязь признаков арахиса (*Arachis hypogaea* L.) и уровня экспрессии гена кукумопин-синтазы. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(2):79-91. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-2-79-91

COLLECTIONS OF THE WORLD'S CROP GENETIC RESOURCES FOR THE DEVELOPMENT OF PRIORITY PLANT BREEDING TRENDS

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2025-2-79-91

Interaction between plant characters in peanut (*Arachis hypogaea* L.) and the expression level of the cucumopine synthase gene

Viktoria D. Bemova¹, Elizaveta A. Porokhovinova¹, Tamara V. Yakusheva², Larisa P. Podolnaya¹, Vera A. Gavrilova¹¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia² N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Kuban Experiment Station – branch of VIR, Krasnodar Territory, Russia**Corresponding author:** Viktoria D. Bemova, viktoria.bemova@yandex.ru

Background. Peanut is a valuable crop for agriculture. Studies have shown that peanut is a naturally transgenic plant: its genome contains T-DNA, called cellular (cT-DNA), obtained during evolution from agrobacteria. The *cus* gene encodes cucumopine synthase, responsible for the synthesis of cucumopine. This gene was earlier proven to be intact in peanut and actively expressed in plant organs, but its effect is still unknown. We attempted to analyze important agronomic characters in a set of peanut accessions and find correlations between their manifestation and the *cus* gene expression level.

Materials and methods. The study involved 63 peanut (*Arachis hypogaea* L.) accessions from the collection of the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR). For 10 of them, the results of the analysis of the *cus* gene expression level in different organs were obtained. Ecogeographic tests were performed in 2019–2021 at two sites: the Kuban Experiment Station of VIR, and the Caspian Agrarian Federal Research Center. The indicators were described in accordance with the guidelines. The fatty acid composition in seeds was assessed using gas chromatography, while the protein content was measured using the Kjeldahl method. Statistica 7.0 software was employed for statistical data processing.

Results and conclusion. Variability assessment of important agronomic characters studied during three years of ecogeographic tests, the Mann-Whitney U-test, and the factor analysis of principal components were applied to clarify the interplay of these characters with the expression level of the *cus* gene in different organs of peanut plants. The findings of this study disclosed some trends suggesting that a high level of the *cus* gene expression affected the productivity indicators in peanut.

Keywords: peanut, cucumopine synthase, gene expression, principal component factor analysis

Acknowledgements: the research was performed within the framework of the state task according to the theme plan of VIR, Project No. FGEM-2022-0005 “Plant resources of oil and fiber crops at VIR as the basis for theoretical research and their practical utilization”.

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

For citation: Bemova V.D., Porokhovinova E.A., Yakusheva T.V., Podolnaya L.P., Gavrilova V.A. Interaction between plant characters in peanut (*Arachis hypogaea* L.) and the expression level of the cucumopine synthase gene. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(2):79-91. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-2-79-91

Введение

Арахис культурный (*Arachis hypogaea* L.) из семейства Бобовые (Fabaceae) – важная сельскохозяйственная культура, потребляемая во всем мире, богатая белком и маслом (Settaluri et al., 2012). Это аллотетраплоид с геномом AABB, $2n = 4x = 40$ (Barkley et al., 2007). К середине XX века было описано 30 видов арахиса (Krapovickas, 1969), произрастающих в Южной Америке (Zhukovsky, 1971). Происхождение культурного арахиса оставалось спорным вопросом в течение многих лет, но полученные позднее результаты секвенирования и анализа данных подтверждают образование этого вида путем гибридизации *A. duranensis* Krapov. & W.C. Greg и *A. ipaensis* Krapov. & W.C. Greg. (Bertioli et al., 2019). Арахис культурный является природно-трансгенным растением (Matveeva, Otten, 2019) с последовательностью клеточной Т-ДНК (клТ-ДНК), полученной в ходе естественного горизонтального переноса генов от агробактерий.

Способность арахиса вступать в симбиотические отношения с азотфиксирующими ризобиями оказывает сильное влияние на окружающую среду. Исследование взаимодействий между арахисом и ризосферными микроорганизмами позволит улучшить продуктивность растений и, возможно, устойчивость к патогенным микроорганизмам. Существенный вклад в этот процесс вносит изучение клТ-ДНК арахиса, что позволит понять не только ее возможные функции и роль в эволюции культурного арахиса, но и усовершенствовать процесс селекции.

КлТ-ДНК арахиса содержит ген (*cus*), кодирующий кукумопин-синтазу, ответственную за синтез опинов. Опины используются агробактериями как источник азота и углерода, определенные типы опинов могут употребляться только теми штаммами, которые имеют гены катаболизма опинов данного типа. Мы обнаружили образцы арахиса, контрастные по уровням экспрессии гена *cus* в разных органах растений (корнях, стеблях и листьях) (Bemova, Matveeva, 2022; Bogomaz et al., 2024), однако функции клТ-ДНК до сих пор не выяснены. Возможно, синтез опинов в корнях арахиса влияет на микробное сообщество в ризосфере и на ризобии в клубеньках, изменяя хозяйственно ценные признаки. В этом исследовании мы предприняли попытку проанализировать связь экспрессии гена *cus* с хозяйственно ценными, морфологическими и биохимическими признаками арахиса.

В качестве метода оценки влияния уровня экспрессии гена *cus* на признаки арахиса выбрали факторный анализ по методу главных компонент, который позволяет изучить изменчивость большого набора количественных и качественных признаков. Ранее данный метод уже успешно использовался для структурирования коллекции и выделения определенных групп образцов (Brutch, 1989; Anashchenko, Rostova, 1991; Burlyaeva, Malyshev, 2013; Gavrilova, 2024).

Материалы и методы

Для проведения эколого-географических испытаний отобрали 63 образца арахиса (*A. hypogaea*) коллекции ВИР, различающихся по географическому происхождению. Для оценки уровня экспрессии гена *cus* выращивали 10 образцов арахиса в асептических условиях *in vitro*.

