

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья

УДК 575.1:575.2

DOI: 10.30901/2227-8834-2025-3-187-198



Закон Вавилова в эпоху секвенирования нового поколения: ответы, загадки, подсказки

Е. К. Хлесткина

*Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия***Автор, ответственный за переписку:** Елена Константиновна Хлесткина, director@vir.nw.ru

С момента доклада Н. И. Вавилова в Саратове 4 июня 1920 г. закон гомологических рядов в наследственной изменчивости не только нашел воплощение в селекционной практике при целенаправленном поиске новых источников, но и сыграл важную роль в развитии создаваемой коллекции мировых генетических ресурсов растений. Механизмы, лежащие в основе выявленных рядов, раскрывались с развитием подходов фундаментальной науки: сперва в исследовании цитогенетическими методами, затем в ходе молекулярно-генетического картирования генов и, наконец, с помощью сравнительной геномики в эпоху NGS (секвенирования нового поколения). Очевидным объяснением закона, сформулированного Вавиловым, кажется генетическое сходство организмов, их общее происхождение. При этом, в свете подробно задокументированной на сегодняшний день синтении геномов, закон Вавилова широко используется в исследованиях в области частной генетики культурных растений, а также при создании доноров ценных для селекции признаков. Применяется закон и при улучшении генотипов растений при помощи направленного мутагенеза. В статье приводятся конкретные примеры таких работ, а также примеры, подтверждающие связь гомологических рядов в наследственной изменчивости с синтением геномов. Обсуждаются решенные (или пока еще не решенные) загадки «пробелов» в гомологических рядах или их неожиданного «прерывания» в череде относительно близких таксонов. С накоплением результатов этих исследований выявилось, что нередко в основе гомологических рядов лежит конвергенция, а не синтения. Естественный отбор часто использует разные гены и разные мутации для «достижения» одного и того же результата у разных видов. Такое «быстрое решение» особенно ценно для выживания вида в резко меняющихся условиях окружающей среды. Конвергенция является результатом адаптации к неблагоприятным условиям, когда естественный отбор «использует» ранее нейтральные мутации, которые становятся важными для адаптации в изменившейся среде. Сегодня, сталкиваясь с вызовами меняющегося климата и нестабильных погодных условий, важно применить эти подсказки природы и адаптировать данный механизм для селекции. Обсуждаются возможности применения направленного мутагенеза для создания разнообразия мутантных форм на основе многочисленных неактивных дубликаций генов в геномах культурных растений для дальнейшего тестирования в различных стрессовых условиях. Возможно и целенаправленное перепрограммирование дублицированных копий при помощи редактирования под будущие условия окружающей среды. Однако эта стратегия требует предварительного анализа больших данных, накопленных по геномным и метаболическим сетям, а также фенотипическим данным в различных условиях среды. Частично такие данные уже накоплены при многолетнем изучении коллекции ВИР в различных эколого-географических условиях. Совместные усилия селекционеров, генетиков, биоинформатиков, геномных инженеров, специалистов по генетическим ресурсам растений могут обеспечить реализацию принципиально новой стратегии по улучшению возделываемых растений посредством моделирования естественных процессов адаптации и целенаправленного использования дубликаций генов.

Ключевые слова: большие данные, Н. И. Вавилов, генетика растений, генетические ресурсы растений, геном, дубликации генов, изменение климата, коллекции, конвергенция, направленный мутагенез, секвенирование нового поколения, синтения, технологическое лидерство, эволюция

Благодарности: работа выполнена в рамках госзадания ВИР (FGEM-2025-0009).

Автор благодарит доктора биологических наук Анисимову Ирину Николаевну за ценные замечания и обсуждение в ходе подготовки работы.

Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Хлесткина Е.К. Закон Вавилова в эпоху секвенирования нового поколения: ответы, загадки, подсказки. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(3):187-198. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-3-187-198

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2025-3-187-198

Vavilov's law in the era of next-generation sequencing: answers, puzzles, hints

Elena K. Khlestkina

*N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia***Corresponding author:** Elena K. Khlestkina, director@vir.nw.ru

Since N. I. Vavilov's report in Saratov on June 4, 1920, the Law of Homologous Series in Hereditary Variation has not only found practical application in the targeted search for new sources for breeding, but also played an important role in the development of the global plant genetic resources collection. Mechanisms underlying the series observed were progressively revealed with the development of approaches in fundamental science: first in research with cytogenetic methods, then in the course of molecular genetic mapping of genes, and finally with the help of comparative genomics in the era of Next-Generation Sequencing (NGS). The obvious explanation for the Law formulated by Vavilov seems to be the genetic similarity of organisms, their common origin. At the same time, in light of the currently well-documented synteny of genomes, Vavilov's law is widely used both in special genetics and for creation of donors of traits valuable for breeding. The Law is also applied for improving plant genotypes using targeted mutagenesis. The article provides specific examples of such research, as well as examples confirming the connection between homologous series in hereditary variation and the synteny of genomes. The solved (or not yet solved) puzzles of "gaps" in homologous series or their unexpected "interruption" in a series of relatively close taxa are discussed. It became clear with the accumulation of results of these studies that convergence, not only synteny, often underlies homologous series. Natural selection often uses different genes and different mutations to "achieve" the same result in different species. Such a "quick solution" is especially valuable for species surviving in rapidly changing environmental conditions. Convergence is the result of adaptation to unfavorable conditions, when natural selection "uses" previously neutral mutations that become important for adaptation in a changed environment. Today, faced with the challenges of changing climate and unstable weather conditions, it is important to apply these Nature's hints and adapt this mechanism for breeding. The possibilities of using targeted mutagenesis to make a diversity of mutant forms based on numerous inactive gene duplications in the crop genomes for further testing under various stress conditions are discussed. The editing-based targeted reprogramming of duplicated copies for future environmental conditions is also possible. However, this strategy requires preliminary analysis of big data accumulated on gene and metabolic networks, as well as phenotypic data under various environmental conditions. Some of such data have already been accumulated through long-term studies of the VIR collection under various ecogeographic conditions. Joint efforts of breeders, geneticists, bioinformaticians, genetic engineers, and plant genetic resources experts can ensure the implementation of a fundamentally new strategy for improving cultivated plants by modeling natural adaptation processes and targeted use of gene duplications.

Keywords: big data, N. I. Vavilov, plant genetics, plant genetic resources, genome, gene duplications, climate change, collections, convergence, targeted mutagenesis, next-generation sequencing, synteny, technological leadership, evolution

Acknowledgments: the study was conducted within the framework of the state task assigned to VIR (FGEM-2025-0009). The author is grateful to Dr. Irina N. Anisimova for valuable comments and discussions during the preparation of this review. The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Khlestkina E.K. Vavilov's law in the era of next-generation sequencing: answers, puzzles, hints. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(3):187-198. (In Russ.). DOI: 10.30901/2227-8834-2025-3-187-198

4 июня 1920 г. в Саратове, в Большой физической аудитории Саратовского университета (ныне – Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, СГУ) состоялось значимое для мировой генетики событие. Николай Иванович Вавилов представил сформулированный им закон гомологических рядов в наследственной изменчивости (Vavilov, 1920, 1922). Закон в кратчайшие сроки нашел воплощение в практике при целенаправленном поиске новых источников для селекции (и пополнения ими мировой коллекции генетических ресурсов растений), а затем поступательно раскрывался с развитием подходов фундаментальной науки.

Логическим объяснением наблюдаемых серий было генетическое сходство организмов, их общее происхождение. Вскоре свидетельства этому стали результаты многочисленных цитологических исследований, указывавшие на сходное или кратное число хромосом у близких таксонов (Levitsky, Kuzmina, 1927; Levitsky, 1929; Lewitsky, 1931; Lewitzky, 1940). Затем пришла пора цитогенетических исследований, появились методы дифференциального окрашивания хромосом, которые вместе с другими подходами изучения хромосом дали картину некоторых хромосомных перестроек и дополнили картину общности происхождения тех или иных участков хромосом близких видов и их отличие от более удаленных таксонов (Koller, Zeller, 1976; Naranjo et al., 1987; Naranjo, Fernández-Rueda, 1991).

