



ISSN 2658-3860 (Print)
ISSN 2658-3879 (Online)

VAVILOVIA



7(3) 2024



Используемые на обложке фотографии:

© Алтайские чернозёмы вдоль реки Алей, май 2023 года, фото Дорофеева В. И.

© Памятник Грегору Менделю в Брюнне.

Из кн.: Мендель Г. Опыты над растительными гибридами / пер. [и биогр. очерк] проф. К. А. Фляксбергера; вводная ст. и общ. ред. акад. Н. И. Вавилова. Москва ; Ленинград : Сельхозгиз, 1935.

VAVILOVIA

Том 7, № 3



СОДЕРЖАНИЕ

БОТАНИЧЕСКИЕ КОЛЛЕКЦИИ: АНАЛИЗ И ТИПИФИКАЦИЯ

Номенклатурные стандарты сортов репы
и турнепса селекции ВИР

Корнюхин Д.Л., Таловина Г.В.

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

3

Новый сорт амаранта 'Франт' селекции ВИР

Соколова Д.В., Чухина И.Г.

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

10

Культурные ячмени Алтая в коллекции Гербария ВИР (WIR)

Лим Н.Ю., Чухина И.Г.

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

18

СИСТЕМАТИКА, ФЛОРИСТИКА, ПОПУЛЯЦИОННАЯ БОТАНИКА

Генетические ресурсы растений Республики Узбекистан
(результаты экспедиций ВИР)

БАГМЕТ Л.В.

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

24

ГЕНЕТИКА ДЛЯ ФИЛОГЕНИИ, СИСТЕМАТИКИ И ВЫЯВЛЕНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

От Менделя и Моргана к динамическому геному

Голубовский М.Д.

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

37

САНКТ - ПЕТЕРБУРГ
2024



НАУЧНЫЙ РЕЦЕНЗИРУЕМЫЙ ЖУРНАЛ

VAVILOVIA

Том 7, № 3, 2024, 56 с.

Главный редактор

Дорофеев Владимир Иванович

Ответственный секретарь

Таловина Галина Владимировна

Заместители главного редактора:

Радченко Евгений Евгеньевич

Родионов Александр Викентьевич

Чухина Ирена Георгиевна

Редакционная коллегия:

Баранова Ольга Германовна (Россия)
Дорогина Ольга Викторовна (Россия)
Кравченко Алексей Васильевич (Россия)
Костерин Олег Энгельсович (Россия)
Лоскутов Игорь Градиславович (Россия)
Матвеева Татьяна Валерьевна (Россия)
Митрофанова Ольга Павловна (Россия)
Михайлова Елена Игоревна (Россия)
Николин Евгений Георгиевич (Россия)
Потокина Елена Кирилловна (Россия)
Силантьева Марина Михайловна (Россия)
Турусбеков Ерлан Кенесбекович (Казахстан)
Шоева Олеся Юрьевна (Россия)

Редакционный совет:

Баранов Максим Павлович (Россия)
Гельтман Дмитрий Викторович (Россия)
Голубец Войтех (Чехия)
Гончаров Николай Петрович (Россия)
Дидерихсен Аксель (Канада)
Крутовский Константин Валерьевич (Россия)
Лебеда Алеш (Чехия)
Рашаль Исаак (Латвия)
Соколов Дмитрий Дмитриевич (Россия)
Тихонович Игорь Анатольевич (Россия)
Хлесткина Елена Константиновна (Россия)
Шмаков Александр Иванович (Россия)

Редакция «VAVILOVIA»®

✉ vavilovia@vir.nw.ru

📍 190000, Россия, г. Санкт-Петербург,
ул. Большая Морская, д. 42, 44

© Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических
ресурсов растений имени Н. И. Вавилова
(ВИР)

DOI: 10.30901/2658-3860-2024-3

ISSN 2658-3860 (Print)

ISSN 2658-3879 (Online)

ПИ № ФС77-74435

CHIEF

Dorofeyev, Vladimir Ivanovich

EXECUTIVE

Talovina, Galina Vladimirovna

DEPUTY CHIEF EDITORS:

Radchenko, Evgeny Evgenyevich
Rodionov, Aleksandr Vikentyevich
Chukhina, Irena Georgievna

EDITORIAL BOARD:

Baranova, Olga Germanovna (Russia)
Dorogina, Olga Viktorovna (Russia)
Kosterin, Oleg Engelsovich (Russia)
Kravchenko, Aleksey Vasilyevich (Russia)
Loskutov, Igor Gradsilavovich (Russia)
Matveeva, Tatyana Valeryevna (Russia)
Mikhaylova, Elena Igorevna (Russia)
Mitrofanova, Olga Pavlovna (Russia)
Nikolin, Evgeny Georgievich (Russia)
Potokina, Elena Kirillovna (Russia)
Shoeva, Olesya Yuryevna (Russia)
Silantyeva, Marina Mikhaylovna (Russia)
Turuspekov, Erlan Kenesbekovich (Kazakhstan)

EDITORIAL COUNCIL:

Baranov, Maksim Pavlovich (Russia)
Diederichsen, Axel (Canada)
Geltman, Dmitry Viktorovich (Russia)
Goncharov, Nikolay Petrovich (Russia)
Holubec, Vojtech (Czechia)
Khlestkina, Elena Konstantinovna (Russia)
Krutovsky, Konstantin Valeryevich (Russia)
Lebeda, Aleš (Czechia)
Rashal, Isaak (Latvija)
Shmakov, Aleksandr Ivanovich (Russia)
Sokolov, Dmitry Dmitrievich (Russia)
Tikhonovich, Igor Anatolyevich (Russia)

«VAVILOVIA»® Editing staff

✉ vavilovia@vir.nw.ru

📍 St. Petersburg, 190000, Russian Federation
42,44, Bolshaya Morskaya Str.

© Federal Research Center
the N. I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources (VIR)

DOI: 10.30901/2658-3860-2024-3
ISSN 2658-3860 (Print)
ISSN 2658-3879 (Online)
ПИ № ФС77-74435



CONTENTS

BOTANICAL COLLECTIONS: ANALYSIS AND TYPIFICATION

Nomenclatural standards of turnip cultivars bred in VIR

3 KORYUKHIN D.L., TALOVINA G.V.

ORIGINAL ARTICLE

New cultivar of amaranth 'Frant' created at VIR

10 SOKOLOVA D.V., CHUKHINA I.G.

ORIGINAL ARTICLE

Cultivated barleys of Altai in the VIR herbarium collection (WIR)

18 LIM N.YU., CHUKHINA I.G.

ORIGINAL ARTICLE

SYSTEMATICS, FLORISTICS, POPULATION BOTANY

24 **Resources of the Republic of Uzbekistan
(results of VIR collection missions)**

BAGMET L.V.

ORIGINAL ARTICLE

GENETICS FOR PHYLOGENY, SYSTEMATICS AND PLANT RESISTANCE DETECTION

37 **Beyond Mendel and Morgan to the dynamic genome**

GOLUBOVSKY M.D.

ORIGINAL ARTICLE



ST. PETERSBURG
2024

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ



УДК 631.527:635.127

DOI: 10.30901/2658-3860-2024-3-03

**Д. Л. Корнюхин***автор, ответственный за переписку: dkor4@yandex.ru*

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

**Г. В. Таловина**

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

Номенклатурные стандарты сортов репы и турнепса селекции ВИР

Проведено ботаническое и полевое исследование четырех сортов репы и турнепса (*Brassica rapa* subsp. *rapa*) селекции ВИР из коллекции генетических ресурсов корнеплодных культур семейства Brassicaceae. Номенклатурные стандарты двух сортов турнепса: 'Бортфельдский', 'Хибинский' и двух сортов репы: 'Карельская', 'Соловецкая', сохраняемых в живом виде в коллекции ВИР, оформлены и обнародованы в соответствии с правилами и рекомендациями Международного кодекса номенклатуры культурных растений. Номенклатурный стандарт каждого сорта представлен гербарным листом, на котором размещены части растения первого года развития, несущие основные сортовые признаки данных культур, – розеточный лист и корнеплод. Гербарные листы дополнены фотографиями и семенами. Номенклатурные стандарты переданы в фонд номенклатурных типов Гербария культурных растений мира, их диких родичей и сорных растений (WIR).

Ключевые слова: культурная флора, *Brassica rapa* L., селекционные сорта, Гербарий ВИР (WIR), селекционно ценные признаки, полевой генбанк

Благодарности: Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Раскрытие научного потенциала гербарной коллекции ВИР как особой специфической единицы хранения мирового агробиоразнообразия для научно обоснованной мобилизации, эффективного изучения и сохранения генофонда культурных растений и их диких родичей» FGEM-2022-0006.

Для цитирования: Корнюхин Д.Л., Таловина Г.В. Номенклатурные стандарты сортов репы и турнепса селекции ВИР. *Vavilovia*. 2024;4(3):3-9. DOI: 10.30901/2658-3860-2024-3-03



Dmitry L. Korniyukhin, Galina V. Talovina

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia

corresponding author: Dmitry L. Korniyukhin, dkor4@yandex.ru

Nomenclatural standards of turnip cultivars bred in VIR

Desk and field studies of four turnip cultivars (*Brassica rapa* subsp. *rapa*) bred in VIR using material from the Brassicaceae root crops collection (VIR) have been conducted. Nomenclatural standards for two fodder turnip cultivars 'Bortfeldskij' and 'Hibinskij', and two vegetable turnip cultivars 'Karel'skaâ' and 'Soloveckaâ', maintained in the VIR collection, were prepared in accordance with the recommendations of the International Code of Nomenclature of Cultivated Plants (ICNCP) and registered in the VIR Herbarium database. The nomenclatural standard of each cultivar is represented by a herbarium sheet that contains parts of a plant in the first year of development, which bear the main cultivar characteristics of the crop, i.e. the rosette leaf and root, supplemented by photos and seed samples. The prepared specimens were deposited at the Herbarium of Cultivated Plants of the World, their Wild Relatives and Weeds (WIR) at the National Center for Plant Genetic Resources.

Keywords: *Brassica rapa* L., nomenclatural standard, Herbarium of Cultivated Plants of the World, their Wild Relatives and Weeds (WIR), released cultivars

Acknowledgment: The research was carried out within the framework of the State Assignment to the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources according to a budgetary project, Topic No. FGEM-2022-0006 "Disclosing the scientific potential of the herbarium collection at VIR as an independent specific unit of worldwide agricultural biodiversity conservation for scientifically justified mobilization, effective studying and preservation of genetic diversity of cultivated plants and their wild relatives".

For citation: Korniyukhin D.L., Talovina G.V. Nomenclatural standards of turnip cultivars bred in VIR. *Vavilovia*. 2024;7(3):3-9. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-3860-2024-3-o3



Введение

Селекционная работа по созданию сортов турнепса и репы для нашей страны велась с момента поступления первых образцов в коллекцию ВИР в 1922 году. Авторы сортов создавали их на основе собранного мирового генетического разнообразия этих культур. В ходе работы осуществлен поиск материала, подходящего для оформления номенклатурных стандартов сортов *Brassica rapa* L. селекции ВИР для таких культур как репа и турнепс из имеющегося в фонде Гербария культурных растений мира, их диких родичей и сорных растений ВИР (WIR). Этот гербарный материал особенно ценен ввиду того, что по дате создания он максимально приближен ко времени, когда эти сорта были выведены.

Материалы и методы

Материалом послужили образцы коллекции генетических ресурсов корнеплодных культур сем. Brassicaceae, сохраняемые в полевом генбанке НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР», и образцы Гербария культурных растений мира, их диких родичей и сорных растений ВИР (WIR). Выбор гербарного образца, подходящего для выполнения функции номенклатурного стандарта сорта, проведен в соответствии с положениями Международного кодекса номенклатуры культурных растений ICNCP (Brickell et al., 2016; International Code..., 2022), направленных на унификацию и консервацию названий сортов. Гербарные образцы сортов представлены на нескольких гербарных листах. В качестве номенклатурного стандарта сорта из них выбран наиболее информативный, с хорошо сохранившимися частями растений. Все образцы содержат типичный розеточный лист, поперечный и продольный срезы корнеплода. В качестве номенклатурного стандарта выбран один гербарный лист, остальные явля-

ются дублетами.

Образцы сортов, для которых создавали номенклатурные стандарты, были высеяны с целью установления морфологической идентичности сортов оригиналам, представленным в гербарии ВИР. Приложены фотографии растений, выращенных в 2024 году, и добавлены оригинальные пробы семян каждого сорта. Гербарные образцы снабжены этикеткой с подписью эксперта, подтверждающей аутентичность представленного материала.

Номенклатурные стандарты

Турнепс сорт **‘Бортфельдский’**, авторы: Е.Н. Синская, М.А. Шебалина – *Brassica rapa* subsp. *rapa* **‘Bortfeldskij’** Е.Н. Sinskaya, М.А. Shebalina.

Nomenclatural standard: Происхождение: Вишерское опытное поле северного растениеводства, посев 1945 года; репродукция: Павловская опытная станция ВИР (Ленинградская обл.), к-359. 07 X 1968. Собирали: Калинина В.Д., Давыдова А.А., определила: Францкевич Н.В. – Origin: Vishera experimental field of northern crop production, sown in 1945; reproduction: Pavlovsk Experiment Station of VIR (Leningrad Region), k-359. 07 X 1968. Coll.: Kalinina V.D., Davydova A.A., det.: Frantskevich N.V. **WIR-25731** (рис. 1).

Примечание: номенклатурный стандарт сорта имеет три дубликата.

Сорт выведен Евгенией Николаевной Синской и Марией Александровной Шебалиной (Zarubaylo et al., 1949) и передан в Государственное сортоиспытание в 1929 г. Этот турнепс был широко районирован в 1943 году в 34 регионах СССР (Zonal adaptation ..., 1956). Относится к сорто типу ‘Бортфельдский’. Сорт отмечен как среднеспелый, урожайный, лежкий при хранении и имеющий вкусную сочную мякоть (в годы Великой Отечественной войны использовался в качестве столового сорта).



Турнепс сорт **‘Хибинский’**, авторы: И.Г. Эйхфельд, В.Я. Быковский – *Brassica rapa* subsp. *rapa* **‘Hibinskij’** I.G. Eykhfel'd, V.Ya. Bykovskiy.

Nomenclatural standard: Происхождение: Полярная опытная станция ВИР (Мурманская обл.); репродукция: Павловская опытная станция (Ленинградская обл.), к-363. 08 X 1973. Собрала: Шарапова Н.В., определила: Пивоварова Н.С. – Origin: Polar Experiment Station of VIR (Murmansk Region); reproduction: Pavlovsk Experiment Station of VIR (Leningrad Region), k-363. 08 X 1973. Coll.: Sharapova N.V., det.: Pivovarova N.S. **WIR-97396** (рис. 2).

Примечание: номенклатурный стандарт сорта имеет два дубликата.