Эколого-географическое испытание проводилось в 2019–2021 гг. в двух пунктах, различающихся по климатическим и почвенным условиям: на Кубанской опытной станции ВИР (Кубанская ОС ВИР), которая располо-

жена в Краснодарском крае в зоне степей (почва – чернозем, выращивание без полива, средняя сумма активных температур – 3756°C), и в Прикаспийском аграрном федеральном научном центре РАН (ПАФНЦ) в зоне полупустынь (почвы элювиальные, разной степени солонцеватости, выращивание при поливе). Ширина междурядья – 70 см, расстояние между растениями – 30 см. В годы эксперимента средняя сумма активных температур в ПАФНЦ составила 3845°C. Значительные различия ($p = 0,018$) средних за 3 года наблюдали по суммам осадков – в ПАФНЦ средняя сумма осадков за период с температурами выше 10°C была достоверно ($p = 0,018$) ниже (120 мм), чем на Кубанской ОС ВИР (387 мм).

Описание морфологических и хозяйственно ценных показателей проводили в соответствии с методическими указаниями (Vakhrusheva, 1995) по следующим признакам: продолжительность периода «всходы – цветение»; вызреваемость; продуктивность; процент содержания луски в бобах; масса 1000 бобов; масса 1000 семян; величина боба; форма боба; число семян; наличие перехвата на бобе; форма семени; величина семени; окраска семени; форма куста; степень выраженности стебля; длина междоузлий; степень опушения; антоциановая окраска; величина листочков; форма листочков; окраска листа; длина черешка; форма прилистника; величина цветка; размер чашечки.

Оценку жирнокислотного состава семян проводили с помощью газовой хроматографии, сопряженной с масс-спектрометрией, оценка содержания белка осуществлялась по методу Кьельдаля.

Выделение РНК осуществляли с помощью набора Total RNA Purification Plus Kit (Norgen Biotek). ПЦР – Real-time проводили в объеме 20 мкл. В состав смеси входили: SsoAdvanced™ Universal SYBR® Green Supermix (BioRad, Hercules, CA, USA) (10 мкл), прямой праймер 10 пикоМоль, обратный праймер 10 пикоМоль, кДНК (1 мкл). Относительные уровни экспрессии рассчитывали методом 2-ΔΔCT.

Для статистического анализа использовали U-критерий Манна – Уитни и факторный анализ по методу главных компонент, которые рассчитывали с помощью программного пакета Statistica 7.0.

Результаты

Проведена оценка изменчивости хозяйственно ценных признаков в зависимости от уровня экспрессии гена *cus* в разных органах арахиса. Статистически значимые результаты анализа по U-критерию Манна – Уитни представлены в таблице 1. Относительно уровня экспрессии гена *cus* в стеблях и в листьях достоверных различий не выявлено.

Оценка по уровню экспрессии в корнях выявила значимые различия в продолжительности периода «всходы – цветение» на Кубанской ОС ВИР: при более высокой экспрессии его продолжительность короче, а масса 1000 бобов в среднем выше. Анализ уровня экспрессии в листьях не показал значимого влияния на проявление хозяйственных признаков. Также не было обнаружено какой-либо взаимосвязи экспрессии гена кукумопин-синтазы и морфологических признаков.

Уровни экспрессии в разных органах растения (корнях, стеблях и листьях) коррелируют, в контрастных по данному признаку образцах более высокая экспрессия наблюдается одновременно во всех органах, так же как и низкая экспрессия.

Таблица 1. Результаты оценки хозяйственно ценных характеристик 10 образцов арахиса относительно уровня экспрессии гена *cus***Table 1. Results of the assessment of important agronomic characters in 10 peanut accessions versus the expression level of the *cus* gene**

Признак / Character	Характеристика группы / Group characterization						U-критерий Манна – Уитни / Mann-Whitney U-test	
	низкая экспрессия / low expression			высокая экспрессия / high expression			Z adjusted	p
	Valid N	Mean ± Se	Rank Sum	Valid N	Mean ± Se	Rank Sum		
Период всходы – цветение (дни)	6	30,0 ± 0,4	44	4	27,6 ± 0,74	11	2,38	0,02
Масса 1000 бобов (г)	6	1118 ± 83	23	4	1651 ± 142	32	-2,13	0,03
Уровень экспрессии в стеблях	6	0,04 ± 0,01	21	4	1,32 ± 0,55	34	-2,57	0,01
Уровень экспрессии в листьях	6	0,12 ± 0,01	21	4	1,23 ± 0,44	34	-2,57	0,01

Примечание: Valid N – число повторностей варианта эксперимента; Mean ± Se – среднее с доверительным интервалом (± стандартная ошибка) варианта опыта; Z adjusted – эмпирическое значение стандартизированной переменной U-критерия Манна – Уитни; p – уровень значимости. В таблице приведены только варианты экспериментов, достоверно отличающиеся друг от друга

Note: Valid N is the number of replications for a version of the experiment; Mean ± Se is the mean with a confidence interval (± standard error) of a version of the experiment; Z adjusted is the empirical value of the standardized variable in the Mann-Whitney U-test; p is the significance level. The table shows only the versions of the experiment that differ significantly from each other

Мы использовали факторный анализ для того, чтобы оценить совместную изменчивость признаков под действием совокупного влияния внешних условий. В первый вариант факторного анализа были включены средние значения всех измерений количественных признаков за три года исследований и зашифрованные значения морфологических признаков. Факторный анализ с использованием количественных признаков проводили отдельно для данных, полученных в ПАФНЦ (табл. 2) и на Кубанской ОС ВИР (табл. 3). Из 63 исследуемых образцов только для 30 были получены данные за три года в двух точках испытания, именно их и использовали для анализа.

Установлено, что основную часть дисперсии определяют четыре фактора (18% – F1; 12% – F2; 9% – F3; 9% – F4). В первом из них максимальные нагрузки несут показатели, характеризующие габитус растения: длина черешка (–0,67), длина междоузлий (–0,58), степень выраженности стебля (0,66), форма куста (0,65), антоциановая окраска стебля (–0,72), а также показатели, связанные с продолжительностью вегетационного периода: период «всходы – цветение» (0,64), вызреваемость (–0,64). Во втором факторе максимальные нагрузки несут показатели продуктивности: масса 1000 бобов (–0,74) и 1000 семян (–0,68), величина боба (–0,67) и величина семени (–0,66).