В 1990-е годы, после появления первых ДНК-маркеров (а именно RFLP – Restriction Fragment Length Polymorphism) и построения первых молекулярных генетических карт, были уже в деталях описаны и перестройки, и колинеарность хромосом разных видов. На рисунке 1 схематически изображен геном ржи (*Secale cereale* L.) в сравнении с геномом гексаплоидной пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Крупные транслокации наблюдаются

в хромосомах 4R, 5R, 6R, 7R, относительно крупные – в хромосомах 2R и 3R (см. рис. 1). Хромосома 1R не содержит перестроек в сравнении с хромосомами первой гомеологической группы пшеницы, тогда как в пределах каждого перестроенного участка остальных хромосом ржи выявлена колинеарность с соответствующим районом (участком) генома пшеницы (Devos et al., 1993).

Аналогичным образом при помощи сравнительного молекулярно-генетического картирования хромосом описаны, например, перестройки и колинеарность перестроенных участков между отдельными хромосомами кукурузы (*Zea mays* L.) и риса (*Oryza sativa* L.) (Ahn, Tanksley, 1993).

Также при помощи молекулярно-генетических методов, начиная с середины 1990-х гг., активно велось картирование генов (например, Paterson, Wing, 1993; Shibaike, 1998; Börner, 2002; Gostimsky et al., 2005; Khlestkina et al., 2009). Сравнение хромосомных карт родственных видов, несущих гены, контролируемые одинаковые признаки, позволило выявить гены-ортологи, контролируемые один и тот же признак у разных видов. На рисунке 2 представлены схемы хромосомных карт пшеницы (*Triticum* L. sp.), ржи и ячменя (*Hordeum vulgare* L.), включающих отдельные гены чувствительности к яровизации (*Vrn*), которые определяют тип развития (яровой / озимый) и сроки цветения. Гены-ортологи были соответствующим образом переименованы, чтобы подчеркнуть принадлежность к одному ортологическому ряду. На рисунке 2 новые названия представлены под первичными обозначениями генов. Такие ряды ортологичных генов очень хорошо объясняют феномен наблюдаемых параллельных рядов изменчивости.

В ряде случаев задокументированные ряды генов, связанные в происхождении с одним предковым геном (что подтверждено колинеарностью хромосом в районе их локализации, а затем и данными, полученными при

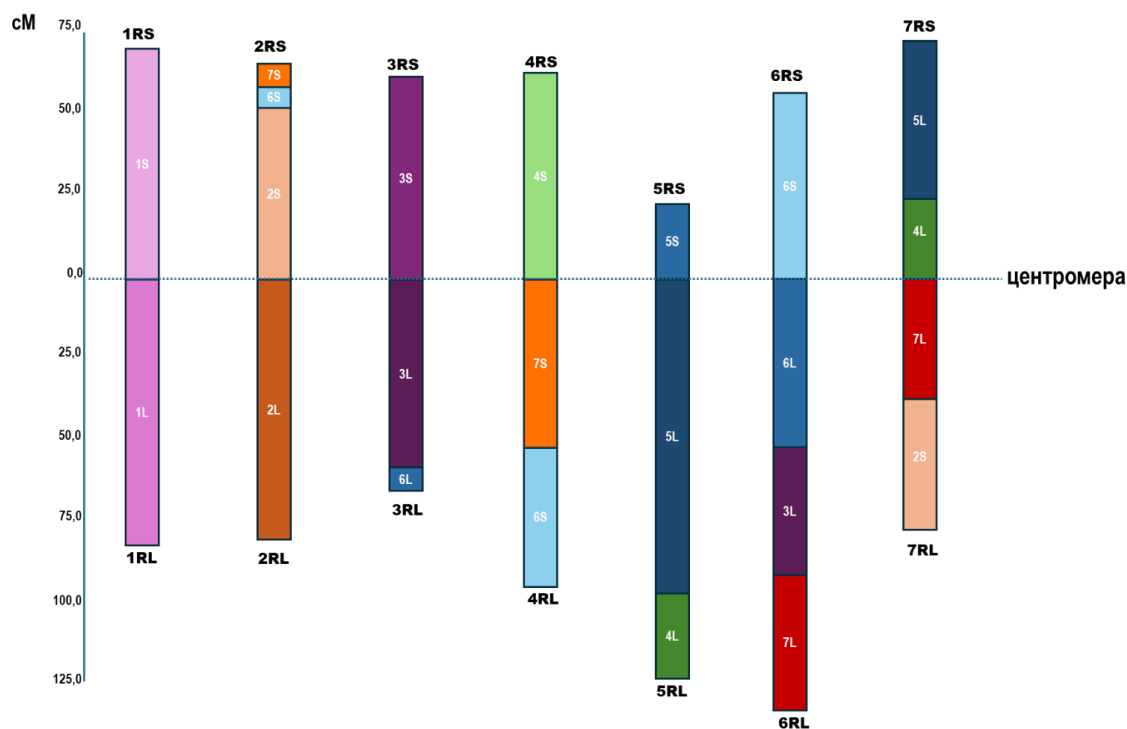


Рис. 1. Перестройка хромосом ржи в сравнении с хромосомами пшеницы (по Devos et al., 1993, с изменениями)
Fig. 1. Rearrangement of rye chromosomes in comparison with wheat chromosomes
 (from Devos et al., 1993, with modifications)

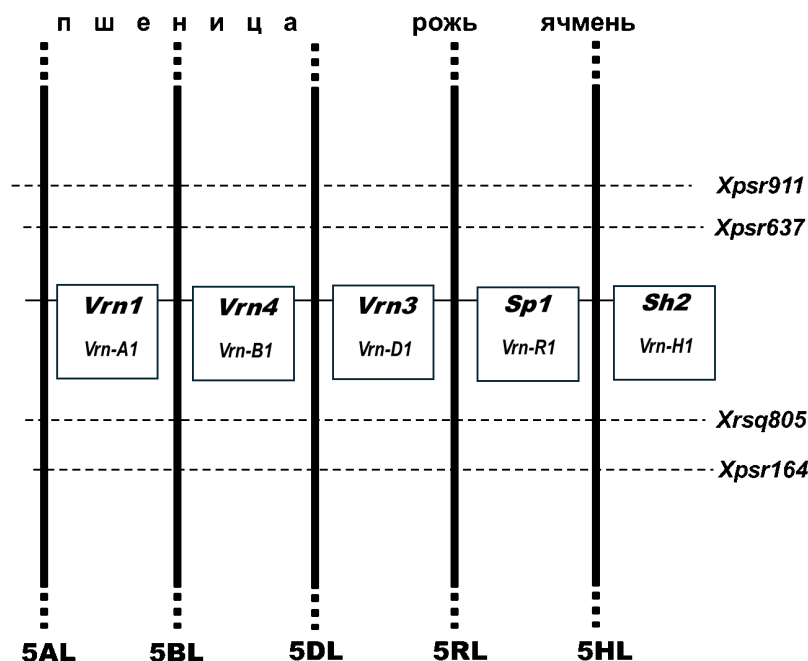


Рис. 2. Схемы хромосомных карт пшеницы, ржи и ячменя с обозначением RFLP-маркеров (справа), хромосом (внизу рисунка) и генов чувствительности к яровизации (вверху в рамках – первичные обозначения, под ними – позже присвоенные синонимы).

Изображено на основе Börner, 2002 (с изменениями)

и <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp>

Fig. 2. Schemes of wheat, rye and barley chromosome maps with designations of RFLP markers (on the right), chromosomes (in the bottom) and genes for vernalization response (the original names are within the frames in the upper part, the later assigned synonyms are underneath).

The image is based on Börner, 2002 (with alterations),

and <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp>

клонировании и секвенировании генов), выходят за пределы трибы. Один из таких примеров – гены, контролирующие накопление антоциановых пигментов в перикарпии зерновки (у пшеницы – *Pp3*, *Purple pericarp*, у риса и кукурузы – генов из семейства *R*: *Ra* риса, *R(Lc)* кукурузы). На рисунке 3 приведены хромосомные карты пшеницы, риса и кукурузы с генами, относящимися к одному ряду.

После 2000 г. наступила реализация крупных проектов, как правило, выполнявшихся международными консорциумами, по секвенированию и сборке полных геномов высших растений. Особое внимание уделено секвенированию важнейших сельскохозяйственных культур. Расшифровка полных геномов ускорила с внедрением методов высокопроизводительного секвенирования (секвенирования нового поколения, NGS – Next-Generation Sequencing) (рис. 4; Glagoleva et al., 2016), дающих возможность быстрого и масштабного определения нуклеотидных последовательностей по сравнению с классическим методом секвенирования по Сэнгеру. Сложный геном аллогексаплоидной пшеницы *T. aestivum* L. был секвенирован позже большинства других культур (IWGSC et al., 2018). Относительно недавно была представлена и полная сборка генома ржи (Rabanus-Wallace et al., 2021).