Сорт селекции Полярной опытной станции ВИР (Shebalina, Sazonova, 1985) был создан до 1938 года Иоганом Гансовичем Эйхфельдом и Валентином Яковлевичем Быковским методом массового отбора на базе сорта турнепса **‘Остерзундомский’** (Zarubaylo et al., 1949). Был районирован в Архангельской и Мурманской областях в 1950 г. (Zonal adaptation ..., 1956). Сорт характеризуется скороспелостью, среднеурожайностью, отличается быстрым нарастанием массы корнеплода, обладает высокой семенной продуктивностью, относительной устойчивостью к киле и является устойчивым к раннему цветению.

Репа сорт **‘Карельская’**, автор: И.Г. Эйхфельд – *Brassica rapa* subsp. *rapa* **‘Karel’skaâ’** I.G. Eykhfel'd.

Nomenclatural standard: Происхождение: Полярная опытная станция ВИР (Мурманская обл.); репродукция: Павловская опытная станция ВИР (Ленинградская обл.), к-804. 08 X 1973. Собрала: Шарапова Н.В., определила: Пивоварова Н.С. – Origin: Polar Experiment Station of VIR (Murmansk Region); reproduction: Pavlovsk Experiment Station of VIR (Leningrad Region), k-804. 08 X 1973. Coll.: Sharapova N.V., det.: Pivovarova N.S. **WIR-97391** (рис. 3).

Примечание: номенклатурный стандарт сорта имеет один дубликат.

Данная репа выведена на Полярной опытной станции ВИР на основе местного сорта Карельской АССР (Brezhnev, 1960). Исходные семена получены в северной Карелии в 1923 г. и переданы в коллекцию ВИР И.Г. Эйхфельдом. Сорт зарегистрирован в коллекции ВИР в 1946 году. Его районировали в 1950 г. в Архангельской и Мурманской областях (Zonal adaptation ..., 1956). Корнеплод имеет удовлетворительные вкусовые качества и отличается хорошей (высокой) лежкостью, сорт устойчив к бактериозу и фомозу.

Репа сорт **‘Соловецкая’**, автор: неизвестен – *Brassica rapa* subsp. *rapa* **‘Soloveckaâ’**, author unknown.

Nomenclatural standard: Происхождение: Полярная опытная станция ВИР (Мурманская обл.); репродукция: Павловская опытная станция ВИР (Ленинградская обл.), к-803. 02 X 1968. Собирали: Калинина В.Д., Давыдова А.А., определила: Пивоварова Н.С. – Origin: Polar Experiment Station of VIR (Murmansk Region); reproduction: Pavlovsk Experiment Station of VIR (Leningrad Region), k-803. 02 X 1968. Coll.: Kalinina V.D., Davydova A.A., det.: Pivovarova N.S. **WIR-25742** (рис. 4).

Примечание: номенклатурный стандарт сорта имеет два дубликата.

Сорт зарегистрирован в коллекции ВИР в 1945 году. Он был отселектирован на Полярной опытной станции ВИР и получил название от места его длительного возделывания на Соловецких островах (Shebalina, 1974). Районированием сорта (1950 г.) охвачены Архангельская, Мурманская, Камчатская, Тюменская области и Коми АССР (Zonal adaptation ..., 1956). Данная репа отличается хорошей приспособленностью к условиям Крайнего Севера. Сорт устойчив к холоду, к капустной мухе и урожаен, хорошо растет на болотных почвах, холодо-



соек, отличается лежкостью, среди столовых реп является одним из лидеров по содержанию

витамина С в корнеплодах. **V**



Рис. 1. Номенклатурный стандарт турнепса 'Бортфельдский' (WIR-25731)

Fig. 1. Nomenclatural standard of fodder turnip 'Bortfeldskij' (WIR-25731)



Рис. 2. Номенклатурный стандарт турнепса 'Хибинский' (WIR-97396)

Fig. 2. Nomenclatural standard of fodder turnip 'Hibinskij' (WIR-97396)



Рис. 3. Номенклатурный стандарт репы 'Карельская' (WIR-97391)

Fig. 3. Nomenclatural standard of vegetable turnip 'Karel'skaâ' (WIR-97391)



Рис. 4. Номенклатурный стандарт репы 'Соловецкая' (WIR-25742)

Fig. 4. Nomenclatural standard of vegetable turnip 'Soloveckaa' (WIR-25742)

References / Литература

- Brezhnev D.D. (ed.). Vegetable crop varieties in the USSR (Sorta ovoshchnykh kul'tur v SSSR). Moscow; Leningrad: State Publishing House of Agricultural Literature; 1960. [in Russian] (Сорта овощных культур в СССР / под ред. Д.Д. Брежнева. Москва; Ленинград: Сельхозгиз; 1960).
- Brickell C.D., Alexander C., Cubey J.J., David J.C., Hoffman M.H.A., Leslie A.C., Malécot V., Jin X. (eds). International Code of Nomenclature for Cultivated Plants. Leuven: ISHS Secretariat; 2016.
- International Code of Nomenclature for Cultivated Plants. Division III–VI, Appendix I–IX. I.G. Chukhina, S.R. Miftakhova, V.I. Dorofeyev (transl.). Transl. of: «International Code of Nomenclature for Cultivated Plants. Ed. 9. Scripta Horticulturae. 2016;18:I–XVII+1–190». Vavilovia. 2022;5(1):41–70. [in Russian] (Международный кодекс номенклатуры культурных растений. Часть III–VI, Приложение I–IX / перевод с английского И.Г. Чухина, С.Р. Мифтахова, В.И. Дорофеев. Пер. изд.: «International Code of Nomenclature for Cultivated Plants. Ed. 9. Scripta Horticulturae. 2016;18:I–XVII+1–190». Vavilovia. 2022;5(1):41–70). DOI: 10.30901/2658-3860-2022-1-41-70
- Shebalina M.A. Turnip, fodder turnip and rutabaga (Repa, turneps i bryukva). Leningrad: Kolos, Leningrad branch; 1974. [in Russian] (Шебалина М.А. Репа, турнепс и брюква. Ленинград: Колос, Ленинградское отделение; 1974).
- Shebalina M.A., Sazonova L.V. Flora of Cultivated Plants. Vol. 18. Root Crops (Brassicaceae – turnip, rutabaga, radish, small radish). Leningrad: Agropromizdat, Leningrad branch; 1985. [in Russian] (Шебалина М.А., Сазонова Л.В. Культурная Флора. Т. 18. Корнеплодные растения (семейство Капустные – репа, турнепс, брюква, редька, редис). Ленинград: Агропромиздат, Ленинградское отделение; 1985).
- Zarubaylo T.Ya., Ivanov N.R., Kovalenko G.M., Krasochkin V.T., Sizov I.A. Brief results of the work performed at the Pushkin Laboratories of the Institute of Plant Industry regarding the study of the source material and breeding of agricultural plants (Kratkiye itogi raboty Pushkinskikh laboratoriy Vsesoyuznogo instituta rasteniyevodstva v oblasti izucheniya iskhodnogo materiala i selektsii sel'skokhozyaystvennykh rasteniy). In: Collection of works of the Pushkin Laboratories of the All-Union Institute of Plant Industry (for the 25th anniversary of the laboratories), 1922–1947 (Sbornik trudov Pushkinskikh laboratoriy vsesoyuznogo instituta rasteniyevodstva (k 25-letiyu laboratoriy), 1922–1947). Leningrad; 1949. p.67–85. [in Russian] (Зарубайло Т.Я., Иванов Н.Р., Коваленко Г.М., Красочкин В.Т., Сизов И.А. Краткие итоги работы Пушкинских лабораторий Всесоюзного института растениеводства в области изучения исходного материала и селекции сельскохозяйственных растений. В кн.: Сборник трудов Пушкинских лабораторий Всесоюзного института растениеводства (к 25-летию лабораторий), 1922–1947. Ленинград: ВИР; 1949. С.67–85).
- Zonal adaptation of agricultural crop varieties (Sortovoye rayonirovaniye sel'skokhozyaystvennykh kul'tur). Moscow: Selkhozgiz; 1956. [in Russian] (Сортное районирование сельскохозяйственных культур. Москва: Сельхозгиз; 1956).

**Сведения об авторах**

Дмитрий Львович Корнюхин, научный сотрудник, отдела генетических ресурсов овощных и бахчевых культур, эксперт по сортам крестоцветных корнеплодных культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, dkor4@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9181-5368>

Галина Владимировна Таловина, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, отдела агроботаники и *in situ* сохранения генетических ресурсов растений, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, g.talovina@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-6167-1455>

Information about the authors

Dmitry L. Kornukhin, Researcher, Department of Genetic Resources of Vegetable Crops and Cucurbits, Expert in cruciferous root crop cultivars, N.I. Vavilov All Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Str., St. Petersburg, 190000 Russia, dkor4@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9181-5368>

Galina V. Talovina, PhD (Biol. Sci.), Senior Researcher, Department of Agrobotany and *in situ* Conservation, N.I. Vavilov All Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Str., St. Petersburg, 190000 Russia, g.talovina@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0001-6167-1455>

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 15.07.2024; одобрена после рецензирования 20.08.2024; принята к публикации 03.09.2024.

The article was submitted 15.07.2024; approved after reviewing 20.08.2024; accepted for publication 03.09.2024.

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ



УДК 635:57.061

DOI: 10.30901/2658-3860-2024-3-04

**Д. В. Соколова**

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

**И. Г. Чухина**

автор, ответственный за переписку: i.chukhina@vir.nw.ru

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

Новый сорт амаранта 'Франт' селекции ВИР

Культурный амарант имеет пищевую ценность благодаря сбалансированному содержанию в семенах и листьях белков, жиров, углеводов, микроэлементов и минералов, а также он отличается интенсивным ростом и высокой продуктивностью семян и биомассы. В России амаранты долгое время не вызывали особого интереса как возделываемые растения. На необходимость применения их в сельском хозяйстве в качестве новой кормовой культуры еще в 1932 году указывал академик Н.И. Вавилов.

В ВИР проведена селекционная работа по созданию нового среднеспелого сорта 'Франт'. Исходный материал для селекции был собран автором сорта Д.В. Соколовой в экспедиции по Индии в 2018 г. Сорт рекомендуется как источник сырья для получения натурального пищевого красителя, для употребления побегов в пищу и приготовления чая из листьев, а также как декоративное растение.

В соответствии с требованиями Международного кодекса номенклатуры культурных растений в 2024 г. оформлен и зарегистрирован номенклатурный стандарт *Amaranthus cruentus* L. 'Франт'.

Ключевые слова: *Amaranthus cruentus* 'Франт', номенклатурный стандарт, гербарий WIR

Благодарности: Номенклатурный стандарт оформлен в рамках реализации Программы развития Национального центра генетических ресурсов растений по соглашению с Минобрнауки России от 15 февраля 2024 года № 075-02-2024-1090. Работа по изучению сорта выполнена по теме НИР FGEM-2022-0003 «Мировые ресурсы овощных и бахчевых культур коллекции ВИР: эффективные пути раскрытия эколого-генетических закономерностей формирования разнообразия и использования селекционного потенциала».

Для цитирования: Соколова Д.В., Чухина И.Г. Новый сорт амаранта 'Франт' селекции ВИР. *Vavilovia*. 2024;4(3):10-17. DOI: 10.30901/2658-3860-2024-3-04



Diana V. Sokolova, Irena G. Chukhina

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia

corresponding author: Irena G. Chukhina, i.chukhina@vir.nw.ru

New cultivar of amaranth 'Frant' created at VIR

Cultivated amaranth has nutritional value due to the balanced content of proteins, fats, carbohydrates, trace elements and minerals in seeds and leaves, and also is characterized by intensive growth, high productivity of seeds and biomass. In Russia, amaranths have not attracted much interest as cultivated plants for a long time. Academician N.I. Vavilov pointed out the need to use them in agriculture as a new forage crop back in 1932.

VIR conducted breeding work to create a new midseason cultivar 'Frant'. The source material for breeding was collected by the author of the cultivar D.V. Sokolova during an expedition to India in 2018. The cultivar is recommended as a source of raw material for obtaining a natural food colorant, for using shoots as food and making tea from leaves, and also as an ornamental plant. In accordance with the requirements of the International Code of Nomenclature of Cultivated Plants, the nomenclatural standard of *Amaranthus cruentus* L. 'Frant' was prepared and registered in 2024.

Keywords: *Amaranthus cruentus* 'Frant', nomenclatural standard, herbarium WIR

Acknowledgment: The nomenclatural standard was prepared within the framework of the implementation of the Development Program of the National Center for Plant Genetic Resources under the agreement with the Ministry of Education and Science of Russia dated February 15, 2024 No. 075-02-2024-1090. The cultivar was studied under the research topic FGEM-2022-0003 "Global genetic resources of vegetable and cucurbit crops in the VIR collection: effective ways to disclose ecogenetic patterns in the formation of their diversity and utilization of breeding potential."

For citation: Sokolova D.V., Chukhina I.G. New cultivar of amaranth 'Frant' created at VIR. *Vavilovia*. 2024;7(3):10-17. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-3860-2024-3-o4



Культура амаранта насчитывает более 6000 лет, что подтверждается археоботаническими находками *Amaranthus cruentus* L. из раскопок в Мексике в пещере в Теаукане. Широкое использование амаранта во времена цивилизации ацтеков зафиксировано историческими письменными документами (Brenner et al., 2000). Возделываемые растения амаранта отличаются интенсивным ростом, высокой продуктивностью семян или биомассы, большим содержанием в семенах и листьях полноценного белка с уникальным аминокислотным составом (Kononkov, 1998; Sokolova et al., 2021). Его высокая пищевая ценность обусловлена сбалансированностью содержания белков, жиров, углеводов, микроэлементов и минералов (Aletor et al., 2002; Gins et al., 2017).

Калорийность семян амаранта составляет 371 ккал на 100 грамм, листьев – 23 ккал. В семенах и листьях обнаружена незаменимая для человека аминокислота – лизин, содержание которой в два раза больше, чем у пшеницы, и в три раза больше, чем у кукурузы и сорго (Bressani et al., 1987; Dodok et al., 1994; Sokolova et al., 2021). Семена амаранта – источник получения масла и сквалена. Полиненасыщенный углеводород сквален широко применяется в медицине в качестве адъюванта в вакцинах, иммуномодулятора и антиоксиданта в комплексной терапии ряда заболеваний, таких как диабет и ишемическая болезнь, а также в составе косметических средств (Huang et al., 2009). Имеются указания, что сквален снижает уровень холестерина и уменьшает риск развития онкологических заболеваний (Miettinen, Vanhanen, 1994; Rao et al., 1998; Smith, 2000).