С третьим фактором связана изменчивость морфологических признаков, не влияющих на хозяйственно ценные показатели арахиса: форма боба (–0,52), величина цветка (0,51), окраска листа (–0,61). Четвертый фактор определяет опушение чашечки (0,60), размер чашечки (0,54), степень опушения растения (0,50), форму семени (–0,52).

Наиболее значимые для оценки образцов арахиса признаки находятся в первых двух факторах. Процент вызреваемости бобов арахиса сильно зависит от длины вегетационного периода, что подтверждается нашим анализом. Вероятно, скороспелые растения имеют более развитый габитус. Показатели продуктивности закономерно связаны между собой. Масса 1000 бобов законо-

мерно коррелирует с массой 1000 семян: чем крупнее бобы, тем больше семена. Визуализация данных представлена на рисунке 1.

При анализе характеристик, полученных для образцов на Кубанской ОС ВИР (рис. 2), видны схожие паттерны – те же хозяйственно ценные признаки объединяются в один фактор. Основную часть дисперсии определяют четыре фактора (16% – F1; 14% – F2; 9% – F3; 8% – F4). В системе координат первого и второго фактора представлены показатели продуктивности: масса 1000 бобов (–0,83) и семян (–0,83), продуктивность (–0,69), величина боба (–0,62), величина семени (–0,55). На первый фактор приходится максимальная дисперсия признака продолжительности периода «всходы – цветение» (0,43). Вероятно, из-за почвенно-климатических условий на Кубанской ОС ВИР (отсутствие полива, более плотная структура почвы), по сравнению с ПАФНЦ, продуктивность арахиса сильнее зависит от продолжительности вегетационного периода. Со вторым фактором связаны признаки габитуса растения: форма куста (–0,73), степень выраженности стебля (–0,63), длина черешка (0,66), антоциановая окраска (0,70). В третьем факторе наибольшую дисперсию имеют признаки опушения – опушение чашечки (–0,60) и степень опушения растения (–0,58) – и процент содержания лузги в бобах (–0,60). В четвертом факторе находятся морфологические признаки: окраска листа (–0,59), наличие перехвата боба (0,61), величина цветка (0,57), размер чашечки (0,51).

Второй вариант факторного анализа (рис. 3) приняли с участием тех же морфологических и хозяйственно ценных признаков и признаков, характеризующих экспрессию гена синтеза кукумина, а также с использованием данных биохимического анализа (33 признака). Данные по уровню экспрессии в разных органах получены для 10 образцов из 30 ранее проанализированных. Результаты факторного анализа образцов для 33 признаков арахиса представлены в таблице 4. Поскольку в молекулярных исследованиях использованы семена образцов, полученные на Кубанской опытной

Таблица 2. Факторные нагрузки для 28 хозяйственно ценных признаков арахиса в Прикаспийском аграрном федеральном научном центре РАН (2019–2021 гг.)**Table 2. Factor loadings for 28 important agronomic characters in peanut at the Caspian Agrarian Federal Research Center (2019–2021)**

Название признака / Plant character	Символ признака / Symbol	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Варьирование проявления признака / Character manifestation variability
Форма куста	fb	0,65	–0,05	–0,04	0,35	кустовая полукустовая стелющаяся
Степень выраженности стебля	stm	0,66	–0,24	–0,20	0,04	слабая средняя сильная
Длина междоузлий, см	intn	–0,58	0,25	–0,05	0,14	1,4–8,0
Степень опушения	pbs	0,14	0,24	–0,10	0,50	слабая средняя сильная
Антоциановая окраска	cn c	–0,72	–0,23	–0,28	0,15	отсутствует слабая средняя сильная
Величина листочков, см	s.lft	–0,56	0,30	0,26	0,27	3,0–9,0
Форма листочков	f.lft	–0,28	0,14	0,031	0,39	обратнойцевидная эллиптическая широкоэллиптическая удлиненно-овальная
Окраска листа	lfc	–0,09	–0,28	–0,61	–0,19	светло-зеленая темно-зеленая
Длина черешка, см	lpt	–0,67	0,33	–0,05	–0,15	2,0–10,0
Форма прилистника	fbct	–0,22	0,19	0,17	–0,41	линейно-ланцетная клевовидная
Величина цветка, см	sfl	–0,09	–0,39	0,51	0,28	0,5–2,0
Форма чашечки	fcl	–0,20	–0,18	–0,21	0,38	длиннозубчатая короткозубчатая
Размер чашечки, см	scl	–0,01	–0,32	0,45	0,54	0,3–1,0
Окраска чашечки	ccl	0,07	0,26	0,46	–0,28	светло-зеленая темно-зеленая
Опушение чашечки	pbcl	0,06	0,47	–0,13	0,60	слабое среднее сильное
Высота растения, см	H	–0,54	–0,15	–0,01	–0,17	22,8– 85,4
Содержание лузги в бобах, %	lj1	0,53	–0,28	–0,05	0,04	18,8–75,6
Период «всходы – цветение», дни	gm-fr1	0,64	–0,34	–0,24	–0,04	21–51
Вызреваемость, %	mt%	–0,64	0,18	–0,28	0,22	47,5–100
Продуктивность, г	p	–0,30	–0,03	0,25	0,04	3,5–51,1
Масса 1000 семян, г	ms1000	–0,34	–0,68	0,34	0,07	244–851

Таблица 2. Окончание

Table 2. The end

Название признака / Plant character	Символ признака / Symbol	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Варьирование проявления признака / Character manifestation variability
Масса 1000 бобов, г	mp1000	-0,43	-0,74	-0,02	0,05	366–1719
Величина боба, см	sp	-0,26	-0,67	-0,20	0,21	1,5–6,0
Форма боба	fp	-0,09	0,16	-0,52	0,12	коконообразная вальковато-цилиндрическая вздутая
Число семян, шт.	Ns	-0,40	-0,10	-0,19	0,15	1–5
Наличие перехвата боба	Phv	0,01	-0,08	0,49	0,32	невыраженный слабый средний сильный
Форма семени	fs	-0,35	-0,19	0,36	-0,52	округлая удлиненно-овальная овальная
Величина семени, см	ss	-0,15	-0,66	-0,24	-0,13	0,4–2,0
Окраска семени	cs	-0,39	0,17	-0,32	-0,13	светло-розовая розовато-коричневая буро-красная черно-фиолетовая
Expl.Var		5,09	3,47	2,61	2,46	
Prp.Totl		0,17	0,11	0,09	0,08	

Таблица 3. Факторные нагрузки для 28 хозяйственно ценных признаков арахиса на Кубанской опытной станции ВИР (2019–2021 гг.)