Сравнение геномов высших растений на основе данных секвенирования нового поколения и дальнейших сборок, во-первых, позволило наглядно проиллюстрировать общее происхождение геномов всех высших растений. Во-вторых, четко обозначились этапы, когда общие предки того или иного крупного таксона проходили по-

липлоидизацию, а затем снова эволюционировали в диплоидные организмы путем крупных перестроек хромосом с последующей неофункционализацией (появлением новой функции у одного из дублированных гомологичных генов), псевдогенизацией (потерей функции гена) и/или полной утратой дублированных копий. Среди видов культурных растений, относящихся к семейству Злаковые (Poaceae), кукуруза (триба Maydeae) относится к числу сравнительно недавно возникших палеополплоидов – неслучайно у нее до сих пор наблюдаются дублированные копии тех генов, которые у ее родичей встречаются в единственном числе. Триба Пшеницевые (Triticeae) представлена недавно возникшими аллополиплоидами с удвоенным числом копий генов у тетраплоидов и утроенным у гексаплоидов (Salse et al., 2009; Abrouk et al., 2010; Pont et al., 2011).

Синтения геномов представителей семейства Злаковые наглядно проиллюстрирована при помощи круговой сравнительной диаграммы, представленной в работе S. Sun et al. (2017). Однако, как оказалось, синтения объясняет отнюдь не все случаи параллелизма в наследственной изменчивости. Отчасти исключения возникают именно в связи с наличием в геномах дублированных копий – как основного материала для возникновения «новой» изменчивости и дальнейшего отбора. Сперва «пробелы» в гомологических рядах (прерывание гомологических рядов генов в череде относительно близких таксонов) рассматривались как головоломки. Затем расшифровка последовательностей генов показала, что некоторые гены приобрели сходную функцию в результате конвергенции, а не синтении. Эти исключе-

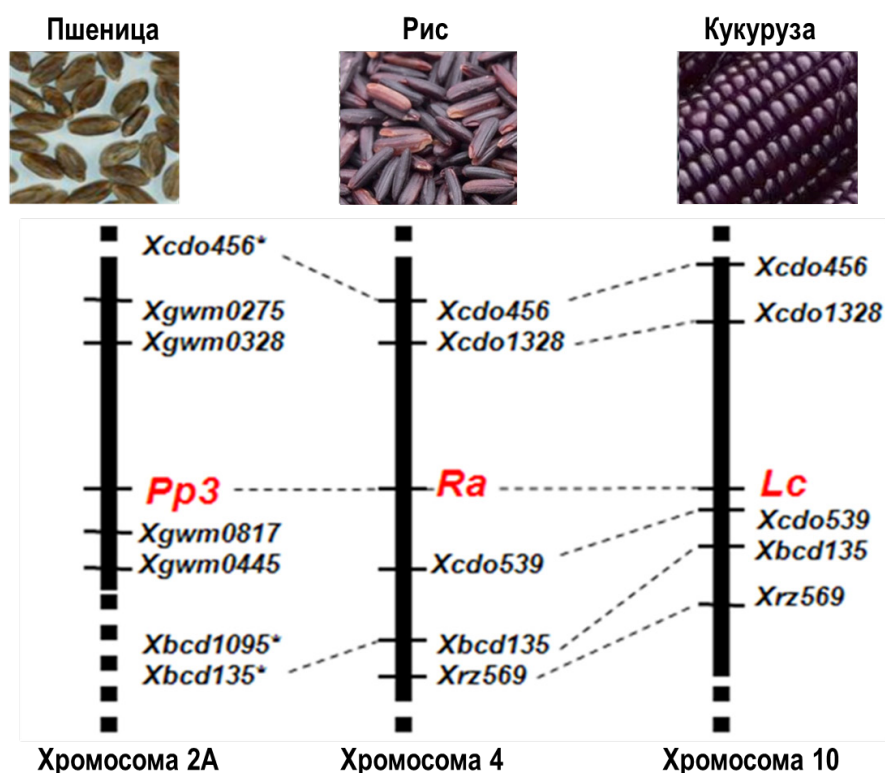


Рис. 3. Схемы хромосомных карт тетраплоидной пшеницы, риса и кукурузы с обозначениями локализации генов, контролирующих синтез антоцианов в перикарпии зерновки и сцепленных с ними маркеров.

Одинаковые маркерные локусы соединены пунктирными линиями.

Схемы составлены на основе данных Khlestkina et al., 2010; Hu et al., 1996; Wang, Shu, 2007

Fig. 3. Schemes of tetraploid wheat, rice and maize chromosome maps with designations of genes for anthocyanin synthesis in the pericarp and the linked markers. Identical marker loci are connected with dashed lines.

The schemes are based on the data by Khlestkina et al., 2010; Hu et al., 1996; Wang, Shu, 2007

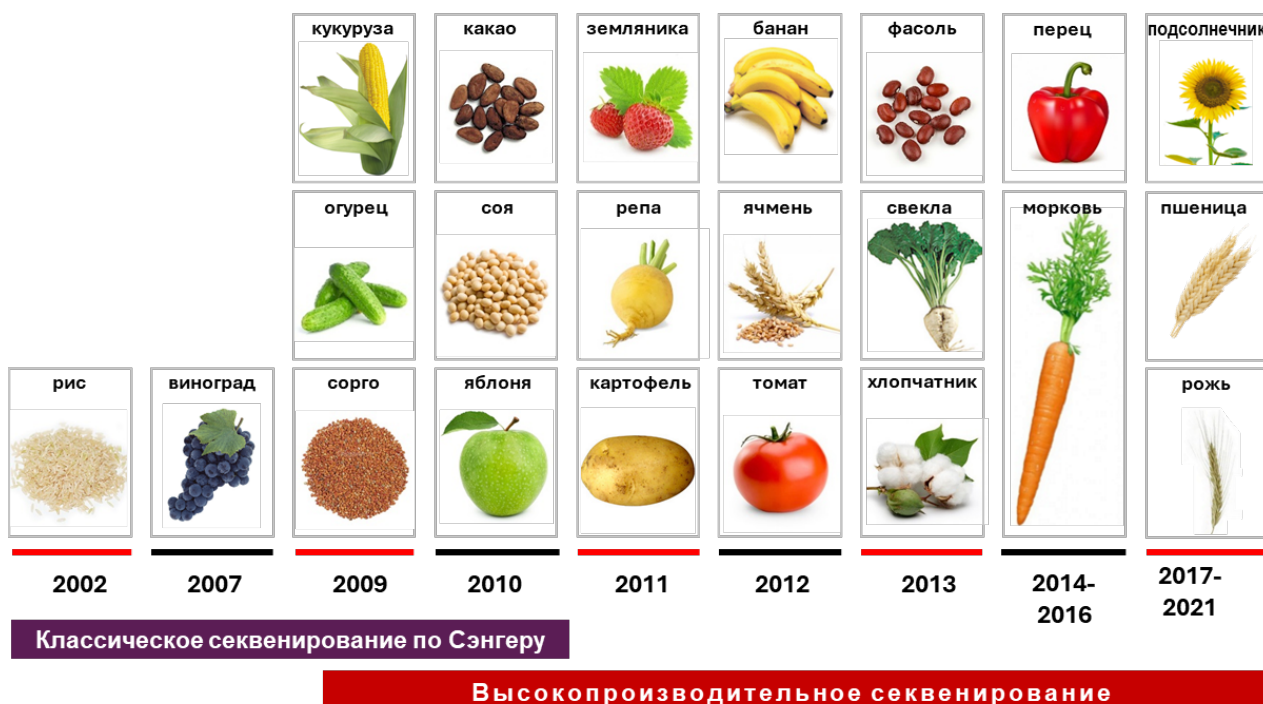


Рис. 4. Хронология секвенирования и сборки полных геномов некоторых основных сельскохозяйственных растений (по Glagoleva et al., 2016, с дополнениями)

Fig. 4. Chronology of sequencing and whole genome assembly for a number of crops (from Glagoleva et al., 2016, with modifications)