Возрождение интереса к *Amaranthus* L. в конце XX века связано с исследованиями по изучению характерного для амарантов механизма C4-фотосинтеза, а также уникальным биохимическим составом и универсальным применением (Venskutonis, Kraujalis, 2013). Амаранты известны как псевдозерновые, овощные,

кормовые и декоративные растения, а также появляются и новые направления их использования, например, для производства строительных материалов (Evon et al., 2021). Три вида: *Amaranthus caudatus* L., *A. hypochondriacus* L. и *A. cruentus* L., у которых преимущественно используются семена, относят к псевдозерновым культурам. В настоящее время амаранты возделываются ради получения гарантированного урожая семян, главным образом, в странах Европы, Америки и Африки.

В России амаранты долгое время не вызвали особого интереса как возделываемые растения. При этом, на необходимость применения их в сельском хозяйстве в качестве новой кормовой культуры еще в 1932 году указывал академик Н.И. Вавилов. Он впервые заинтересовался амарантами после поездки в Южную Америку в 1930 году и положил начало коллекции видов этого рода во Всесоюзном институте растениеводства (ныне Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР)). На сегодняшний день отмечается возрастающий интерес к культуре в нашей стране как со стороны садоводов-любителей и фермеров, так и крупных сельскохозяйственных предприятий.

Род *Amaranthus* включает по разным данным от 70 до 100 видов, большинство из которых произрастает в Америке (Saunders, Becker, 1984; Teutonico, Knorr, 1985). Морфологически виды амаранта крайне разнообразны. В качестве важных диагностических признаков наибольшее значение имеют морфологические особенности соцветий, цветков и плодов, для некоторых видов форма листовой пластинки. На фенотип конкретного вида в значительной степени влияют факторы окружающей среды, такие как доступность питательных веществ и влаги, условия освещения, продолжительность светового дня и т. д., что вызывает значительную внутривидовую фенотипическую



изменчивость (Costea et al., 2001). Многие виды свободно скрещиваются, образуя промежуточные гибридные формы. Постоянно происходящая межвидовая гибридизация способствует размыванию межвидовых границ. Это привело к таксономической путанице, к возникновению повторных названий у одного и того же вида и наличию огромного числа номенклатурных синонимов (Mosyakin, Robertson, 1996; Trucco et al., 2005).

Большинство культивируемых видов *Amaranthus* сформировались как теплолюбивые, засухоустойчивые и длинностадийные растения (Costea et al., 2001). Несмотря на это, культура отличается экологической пластичностью, что позволяет адаптировать ее к более холодным регионам (Barrio, Añon, 2009; Rastogi, Shukla, 2013). Подтверждение тому служит создание нового сорта амаранта 'Франт'.

В Государственном реестре селекционных достижений РФ представлено 35 сортов амаранта (State Register..., 2023). Среди них самый «старинный» сорт 'Чергинский' был зарегистрирован в 1995 году и относится к наиболее представленному кормовому в этом роде направлению использования (всего 17 сортов). Зерновое (псевдозерновое) направление насчитывает три сорта, цветочно-декоративное – 10, овощное использование – 5.

Для удовлетворения возрастающего с каждым годом интереса к культуре и спроса на семена амаранта Д.В. Соколовой в ВИР была проведена селекционная работа по созданию нового сорта 'Франт'. Материал для селекции был ею собран в экспедиции по Индии в марте 2018 года недалеко от Джодхпура (штат Раджастан) и представлял собой местную гетерогенную популяцию видов *A. cruentus* и *A. hypochondriacus*.

В результате изучения было отмечено одно растение бордового цвета, идентифицированное как *A. cruentus*. Растение имело однополые актиноморфные цветки; ланцетные прицвет-

ники равные или немного длиннее (до 1,5 раз) околоцветника, голые, по краю с перепончатой каймой, резко прерывающейся посередине, а на вершине переходящие в остевидное заострение; тычиночные цветки с 5 яйцевидно-ланцетными листочками околоцветника, тычинок обычно 5; пестичные цветки с 5 яйцевидно-ланцетными листочками околоцветника, с острой вершиной и отчетливой срединной жилкой, завязь с 3 рыльцами; плоды – коричневые, эллипсоидные, длиннее околоцветника; семена дисковидные (1,2–1,6 мм в диаметре), от черно-коричневого до красновато-коричневого цвета.

Выбранный экземпляр имел прямостоячий, мало ветвящийся стебель и отличался особенной декоративностью. Путем самоопыления от выбранного растения получен семенной материал, из потомства которого, в дальнейшем, было отобрано два скороспелых растения, не превышающих 130 см высоты. Эти растения успевали к середине сентября формировать зрелые плоды в условиях Северо-Западного региона России при прямом посеве в грунт в первых числах июня. Потомством от скрещивания выбранных растений и является новый сорт амаранта 'Франт'. В 2022 году на сорт получено авторское свидетельство и патент (Sokolova, 2022).

Характеристика сорта

Сорт среднеспелый, формирует семена за 90–105 дней. Всходы появляются на 5–6 день и имеют сильную бетацианиновую пигментацию гипокотыля. В течение первых трех недель вегетации наземная часть растения развивается медленно. Начало бутонизации наступает на 40–50 день от появления всходов. К этому времени растения достигают 50 см в высоту (рис. 1, 2). Их листовая пластинка достигает 7–8 см в длину, с цельным краем, бордово-красные, а черешок – 2–3 см с сильной бетацианиновой окраской. Бордо-



во-красный стебель в фазу цветения достигает высоты 110–130 см. Соцветие – сжатая метёлка колосовидных цимоидов (Dorofeyev et al.,

2019) амарантового типа, индетерминантное, средней густоты, вертикально поднятое или слабонаклоненное.



Рис. 1. Общий вид сорта 'Франт' на разных этапах онтогенеза

Fig. 1. Cultivar 'Frant' at different stages of ontogenesis

Продолжительность цветения составляет две недели. Семена черные, дисковидные, эндосперм мучнистый. Урожайность зеленой массы 3,2–4,2 кг/м². Урожайность семян – до 100 грамм с растения. Продолжительность периода от всходов до начала использования на срезку вегетативной массы составляет 40–48 дней, до начала цветения – 60–70 дней. За лето дает 3–4 срезки побегов для изготовления чая. Сорт устойчив к болезням и недостатку влаги, легко переносит повышенные температуры

воздуха. Рекомендуется для использования как декоративное растение и как источник сырья для получения натурального пищевого красителя, а также потребления в пищу и приготовления чая из листьев.

В соответствии с требованиями Международного кодекса номенклатуры культурных растений (Brickell et al., 2016; International Code, 2022) был подготовлен номенклатурный стандарт сорта. Растение было собрано и загербаризировано в 2020 г. Листья и стеб-

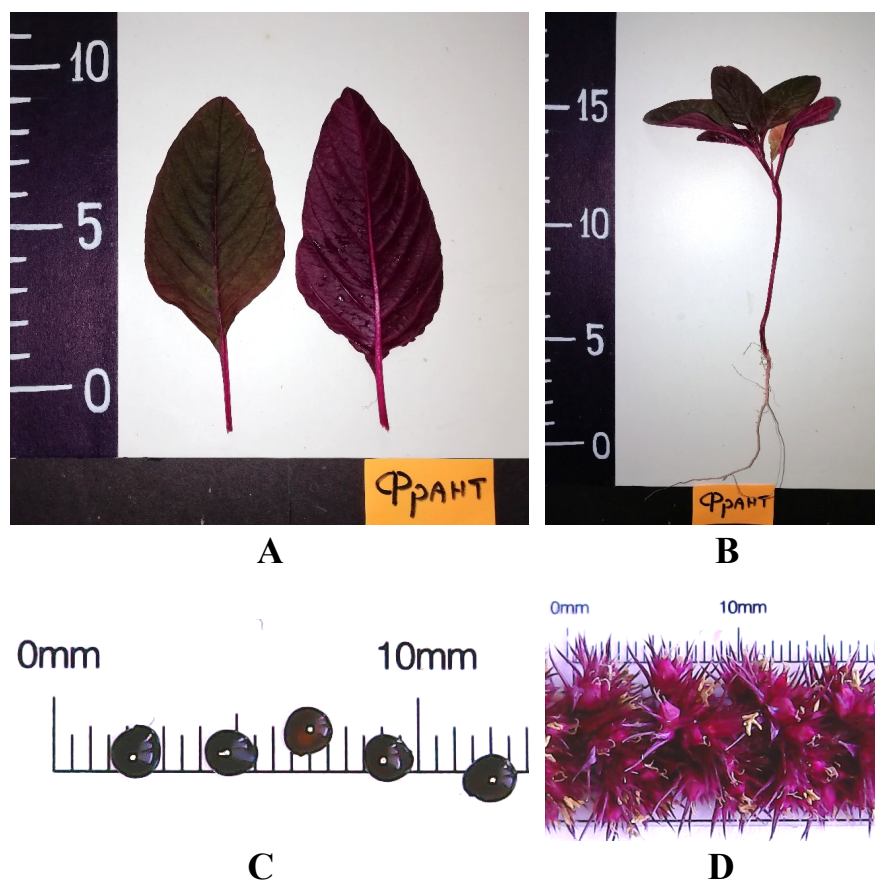


Рис. 2. Отдельные части растения амаранта сорта 'Фронт': А – лист, В – молодое растение, С – семена, D – плотность соцветия

Fig. 2. Individual parts of a plant of the amaranth cultivar 'Frant': A – leaf, B – young plant, C – seeds, D – density of inflorescence

ли постепенно утрачивают бордово-красную окраску, так как со временем разрушается определяющий ее бетацианин. Номенклатурный стандарт оформлен и зарегистрирован в базе данных «Гербарий ВИР» в 2024 г. Растение достаточно крупное, поэтому его части размещены на пяти листах.

Амарант метельчатый сорт 'Фронт' автор Д.В. Соколова. – *Amaranthus cruentus* L. 'Frant' D.V. Sokolova.

Nomenclatural standard: Происхождение НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР», г. Пушкин, 03 VIII 2020, собр. Соколова Д.В., Чухина И.Г., опр. Соколова Д.В. – Origin: Pushkin and Pavlovsk Laboratories of VIR, Pushkin, 03 VIII 2020, coll.: Sokolova D.V., Chukhina I.G., det.: Sokolova D.V., k-318, **WIR-108146** (рис. 3).



Рис. 3. Номенклатурный стандарт *Amaranthus cruentus* L. 'Франт' (WIR-108146)

Fig. 3. Nomenclatural standard of *Amaranthus cruentus* L. 'Frant' (WIR-108146)

Гербарные листы переданы на хранение в Гербарий культурных растений мира, их диких родичей и сорных растений (WIR) и вошли в состав особо ценных гербарных образцов Национального центра генетических ресурсов растений РФ. **V**

References / Литература

- Aletor O., Oshodi A.A., Ipinmoroti K. Chemical composition of common leafy vegetables and functional properties of their leaf protein concentrates. *Food Chemistry*. 2002;78(1):63-68. DOI: 10.1016/s0308-8146(01)00376-4
- Barrio D.A., Añon M.C. Potential antitumor properties of a protein isolate obtained from the seeds of *Amaranthus mantegazzianus*. *European Journal of Nutrition*. 2009;49(2):73-82. DOI: 10.1007/s00394-009-0051-9
- Brenner D.M., Baltensperger D.D., Kulakow P.A., Lehmann J.W., Myers R.L., Slabbert M.M., Sleugh B.B. Genetic resources and breeding of *Amaranthus*. In: Janick J. (ed.). *Plant Breeding Reviews*. New York: Wiley; 2000. Vol. 19. p.227-285. DOI: 10.1002/9780470650172.ch7
- Bressani R., Gonzales J. M., Zúñiga J., Breuner M., Elias L.G. Yield, selected chemical composition and nutritive value of 14 selections of amaranth grain representing four species. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 1987;38(4):347-356. DOI: 10.1002/jsfa.2740380407
- Brickell C.D., Alexander C., Cubey J.J., David J.C., Hoffman M.H.A., Leslie A.C., Malecot V., Jin X. (eds). *International Code of Nomenclature for Cultivated Plants*. Leuven: ISHS Secretariat; 2016.
- Costea M., Sanders A., Waines G. Preliminary results towards a revision of the *Amaranthus hybridus* complex (Amaranthaceae). *Sida*. 2001;4(19):931-974.
- Dodok L., Modhir A.A., Halászová G., Poláček I., Hozová B. Importance and utilization of amaranth in food industry Part I. Characteristic of grain and average chemical constitution of whole amaranth flour. *Food / Nahrung*. 1994;38(4):378-381. DOI: 10.1002/food.19940380405
- Dorofeyev V.I., Dubenskaja G.I., Yakovlev G.P. *Botanical Illustrated Dictionary (Botanicheskiy Illyustrirovannyi Slovar)*. St. Petersburg; 2019. [in Russian] (Дорофеев В.И. Дубенская Г.И., Яковлев Г.П. Ботанический иллюстрированный словарь. Санкт-Петербург; 2019).
- Evon P., de Langalerie G., Labonne L., Merah O., Talou T., Ballas S., Veronèse T. Low-density insulation blocks and hardboards from Amaranth (*Amaranthus cruentus*) stems, a new perspective for building applications. *Coatings*. 2021;11(3):349. DOI: 10.3390/coatings11030349
- Gins M.S., Gins V.K., Motyleva S.M., Kulikov I.M., Medvedev S.M., Pivovarov V.F., Mertvishcheva M.E. Metabolites with antioxidant and protective functions from leaves of vegetable amaranth (*Amaranthus tricolor* L.). *Agricultural Biology*. 2017;52(5):1030-1040. DOI: 10.15389/agrobiology.2017.5.1030rus
- Huang Z.R., Lin Y.K., Fang J.Y. Biological and pharmacological activities of squalene and related compounds: potential uses in cosmetic dermatology. *Molecules*. 2009;14:540-54. DOI: 10.3390/molecules14010540
- International Code of Nomenclature for Cultivated Plants.