Table 3. Factor loadings for 28 important agronomic characters in peanut at the Kuban Experiment Station of VIR (2019–2021)

Название признака / Plant character	Символ признака / Symbol	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Варьирование проявления признака / Character manifestation variability
Форма куста	fb	-0,23	-0,73	-0,36	0,01	кустовая полукустовая стелющаяся
Степень выраженности стебля	stm	-0,36	-0,63	-0,09	-0,32	слабая средняя сильная
Длина междоузлий, см	intn	0,35	0,45	-0,21	0,13	1,4–8,0
Степень опушения	pbs	0,11	-0,28	-0,58	0,15	слабая средняя сильная
Антоциановая окраска	cn c	-0,10	0,70	-0,35	-0,17	отсутствует слабая средняя сильная
Величина листочков, см	s.lft	0,25	0,48	-0,20	0,48	3,0–9,0
Форма листочков	f.lft	0,01	0,27	-0,30	0,29	обратнойцевидная эллиптическая широкоэллиптическая удлиненно-овальная

Таблица 3. Окончание

Table 3. The end

Название признака / Plant character	Символ признака / Symbol	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Варьирование проявления признака / Character manifestation variability
Окраска листа	lfc	-0,20	0,24	0,09	-0,59	светло-зеленая темно-зеленая
Длина черешка, см	lpt	0,49	0,66	0,09	0,03	2,0–10,0
Форма прилистника	fbct	0,34	0,13	0,27	0,03	линейно-ланцетная клювовидная
Величина цветка, см	sfl	-0,53	0,17	0,01	0,57	0,5–2,0
Форма чашечки	fcl	-0,19	0,17	-0,42	-0,03	длиннозубчатая короткозубчатая
Размер чашечки, см	scl	-0,45	0,05	-0,31	0,51	0,3–1,0
Окраска чашечки	ccl	0,30	-0,19	0,23	0,33	светло-зеленая темно-зеленая
Опушение чашечки	pbcl	0,29	-0,26	-0,60	0,10	слабое среднее сильное
Содержание лузги в бо- бах, %	lj2	-0,33	0,13	-0,60	-0,13	18,8–75,6
Период «всходы – цве- тение», дни	gm-fr2	0,43	-0,14	-0,29	-0,06	21–51
Вызреваемость, %	mt%2	0,39	0,36	-0,14	0,08	47,5–100
Продуктивность, г	p2	-0,69	-0,32	-0,16	0,26	3,5–51,1
Масса 1000 семян, г	ms1000.2	-0,83	0,17	0,26	0,06	244–851
Масса 1000 бобов, г	mp1000.2	-0,83	0,42	-0,01	-0,02	366–1719
Величина боба, см	sp	-0,62	0,47	-0,17	-0,20	1,5–6,0
Форма боба	fp	0,23	0,14	-0,46	-0,40	коконообразная вальковато-цилиндрическая вздутая
Число семян, шт.	Ns	0,04	0,44	-0,28	-0,13	1–5
Наличие перехвата боба	Phv	-0,13	0,05	0,01	0,61	невыраженный слабый средний сильный
Форма семени	fs	-0,11	0,38	0,40	0,19	округлая удлиненно-овальная овальная
Величина семени, см	ss	-0,55	0,23	0,09	-0,36	0,4–2,0
Окраска семени	cs	0,15	0,28	-0,06	-0,24	светло-розовая розовато-коричневая буро-красная черно-фиолетовая
Expl.Var		4,66	3,96	2,66	2,50	
Prp.Totl		0,16	0,14	0,09	0,08	