ния из правил наглядно демонстрируются на примере генов «Зеленой революции» – генов низкорослости злаков. С изменением агротехнологий в середине XX века для массового производства потребовались растения с коротким прочным стеблем. Источники генов низкорослости (*Reduced height*) для селекции были найдены среди японских сортов. Ими стали 'Norin 10' (гены *Rht1* и *Rht2*) и 'Akakomugi' (ген *Rht8*). Широкое изучение генов короткостебельности выявило среди них гиббереллин-чувствительные и нечувствительные, что указывало на два ожидаемых гомологических ряда в наследственной изменчивости по этому признаку (Khlestkina et al., 2020). Однако после расшифровки последовательностей генов обнаружено, что таких рядов как минимум три (рис. 5). Сравним ряды генов, которые обеспечивают гиббереллин-зависимую низкорослость. У пшеницы, ячменя, ржи и риса гены, контролирующие синтез одного и того же соединения – гиббереллина, мутации по которым обеспечивают низкорослость, делятся на две группы. У пшеницы и ржи эти гены, обозначенные *Rht12* и *Ddw1*, вызывают повышение экспрессии фермента 2-оксидазы гибберелловой кислоты (ГК), что приводит к низкорослости, поскольку в качестве субстрата этот фермент использует активную форму ГК, расходуя ее (рис. 6). В результате гиббереллина не хватает для обеспечения нормального роста стебля. У риса и ячменя гены, обозначенные *Sd1* и *Denso/Sdw1*, кодируют фермент 20-оксидазу гибберелловой кислоты – фермента, необходимого для синтеза гиббереллина. В присутствии мутантных аллелей *sd1* и *denso/sdw1* гормон не синтезируется (см. рис. 6).

Итак, гены разные, тип мутаций разный (в первом случае gain-of-function, во втором – loss-of-function), а результат на уровне фенотипа одинаков – низкорослые формы. Это типичный пример конвергенции. По-видимому, у пшеницы не закрепился такой же механизм, как у риса и ячменя, из-за наличия дублированных копий в геноме гексаплоидного вида. Вероятность встретить

мутант пшеницы, у которого бы все копии гена, кодирующего фермент 20-оксидазу гибберелловой кислоты, несли мутации по типу loss-of-function, ничтожна.

Еще один пример признаков, контролируемых ортологичными генами, – черная и коричневая окраска колоса у злаков. В пределах рода *Triticum*, а также у рода *Aegilops* L. (эгилопс) наблюдаются ортологичные гены *Bg* (*Black glume*) и *Rg* (*Red glume*), определяющие черную и красную окраску колоса. В 2010 г. (Khlestkina, 2010) на основе экспериментального анализа (изучения экспрессии структурных генов биосинтеза флавоноидов) было высказано предположение: гены *Bg* и *Rg* регулируют синтез фенольных соединений флорафенов. Позже это было подтверждено для одного из ортологов и показано, что регуляторный ген относится к семейству генов, кодирующих транскрипционные факторы R2R3-MYB (Abrouk et al., 2021).

На рисунке 7 изображены схемы хромосомных карт различных видов пшеницы и ячменя, обозначающих локализацию генов, контролирующих черную окраску колоса (у пшеницы за счет черной окраски колосковых чешуй – *Bg*, *Black glume*; у ячменя за счет черной окраски цветковой чешуи и перикарпия – *Blp*, *Black lemma and pericarp*). Видно, что у четырех видов пшеницы – гексаплоидного *Triticum aestivum*, диплоидного *T. monococcum* L. и тетраплоидных *T. timopheevii* Zhuk. и *T. durum* Desf. – гены *Bg* составляют ортологичный ряд.

Хромосомные карты ячменя *Hordeum vulgare*, относящегося к трибе Пшеницевые, имеют почти полную коленарность с таковыми пшеницы. Гены ячменя и пшеницы часто составляют общие ряды ортологичных генов. Тем не менее ген *Blp*, определяющий черную окраску колоса ячменя, картирован не в коротком, а в длинном плече хромосомы 1Н (см. рис. 7). Локус *Blp* долго оставался нерасшифрованным. На основе сравнительного транскриптомного анализа изогенных линий ячменя, различающихся по аллелям локуса *Blp*, было выдвинуто предположение, что ген *Blp* связан с накоплением и окисле-

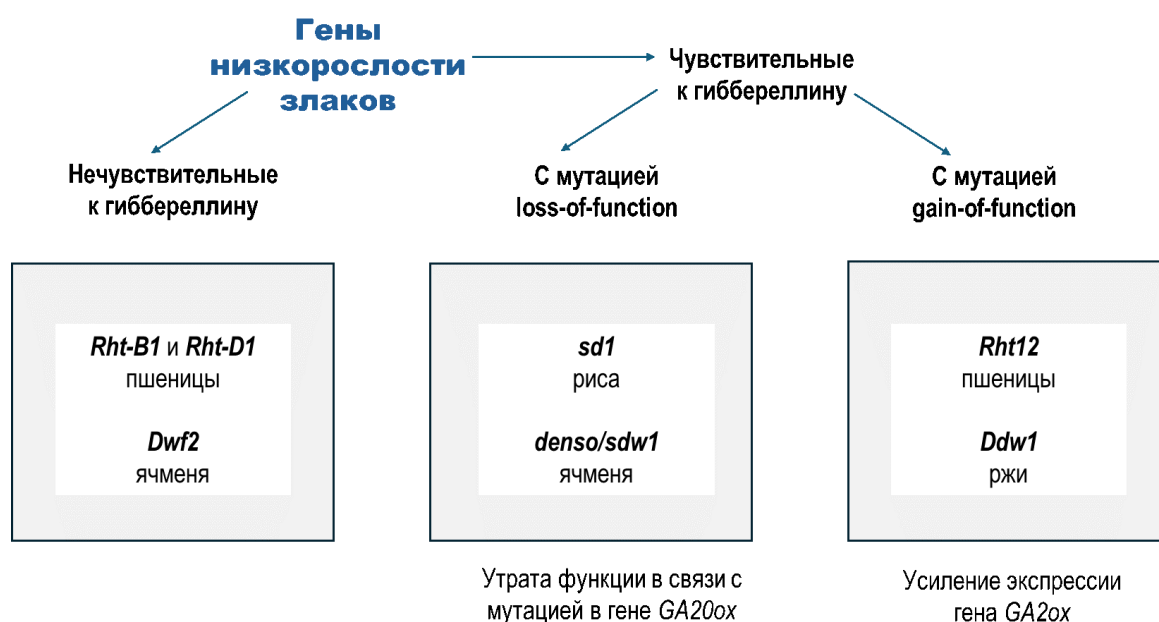


Рис. 5. Группы генов низкорослости у злаков. Схема составлена на основе анализа данных Ashikari et al., 2002; Jia et al., 2009; Ford et al., 2018; Sun L. et al., 2019

Fig. 5. Groups of dwarfing genes in cereals crops. The scheme is based on the data analysis by Ashikari et al., 2002; Jia et al., 2009; Ford et al., 2018; Sun L. et al., 2019

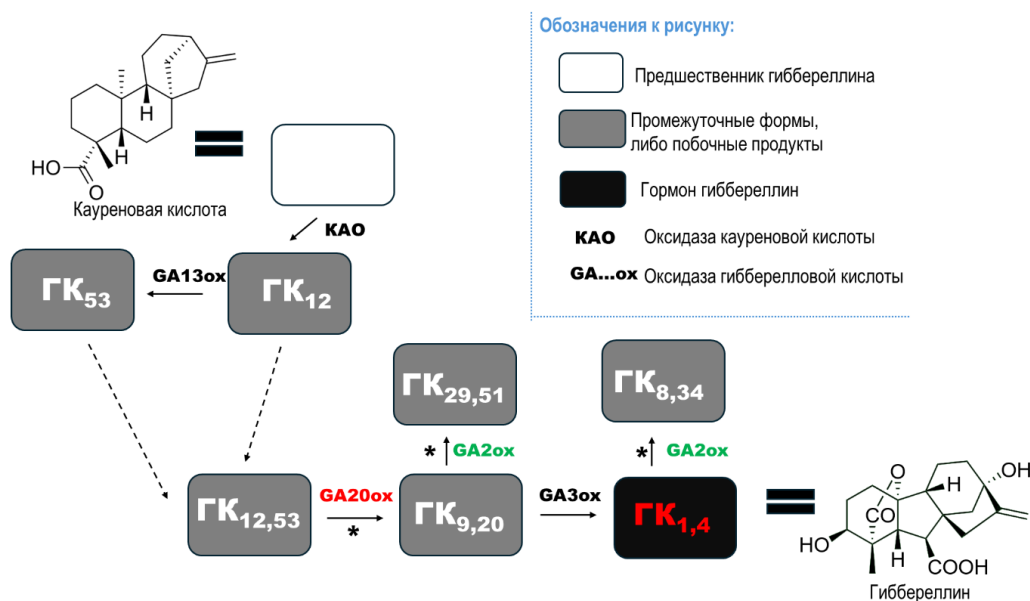


Рис. 6. Схема синтеза гиббереллинов. Основные ферменты и изменения, которые приводят к низкорослости, отмечены звездочкой. Схема составлена на основе анализа данных Ashikari et al., 2002; Jia et al., 2009; Ford et al., 2018; Sun L. et al., 2019