- Division III–VI, Appendix I–IX. I.G. Chukhina, S.R. Miftakhova, V.I. Dorofeyev (transl.). Transl. of: «International Code of Nomenclature for Cultivated Plants. Ed. 9. Scripta Horticulturae. 2016;18:I–XVII+1–190». *Vavilovia*. 2022;5(1):41–70. [in Russian] (Международный кодекс номенклатуры культурных растений. Часть III–VI, Приложение I–IX / перевод с английского И.Г. Чухина, С.Р. Мифтахова, В.И. Дорофеев. Пер. изд.: «International Code of Nomenclature for Cultivated Plants. Ed. 9. Scripta Horticulturae. 2016;18:I–XVII+1–190». *Vavilovia*. 2022;5(1):41–70). DOI: 10.30901/2658-3860-2022-1-41-7
- Kononkov P.F., Gins V.K., Gins M.S. Amaranth: a promising crop of the 21st century (Amarant – perspektivnaya kul'tura XXI veka.) Moscow: RUDN University Publ.; 1999. [in Russian] (Кононков П.Ф., Гинс В.К., Гинс М.С. Амарант – перспективная культура XXI века. Москва: РУДН; 1999).
- Miettinen T.A., Vanhanen H. Serum concentration and metabolism of cholesterol during rapeseed oil and squalene feeding. *The American Journal of Clinical Nutrition*. 1994;59(2):356–363. DOI: 10.1093/ajcn/59.2.356
- Mosyakin S.L., Robertson K.R. New infrageneric taxa and combinations in *Amaranthus* L. (Amaranthaceae). *Annales Botanici Fennici*. 1996;33(4):275–281.
- Rao C.V., Newmark H.L., Reddy B.S. Chemopreventive effect of squalene on colon cancer. *Carcinogenesis*. 1998;19(2):287–290. DOI: 10.1093/carcin/19.2.287
- Rastogi A., Shukla S. Amaranth: a new millennium crop of nutraceutical values. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 2013;53(2):109–125. DOI: 10.1080/10408398.2010.517876
- Saunders R.M., Becker R. *Amaranthus*: a potential food and feed resource. In: Pomeranz Y. (ed.). *Advances in Cereal Science and Technology*. St. Paul: American Association of Cereal Chemists; 1984. Vol. 6. p.357–396.
- Smith T.J. Squalene: potential chemopreventive agent. *Expert Opinion on Investigational Drugs*. 2000;9(8):1841–1848. DOI: 10.1517/13543784.9.8.1841
- Sokolova D., Zvereva O., Shelenga T., Solovieva A. Comparative characteristics of the amino acid composition in amaranth accessions from the VIR collection. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*. 2021;45(1):68–78. DOI: 10.3906/tar-2007-7
- Sokolova D.V. *Amaranthus cruentus* L. Cultivar 'Frant' (Amarant metel'chatyy (*Amaranthus cruentus* L.). Sort 'Frant'). Russian Federation; breeding achievement patent number: 11940; 2022. [in Russian] (Соколова Д.В. Амарант метельчатый (*Amaranthus cruentus* L.). Сорт 'Франт'. Российская Федерация; патент на селекционное достижение № 11940; 2022). URL: <https://gossortrf.ru/registry/gosudarstvennyy-reestr-selektionnykh-dostizheniy-dopushchennykh-k-ispolzovaniyu-tom-1-sorta-rasteni/frant-amarant-metelchatyy/> (дата обращения: 10.02.2024).
- State Register for Selection Achievements Admitted for Usage (National List). Vol. 1 "Plant varieties" (official publication). Moscow: Rosinformagrotech; 2023. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1 «Сорта растений» (официальное издание). Москва: Росинформагротех; 2023).
- Teutonico R.A., Knorr D. Amaranth: composition, properties and applications of a rediscovered food crop. *Food Technology*. 1985;1:49–60.
- Trucco F., Jeschke M.R., Rayburn A.L., Tranel P.J. *Amaranthus hybridus* can be pollinated frequently by *A. tuberculatus* under field conditions. *Heredity*. 2005;94:64–70. DOI: 10.1038/sj.hdy.6800563
- Venskutonis P.R., Kraujalis P. Nutritional components of amaranth seeds and vegetables: a review on composition, properties, and uses. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*. 2013;12(4):381–412. DOI: 10.1111/1541-4337.12021

Сведения об авторах

Диана Викторовна Соколова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, отдел генетических ресурсов овощных и бахчевых культур, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, dianasokol@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0002-9967-7454>

Ирена Георгиевна Чухина, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, отдел агроботаники и *in situ* сохранения генетических ресурсов растений, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, i.chukhina@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3587-6064>

Information about the authors

Diana V. Sokolova, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Department of Vegetable Crop and Cucurbit Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, dianasokol@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0002-9967-7454>

Irena G. Chukhina, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Department of Agrobotany and *in situ* Conservation of Plant Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, i.chukhina@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3587-6064>

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 02.06.2024; одобрена после рецензирования 20.08.2024; принята к публикации 03.09.2024.

The article was submitted 02.06.2024; approved after reviewing 20.08.2024; accepted for publication 03.09.2024.

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ



УДК 582.542.1

DOI: 10.30901/2658-3860-2024-3-05

**Н. Ю. Лим***автор, ответственный за переписку: o.sukhanova@vir.nw.ru*

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

**И. Г. Чухина**

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

Культурные ячмени Алтая в коллекции Гербария ВИР (WIR)

В гербарных коллекциях России проинвентаризировано разнообразие ячменя культурного (*Hordeum vulgare* L.), собранного на территории российской части Алтая. Сборы *H. vulgare* s.l. из этого региона представлены только в Гербарии культурных растений мира, их диких родичей и сорных растений (WIR), всего 40 образцов, за исключением еще одного гербарного листа в Алтайском государственном университете (ALTU). В коллекции WIR среди алтайских гербарных образцов ячменя культурного преобладает *H. vulgare* subsp. *vulgare* var. *pallidum* Ser. – 36 образцов. Другие разновидности представлены единичными образцами: *H. vulgare* subsp. *distichon* var. *nutans* Schuebl. – два образца, *H. vulgare* subsp. *vulgare* var. *coeleste* и *H. vulgare* subsp. *distichon* var. *erectum* Rode ex Schuebl. – по одному. На гербарных листах оформлены растения, подготовленные в результате гербаризации репродуцированных образцов алтайских стародавних сортов (ландрасов) из коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, которые были собраны на Алтае в первой половине XIX века. Изученные гербарные образцы будут использованы в исследованиях разнообразия *H. vulgare* и истории его формирования на российской части Алтая с использованием современных молекулярно-генетических методов.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare* L., гербарные коллекции, многорядный пленчатый и голозерный ячмень, двурядный пленчатый ячмень, ландрасы

Благодарности: Работа выполнена в рамках НИР «Исследование биоресурсов в пространственном и временном аспекте с применением современных цифровых и генетических технологий» № FGEM-2024-0002.

Для цитирования: Лим Н.Ю., Чухина И.Г. Культурные ячмени Алтая в коллекции Гербария ВИР (WIR). *Vavilovia*. 2024;7(3):18-23. DOI: 10.30901/2658-3860-2024-3-05



Nelli Yu. Lim, Irena G. Chukhina

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia

corresponding author: Nelli Yu. Lim, o.sukhanova@vir.nw.ru

Cultivated barleys of Altai in the VIR herbarium collection (WIR)

The herbarium collections of Russia have been inventoried for determining the preserved diversity of cultivated barley (*Hordeum vulgare* L.) collected in the Russian part of Altai. It was found that the collected samples of *H. vulgare* s.l. from this region, the total of 40 accessions, are represented only in the Herbarium of Cultivated Plants of the World, their Wild Relatives and Weeds (WIR) at the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), excluding one herbarium sheet preserved in the Altai State University (ALTU). Among the Altai herbarium accessions of cultivated barley in the WIR collection, the dominating one is *H. vulgare* subsp. *vulgare* var. *pallidum* Ser. (36 accessions). Other botanical varieties are represented by few accessions: *H. vulgare* subsp. *distichon* var. *nutans* Schuebl. by two, and *H. vulgare* subsp. *vulgare* var. *coeleste* and *H. vulgare* subsp. *distichon* var. *erectum* Rode ex Schuebl. by one each. Herbarium sheets contain plants grown from seed accessions of Altai ancient varieties (landraces) preserved at VIR, which were collected in Altai in the first half of the 19th century. The studied herbarium samples will be used in studies of the diversity of *H. vulgare* and the history of its formation in the Russian part of Altai using modern molecular genetic methods.

Keywords: *Hordeum vulgare* L., herbarium collections, six-row hulled and naked barley, two-row hulled barley, landraces

Acknowledgment: The work was carried out within the framework of the research project No. FGEM-2024-0002 "Study of bioresources regarding spatiotemporal aspects using modern digital and genetic technologies".

For citation: Lim N.Yu., Chukhina I.G. Cultivated barleys of Altai in the VIR herbarium collection (WIR). *Vavilovia*. 2024;7(3):18-23. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-3860-2024-3-o5



Ячмень культурный (*Hordeum vulgare* L.) – одно из древнейших возделываемых растений, широко используемое как кормовая и пищевая культура, а также в пивоварении. Многие исследования по эволюции культурного ячменя, в том числе и молекулярно-генетические, посвящены изучению процессов одомашнивания и выявлению возможных диких предков (Azhaguvel, Komatsuda, 2007; Badr et al., 2000; Brown et al., 2009; Civič et al., 2021; Kilian, 2006; Mascher et al., 2016; Poets et al., 2015). Большинство работ по истории возделывания тех или иных растений опираются на археоботанические источники, которые с одной стороны бывают очень малочисленными, с другой – не всегда могут достоверно свидетельствовать о том, что данный вид выращивался именно на этой территории. При изучении распространения неолитического сельского хозяйства в Европе с помощью филогеографического анализа ДНК ячменя доказана возможность привлечения в исследование традиционных местных сортов ячменя, так как в геноме сохраняются следы их доисторического происхождения (Jones et al., 2012). Для выяснения путей формирования генофонда *H. vulgare* s.l. на территории Алтайского края с использованием полиморфных RAPD и ISSR маркеров были изучены образцы ячменя стародавней селекции (первой половины XX века) из коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), собранные на Алтае (Alpatieva et al., 2013). Учитывая первоначальные гипотезы о формировании генофонда алтайских ячменей несколькими путями, а именно, с переселенцами из европейской части России, из Центральной Азии, из Китая и из ближайших земледельческих районов Восточной Сибири, для сравнительного изучения кроме алтайских образцов были отобраны образцы и из этих регионов. Результаты проведенного анализа, с одной стороны подтвердили возможную связь ряда алтайских стародавних

сортов (ландрасов) ячменя с традиционными ячменями севера европейской части России, с другой стороны, выявили обособленность многорядных голозерных ячменей от голозерных ячменей Китая и Монголии (Alpatieva et al., 2013).

Для продолжения исследования разнообразия *H. vulgare* s.l. на российской части Алтая (Республика Алтай, Алтайский край) с использованием современных молекулярно-генетических методов начато формирование экспериментальной выборки из проб растительной ткани, отобранных с гербарных образцов, и из образцов семян стародавних сортов алтайского происхождения из коллекции ВИР, в которой сохраняется более 20 тыс. образцов культурного ячменя, представленного местными формами, селекционными сортами и дикими видами *Hordeum* L. из всех земледельческих регионов мира.

Одним из важнейших источников информации о таксономическом разнообразии, морфологических особенностях, географическом распространении и местах обитания растений являются научные гербарные коллекции. В последние десятилетия гербарные образцы все чаще становятся объектами молекулярно-генетических исследований (Fomina et al., 2019). Использование современных подходов секвенирования (next-generation sequencing, NGS) позволяет преодолеть классические препятствия для анализа гербарной ДНК. NGS технологии открывают двери для широкого привлечения ДНК из загербаризированных растений в филогенетические исследования и для развития отдельного направления – гербарной геномики (Bakker et al., 2016; Bakker, 2017; Bakker et al., 2020).

В Гербарии культурных растений мира, их диких родичей и сорных растений (Гербарий ВИР, WIR), находящейся во Всероссийском институте генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), представлена крупней-



шая в России коллекция *H. vulgare* s. l., включая *H. vulgare* s. str. (= *H. vulgare* subsp. *vulgare*) и *H. distichon* L. (= *H. vulgare* subsp. *distichon* (L.) Koern.), насчитывающая более 8000 листов со всех континентов, исключая Антарктиду. Большую часть гербария составляют местные сорта, выращивавшиеся в Российской Империи. Собрать гербарную коллекцию возделываемого разнообразия *Hordeum* начал Р.Э. Регель, аутентичный гербарий которого хранится в WIR (Chukhina et al., 2022).

В коллекции общего сектора Гербария сосудистых растений Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE) находится 432 листа *H. vulgare* s.l., из которых 14 листов 18 века (самый старый 1770 года), 188 листов 19 века. Сравнительно небольшое число образцов ячменя (*H. vulgare* s. str., *H. distichon*) в Гербарии Московского государственного университета (MW) – 88 листов и в Гербарии кафедры ботаники Санкт-Петербургского государственного университета (LECB) – 14 листов. В других гербариях России число образцов ячменя культурного не превышает одного десятка.

Сборы *H. vulgare* s.l. с территории Республики Алтай и Алтайского края представлены только в Гербарии ВИР (WIR), всего 40 образцов, за исключением еще одного гербарного листа в Алтайском государственном университете (ALTB), определенного как *H. distichon*.

В коллекции WIR среди алтайских гербарных образцов ячменя культурного преобладает *H. vulgare* subsp. *vulgare* var. *pallidum* Ser. (36 обр.). Другие разновидности представлены единичными образцами: *H. vulgare* subsp. *distichon* var. *nutans* Schuebl. – два образца, *H. vulgare* subsp. *vulgare* var. *coeleste* и *H. vulgare* subsp. *distichon* var. *erectum* Rode ex Schuebl. – по одному.

H. vulgare subsp. *vulgare* var. *pallidum* Ser., 1841, Ann. Sci. Phys. Nat. Lyon, 4: 346.

Многорядный пленчатый ячмень с желтыми, рыхлыми колосьями, с очень узкими колоско-

выми чешуями, менее 1 мм ширины; длинными, в 1,5-2 раза длиннее колоса, зазубренными остями.

Распространение: широко распространенная разновидность во всех зонах возделывания ячменя (Lukyanova et al., 1990).

H. vulgare subsp. *vulgare* var. *coeleste* L., 1753, Sp. Pl., 1: 85.

Многорядный голозерный ячмень с желтыми, рыхлыми колосьями, узкими колосковыми чешуями, длинными, в 1,5-2 раза длиннее колоса, зазубренными остями; желтыми или буровато-желтыми зерновками.

Распространение: встречается по всему ареалу возделывания ячменя, чаще всего в Китае, Японии, горных районах Центральной Азии и Эритреи (Lukyanova et al., 1990).

H. vulgare subsp. *distichon* (L.) Koern. var. *erectum* Schuebl., 1818, Diss. Char. Descr. Cereal., 41.

Двурядный пленчатый ячмень с желтыми, широкими, плотными колосьями; узкими колосковыми чешуями; длинными, в 1,5-2 раза длиннее колоса, зазубренными, идущими параллельно колосу остями.

Распространение: в России – европейская часть, Сибирь; в Восточной Европе, Закавказье, Иране, Центральной Азии, Японии, Северной Америке (США) (Lukyanova et al., 1990).

H. vulgare subsp. *distichon* (L.) Koern. var. *nutans* Schuebl., 1818, Diss. Char. Descr. Cereal., 36, 42.

Двурядный пленчатый ячмень с желтыми, рыхлыми колосьями; узкими колосковыми чешуями; длинными, в 1,5-2 раза длиннее колоса, зазубренными остями.

Распространение: возделывается во всех частях света, самая распространенная в мире разновидность из двурядных ячменей (Lukyanova et al., 1990).