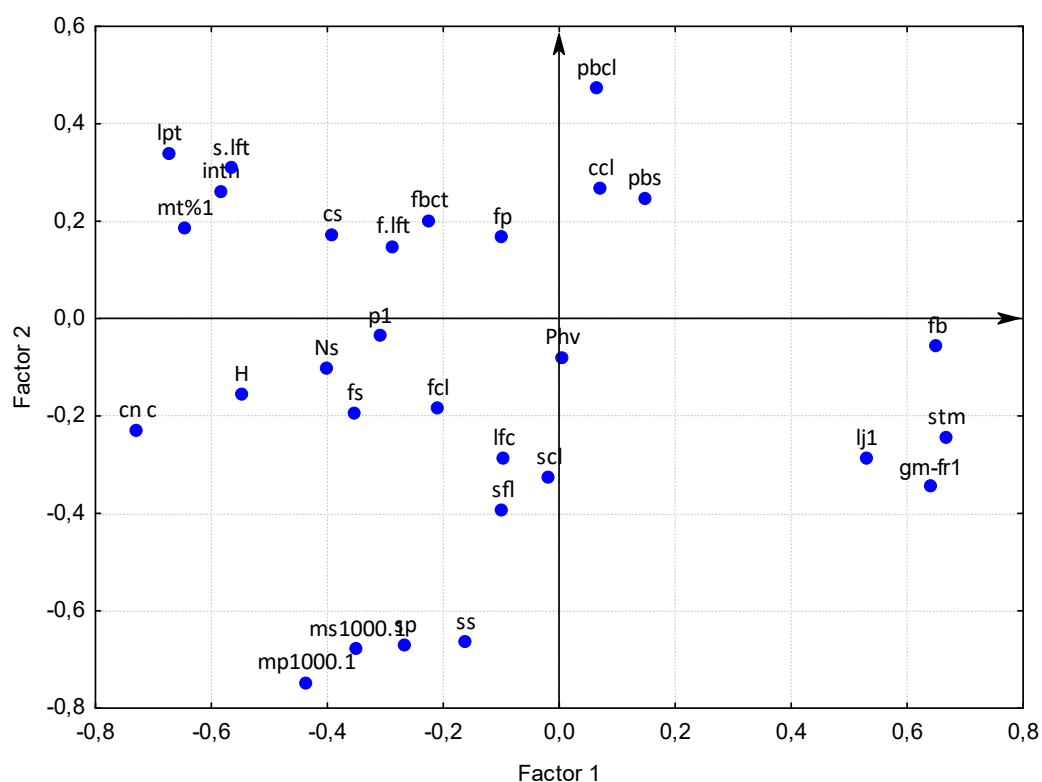


Рис. 1. Факторные нагрузки для 28 хозяйственно ценных признаков арахиса в Прикаспийском аграрном федеральном научном центре РАН (2019–2021 гг.) (расшифровку символов см. в таблице 2)

Fig. 1. Factor loadings for 28 important agronomic characters in peanut at the Caspian Agrarian Federal Research Center (2019–2021) (see Table 2 for the explanation of the symbols)

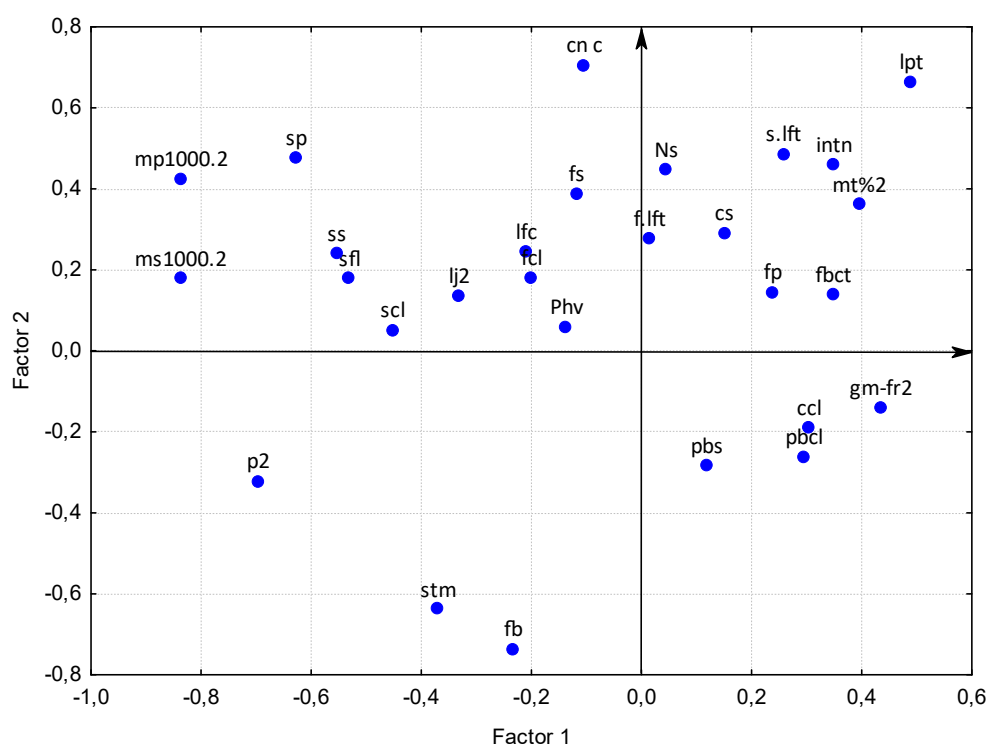


Рис. 2. Факторные нагрузки для 28 хозяйственно ценных признаков арахиса на Кубанской опытной станции ВИР (2019–2021 гг.) (расшифровку символов см. в таблице 3)

Fig. 2. Factor loadings for 28 important agronomic characters in peanut at the Kuban Experiment Station of VIR (2019–2021) (see Table 3 for the explanation of the symbols)

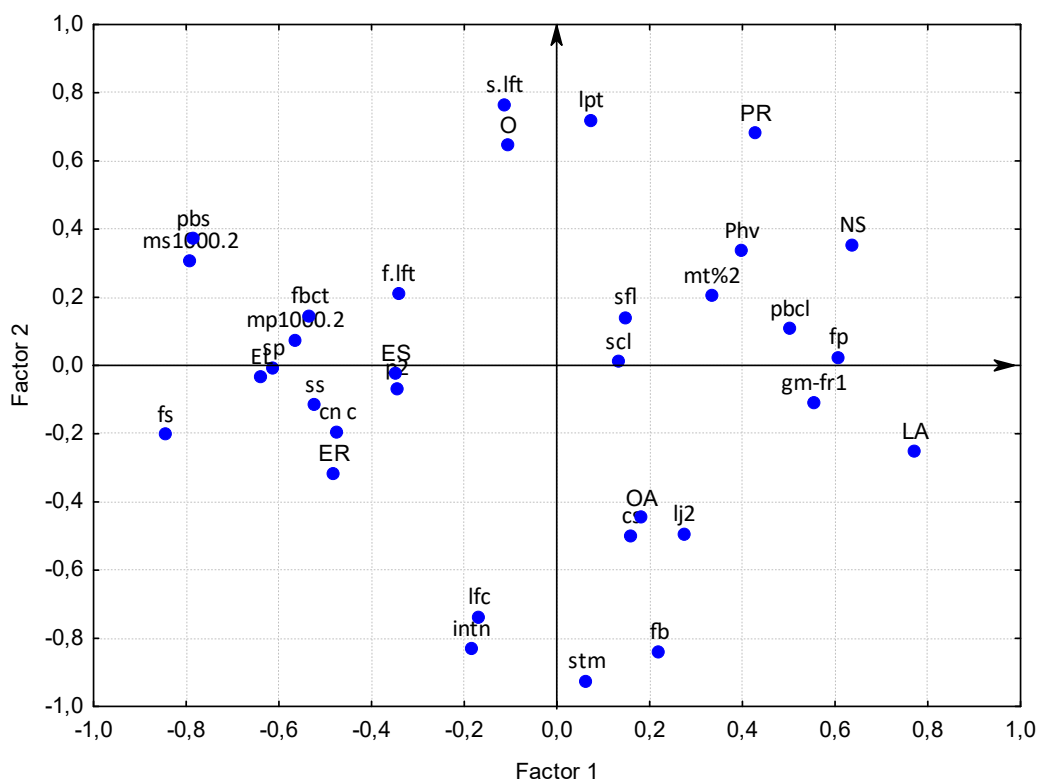


Рис. 3. Факторные нагрузки для 30 хозяйственно ценных признаков арахиса на Кубанской опытной станции ВИР и уровня экспрессии гена *cus* в системе координат первого (F1) и второго фактора (F2)
(расшифровку символов см. в таблице 4)