Fig. 6. Scheme of gibberellin biosynthesis. Major enzymes and alterations leading to dwarfism are marked with an asterisk. The scheme is based on the data analysis by Ashikari et al., 2002; Jia et al., 2009; Ford et al., 2018; Sun L. et al., 2019

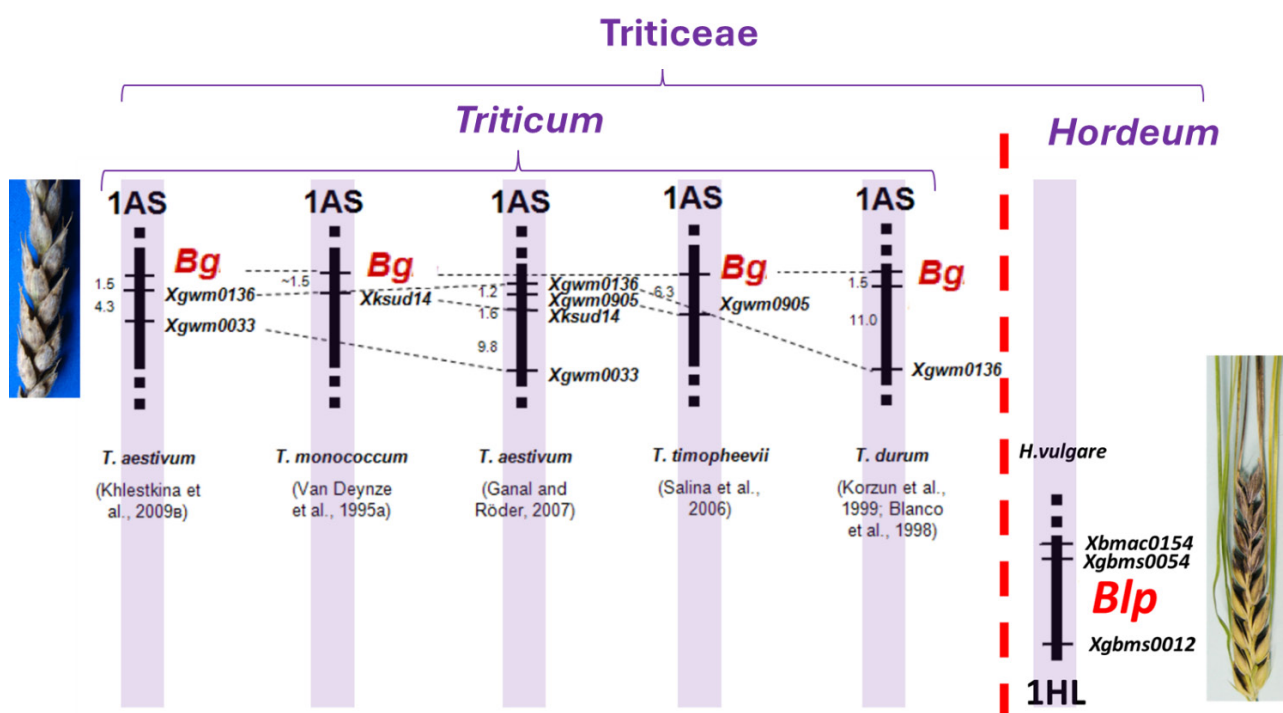


Рис. 7. Схемы хромосомных карт различных видов пшеницы и ячменя с обозначениями локализации генов, контролирующих черную окраску колоса. Одинаковые маркерные локусы соединены пунктирными линиями. 1AS – короткое плечо хромосомы 1A у разных видов пшеницы; 1HL – длинное плечо хромосомы 1H ячменя. Схема составлена на основе анализа данных Khlestkina et al., 2009; Van Deynze et al., 1995; Ganal, Röder, 2007; Salina et al., 2006; Korzun et al., 1999; Blanco et al., 1998; Glagoleva et al., 2017

Fig. 7. Schemes of genetic linkage maps for wheat species and barley with designations of genes for black ear. Identical marker loci are connected with dashed lines. 1AS is the short arm of chromosome 1A in wheat species; 1HL is the long arm of chromosome 1H in barley. The scheme is based on the data analysis by Khlestkina et al., 2009; Van Deynze et al., 1995; Ganal, Röder, 2007; Salina et al., 2006; Korzun et al., 1999; Blanco et al., 1998; Glagoleva et al., 2017

нием фенольных соединений (Glagoleva et al., 2017). Оно согласовывалось с результатами анализа пигментов, который, кроме подтверждения фенольной природы окрашивающих колос веществ, позволил еще и установить, что этот черный пигмент относится к меланинам (Shoeva et al., 2020). Были открыты новые клеточные структуры, названные меланопластами, которые присутствуют только в клетках тканей растений, накапливающих меланины (Shoeva et al., 2020). И, наконец, B. Li et al. (2024) показали, что ген *Blp* ячменя (*HvBlp*) кодирует транспортер тирозина (что согласуется с данными о меланиновой природе изучаемого пигмента) и гомологичен гену *OsBh4* риса, имеющему такую же функцию (черная окраска перикарпия и чешуй). Однако *HvBlp* и *OsBh4* – не ортологи. *HvBlp* произошел из тандемной дупликации, не встречающейся у риса (Li B. et al., 2024). Таким образом, черная окраска колоса пшеницы и ячменя объясняется конвергентным сходством, черная окраска перикарпия и чешуй ячменя и риса – тоже пример конвергентного сходства.

Примеры, когда естественный отбор использует разные гены и разные мутации для «достижения» одного и того же результата у разных видов, встречается широко. Один из ярких примеров – гены, кодирующие антифризные белки. Эти белки служат устойчивости организмов к замерзанию. Многие организмы приобрели это приспособление в ходе эволюции независимо. Белки-антифризы эволюционировали у них из разных исходных генов, но в результате все они имеют сходные свойства и сходный принцип организации: это небольшие белки с плоской поверхностью, богатой аминокислотой треонином. «Треониновые» белки нужны для

связывания с поверхностью кристаллов льда (Goodsell, 2009).

Конвергенция является результатом адаптации к неблагоприятным условиям, когда естественный отбор «использует» ранее нейтральные мутации, ставшие важными для адаптации в изменившейся среде. Изменение условий требует «быстрых решений», которые возможны при наличии выбора готового материала в виде дупликаций генов, случайно накопивших мутации, оказавшиеся полезными в новых условиях (рис. 8).

Сегодня, сталкиваясь с вызовами меняющегося климата и нестабильных погодных условий, важно применить эти подсказки природы и адаптировать данный механизм для селекции. При этом в свете подробно задокументированной на сегодняшний день синтении геномов закон Вавилова широко используется в частной генетике, для создания доноров ценных генов, предоставляемых затем из коллекций (например, из коллекции ВИР) по заявкам селекционеров. Применяется закон и при улучшении генотипов растений при помощи направленного мутагенеза. Именно благодаря явлению синтении множество работ базируются на данных, ранее полученных на удобных модельных объектах, каким для растений является *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. со своим маленьким геномом и коротким жизненным циклом. Быстро полученные на модельном объекте знания применяются для развития исследований на сложных объектах, в частности хозяйственно значимых видах. На основе синтении осуществляется и поиск генов-мишеней для редактирования. Пример практического применения закона Вавилова в наши дни – это растения, отредактиро-