Большинство гербарных листов представляют загербаризированные растения, подготовленные из репродуцированных в 1971 и 2012 гг.



образцов стародавних алтайских ячменей из коллекции ВИР. Все исходные образцы семян были собраны на территории современного Алтайского края в 1927 (2 обр.), 1929 (20 обр.), 1939 (17 обр.) гг. в равнинных и предгорных районах как левобережья, так и правобережья Оби. Более 60% сборов осуществлено в земледельчески освоенных лесостепных и степных районах Приобского плато. Только один гербарный лист собран непосредственно в «Ойротской области, село Усть-Кан, на выс. 1060 м» (в настоящее время Республика Алтай, Усть-Канский р-н) Н.П. Горбуновым в 1927 г.

Алтайское разнообразие *H. vulgare* s.l. в WIR соответствует западно-сибирской группе агроэкологической классификации культурных ячменей, которые по эколого-биологическим признакам отличаются от ячменей степных районов европейской части и Восточной Сибири. Среди разновидностей в этой группе преобладают пленчатые ячмени: многорядный – *H. vulgare* var. *pallidum* и двурядный – *H. vulgare* var. *nutans*. Последняя разновидность в WIR представлена только двумя образцами, поэтому при пополнении коллекции необходимо обратить внимание на сборы именно малочисленных разновидностей. **V**

References/Литература

- Alpatieva N.V., Zhuk M.A., Kovaleva O.N., Chukhina I.G., Anisimova I.N. Molecular-genetic variability of barley landraces in Altay region. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2013;171:26-32. [in Russian] (Алпатьева Н.В., Жук М.А., Ковалева О.Н., Чухина И.Г., Анисимова И.Н. Молекулярно-генетическое разнообразие стародавних ячменей Алтайского края. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2013;171:26-32).
- Azhaguvel P., Komatsuda T. A phylogenetic analysis based on nucleotide sequence of a marker linked to the brittle rachis locus indicates a diphyletic origin of barley. *Annals of Botany*. 2007;100(5):1009-1015. DOI: 10.1093/aob/mcm129
- Badr A., Müller K., Schäfer-Pregl R., El Rabey H., Effgen S., Ibrahim H.N., Pozzi C., Rohde W., Salamini F. On the origin and domestication history of barley (*Hordeum vulgare*). *Molecular Biology and Evolution*. 2000;17(4):499-510. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026330
- Bakker F.T. Herbarium genomics: skimming and plastomics from archival specimens. *Webbia*. 2017;72(1):35-45. DOI: 10.1080/00837792.2017.1313383
- Bakker F.T., Bieker V.C., Martin M.D. Herbarium collection-based plant evolutionary genetics and genomics. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2020;8:603948. DOI: 10.3389/fevo.2020.603948
- Bakker F.T., Lei D., Yu J., Mohammadin S., Wei Z., van de Kerke S., Gravendeel B., Nieuwenhuis M., Staats M., Alquezar-Planas D.E., Holmer R. Herbarium genomics: plastome sequence assembly from a range of herbarium specimens using an Iterative Organelle Genome Assembly pipeline. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2016;117(1):33-43. DOI: 10.1111/bj.12642
- Brown T.A., Jones M.K., Powell W., Allaby R.G. The complex origins of domesticated crops in the Fertile Crescent. *Trends in Ecology and Evolution*. 2009;24(2):103-109. DOI: 10.1016/j.tree.2008.09.008
- Chukhina I.G., Sukhanova O.V., Lukina K.A., Kovaleva O.N. Nomenclatural types of cultivated barleys described by R. E. Regel and conserved in the VIR Herbarium. *Vavilovia*. 2022;5(3):3-9. [in Russian] (Чухина И.Г., Суханова О.В., Лукина К.А., Ковалева О.Н. Номенклатурные типы возделываемых ячменей, описанных Р. Э. Регелем, хранящиеся в Гербарии ВИР. *Vavilovia*. 2022;5(3):3-9). DOI: 10.30901/2658-3860-2022-3-o5
- Civán P., Drosou K., Armisen-Gimenez D., Duchemin W., Salse J., Brown T.A. Episodes of gene flow and selection during the evolutionary history of domesticated barley. *BMC Genomics*. 2021;22(1):227. DOI: 10.1186/s12864-021-07511-7
- Fomina N.A., Antonova O.Y., Chukhina I.G., Gavrilenko T.A. Herbarium collections in molecular genetic studies. *Turczaninowia*. 2019;22(4):104-118. [in Russian] (Фомина Н.А., Антонова О.Ю., Чухина И.Г., Гавриленко Т.А. Гербарные коллекции в молекулярно-генетических исследованиях. *Turczaninowia*. 2019;22(4):104-118). DOI: 10.14258/turczaninowia.22.4.12.
- Jones G., Jones H., Charles M. P., Jones M. K., Colledge S., Leigh F.J., Lister D.A., Smith L.M.J., Powell W., Brown T.A. Phylogeographic analysis of barley DNA as evidence for the spread of Neolithic agriculture through Europe. *Journal of Archaeological Science*. 2012;39(10):3230-3238. DOI: 10.1016/j.jas.2012.05.014
- Kilian B., Özkan H., Kohl J., von Haeseler A., Barale F., Deusch O., Brandolini A., Yucel C., Martin W., Salamini F. Haplotype structure at seven barley genes: relevance to gene pool bottlenecks, phylogeny of ear type and site of barley domestication. *Molecular Genetics and Genomics*. 2006;276(3):230-241. DOI 10.1007/s00438-006-0136-6
- Lukyanova M.V., Trofimovskaya A.Ya., Gudkova G.N., Terentyeva I.A., Yarosh N.P. Flora of cultivated plants. Vol. 2, pt 2. Barley. V.D. Kobylansky, M.V. Lukyanova (eds). Leningrad: Agropromizdat; 1990. [in Russian] (Лукьянова М.В., Трофимовская А.Я., Гудкова Г.Н., Терентьева И.А., Ярош Н.П. Культурная флора СССР. Т. 2, ч. 2. Ячмень / под ред. В.Д. Кобылянского, М.В. Лукьяновой. Ленинград: Агропромиздат; 1990).
- Mascher M., Schuenemann V.J., Davidovich U., Marom N., Himmelbach A., Hübner S., Korol A., David M., Reiter E., Riehl S., Schreiber M., Vohr S.H., Green R.E., Dawson I.K., Russell J., Kilian B., Muehlbauer G. J., Waugh R., Fahima T., Krause J., Weiss E., Stein N. Genomic analysis of 6,000-year-old cultivated grain illuminates the domestication history of barley. *Nature Genetics*. 2016;48(9):1089-1093. DOI: 10.1038/ng.3611
- Poets A.M., Fang Z., Clegg M.T., Morell P.L. Barley landraces are characterized by geographically heterogeneous genomic origins. *Genome Biology*. 2015;16(1):173. DOI: 10.1186/s13059-015-0712-3

**Сведения об авторах**

Нелли Юрьевна Лим, младший научный сотрудник, лаборатория мониторинга биоресурсов и археоботаники, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, o.sukhanova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0009-0001-8224-1566>

Ирена Георгиевна Чухина, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, отдел агроботаники и *in situ* сохранения генетических ресурсов растений, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, i.chukhina@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3587-6064>

Information about the authors

Nelli Yu. Lim, Junior Researcher, Laboratory of Monitoring Bioresources and Archaeobotany, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44, Bolshaya Morskaya Str., St. Petersburg 190000, Russia, o.sukhanova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0009-0001-8224-1566>

Irena G. Chukhina, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Department of Agrobotany and *in situ* Conservation of Plant Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44 Bolshaya Morskaya Str., St. Petersburg 190000, Russia, i.chukhina@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3587-6064>

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 10.08.2024; одобрена после рецензирования 16.09.2024; принята к публикации 26.09.2024.

The article was submitted 10.08.2024; approved after reviewing 16.09.2024; accepted for publication 26.09.2024.

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ



УДК 631.523(470.65)

DOI: 10.30901/2658-3860-2024-3-02

**Л. В. Багмет***автор, ответственный за переписку: herbar@yandex.ru*

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

**Генетические ресурсы растений Республики Узбекистан
(результаты экспедиций ВИР)**

В публикации приведен краткий исторический обзор обследований Узбекистана экспедиционными отрядами ФИЦ Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР). Территория республики в растениеводческом смысле является частью Среднеазиатского центра происхождения культурных растений, являющегося родиной многих видов плодовых, овощных, зерновых и бобовых культур. Разнообразие природных условий и чрезвычайная древность земледельческой культуры этих мест способствовали накоплению и формированию исключительного богатства форм растительных культур. Растительность предгорных и горных территорий Узбекистана характеризуется активным формообразованием среди ее представителей. С 1912 по 2023 год ВИР было организовано 105 экспедиций по изучению генетических ресурсов растений. Анализ материалов экспедиций показал, что наиболее продуктивными были исследования 1966–1991 годов, которые проводились на базе Среднеазиатской опытной станции ВИР, где работала постоянно действующая экспедиция. В статье обобщены основные результаты прошедших экспедиций и приведены наиболее значимые публикации по ним, показывающие, что и в настоящее время Узбекистан представляет интерес прежде всего для поиска засухоустойчивых, жаростойких, солеустойчивых форм растений.

Ключевые слова: экспедиционные обследования, Средняя Азия, местные сорта, дикие родичи культурных растений, ДРКР, ВИР

Благодарности: Публикация подготовлена в рамках реализации Программы развития Национального центра генетических ресурсов растений по соглашению с Минобрнауки России от 15 февраля 2024 года № 075-02-2024-1090 с использованием Гербария культурных растений мира, их диких родичей и сорных растений (WIR).

Для цитирования: Багмет Л.В. Генетические ресурсы растений Республики Узбекистан (результаты экспедиций ВИР). *Vavilovia*. 2024;7(3):24-36. DOI: 10.30901/2658-3860-2024-3-02



Larisa V. Bagmet

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia

corresponding author: Larisa V. Bagmet, herbar@yandex.ru

Plant Genetic Resources of the Republic of Uzbekistan (results of VIR collection missions)

The publication provides a brief historical overview of surveys of Uzbekistan by expeditionary teams of the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR). In the plant-growing sense, the territory of the republic is a part of the Central Asian Center of origin of cultivated plants, which is the birthplace of many types of fruit, vegetable, grain and legume crops. The variety of natural conditions and the extreme antiquity of the agricultural culture of these places contributed to the accumulation and formation of an exceptional wealth of plant forms. The vegetation of the foothill and mountainous territories of Uzbekistan is characterized by active formation of new forms among its representatives. From 1912 to 2023, VIR organized 105 expeditions to study plant genetic resources. The analysis of the collected materials showed that the most productive studies were conducted in 1966–1991, which were carried out on the basis of the Central Asian Experiment Station of VIR, which operated a permanent expedition team. The article summarizes the main results of collecting activities and presents the most significant publications on them, showing that Uzbekistan is currently of interest, first of all, for the search for drought-resistant, heat-resistant, and salt-resistant plant forms.

Keywords: expedition exploration, Central Asia, local cultivars, wild relatives of cultivated plants, CWR, VIR

Acknowledgment: The work was carried out within the framework of the Program of Development of the National Center for Plant Genetic Resources under Agreement No. 075-02-2024-1090 with the Ministry of Education and Science of the Russian Federation dated February 15, 2024 using the Herbarium of Cultivated Plants of the World, their Wild Relatives and Weeds (WIR).

For citation: Bagmet L.V. Plant Genetic Resources of the Republic of Uzbekistan (results of VIR collection missions). *Vavilovia*. 2024;7(3):24-36. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-3860-2024-3-o2



Территория республики в растениеводческом смысле представляет собой часть Среднеазиатского центра происхождения культурных растений, являющегося родиной многих видов плодовых, овощных, зерновых и бобовых культур. Этот центр охватывает территорию, включающую южную часть Казахстана, Узбекистан, западную часть Киргизии, Таджикистан, север Пакистана, Афганистан и северо-западную часть Индии (Пенджаб). Отличительной особенностью центра является огромное многообразие плодовых культур. С древних времен здесь возделывались абрикос, груша, грецкий орех, фисташка, лох, слива, миндаль, гранат, инжир, персик, виноград, вишня, яблоня. Эндемичными для этого центра являются: пшеница компактная, дыня, некоторые виды лука, нут, маш и мелкозерная разновидность чечевицы. Огромное многообразие видового, формового и сортового состава культурных растений этого региона прежде всего обусловлено древностью земледелия в сочетании с характерным разнообразием природных условий. Н.И. Вавилов их называл своеобразными природными лабораториями формообразовательного процесса (Vavilov, 1926). Неслучайно именно со Средней Азии начались экспедиционные обследования Российской империи учеными Бюро по прикладной ботанике¹. Первая экспедиция Бюро была проведена в 1912 году Василием Митрофановичем Бензиным и охватила северо-восточную часть территории современного Узбекистана, север Кыргызстана (Киргизии) и юго-восток Казахстана. Ее основной задачей было изучение местных форм пшениц Сырдарьинской и Семиреченской областей Туркестана (Benzin, 1913; Udachin, Shmaraev, 1991). В 1913 году в Бухарский эмират был направлен Андрей Карлович Гольбек, который стал специальным сотрудником Бюро по сбору образцов

местных сельскохозяйственных растений в Туркестане. В 1913, 1914 и 1915 году Гольбеком изучены зерновые культуры Бухарского ханства. Местные формы, собранные во время этих экспедиций, стали впоследствии основой созданных им сортов, которые выращивались в Средней Азии и на юге Казахстана до 70-х годов XX века (Udolskaya, 1970). Распространение и разнообразие солодки в районах Бухары и Ферганы изучал в 1914 году помощник заведующего Бюро Павел Иванович Мищенко, который был позже (1925) назначен заведующим Туркестанским (Среднеазиатским) отделением ВИР (Fedotova, Goncharov, 2015).

Николай Иванович Вавилов во время своей первой поездки по Средней Азии и Ирану в 1916 году посетил Ташкентский оазис и Ферганскую долину, где им было осуществлено детальное изучение основных возделываемых культур. Это путешествие и последующий анализ собранных материалов заложили основы для выявления основных положений закона гомологических рядов, истории возникновения культурной ржи, развития учения о центрах происхождения культурных растений и аграрной цивилизации (Glazko, Bautin, 2012; Goncharov, 2012).

В 1918 году по заданию Отдела прикладной ботаники Сельскохозяйственного ученого комитета Георгий Андреевич Балабаев изучал распространение сорной растительности в Самаркандской области (Balabaev, 1925).

Всего с 1912 по 1923 годы было проведено 8 экспедиций (рис. 1).

С тех пор как директором института стал Н.И. Вавилов, экспедиционные обследования Средней Азии, в том числе Узбекистана, приобрели более широкий размах. Николай Иванович не только организовывал многочисленные экспедиции ВИР, но и принимал в их работе

¹ ВИР со дня основания несколько раз переименовывался: Бюро по прикладной ботанике (1894), Отдел прикладной ботаники и селекции (1917); Всесоюзный институт прикладной ботаники и новых культур (1924); Всесоюзный институт растениеводства (1930), ныне – Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР).