Fig. 3. Factor loadings for 30 important agronomic characters in peanut at the Kuban Experiment Station of VIR, and the expression level of the *cus* gene in the coordinate system of the first (F1) and second factors (F2)
(see Table 4 for the explanation of the symbols)

Таблица 4. Результаты факторного анализа по методу главных компонент для 33 признаков арахиса

Table 4. Factor values resulting from the factor analysis with the principal component method for 33 characters in peanut

Название признака / Plant character	Символ признака / Symbol	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Варьирование проявления признака / Character manifestation variability
Период «всходы – цветение», дни	gm-fr	0,55	-0,11	-0,07	0,23	26–31,5
Вызреваемость, %	mt%	0,33	0,20	0,14	-0,27	41,4–60,6
Продуктивность, г	p	-0,34	-0,06	0,71	0,13	23,0–61,1
Содержание лузги в бобах, %	lj	0,27	-0,49	0,47	-0,54	30,4–42,7
Масса 1000 семян, г	ms1000	-0,56	0,07	0,54	-0,58	301,0–589,0
Масса 1000 бобов, г	mp1000	-0,79	0,30	0,30	0,04	891,0–1903,0
Величина боба, см	sp	-0,61	-0,01	0,41	0,09	1,5–6,0
Форма боба	fp	0,60	0,02	0,10	0,27	коконообразная вальковато-цилиндрическая вздутая

Таблица 4. Продолжение

Table 4. Continued

Название признака / Plant character	Символ признака / Symbol	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Варьирование проявления признака / Character manifestation variability
Число семян, шт.	Ns	0,63	0,35	0,47	-0,22	1–5
Наличие перехвата	Phv	0,39	0,33	0,67	-0,28	невыраженный слабый средний сильный
Форма семени	fs	-0,84	-0,20	0,02	0,34	округлая удлиненно-овальная овальная
Величина семени, см	ss	-0,52	-0,11	0,11	0,15	0,4–2,0
Окраска семени	cs	0,16	-0,50	0,17	-0,73	светло-розовая розовато-коричневая буро-красная черно-фиолетовая
Форма куста	fb	0,22	-0,84	0,38	-0,14	кустовая полукустовая стелющаяся
Степень выраженности стебля	stm	0,06	-0,92	-0,03	-0,10	слабая средняя сильная
Длина междоузлий, см	intn	-0,18	-0,83	-0,15	-0,10	1,4–8,0
Степень опушения	pbs	-0,78	0,36	-0,11	0,03	слабая средняя сильная
Антоциановая окраска	cn c	-0,47	-0,19	0,457	-0,41	слабая средняя сильная
Величина листочков, см	s.lft	-0,11	0,76	0,35	-0,47	3,0–9,0
Форма листочков	f.lft	-0,34	0,20	0,29	0,68	обратнойцевидная эллиптическая широкоэллиптическая удлиненно-овальная
Окраска листа	lfc	-0,16	-0,74	0,43	0,03	светло-зеленая темно-зеленая
Длина черешка, см	lpt	0,07	0,71	-0,37	-0,19	2,0–10,0
Форма прилистника	fbct	-0,53	0,14	-0,56	-0,19	линейно-ланцетная клевовидная
Величина цветка, см	sfl	0,14	0,13	0,76	0,14	0,5–2,0
Размер чашечки, см	fcl	0,13	0,01	0,87	0,31	0,3–1,0
Опушение чашечки	pbcl	0,50	0,10	-0,28	0,07	слабое среднее сильное

Таблица 4. Окончание

Table 4. The end

Название признака / Plant character	Символ признака / Symbol	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Варьирование проявления признака / Character manifestation variability
Содержание белка, %	PR	0,42	0,68	-0,13	-0,47	17,1-28,62
Содержание масла, %	O	-0,10	0,64	0,25	-0,62	33,4-41,64
Содержание олеиновой жирной кислоты, %	OA	0,18	-0,44	-0,52	-0,36	32,12-42,2
Содержание линолевой жирной кислоты, %	LA	0,77	-0,25	0,11	-0,16	28,45-35,2
Экспрессия гена <i>cis</i> в стебле	ES	-0,34	-0,02	-0,42	-0,50	0,01-2,79
Экспрессия гена <i>cis</i> в корнях	ER	-0,48	-0,32	-0,27	-0,66	0,06-3,14
Экспрессия гена <i>cis</i> в листьях	EL	-0,63	-0,03	-0,01	-0,32	0,06-2,42
Expl.Var		7,12	6,36	5,37	4,40	
Prp.Totl		0,21	0,19	0,16	0,13	

станции ВИР, мы сочли возможным объединить в факторном анализе результаты по экспрессии гена *cis* с данными, полученными на Кубанской ОС ВИР.

Основную часть дисперсии определяют четыре фактора (21% – F1; 19% – F2; 16% – F3; 13% – F4). С первым фактором связаны важные хозяйственно ценные признаки: масса 1000 бобов (-0,79), величина боба (-0,61), содержание линолевой жирной кислоты (0,77), число семян в бобе (0,63), продолжительность периода «всходы – цветение» (0,55), а также некоторые морфологические: форма семени (-0,84), степень опушения (-0,78), форма боба (0,60). Вместе с этими признаками в первом факторе максимальную дисперсию демонстрирует признак экспрессии гена *cis* в листьях (-0,63), что свидетельствует о его взаимосвязи с вышеперечисленными показателями.