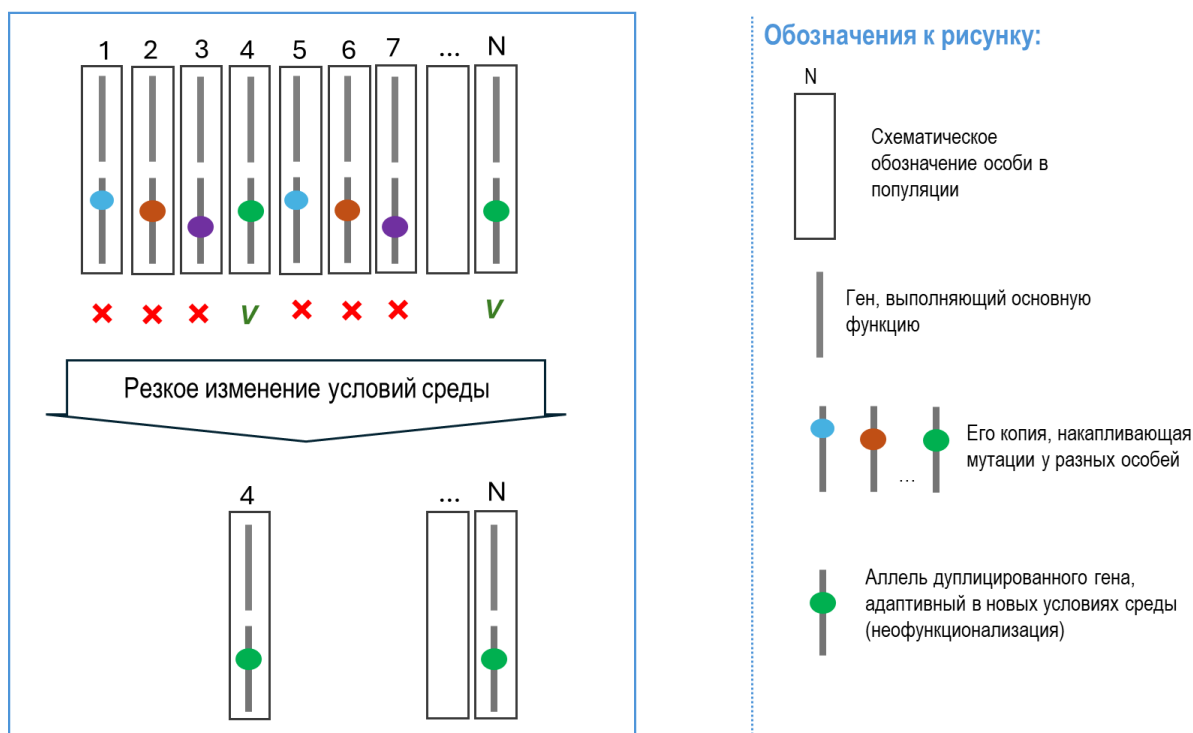


Рис. 8. Схематическое изображение механизма адаптации в меняющихся условиях среды за счет дупликаций генов и накопившихся в них нейтральных мутаций, некоторые из которых становятся адаптивными в новых условиях (гипотетическая адаптивная мутация обозначена зеленым цветом)

Fig. 8. Schematic representation of the mechanism of adaptation to changing environmental conditions due to gene duplications and neutral mutations accumulated in them, some of which become adaptive under new conditions (the hypothetical adaptive mutation is highlighted in green)

ванные по одному и тому же гену (Korotkova et al., 2017, 2019; Kuluev et al., 2022; Ukhatova et al., 2023).

Интересен пример с геном *Mlo* (*Mildew locus O*), нокаут которого обеспечивает устойчивость к мучнистой росе. Мутация *mlo* у диплоидных видов, например у ячменя, была описана довольно давно (Jørgensen, 1992). После получения мутанта ячменя по данному гену путем индуцированного мутагенеза пытались таким же способом получить и мутант пшеницы мягкой. Позже стало ясно, почему попытки получить мутант пшеницы были неудачными. У аллогексаплоидной пшеницы три копии гена *Mlo*. Вероятность получить одновременно в одном и том же растении мутации сразу в трех копиях гена *Mlo* была ничтожна. Тем не менее при помощи направленного мутагенеза с использованием геномного редактирования удалось нокаутировать все копии этого гена у пшеницы мягкой и получить генотип с повышенной устойчивостью к мучнистой росе (Wang et al., 2014). Впоследствии *mlo*-мутанты были получены при помощи редактирования у томата (Nekrasov et al., 2017), винограда (Malnouy et al., 2016) и других видов.

Еще один пример – целенаправленная замена определенных аминокислотных остатков в продукте гена *ALS* (кодирует фермент ацетолактатсинтазу) риса (Sun Y. et al., 2016), сои (Li Z. et al., 2015), кукурузы (Svitashev et al., 2015), картофеля (Butler et al., 2016) повышала устойчивость к гербициду хлорсульфурону. Это тоже ряд мутаций, искусственно созданных параллельно у нескольких видов.

Поиск новых мишеней для низкорослости злаков также привел к созданию мутаций по гену *DEP1* (*DENSE and ERECT PANICLE*) параллельно у пшеницы и риса при помощи технологии CRISPR/Cas9 (Li M. et al., 2016; Zhang et al., 2016; Zheng et al., 2016).

Таким образом, сегодня очевидный и уже применяемый путь практической реализации вавилонского закона – это работа с генами-ортологами для создания путем генетического редактирования нужных полезных мутаций, которые мы наблюдаем у одного вида и можем спланировать и получить подобные мутации у других видов. Тем не менее набор таких потенциальных генов-мишеней все еще ограничен (Ukhatova et al., 2023). По крайней мере, он недостаточен для кардинальных изменений свойств, связанных с адаптацией к резко меняющимся условиям среды. В изменившихся условиях адаптации нередко содействуют гены, нейтральные мутации в которых накапливались в течение оптимального периода. Их источник – дубликации.

Особенно ценен указанный выше механизм для организмов, ведущих прикрепленный образ жизни, – для растений. Именно их геномы изобилуют дубликациями генов благодаря полиплоидизации. Возможно ли при помощи направленного мутагенеза создать на основе многочисленных функционально неактивных дублицированных генов в геномах культурных растений разнообразие мутантных форм для дальнейшего тестирования в различных стрессовых условиях? Или даже целенаправленно перепрограммировать дублицированные копии при помощи редактирования под будущие условия окружающей среды? Последнее, однако, требует предварительного анализа больших данных, накопленных по геномным и метаболическим сетям, а также фенотипических данных в различных условиях среды (например, данных, накопленных при многолетнем изучении коллекции ВИР в различных эколого-географических условиях). Инструменты редактирования позволяют

сегодня вносить мутации, не затрагивая гены, имеющие почти полную идентичность. Дело за развитием комплексного анализа больших данных, включая «исторические» данные. Генетические технологии позволяют расшифровывать гены сельскохозяйственных растений, используемых в периоды, когда климат менялся в сторону резкого потепления (Semilet et al., 2023, 2024).

Полагаем, что в будущем, с возрастанием вызовов, которые приносят климатические изменения, совместные усилия селекционеров, генетиков, биоинформатиков, геномных инженеров, специалистов по генетическим ресурсам растений смогут обеспечить реализацию принципиально новой стратегии к улучшению возделываемых растений посредством моделирования естественных процессов адаптации и целенаправленного использования дубликаций генов.

References / Литература

- Abrouk M., Athiyannan N., Müller T., Pailles Y., Stritt C., Roulin A.C. et al. Population genomics and haplotype analysis in spelt and bread wheat identifies a gene regulating glume color. *Communications Biology*. 2021;4(1):375. DOI: 10.1038/s42003-021-01908-6
- Abrouk M., Murat F., Pont C., Messing J., Jackson S., Faraut T. et al. Palaeogenomics of plants: Synteny-based modelling of extinct ancestors. *Trends in Plant Science*. 2010;15(9):479-487. DOI: 10.1016/j.tplants.2010.06.001
- Ahn S., Tanksley S.D. Comparative linkage maps of the rice and maize genomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1993;90(17):7980-7984. DOI: 10.1073/pnas.90.17.7980
- Ashikari M., Sasaki A., Ueguchi-Tanaka M., Itoh H., Nishimura A., Datta S. et al. Loss-of-function of a rice gibberellin biosynthetic gene, *GA20 oxidase* (*GA20ox-2*), led to the rice 'green revolution'. *Breeding Science*. 2002;52(2):143-150. DOI: 10.1270/jsbbs.52.143
- Blanco A., Bellomo M.P., Cenci A., De Giovanni C., D'Ovidio R., Iacono E. et al. A genetic linkage map of durum wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 1998;97(5):721-728. DOI: 10.1007/s001220050948
- Börner A. Gene and genome mapping in cereals. *Cellular and Molecular Biology Letters*. 2002;7(2A):423-429.
- Butler N.M., Baltes N.J., Voytas D.F., Douches D.S. Geminivirus-mediated genome editing in potato (*Solanum tuberosum* L.) using sequence-specific nucleases. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7:1045. DOI: 10.3389/fpls.2016.01045
- Devos K.M., Atkinson M.D., Chinoy C.N., Francis H.A., Harcourt R.L., Koebner R.M. et al. Chromosomal rearrangements in the rye genome relative to that of wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 1993;85(6-7):673-680. DOI: 10.1007/BF00225004
- Ford B.A., Foo E., Sharwood R., Karafiatova M., Vrána J., MacMillan C. et al. *Rht18* semidwarfism in wheat is due to increased *GA2-oxidaseA9* expression and reduced GA content. *Plant Physiology*. 2018;177(1):168-180. DOI: 10.1104/pp.18.00023
- Ganal M., Röder M.S. Microsatellite and SNP markers in wheat breeding. In: R.K. Varshney, R. Tuberosa (eds). *Genomics-Assisted Crop Improvement. Vol. 2. Genomics Applications in Crops*. Dordrecht: Springer; 2007. p.1-24. DOI: 10.1007/978-1-4020-6297-1_1
- Glagoleva A.Y., Shmakov N.A., Shoeva O.Y., Vasiliev G.V., Shatskaya N.V., Börner A. et al. Metabolic pathways and genes identified by RNA-seq analysis of barley near-isogenic lines differing by allelic state of the *Black lemma* and