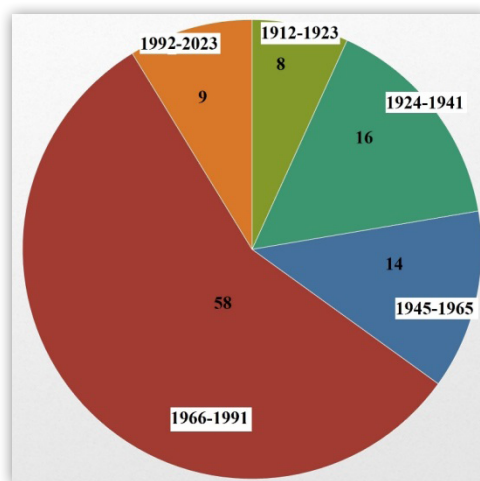


Рис. 1. Экспедиции ВИР, проведенные в разные годы на территории Узбекистана (числа на цветном поле – количество экспедиций)

Fig. 1. VIR collection missions conducted in different years in Uzbekistan (figures in the colored fields denote the number of collecting missions)

активное участие. В 1924 году Н.И. Вавиловым организована Среднеазиатская опытная станция ВИР, первоначально известная как Среднеазиатское отделение института прикладной ботаники и новых культур. Одной из основных задач этой станции было изучение растительных ресурсов Средней Азии.

С 1924 по 1941 год в Средней Азии работали 45 экспедиций, из них 16 обследовали территорию Узбекистана (рис. 1). Большинство экспедиций были комплексными. Ими собран материал по местным сортам и дикорастущим зерновым, бобовым, кормовым, техническим, овощным и плодовым растениям. В 1925 году Н.И. Вавилов совместно с В.К. Кобелевым обследовал Хорезмский оазис. Этот район привлек внимание Николая Ивановича своей изолированностью и присутствием следов древней культуры. В результате работы экспедиции собрано около 1500 образцов. Были обнаружены белосемянные формы льна, скороспелые формы хлопчатников, а также дикие формы дыни (*Cucumis melo* var. *agrestis* Naudin). Самое большое разнообразие форм показали зерновые культуры (пшеница, сорго, просо). После тщательного изучения собранного растительного материала в течение несколь-

ких лет стационарных посевов опубликованы работы «Возделываемые растения Хивинского оазиса. (Ботанико-агрономический очерк)» (Vavilov, 1929) и «Роль Центральной Азии в происхождении культурных растений: (предварительное сообщение о результатах экспедиции в Центральную Азию в 1929 г.» (Vavilov, 1931). В.К. Кобелев и Н.Н. Кулешов в 1926 году обследовали посевы основных полевых культур долины Зеравшана и Ферганы (Kobelev, 1926).

С середины 1920-х годов начинается интенсивное изучение плодовых Узбекистана, которые отличаются здесь особым разнообразием форм. В этот период изучению плодовых растений были посвящены экспедиции В.В. Пашкевича, К.Ф. Костиной, И.А. Линчевского 1927–1929 годов; В.П. Горбуновой, А.А. Суханова 1929–1930 годов; М.Г. Попова, К.Ф. Костиной, А.И. Поярковой 1928–1930 годов. В них особое внимание уделяется сбору материалов по абрикосу, миндалю, груше, шелковице и лоху (рис. 2).

С 1928 года Среднеазиатская опытная станция ВИР проводит планомерные исследования винограда, первым этапом которых был сбор и инвентаризация сортовых богатств этой культуры. На территории Узбекистана с 1928 по 1930



год в составе экспедиционного отряда работали исследователи флоры Средней Азии, основатели Туркестанского университета, с 1923 года известного как Среднеазиатский университет, М.Г. Попов, П.А. Баранов и И.А. Райкова, а также ученые-ампелографы Р.Х. Гзириан, Я.Ф. Кац, М.И. Паройская и другие. Экспедиционные обследования районов культуры винограда сопровождались детальным ознакомлением с местными сортами, изучением истории их происхождения и распространения, тщательным описанием особенностей морфологии и биологии, зарисовками и фотографированием растений и гроздей, всесторонней оценкой сортов, регистрацией других ценных и полезных сведений (Ryabova, Vitkovsky, 2017). Собранный материал был всесторонне изучен на станции, где одновременно проводилось сравнительное испытание сортов из других районов виноградарства. Исследования показали, что узбекские столовые сорта винограда выделяются среди прочих по вкусовым качествам, транспортабельности, пригодности для длительного хранения и сушки, эстетическому виду и размерности плодов. Кроме материала, заложившего основу ампелографической коллекции станции, было собрано большое количество гербарных образцов местных сортов (Agakhanov et al., 2024). По результатам проведенных исследований опубликован целый ряд работ по винограду Средней Азии (Baranov, 1927; Ivanova-Paroiskaya, 1930, 1938; Katz, 1936, 1937; Negrul et al., 1953). В частности, на основании изучения огромного морфологического разнообразия, несвойственного диким видам, П.А. Баранов пришел к выводу о вторичности «дикости» исследованных популяций. Это стало известно Павлу Александровичу в результате многочисленных наблюдений: в природных условиях, где виноград размножается только семенным путем, идет активный процесс расщепления и возникновения новых форм. Тогда же было сделано открытие о наличии у вино-

града клейстогамии (Lebedev, 2017).

Для «ориентировки по организации отделения по плодовым, а главным образом для исследования зарослей диких яблонь, груш и алычи под Ташкентом» (из письма Н.И. Вавилова заведующему секцией хлопчатника Г.С. Зайцеву от 1 сентября 1925 г., Vavilov, 1980) был командирован в Туркестан к тому времени уже широко известный помолог Василий Васильевич Пашкевич (с 1935 года доктор биологических наук, академик ВАСХНИЛ).

Наиболее детально в 1920-1930-е годы были обследованы долины Зеравшана, Сурхандарьи и Амударьи, районы Бухары, Ферганы, Хивы. Это были полевые исследования Г.П. Попова 1926 года по изучению местных сортов культурных и сорных растений; Н.Н. Кулешова 1926 года – по овощным культурам; П.И. Яковлева и М.А. Худзинского 1931 года – по плодовым культурам; Н.В. Смольского 1932 года – по шелковице. В 1928 г. С.Г. Габаев проводил изучение овощных культур Ташкентской и Самаркандской областей. По результатам экспедиции опубликована работа «Современное состояние огородного промысла в Узбекской ССР» (Gabaev, 1929), о которой Н.И. Вавилов писал, что этот труд является лучшим, что появлялось по огородничеству Средней Азии (Yuldasheva, 2017).

В 1926 году под руководством Н.Н. Кулешова состоялась комплексная советско-американская экспедиция по выявлению местного разнообразия люцерны. Экспедиция обследовала районы Узбекистана, Туркмении и Казахстана. Было установлено, что на туркестанских полях как ценная кормовая культура чаще всего выращивался особый эколого-морфологический тип под названием «хивинская люцерна» (Kuleshov, 1926).

Помимо изучения сельскохозяйственных растений, экспедиции исследовали отдельные группы естественной флоры Узбекистана для выявления потенциально полезных ее



Рис. 2. Гербарный образец эндемичной груши Регеля (*Pyrus regelii* Rehder), экспедиция К.Ф. Костиной, И.А. Линчевского (1927)

Fig. 2. Herbarium specimen of the endemic Regel pear (*Pyrus regelii* Rehd) from the collecting mission of K.F. Kostina, I.A. Lynchevsky (1927)

представителей. В 1930 году Г.К. Крейер инвентаризировал дикорастущие лекарственные растения, а в 1933 году Д.А. Морозов и С.Г. Заозерский провели поиск пробконосных растений региона. Собранные в эти годы образцы дополнили научные фонды института и стали основой дублетной коллекции Среднеазиатской опытной станции (САС ВИР). Главную часть коллекции составили местные сорта и формы сельскохозяйственных культур. К 1941 году количество образцов культурных растений и их диких родичей в САС ВИР составляло око-

ло 6,5 тысяч (Rustamov et al., 2014; Alikulov et al., 2023).

Начиная с 1945 года обследование территории республик Средней Азии носило более целенаправленный характер. Всего с 1945 по 1965 годы в Узбекистане работало 14 экспедиционных отрядов (рис. 1). В этот отрезок времени особое внимание ученых уделялось изучению овощных и плодовых растений. По плодовым растениям в регионе работали пять экспедиций. Б.А. Шихматовым и А.С. Тузом в 1952 году обследованы дикорастущие пло-



вые растения предгорий Западного Тянь-Шаня; М.А. Худзинский, Б.А. Шихматов в 1953 году изучали местные плодовые Ахангаранского и Паркентского районов Ташкентской области; Н.В. Ковалев, Г.В. Монахов, Ф.Х. Ханин в 1956 и 1957 году обследовали долины рек Чаткал, Пскем, Угам. Я.Ф. Кац в 1954 году продолжил сбор и инвентаризацию местных сортов винограда. Проведено четыре экспедиции по изучению овощных и бахчевых культур К.И. Цытовичем в 1949 году; В.П. Матвеевым, В.Н. Мазуриным, Н.В. Ковалевым, Е.А. Осиповым в 1950 и 1951 годах; Ф.И. Кашицыным в 1952 году. Участники экспедиций собирали семена местных культур, проводили детальное изучение изменчивости их морфолого-биологических признаков на уровне популяционного разнообразия. Было собрано более 300 образцов (Kobylyanskaya, 1980).

В 1950 году А.В. Березняковская, А.М. Арзуманова, Е.А. Дуганова проводили сборы зерновых и масличных культур в Ташкентской и Самаркандской областях. В 1958 году Н.В. Шарапова и И.И. Пугачев обследовали дикорастущие кормовые травы Чаткальского хребта. В 1965 году совместная советско-американская экспедиция под руководством Ю.Н. Щербакова изучала кормовые травы Средней Азии. За 10 лет (1956–1965) по результатам обследования территории Узбекистана в коллекцию ВИР поступило 1450 образцов семян и черенков, из них – 600 плодовых культур (Vitkovsky, Denisov, 1991).

Изучение ряда полученных полевых материалов показало, что для разработки детальной систематики огромного разнообразия культурных и дикорастущих растений требуется более тщательная постоянная работа не только по выявлению, но и по испытанию генетических ресурсов региона. С этой целью в 1965 году на САС ВИР была организована постоянно действующая Среднеазиатская региональная экспедиция, перед которой стояли задачи

по инвентаризации сортового состава культурных растений Средней Азии, сбору местных сортов и форм культурных растений и их диких родичей, выявлению границ распространения и уточнению путей миграции местных сортов. Руководство экспедицией было поручено Р.А. Удачину, а затем К.А. Кобылянской. С этого времени экспедиции становятся комплексными, а экспедиционные выезды часто осуществляются несколько раз в течение всего вегетационного периода.

За время работы региональной экспедиции с 1966 по 1990 годы было организовано 190 выездов по Средней Азии, собрано около 15 тысяч образцов различных культур и их диких родичей и свыше 25 тысяч листов гербария (Udachin, Shmaraev, 1991). На территории Узбекистана в эти годы работали 26 комплексных и 32 специализированных экспедиции. Их обследованиями были охвачено большинство районов республики. В эти годы по плодовым культурам работали 15 специализированных и 20 комплексных экспедиций. На первом месте перед ними стояла задача пополнения коллекции ВИР образцами плодовых культур и их диких родичей. Обследования культурных и диких яблонь проводили В.В. Пономаренко, В.И. Шичков; груши – А.Ш. Арзуманов; косточковых и орехоплодных культур – В.П. Денисов, А.А. Юшев. Активное участие в работе экспедиций принимали ученые-плодоводы К.И. Байметов, Ю.А. Гнездилов, Н.И. Зактрегер, Г.В. Ерёмин, Г.В. Монахов, Э.Н. Ломакин, Т.Х. Самоладас, М.Т. Сушко и др. В результате коллекция ВИР пополнилась ценными образцами яблони, груши, айвы, хурмы, миндаля, грецкого ореха, фисташки, абрикоса, персика, алычи, черешни, сливы, облепихи, смородины, малины и др.

Ампелографические исследования В.А. Арзуманова, Н.Г. Рубана и Н.И. Рябовой позволили выявить центры локализации сортов народной селекции винограда в Ташкентском оазисе



и Ферганской долине. Было отмечено, что почти в каждом кишлаке имеются свои эндемичные сорта, которые довольно четко отличаются друг от друга по ряду важнейших хозяйственно ценных признаков. Обращено внимание на то, что часто встречаются бессемянные и ультранане сорта (Ruban, 1972; Ryabova, 1978; Arzumano, 2023).

Г.М. Лёвин в поездках 1970, 1972, 1974 и 1980 годов тщательно обследовал и существенно пополнил коллекцию ВИР староместными формами граната Каракалпакии, Бухарской, Кашкадарьинской и Сурхандарьинской областей и Ферганской долины. По результатам этих экспедиций была уточнена систематика и эволюционные пути *Punica granatum* L., выявлены центры его генетического разнообразия и области возможного происхождения (Levin, 1982, 1991).

Не менее важное значение региональная экспедиция придает сбору овощных и бахчевых культур. Эти культуры изучали 8 специализированных и 20 комплексных экспедиций, в работе которых принимали участие А.Ф. Пимахов, Ф.Т. Цангас, Ю.Н. Калягин, Л.В. Чижков, О.В. Студенцов, А.Ш. Арзуманов, З.М. Зияев, З.П. Шутова, А.С. Бородин и др. Обследования показали, что наряду с сортами, распространенными в разных районах Средней Азии, в отдельных кишлаках сохранился уникальный, во многом эндемичный сортимент.

В Хорезмском оазисе обнаружена оригинальная местная форма дынь Ак Каун, в Самаркандской области – Ак Набат и Кой Баш, в Бухарской области – Дурван и Кара Канд. Собраны ценные образцы острого красного перца, фасоли, салата, редиса, редьки, репы. Отмечено, что сорта с одинаковым названием, выращиваемые в разных районах, могут значительно отличаться друг от друга (Pimakhov, Tsangas, 1982; Tsangas, 1994).

Среди наиболее ценных дикорастущих видов следует упомянуть отличающиеся жаростойкостью и засухоустойчивостью виды лука

Allium caesium Schrenk, *A. coeruleum* Pall., *A. drobovii* Vved. *A. stipitatum* Regel, а также *A. longicuspis* Regel, который по крупности луковицы близок культурному *A. sativum* L. Изучение экспедиционных сборов местных образцов репчатого лука и чеснока позволили установить локализацию местных сортов этих культур и выявить их потенциальные возможности по урожайности, устойчивости к болезням и высокой лежкости (Pimakhov, 1989).