Во втором факторе выделяются признаки габитуса растения: степень выраженности стебля (-0,92), форма куста (-0,84), длина междоузлий (-0,83), окраска листа (-0,74), величина листочков (0,76), длина черешка (0,71) и показатели содержания белка и масла в семенах арахиса. Это может свидетельствовать о том, что растения с более развитым габитусом накапливают больше питательных веществ.

Третий фактор объединяет изменчивость морфологических признаков – таких как форма прилистника (-0,56), размер чашечки (0,87), величина цветка (0,76), наличие перехвата на бобе (0,67), а также несет максимальную дисперсию признаков продуктивности и содержания олеиновой жирной кислоты.

Четвертый фактор содержит как морфологические – окраска семени (-0,73), форма листочков (0,68), – так и важные хозяйственно ценные признаки – содержание масла в семенах (-0,62), масса 1000 семян (-0,58), содержание лузги в бобах (-0,54) – вместе с наибольшей дисперсией экспрессии гена *cis* в корнях (-0,66). Нахождение

всех этих признаков в одном факторе однозначно говорит в пользу их взаимосвязи. Таким образом, результаты факторного анализа показывают взаимосвязь экспрессии гена *cis* и некоторых других проанализированных нами признаков арахиса.

Обсуждение

В результате оценки только морфологических и хозяйственно ценных признаков выявлены определенные закономерности. Признаки продуктивности объединяются в один фактор и взаимосвязаны: чем выше масса 1000 бобов, тем больше масса 1000 семян. Бобы крупнее, если больше размер семян, и, соответственно, масса бобов и семян увеличивает продуктивность растения. Объединение в один фактор продолжительности вегетационного периода и признаков продуктивности отмечено только на Кубанской ОС ВИР, что связано с менее благоприятными условиями для арахиса (отсутствие полива, более плотная структура почвы) по сравнению с ПАФНЦ, из-за которых продуктивность сильнее зависит от продолжительности вегетационного периода.

Исследования функционирования природных трансогенов с использованием генетического материала, контрастного по экспрессии генов синтеза опинов, позволяют приблизиться к пониманию их функции клТ-ДНК, поскольку известно, что опины могут секретироваться в окружающую среду из растительных клеток и влиять на микробное сообщество ризосферы.

Питательные вещества из корневых экссудатов растений могут избирательно способствовать колонизации определенными ризобактериями (Wang et al., 2022). Вещества, секретируемые корнями растений, могут разлагаться специфическими бактериями, а образующиеся метаболиты будут способствовать колонизации другими бактериями. Предполагается, что этот эффект может

в значительной степени участвовать в регуляции колонизации корней полезными ризобактериями (Sasse et al., 2018).

Влияние вторичных метаболитов на микробиоту у растений рода *Arachis* L. довольно часто встречается в природе. Органические кислоты в корневых экссудатах арахиса, в том числе лимонная, яблочная и щавелевая, способствуют образованию в его ризосфере бактериальной биопленки штамма ризобактерий *Burkholderia* (Han et al., 2023). Корни арахиса могут чувствовать цианидный стресс, вызываемый соседними растениями, и вырабатывать этилен, чтобы привлечь полезные ризобактерии для приспособления к стрессовой среде (Chen et al., 2020).

Кукумопин-синтаза, предположительно, может влиять на увеличение эффективности фотосинтеза, что объясняет обнаруженную взаимосвязь с уровнем экспрессии гена *cus* в листьях и признаками продуктивности. Так, в исследовании взаимодействий между эндوفитными грибами и растениями-хозяевами (Kong et al., 2024) были получены белки семейства PF18631, которые содержат домен С-концевого спирального пучка кукумопин-синтазы, выделенные из эндوفитных грибов. Некоторые из этих ферментов катализируют синтез триптопина А (1-ацетил-3-карбокси-β-карболина) путем конденсации L-триптофана и метилглиоксала. Триптопин А может способствовать росту растений и, транскрипционно перепрограммируя пути, связанные с фотосинтезом, одновременно увеличивать скорость фотосинтеза на 25%.

Уровень экспрессии гена *cus* в корнях объединяется в одном факторе с такими важными признаками, как процент лузги в бобах, содержание масла и масса 1000 семян. Так как нами показана связь признаков продуктивности друг с другом, можно предположить влияние экспрессии гена, контролирующего синтез кукумопин-синтазы, на урожайность арахиса. Таким образом, наше исследование подтверждает возможность влияния продуктов экспрессии гена синтеза опина на проявление важных для селекции признаков арахиса.

Выводы

Показана тенденция взаимосвязи между высоким уровнем экспрессии гена, кодирующего кукумопин-синтазу, и хозяйственно ценными признаками (продуктивность, продолжительность периода «всходы – цветение», масса 1000 бобов).

References / Литература

Anashchenko A.V., Rostova N.S. Correlation and factor analysis of morphological and agronomic traits in rapeseed (Korrelyatsionny i faktorny analiz morfologicheskikh i khozyaystvennykh priznakov rapsa). *Agricultural Biology*. 1991;26(4):129-135. [in Russian] (Анащенко А.В., Ростова Н.С. Корреляционный и факторный анализ морфологических и хозяйственных признаков рапса. *Сельскохозяйственная биология*. 1991;26(4):129-135).