- pericarp (*Blp*) gene. *BMC Plant Biology*. 2017;17 Suppl 1:182. DOI: 10.1186/s12870-017-1124-1
- Glagoleva A.Y., Shoeva O.Y., Khlestkina E.K. Structural and functional divergence of homoeologous genes in allopolyploid plant genomes. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2016;20(6):823-831. [in Russian] (Глаголева А.Ю., Шоева О.Ю., Хлесткина Е.К. Структурно-функциональная дивергенция гомеологичных генов в аллополиплоидном геноме растений. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2016;20(6):823-831). DOI: 10.18699/VJ16.204
- Goodsell D. Molecule of the month: Antifreeze proteins. RCSB PDB Protein Data Bank; 2009. DOI: 10.2210/rcsb_pdb/mom_2009_12
- Gostimsky S.A., Kokaeva Z.G., Konovalov F.A. Studying plant genome variation using molecular markers. *Russian Journal of Genetics*. 2005;41(4):378-388. [in Russian] (Гостимский С.А., Кокаева З.Г., Коновалов Ф.А. Изучение организации и изменчивости генома растений с помощью молекулярных маркеров. *Генетика*. 2005;41(4):480-492). DOI: 10.1007/s11177-005-0101-1
- Hu J., Anderson B., Wessler S.R. Isolation and characterization of rice *R* genes: Evidence for distinct evolutionary paths in rice and maize. *Genetics*. 1996;142(3):1021-1031. DOI: 10.1093/genetics/142.3.1021
- IWGSC; Appels R., Eversole K., Stein N., Feuillet C., Keller B. et al. Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome. *Science*. 2018;361(6403):7181. DOI: 10.1126/science.aar7191
- Jia Q., Zhang J., Westcott S., Zhang X.Q., Bellgard M., Lance R. et al. GA-20 oxidase as a candidate for the semidwarf gene *sdw1/denso* in barley. *Functional and Integrative Genomics*. 2009;9(2):255-262. DOI: 10.1007/s10142-009-0120-4
- Jørgensen J.H. Discovery, characterization and exploitation of *Mlo* powdery mildew resistance in barley. *Euphytica*. 1992;63(1-2):141-152. DOI: 10.1007/BF00023919
- Khlestkina E.K. Regulatory-target gene relationships in allopolyploid and hybrid genomes. In: K.V. Urbano (ed.). *Advances in Genetics Research*. Vol. 3. Hauppauge, NY: NOVA Science Publishers, Inc.; 2010. p.311-328.
- Khlestkina E.K., Röder M.S., Börner A. Mapping genes controlling anthocyanin pigmentation on the glume and pericarp in tetraploid wheat (*Triticum durum* L.). *Euphytica*. 2010;171(1):65-69. DOI: 10.1007/s10681-009-9994-4
- Khlestkina E.K., Salina E.A., Pshenichnikova T.A., Röder M.S., Börner A. Glume coloration in wheat: Allelism test, consensus mapping and its association with specific microsatellite allele. *Cereal Research Communications*. 2009;37(1):37-43. DOI: 10.1556/CRC.37.2009.1.5
- Khlestkina E.K., Shvachko N.A., Zavarzin A.A., Börner A. Vavilov's series of "green revolution" genes. *Russian Journal of Genetics*. 2020;56(11):1371-1380. DOI: 10.1134/S1022795420110046
- Koller O.L., Zeller F.J. The homoeologous relationships of rye chromosomes 4R and 7R with wheat chromosomes. *Genetics Research*. 1976;28(2):177-188. DOI: 10.1017/S0016672300016852
- Korotkova A.M., Gerasimova S.V., Khlestkina E.K. Current achievements in modifying crop genes using CRISPR/Cas system. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(1):29-37. DOI: 10.18699/VJ19.458
- Korotkova A.M., Gerasimova S.V., Shumny V.K., Khlestkina E.K. Crop genes modified using CRISPR/CAS system. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017;21(2):250-258. [in Russian] (Короткова А.М., Герасимова С.В., Шумный В.К., Хлесткина Е.К. Гены сельскохозяйственных растений, модифицированные с помощью системы CRISPR/Cas. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2017;21(2):250-258). DOI: 10.18699/VJ17.244
- Korzun V., Roder M.S., Wendehake K., Pasqualone A., Lotti C., Ganai M.W. et al. Integration of dinucleotide microsatellites from hexaploid bread wheat into a genetic linkage map of durum wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 1999;98:1202-1207. DOI: 10.1007/s001220051185
- Kuluev B.R., Mikhailova E.V., Kuluev A.R., Galimova A.A., Zaikina E.A., Khlestkina E.K. Genome editing in species of the tribe Triticeae with the CRISPR/Cas system. *Molecular Biology*. 2022;56(6):949-968. [in Russian] (Кулуев Б.Р., Михайлова Е.В., Кулуев А.Р., Галимова А.А., Заикина Е.А., Хлесткина Е.К. Редактирование геномов представителей трибы Пшеницевые с использованием системы CRISPR/CAS. *Молекулярная биология*. 2022;56(6):949-968). DOI: 10.31857/S0026898422060155
- Levitsky G.A. The progress of genetical cytology and its application to cultivated plants. In: *The Recent Attainments and Prospects in the Domain of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. Leningrad; 1929. p.87-98. [in Russian] (Левитский Г.А. Успехи генетической цитологии и ее применение к культурным растениям. В кн.: *Достижения и перспективы в области прикладной ботаники, генетики и селекции*. Ленинград, 1929. С.87-98).
- Levitsky G.A., Kuzmina N.E. Karyological investigations on the systematics and phylogenetics of the genus *Festuca*. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1927;17(3):3-36. [in Russian] (Левитский Г.А., Кузьмина Н.Е. Кариологический метод в систематике и филогенетике рода *Festuca* (подр. *Eu-Festuca*). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1927;17(3):3-36).
- Lewitzky G.A. Review of investigations performed at the Cytological Laboratory of the Institute of Plant-Industry in USSR (former Inst. of Applied Botany & New Cultures), 1927-1930. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 1931;27(1):9-17. [in Russian] (Левитский Г.А. Обзор работ цитологической лаборатории Всесоюзного института растениеводства (бывш. Институт прикладной ботаники и новых культур), 1927-1930. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1931;27(1):9-17).
- Lewitzky G.A. The karyotypes of some pairs of related forms of plants. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 1940;25(4-5):292-296. [in Russian] (Левитский Г.А. Кариотипы некоторых пар родственных форм растений. *Ботанический журнал*. 1940;25(4-5):292-296).
- Li B., Jia Y., Xu L., Zhang S., Long Z., Wang R. et al. Transcriptional convergence after repeated duplication of an amino acid transporter gene leads to the independent emergence of the black husk/pericarp trait in barley and rice. *Plant Biotechnology Journal*. 2024;22(5):1282-1298. DOI: 10.1111/pbi.14264
- Li M., Li X., Zhou Z., Wu P., Fang M., Pan X. et al. Reassessment of the four yield-related genes *Gn1a*, *DEP1*, *GS3*, and *IPA1* in rice using a CRISPR/Cas9 system. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7:377. DOI: 10.3389/fpls.2016.0037
- Li Z., Liu Z.B., Xing A., Moon B.P., Koellhoffer J.P., Huang L. et al. Cas9-guide RNA directed genome editing in soybean. *Plant Physiology*. 2015;169(2):960-970. DOI: 10.1104/pp.15.00783
- Malnoy M., Viola R., Jung M.H., Koo O.J., Kim S., Kim J.S. et al. DNA-Free genetically edited grapevine and apple protoplast using CRISPR/Cas9 ribonucleoproteins. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7:1904. DOI: 10.3389/fpls.2016.01904

- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J., Rogers J., Morris C., Appels R., Xia X.C. Catalogue of gene symbols for wheat: [website]. Available from: <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp> [accessed Jun. 06, 2025].
- Naranjo T., Fernández-Rueda P. Homoeology of rye chromosome arms to wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 1991;82(5):577-586. DOI: 10.1007/BF00226793
- Naranjo T., Roca A., Goicoechea P.G., Giraldez R. Arm homoeology of wheat and rye chromosomes. *Genome*. 1987;29(6):873-882. DOI: 10.1139/g87-149
- Nekrasov V., Wang C., Win J., Lanz C., Weigel D., Kamoun S. Rapid generation of a transgene-free powdery mildew resistant tomato by genome deletion. *Scientific Reports*. 2017;7(1):482. DOI: 10.1038/s41598-017-00578-x
- Paterson A.H., Wing R.A. Genome mapping in plants. *Current Opinion in Biotechnology*. 1993;4(2):142-147. DOI: 10.1016/0958-1669(93)90114-C
- Pont C., Murat F., Confolent C., Balzergue S., Salse J. RNA-seq in grain unveils fate of neo- and paleopolyploidization events in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genome Biology*. 2011;12(12):R119. DOI: 10.1186/gb-2011-12-12-r119
- Rabanus-Wallace M.T., Hackauf B., Mascher M., Lux T., Wicker T., Gundlach H. et al. Chromosome-scale genome assembly provides insights into rye biology, evolution and agronomic potential. *Nature Genetics*. 2021;53(4):564-573. DOI: 10.1038/s41588-021-00807-0
- Salina E.A., Leonova I.N., Efremova T.T., Röder M.S. Wheat genome structure: translocations during the course of polyploidization. *Functional and Integrative Genomics*. 2006;6(1):71-80. DOI: 10.1007/s10142-005-0001-4
- Salse J., Abrouk M., Bolot S., Guilhot N., Courcelle E., Faraut T. et al. Reconstruction of monocotyledonous proto-chromosomes reveals faster evolution in plants than in animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2009;106(35):14908-14913. DOI: 10.1073/pnas.0902350106
- Semilet T., Shvachko N., Smirnova N., Shipilina L., Khlestkina E. Using DNA markers to reconstruct the lifetime morphology of barley grains from carbonized cereal crop remains unearthed at Usvyaty Settlement. *Biological Communications*. 2023;68(1):3-9. DOI: 10.21638/spbu03.2023.101
- Semilet T.V., Smirnova N.V., Shvachko N.A., Kovaleva O.N., Khlestkina E.K. Restoration of the spike architectonics in ancient barley excavated at the twelfth-century settlement of Usvyaty. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(3):199-209. [in Russian] (Семилет Т.В., Смирнова Н.В., Швачко Н.А., Ковалева О.Н., Хлесткина Е.К. Восстановление архитектоники колоса древнего ячменя из раскопа Усвятского городища XII века. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(3):199-209). DOI: 10.30901/2227-8834-2024-3-199-209
- Shibaike H. Molecular genetic mapping and plant evolutionary biology. *Journal of Plant Research*. 1998;111:383-388. DOI: 10.1007/BF02507802
- Shoeva O.Yu., Mursalimov S.R., Gracheva N.V., Glagoleva A.Y., Börner A., Khlestkina E.K. Melanin formation in barley grain occurs within plastids of pericarp and husk cells. *Scientific Reports*. 2020;10(1):179. DOI: 10.1038/s41598-019-56982-y
- Sun L., Yang W., Li Y., Shan Q., Ye X., Wang D. et al. A wheat dominant dwarfing line with *Rht12*, which reduces stem cell length and affects gibberellic acid synthesis, is a 5AL terminal deletion line. *The Plant Journal*. 2019;97(5):887-900. DOI: 10.1111/tpj.14168
- Sun S., Wang J., Yu J., Meng F., Xia R., Wang L. et al. Alignment of common wheat and other grass genomes establishes a comparative genomics research platform. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:1480. DOI: 10.3389/fpls.2017.01480
- Sun Y., Zhang X., Wu C., He Y., Ma Y., Hou H. et al. Engineering herbicide-resistant rice plants through CRISPR/Cas9-mediated homologous recombination of acetolactate synthase. *Molecular Plant*. 2016;9(4):628-631. DOI: 10.1016/j.molp.2016.01.001
- Svitashev S., Young J.K., Schwartz C., Gao H., Falco S.C., Cigan A.M. Targeted mutagenesis, precise gene editing, and site-specific gene insertion in maize using Cas9 and guide RNA. *Plant Physiology*. 2015;169(2):931-945. DOI: 10.1104/pp.15.00793
- Ukhatova Y.V., Erastenkova M.V., Korshikova E.S., Krylova E.A., Mikhailova A.S., Semilet T.V. et al. Improvement of crops using the CRISPR/Cas system: new target genes. *Molecular Biology*. 2023;57(3):387-410. [in Russian] (Ухатова Ю.В., Ерастенкова М.В., Коршикова Е.С., Крылова Е.А., Михайлова А.С., Семилет Т.В. и др. Улучшение культурных растений при помощи системы CRISPR/Cas: новые гены-мишени. *Молекулярная биология*. 2023;57(3):387-410). DOI: 10.31857/S0026898423030151
- Van Deynze A.E., Nelson J.C., Sorrells M.E., McCouch S.R., Dubovsky J., Dvorák J. et al. Molecular-genetic maps for group 1 chromosomes of Triticeae species and their relation to chromosomes in rice and oat. *Genome*. 1995;38(1):45-59. DOI: 10.1139/g95-006
- Vavilov N.I. The law of homological series in hereditary variation (Zakon gomologicheskikh ryadov v nasledstvennoy izmenchivosti). In: *Proceedings of the III All-Russian Congress on Breeding and Seed Production in Saratov on June 4–13, 1920. Issue 1 (Trudy III Vserossiyskogo syezda po selektsii i semenovodstvu v g. Saratov 4–13 iyunya 1920 g. Vyp. 1)*. Saratov; 1920. p.41-56. [in Russian] (Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. В кн.: *Труды III Всероссийского съезда по селекции и семеноводству в г. Саратов 4–13 июня 1920 г. Вып. 1*. Саратов; 1920. С.41-56).
- Vavilov N.I. The law of homological series in variation. *Journal of Genetics*. 1922;12(1):47-89. DOI: 10.1007/BF02983073
- Wang C., Shu Q. Fine mapping and candidate gene analysis of purple pericarp gene *Pb* in rice (*Oryza sativa* L.). *Chinese Science Bulletin*. 2007;52:3097-3104. DOI: 10.1007/s11434-007-0472-x
- Wang Y., Cheng X., Shan Q., Zhang Y., Liu J., Gao C. et al. Simultaneous editing of three homoeoalleles in hexaploid bread wheat confers heritable resistance to powdery mildew. *Nature Biotechnology*. 2014;32(9):947-951. DOI: 10.1038/nbt.2969
- Zhang Y., Liang Z., Zong Y., Wang Y., Liu J., Chen K. et al. Efficient and transgene-free genome editing in wheat through transient expression of CRISPR/Cas9 DNA or RNA. *Nature Communications*. 2016;7:12617. DOI: 10.1038/ncomms12617
- Zheng X., Yang S., Zhang D., Zhong Z., Tang X., Deng K. et al. Effective screen of CRISPR/Cas9-induced mutants in rice by single-strand conformation polymorphism. *Plant Cell Reports*. 2016;35(7):1545-1554. DOI: 10.1007/s00299-016-1967-1

Информация об авторе

Елена Константиновна Хлесткина, доктор биологических наук, профессор РАН, член-корреспондент РАН, директор, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, director@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8470-8254>

Information about the author

Elena K. Khlestkina, Dr. Sci. (Biology), Professor of the RAS, Corr. Member of the RAS, Director, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, director@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8470-8254>

Статья поступила в редакцию 23.08.2025; одобрена после рецензирования 01.09.2025; принята к публикации 08.09.2025.
The article was submitted on 23.08.2025; approved after reviewing on 01.09.2025; accepted for publication on 08.09.2025.