В 1969 году комплексно обследованы Ташкентская область и Ферганская долина. Собрано 980 образцов местных сортов полевых и огородных растений, плодовых культур и винограда. Среди наиболее интересных образцов были особо отмечены местные формы сорго из Наманганской области, староместная сахарная кукуруза из Ферганской области и многие другие. В Ферганской долине обнаружено огромное разнообразие сортов и форм тыквы, арбуза и моркови (Alikulov et al., 2023).

В 1972 году был организован экспедиционный спецотряд в составе А.В. Атланова и Б.Х. Саттарова по сбору и изучению хлопчатника. С опытных участков селекционных учреждений Узбекистана с 1975 по 1987 год было получено более чем 100 образцов *Gossypium hirsutum* L. и *G. peruvianum* Cav.

Сбором зерновых культур занимались в основном комплексные экспедиции, в работе которых участвовали Р.А. Удачин, К.А. Кобылянская, И.Ш. Шахмедов, В.Д. Карпенко и А.А. Басистов. Ими было отобрано более 30 разновидностей мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), более 12 разновидностей спельты (*Triticum spelta* L.) (Udachin, Shakhmedov, 1989). Был детально изучен состав зерновых культур Ферганской долины. Установлено, что в Самаркандской области преобладают белоколосые формы мягких пшениц, в Бухарской – популяции с преобладанием красноколосых разновидностей, а в Хорезмской – инфлятные (со вздутым колосом) формы. Здесь



же, в окрестностях Самарканда, были впервые обнаружены чистые посевы пшеницы туранской – *Triticum turanicum* Jakubz., обладающей высокой жаростойкостью (Kobylyanskaya, 1969, 1971). В Кашкадарьинской и Сурхандарьинской областях на высоте от 500 до 1000 м над ур. моря обнаружен ограниченно распространенный эгилопс ювенильный (*Aegilops juvenalis* (Thell.) Eig) (Kobylyanskaya, 1973). В рамках работы над диссертацией в 1983 году Д.В. Мягова обследовала посевы пшеницы Узбекистана для поиска форм, устойчивых к пыльной и твердой головне.

По кормовым культурам работали специализированные экспедиции: в Ферганской области в 1972 г. с участием Ю.Д. Соскова и Ж. Балгожина, в Каракалпакии в 1981 году – с участием Ю.Д. Соскова и Л.Л. Малышева. С этими же целями в 1990 году Ю.А. Косов обследовал Ташкентскую область. Этими экспедициями собраны образцы аридных кормовых культур,

изучена внутривидовая изменчивость рода *Calligonum* L. (жузгун), уточнен ареал и выявлены новые районы локализации кохии простёртой (*Bassia prostrata* (L.) Beck), выделен ее ферганский экотип, распространенный на каменистых местообитаниях. На основе этого экотипа впоследствии выведены и районированы сорта 'Карнабчульский' в Узбекистане и 'Задарьинский' в Казахстане (Soskov, 1991; Dzyubenko et al., 2009).

В 1980-х годах экспедиция Т.Е. Вахрушевой, Г.Р. Бартыш, Ю.М. Ким, М.Юлдашева осуществляла поиск каучуконосных растений. Выявлены новые местонахождения эндемичного вида козелец тау-сагыз (*Scorzonera tau-saghyz* Lipsch. et Bosse) в Ферганской долине.

После 1990 года по настоящее время по разным причинам экспедиции ВИР в Узбекистан стали большой редкостью. Всего за этот период проведено 9. В них участвовали ученые из России, Узбекистана, Японии, Нидерландов. Были

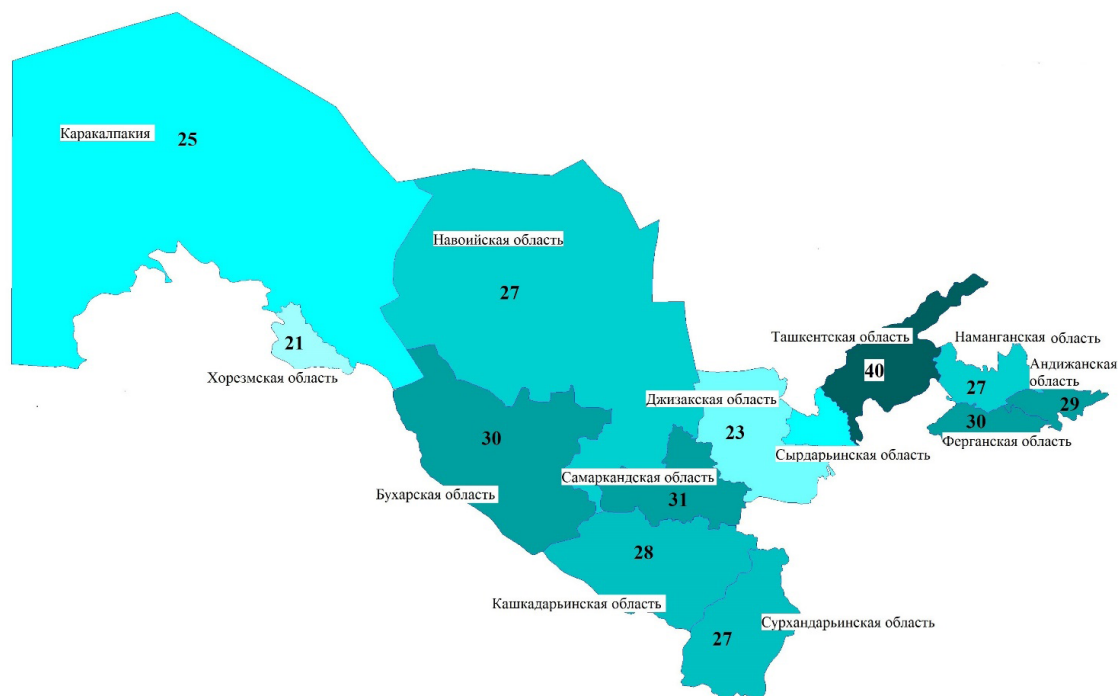


Рис. 3. Изученность сотрудниками ВИР различных областей Республики Узбекистан (числа на цветном поле – количество экспедиций)

Fig. 3. The degree of exploredness of various regions of the Republic of Uzbekistan by VIR collection missions (figures in the colored field denote the number of collecting missions)



обследованы отдельные районы Ташкентской, Ферганской, Андижанской, Наманганской, Сырдарьинской, Джизакской, Кашкадарьинской и Самаркандской областей. За 33 года собрано около 300 образцов зерновых, бобовых, кормовых, овощных и декоративных растений.

В результате экспедиционного обследования под руководством В.Ф. Чапурина в 1997 году территорий Ташкентской, Самаркандской и Сурхандарьинской областей собрано 73 образца диких видов лука, чеснока, других овощных и бахчевых, а также кормовых культур и миндаля. В том же году состоялась экспедиция по изучению диких форм *Cannabis sativa* L. в Ташкентской области, в которой было собрано 59 образцов. В 2009 году проведена международная научная экспедиция с участием сотрудников ВИР (И.Г. Чухина и С.В. Шувалов), Узбекского научно-исследовательского института растениеводства (К.И. Байметов, С.А. Аликулов, Ф.Х. Абдуллаев), а также ученых из Японии (K. Sato, H. Tanaka). В результате этих исследований отобрано 316 образцов более чем 20 различных культур. Особое внимание в этих поездках было уделено зерновым. Уточнены границы распространения видов ячменя и установлено, что в Узбекистане наиболее распространен *Hordeum spontaneum* K. Koch, который встречается как на богарных, так и на орошаемых, и даже на засоленных землях (Chukhina et al., 2013; Baymetov, Abdullaev, 2021).

Всего на территории Узбекистана за период с 1912 по 2023 год ВИР проведено 105 экспедиций. Распределение экспедиций по годам показало, что наиболее продуктивным периодом были годы работы постоянно действующей Среднеазиатской экспедиции на базе Среднеазиатской опытной станции ВИР. За последние 25 лет по Узбекистану было проведено 58 экспедиций (рис. 1).

Наиболее детально обследована Ташкентская область. Это вполне закономерно, т. к. эта область наиболее богата культурными фор-

мами растений и их дикими родичами. Также подробно обследованы древнейшие центры земледелия: Бухарский и Самаркандский оазисы и Ферганская долина (рис. 3). Тысячелетия земледельческой культуры привели к формированию здесь уникального местного сортимента растений. Коллекция ВИР пополнена огромным видовым и сортовым разнообразием плодовых, зерновых, кормовых, технических, овощных и бахчевых культур и их дикорастущих родичей. Проведена инвентаризация сортового состава различных культур, осуществлен сбор стародавних сортов и форм культурных растений. По результатам изучения плодовых опубликована работа «Растительные ресурсы плодовых и орехоплодных растений Центральной Азии и их роль в формировании местного сортимента» (Butkov et al., 2015).

Кроме поступления в коллекцию ВИР интересных и ценных образцов растений, подготовлены теоретические разработки по различным культурам. Были уточнены ареалы, высотные границы распространения и пути миграции большинства культурных растений региона, выявлены закономерности эволюции многих видов и родов, особенно плодовых культур. Обнаружены новые местонахождения многих эндемичных видов. На основе собранного исходного материала созданы сорта, несущие ценные хозяйственные признаки.

Анализ результатов экспедиционных обследований Республики Узбекистан показал, что в настоящее время особо назрела необходимость очередного исследования данной территории, в связи новыми возможностями современной научной оценки местного разнообразия возделываемых культур и дикорастущей флоры. **V**

References/Литература

- Agakhanov M.M., Bagmet L.V., Tikhonova N.G., Erastenkova M.V., Kislin E.N., Ukhatova Yu.V., Khlestkina E.K. The plant germplasm and herbarium (WIR) collections maintained at VIR as contributors to grape genetic diversity conservation,



- expansion and utilization. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 2024;185(1):191-211. [in Russian] (Араханов М.М., Багмет Л.В., Тихонова Н.Г., Ерастенкова М.В., Кислин Е.Н., Ухатова Ю.В., Хлесткина Е.К. Коллекция ВИР и гербарий ВИР (WIR) для сохранения, расширения и использования генетического разнообразия винограда. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(1):191-211). DOI: 10.30901/2227-8834-2024-1-191-211
- Alikulov S.M., Baymetov K.I., Abdullaev F.H. Expeditionary surveys for collecting plant resources of the republics of Central Asia (Ekspeditsionnyye obsledovaniya po sboru rastitel'nykh resursov respublik Central'noy Azii). *Central Asian Journal of Medical and Natural Science*. 2023;4(4):68-81. [in Russian] (Аликулов С.М., Байметов К.И., Абдуллаев Ф.Х. Экспедиционные обследования по сбору растительных ресурсов республик Центральной Азии. *Central Asian Journal of Medical and Natural Science*. 2023;4(4):68-81). DOI: 10.17605/cajmn.v4i4.1665
- Arzumanov V.A. Folk bred grape cultivars in Central Asia. *Vavilovia*. 2023;6(2):44-49. [in Russian] (Арзуманов В.А. Сорта винограда народной селекции Средней Азии. *Vavilovia*. 2023;6(2):44-49). DOI: 10.30901/2658-3860-2023-2-01
- Balabaev G.A. Essay on a zonal vertical study of the weed vegetation in Central Asia: (Investigation of the admixtures to flax seeds in the western Tien-Shan. District Tashkent). Leningrad; 1925. [in Russian] (Балабаев Г.А. Опыт по зонального вертикального изучения сорной растительности в Средней Азии: (Исследование засоренности семян льна некоторых районов Западного Тянь-Шаня в Ташкентском уезде). Ленинград; 1925).
- Baranov P.A. Wild grapes of Central Asia (Dikiy vinograd Sredney Azii). *Transactions of the Irrigation Experiment Ak-Kavak Station*. 1927;4:1-78. [in Russian] (Баранов П.А. Дикий виноград Средней Азии. *Труды Ак-Кавакской Опытной-Оросительной станции*. 1927;4:1-78).
- Baymetov K.I., Abdullaev F.H. Status of wild relatives of barley (*Hordeum* L.) in Uzbekistan. *Academic Research in Educational Sciences*. 2021;2(12):1085-1095. [in Russian] (Байметов К.И., Абдуллаев Ф.Х. Состояние дикорастущих сородичей ячменя (*Hordeum* L.) в Узбекистане. *Academic Research in Educational Sciences*. 2021;2(12):1085-1095). DOI: 10.24412/2181-1385-2021-12-1085-1095
- Benzin V.M. The study of drought-resistant races of agricultural plants (Izuchenie zasuxoustojchivy'x ras sel'skoxozyajstvenny'x rastenij). St. Petersburg; 1913. [in Russian] (Бензин В.М. Изучение засухоустойчивых рас сельскохозяйственных растений. Санкт-Петербург; 1913).
- Butkov E.A., Arzumanov V.A., Turdieva M.K., Baymetov K.I., Yushev A.A. Plant resources of fruit and nut-bearing plants of Central Asia and their role in the formation of local assortment. Tashkent: Baktria Press; 2015. [in Russian] (Бутков Е.А., Арзуманов В.А., Турдиева М.К., Байметов К.И., Юшев А.А. Растительные ресурсы плодовых и орехоплодных растений Центральной Азии и их роль в формировании местного сортимента. Ташкент: Baktria Press; 2015).
- Chukhina I.G., Bagmet L.V., Shuvalov S.V., Baimetov K.I. Peculiarities of *Hordeum spontaneum* C. Koch distribution in the flora of Uzbekistan. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 2013;172:97-100. [in Russian] (Чухина И.Г., Багмет Л.В., Шувалов С.В., Байметов К.И. Особенности распространения *Hordeum spontaneum* C. Koch во флоре Узбекистана. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2013;172:97-100).
- Dzyubenko N.I., Soskov Yu.D., Khusainov S.Kh., Agaev M.G. Morphology and geography of the ecotypes *Kochia prostrata* (L.) Schrad. from Middle Asia, Kazakhstan and Mongolia. *Agricultural biology*. 2009;5:25-39. [in Russian] (Дзюбенко Н.И., Сосков Ю.Д., Хусаинов С.Х., Агаев М.Г. Морфология и география экотипов кохии простёртой *Kochia prostrata* (L.) Schrad. из Средней Азии, Казахстана и Монголии. *Сельскохозяйственная биология*. 2009;5:25-39).
- Fedotova A.A., Goncharov N.P. Robert Regel: the Bureau of Applied Botany, 1917-1918. *Studies in the History of Biology*. 2015;7(4):90-123. [in Russian] (Федотова А.А., Гончаров Н.П. Роберт Регель: Отдел прикладной ботаники, 1917-1918 гг. *Историко-биологические исследования*. 2015;7(4):90-123).
- Gabaev S.G. The current status of gardening in the Uzbek SSR (Sovremennoe sostoyanie ogorodnogo promysla v Uzbekskoy SSR). *Narodnoe khozyaistvo Sredney Azii = National economy in Central Asia*. 1929;(6/7):32-49. [in Russian] (Габаев С.Г. Современное состояние огородного промысла в Узбекской ССР. *Народное хозяйство Средней Азии*. 1929;(6/7):32-49).
- Glazko V.I., Bautin V.M. N.I. Vavilov as the organizer of science. Communication 3. Some of N.I. Vavilov's expeditions in the territory of the USSR (N.I. Vavilov kak organizator nauki. Soobshhenie 3. Nekotorye ekspeditsii N.I. Vavilova na territorii SSSR). *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2012;(3):51-181. [in Russian] (Глазко В.И., Баутин В.М. Н.И. Вавилов как организатор науки. Сообщение 3. Некоторые экспедиции Н.И. Вавилова на территории СССР. *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*. 2012;(3):51-181).
- Goncharov N.P. N.I. Vavilov's expeditions. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;16(3):560-578. [in Russian] (Гончаров Н.П. Экспедиции Н.И. Вавилова. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012;16(3):560-578).
- Ivanova-Paroiskaya M.I. The sterility of the pollen in the "female" grape varieties of Asia Media. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding. Series 8: Fruit and berry crops*. 1930;24(1):93-166. [in Russian] (Иванова-Паройская М.И. Стерильность пыльцы средне-азиатских «женских» сортов винограда. *Труды по прикладной ботанике, генетике, селекции*. 1930;24(1):93-166).
- Ivanova-Paroiskaya M.I. Seedlessness of Central Asian grape varieties A cytological and embryological essay (Bessemyannost' sredneaziatskikh sortov vinograda. Citologo-embriologicheskij очерк). Tashkent: Publishing House of the Committee of Sciences of the Uzbek SSR; 1938. [in Russian] (Иванова-Паройская М.И. Бессемянность средне-азиатских сортов винограда. Цитолого-эмбриологический очерк. Ташкент: Изд-во Комитета наук УзССР; 1938).
- Katz Ya.F. The Middle Asiatic Grape varieties. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding. Series 8: Fruits and small fruits*. 1936;5:159-204. [in Russian] (Кац Я.Ф. Среднеазиатские сорта винограда. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Серия 8: Плодовые и ягодные культуры*. 1936;5:159-204).
- Katz Ya.F. Viticulture in Uzbekistan (Vinogradarstvo v Uzbekistane). *Socialist science and technology*. 1937;8:72-83. [in Russian] (Кац Я.Ф. Виноградарство в Узбекистане. *Социалистическая наука и техника*. 1937;8:72-83).
- Kobelev V.K. A study of the Zerafshan and Yagnob valleys on behalf of the Institute of Applied Botany, Genetics and Breeding (Issledovanie doliny Zerafshana i Yagnoba po porucheniuyu Instituta prikladnoy botaniki, genetiki i seleksii). Leningrad; 1926. [in Russian] (Кобелев В.К. Исследование долины Зеравшана и Ягноба по поручению Института прикладной ботаники, генетики и селекции. Ленинград; 1926).
- Kobylyanskaya K.A. Regarding the wheats of the Samarkand, Bukhara, Khorezm Districts of Uzbekistan. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 1969;40(2):81-86. [in Russian] (Кобылянская К.А. О пшенице Самаркандской, Бухарской и Хорезмской областей в Узбекистане. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1969;40(2):81-86).
- Kobylyanskaya K.A. Cereal crops in the Ferghana Valley. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 1971;45(2):106-112. [in Russian] (Кобылянская К.А. Зерновые культуры Ферганской долины. *Труды*