Barkley N.A., Dean R.E., Pittman R.N., Wang M.L., Holbrook C.C., Pederson G.A. Genetic diversity of cultivated and wild-type peanuts evaluated with M13-tailed SSR markers and sequencing. *Genetical Research*. 2007;89(2):93-106. DOI: 10.1017/s0016672307008695

Bemova V.D., Matveeva T.V. Prospects for the use of natural transgenic cultivated peanut (*Arachis hypogaea* L.) in

breeding. *Ecological Genetics*. 2022;20:35. DOI: 10.17816/ecogen112340

Bertioli D.J., Jenkins J., Clevenger J., Dudchenko O., Gao D., Seijo G. et al. The genome sequence of segmental allo-tetraploid peanut *Arachis hypogaea*. *Nature Genetics*. 2019;51(5):877-884. DOI: 10.1038/s41588-019-0405-z

Bogomaz O.D., Bemova V.D., Mirgorodskii N.A., Matveeva T.V. Evolutionary fate of the opine synthesis genes in the *Arachis* L. genomes. *Biology (Basel)*. 2024;13(8):601. DOI: 10.3390/biology13080601

Brutch N.B. Correlation and factor analysis of some traits of fiber flax. *Research Bulletin of the N.I. Vavilov Institute of Plant Industry*. 1989;188:45-46. [in Russian] (Брutch Н.Б. Корреляционный и факторный анализ некоторых признаков льна-долгунца. *Научно-технический бюллетень Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова*. 1989;188:45-46).

Burlyaeva M.O., Malyshev L.L. Application of factor and discriminant analysis for evaluation of the source material of soybean for green manure yield and differentiation of varieties by direction of utilization. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2013;173:55-67. [in Russian] (Бурляева М.О., Малышев Л.Л. Применение факторного и дисперсионного анализа для оценки исходного материала сои по урожайности зеленой массы и дифференциация сортов по направлениям использования. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2013;173:55-67).

Chen Y., Bonkowski M., Shen Y., Griffiths B.S., Jiang Y., Wang X. et al. Root ethylene mediates rhizosphere microbial community reconstruction when chemically detecting cyanide produced by neighbouring plants. *Microbiome*. 2020;8(1):4. DOI: 10.1186/s40168-019-0775-6

Gavrilova V.A., Anisimova I.N., Alpatieva N.V., Porokhovina E.A. Structuring the genetic collection of sunflower. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(4):130-142. [in Russian] (Гаврилова В.А., Анисимова И.Н., Алпатьева Н.В., Пороховинова Е.А. Структурирование генетической коллекции подсолнечника. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(4):130-142). DOI: 10.30901/2227-8834-2024-4-130-142

Han L., Zhang H., Bai X., Jiang B. The peanut root exudate increases the transport and metabolism of nutrients and enhances the plant growth-promoting effects of *Burkholderia pyrrocinia* strain P10. *BMC Microbiology*. 2023;23(1):85. DOI: 10.1186/s12866-023-02818-9

Kong D., Cui L., Wang X., Wo J., Xiong F. Fungus-derived opine enhances plant photosynthesis. *Journal of Advanced Research*. [preprint] 2024. DOI: 10.1016/j.jare.2024.11.029

Krapovickas A. The origin, variability and spread of the groundnut (*Arachis hypogaea*). In: P.J. Ucko, G.W. Dimbleby (eds). *The Domestication and Exploitation of Plants and Animals*. Chicago: Aldine Pub. Co.; 1969, p.427-442.

Matveeva T.V., Otten L. Widespread occurrence of natural genetic transformation of plants by *Agrobacterium*. *Plant Molecular Biology*. 2019;101(4-5):415-437. DOI: 10.1007/s11103-019-00913-y

Sasse J., Martinoia E., Northen T. Feed your friends: Do plant exudates shape the root microbiome? *Trends in Plant Science*. 2018;23(1):25-41. DOI: 10.1016/j.tplants.2017.09.003

Settaluri V.S., Kandala C.V.K., Puppala N., Sundaram J. Peanuts and their nutritional aspects – A review. *Food and Nutrition Sciences*. 2012;3(12):1644-1650. DOI: 10.4236/fns.2012.312215

Vakhrusheva T.E. Evaluation of the peanut collection (*Arachis hypogaea* L.). Guidelines (Izucheniye kollektsii ara-

khisa (*Arachis hypogaea* L.). Metodicheskiye ukazaniya). St. Petersburg: VIR; 1995. [in Russian] (Бахрушева Т.Е. Изучение коллекции арахиса (*Arachis hypogaea* L.). Методические указания. Санкт-Петербург: ВИР; 1995).

Wang T., Balla B., Kovács S., Kereszt A. *Varietas delectat*: Exploring natural variations in nitrogen-fixing symbiosis research. *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:856187. DOI: 10.3389/fpls.2022.856187

Zhukovsky P.M. Cultivated plants and their relatives: systematics, geography, cytogenetics, immunity, ecology, origin, utilization (Kulturnye rasteniya i ikh sorodichi: sistematika, geografiya, tsitogenetika, immunitet, ekologiya, proiskhozhdeniye, ispolzovaniye). Leningrad: Kolos; 1971. [in Russian] (Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи: систематика, география, цитогенетика, иммунитет, экология, происхождение, использование. Ленинград: Колос; 1971).

Информация об авторах

Виктория Дмитриевна Бемова, младший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, viktoria.bemova@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-9574-0356>

Елизавета Александровна Пороховинова, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, e.porokhovinova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8328-9684>

Тамара Владимировна Якушева, младший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Кубанская опытная станция – филиал ВИР, 352183 Россия, Краснодарский край, Гулькевичский район, п. Ботаника, ул. Центральная, 2, kos-vir@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2661-2377>

Лариса Петровна Подольная, кандидат 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, l.podolnaya@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4962-1989>

Вера Алексеевна Гаврилова, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, v.gavrilova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8110-9168>

Information about authors

Viktoria D. Bemova, Associate Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, viktoria.bemova@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-9574-0356>

Elizaveta A. Porokhovinova, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, e.porokhovinova@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8328-9684>

Tamara V. Yakusheva, Associate Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Kuban Experiment Station – branch of VIR, 2 Tsentralnaya St., Botanika Settlement, Gulkevichsky District, Krasnodar Territory 352183, Russia, kos-vir@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2661-2377>

Larisa P. Podolnaya, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, l.podolnaya@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4962-1989>

Vera A. Gavrilova, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000 Russia, v.gavrilova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8110-9168>

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 28.02.2025; одобрена после рецензирования 10.04.2025; принята к публикации 14.04.2024. The article was submitted on 28.02.2025; approved after reviewing on 10.04.2025; accepted for publication on 14.04.2024.