- по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1971;45(2):106-112).
- Kobylyanskaya K.A. Expeditionary inspection of Plant Resources in the republics Central Asia. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 1973;50(3):63-83. [in Russian] (Кобылянская К.А. Экспедиционное обследование растительных ресурсов республик Средней Азии. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1973;50(3):63-83).
- Kobylyanskaya K.A. Central Asian expeditions of VIR (Sredneaziatskie ekspeditsii VIRa). In: *Mirovy'e rastitel'ny'e resursy v Sredney Azii = World plant resources in Central Asia*. L.V. Chizhkov (ed.). Tashkent: Ministry of Agriculture of the Uzbek SSR; 1980. Iss. 7. p.53-62. [in Russian] (Кобылянская К.А. Среднеазиатские экспедиции ВИРа. В кн.: *Мировые растительные ресурсы в Средней Азии* / отв. ред. Л.В. Чижков. Ташкент: МСХ УзССР; 1980. Вып. 7. С.53-62).
- Kuleshov N.N. Some considerations on the issue of determining the Turkestan origin of alfalfa seeds (Nekotorye soobrazheniya po voprosu ob opredelenii turkestanского proiskhozhdeniya semyan lyucerny). Moscow: State Technical Publishing House; 1926. [in Russian] (Кулешов Н.Н. Некоторые соображения по вопросу об определении туркестанского происхождения семян люцерны. Москва: Государственное техническое издательство; 1926).
- Lebedev D.V. Baranov Pavel Alexandrovich. In: *Nikolai Ivanovich Vavilov's associates: Plant Genetic Diversity Researchers (anniversary edition)*. 2nd ed. St. Petersburg: VIR; 2017. p.34-39. [in Russian] (Лебедев Д.В. Баранов Павел Александрович. В кн.: *Сотрудники Николая Ивановича Вавилова: исследователи генофонда растений*. 2-е изд. Санкт-Петербург: ВИР; 2017. С.34-39).
- Levin G.M. The centers of genetic diversity of pomegranate (Centry geneticheskogo raznoobraziya granata). In: *World plant resources in Central Asia (Mirovye rastitel'nye resursy v Sredney Azii)*. V.A. Arzumanov (ed.). Tashkent: Ministry of Agriculture of the Uzbek SSR; 1982. Iss. 9. p.105-108. [in Russian] (Левин Г.М. Центры генетического разнообразия граната. В кн.: *Мировые растительные ресурсы в Средней Азии* / отв. ред. В.А. Арзуманов. Ташкент: МСХ УзССР; 1982. Вып. 9. С.105-108).
- Levin G.M. The present studies of pomegranate – *Punica L.* gene bank. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 1991;140:111-118. [in Russian] (Левин Г.М. Исследования генофонда граната – *Punica L.* *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1991;140:111-118).
- Negrul A.M., Zhuravel M.S. Katz Ya.F. Grape varieties for the republics of Central Asia (Sorta vinograda dlya respublik Sredney Azii). *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 1953;30(1):5-36. [in Russian] (Нергуль А.М., Журавель М.С. Кац Я.Ф. Сорта винограда для республик Средней Азии. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1953;30(1):5-36).
- Pimakhov A.F. Local varieties and wild forms of onions of Central Asia (Mestnye sorta i dikorastushchie formy luka Sredney Azii). In: *Mobilization of plant resources for use in agriculture in Central Asia (Mobilizatsiya rastitel'nykh resursov dlya ispol'zovaniya v sel'skom khozyaistve Sredney Azii)*. Tashkent: Uzgirozem; 1989. p.21-26. [in Russian] (Пимахов А.Ф. Местные сорта и дикорастущие формы лука Средней Азии. В кн.: *Мобилизация растительных ресурсов для использования в сельском хозяйстве Средней Азии*. Ташкент: Узгипрозем; 1989. С.21-26).
- Pimakhov A.F., Tsangas F.T. Local varieties of vegetable crops of the Fergana Valley (Mestnyye sorta ovoshchnykh kul'tur Ferganskoy doliny). In: *World plant resources in Central Asia (Mirovye rastitel'nye resursy v Sredney Azii)*. V.A. Arzumanov (ed.). Tashkent: Ministry of Agriculture of the Uzbek SSR; 1982. Iss. 9. p.3-7. [in Russian] (Пимахов А.Ф., Цангас Ф.Т. Местные сорта овощных культур Ферганской долины. В кн.: *Мировые растительные ресурсы в Средней Азии* / отв. ред. В.А. Арзуманов. Ташкент: МСХ УзССР; 1982. Вып. 9. С.3-7).
- Ruban N.G. Grape varieties of Central Asia (Sorta vinograda Sredney Azii). Tashkent: FAN; 1972. [in Russian] (Рубан Н.Г. Сорта винограда Средней Азии. Ташкент: ФАН; 1972).
- Rustamov A.S., Baimetov K.I., Abdullaev F.Kh. Expeditional Surveys on collecting Plant Resources of Uzbekistan and Neighboring Republics. In: *Genetic Resources of Agricultural Crops: Status and Perspectives of Use: International Scientific and Practical Conference dedicated to the 90th anniversary of the establishment of the Research Institute of Plant Industry; 2014 August 18; Tashkent, Uzbekistan*. Tashkent: Publishing House of the Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan; 2014. p.18-22. [in Russian] (Рустамов А.С., Байметов К.И., Абдуллаев Ф.Х. Экспедиционные обследования по сбору растительных ресурсов Узбекистана и сопредельных республик. В кн.: *Генетические ресурсы сельскохозяйственных культур. Состояние и перспективы использования: материалы научно-практической конференции, посвященной 90-летию создания научно-исследовательского института растениеводства; 18 августа 2014 г.; Ташкент, Узбекистан*. Ташкент: Изд-во АН Республики Узбекистан, 2014. С.18-22).
- Ryabova N.I., Arzumanov V.A., Kurdyukova K.F. (comp.). Catalogue of the Global Collection of VIR. Iss. 224. Rare Central Asian grape varieties (Redkie sredneaziatskie sorta vinograda. Katalog mirovoy kolleksii VIR). V.L. Vitkovsky (ed). Leningrad: VIR; 1978. [in Russian] (Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 224. Редкие среднеазиатские сорта винограда / сост.: Н.И. Рябова, В.А. Арзуманов, К.Ф. Курдюкова; под ред. В.Л. Витковского. Ленинград: ВИР; 1978).
- Ryabova N.I., Vitkovsky V.L. Katz Yakov Fabianovich. In: *Nikolai Ivanovich Vavilov's associates: Plant Genetic Diversity Researchers (anniversary edition)*. 2nd ed. St. Petersburg: VIR; 2017. p.210-211. [in Russian] (Рябова Н.И., Витковский В.Л. Кац Яков Фабианович. В кн.: *Сотрудники Николая Ивановича Вавилова: исследователи генофонда растений*. 2-е изд. Санкт-Петербург: ВИР; 2017. С.210-211).
- Soskov Yu.D. New desert fodder plants of Central Asia and Kazakhstan. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 1991;140:123-131. [in Russian] (Сосков Ю.Д. Новые пустынные кормовые культуры Средней Азии и Казахстана. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1991;140:123-131).
- Tsangas F.T. Expeditions of the Uzbek Scientific Research Institute of Plant Industry for collecting plant resources of the Central Asian region 1965-1990 (Ekspeditsii Uzbekskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rastenievodstva po sboru rastitel'nykh resursov Sredneaziatskogo regiona 1965-1990 gg.). In: *Plant resources of Central Asia and their breeding significance*. Tashkent: Uzinformatprogm; 1994. p.7-14. [in Russian] (Цангас Ф.Т. Экспедиции Узбекского научно-исследовательского института растениеводства по сбору растительных ресурсов Среднеазиатского региона 1965-1990 гг. В кн.: *Растительные ресурсы Центральной Азии и их селекционное значение*. Ташкент: Узинформпрогм; 1994. С.7-14).
- Udachin R.A., Shakhmedov I.Sh. Expedition collections of wheat in Central Asia in 1965-1988 (Ekspeditsionnye sbory pshenitsy v Sredney Azii za 1965-1988 gg.). In: *Mobilization of plant resources for the use in agriculture in Central Asia (Mobilizatsiya rastitel'nykh resursov dlya ispol'zovaniya v sel'skom khozyaistve Sredney Azii)*. Tashkent: Uzgirozem; 1989. p.16-20. [in Russian] (Удачин Р.А., Шахмедов И.Ш. Экспедиционные сборы пшеницы в Средней Азии за 1965-1988 гг. В кн.: *Мобилизация растительных ресурсов для использования в сельском хозяйстве Средней Азии*. Ташкент: Узгипрозем; 1989. С.16-20).



- Udachin R.A., Shmaraev I.G. Main results of the work of the VIR regularly acting Central Asian expedition (1965-1990). *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 1991;140:58-67. [in Russian] (Удачин Р.А., Шмараев И.Г. Основные итоги постоянно действующей Среднеазиатской экспедиции ВИР (1965-1990). *Труды прикладной ботаники, генетики и селекции*. 1991;140:58-67).
- Udolskaya N.L. Breeder A.K. Golbek (Selektioner A.K. Gol'bek). Alma-Ata: Kainar; 1970. [in Russian] (Удольская Н.Л. Селекционер А.К. Гольбек. Алма-Ата: Кайнар; 1970).
- Vavilov N.I. Studies on the origin of cultivated plants. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 1926;16(2):1-248. [in Russian] (Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1926;16(2):1-248).
- Vavilov N.I. The cultivated plants of the oasis of Khiva (Khoresm). *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 1929;20:1-91. [in Russian] (Вавилов Н.И. Возделываемые растения Хивинского оазиса. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1929;20:1-91).
- Vavilov N.I. The role of Central Asia in the origin of cultivated plants: (preliminary communication of the results of the expedition to Central Asia in 1929). *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 1931;26(3):3-44. [in Russian] (Вавилов Н.И. Роль Центральной Азии в происхождении культурных растений: (предварительное сообщение о результатах экспедиции в Центральную Азию в 1929 г.). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1931;26(3):3-44).
- Vavilov N.I. 305. Letter to G.S. Zaitsev. Tashkent. September 1, 1925 (305. Pis'mo k G. S. Zaytsevu. Tashkent. 1 sentyabrya 1925 g.). In: Scientific Legacy. Vol. 5. Nikolai Ivanovich Vavilov: From the epistolary heritage, 1911-1928 (Nauchnoye nasledstvo. T. 5. Nikolai Ivanovich Vavilov: Iz epistolyarnogo naslediya, 1911-1928). Moscow: Nauka; 1980. p.220. [in Russian] (Вавилов Н.И. 305. Г.С. Зайцеву. Ташкент. 1 сентября 1925 г. В кн.: Научное наследие. Т. 5. Николай Иванович Вавилов. Из эпистолярного наследия, 1911-1928 гг. Москва: Наука; 1980. С.220).
- Vitkovsky V.L., Denisov V.P. N.I. Vavilov and expeditions to study fruit plants and grape in Central Asia. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 1991;140:97-111. [in Russian] (Витковский В.Л., Денисов В.П. Н.И. Вавилов и экспедиционное обследование плодовых растений и винограда Средней Азии. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1991;140:97-111).
- Yuldasheva L.M. Gabaev Sergey Georgievich. In: *Nikolai Ivanovich Vavilov's associates: Plant Genetic Diversity Researchers (anniversary edition)*. 2nd ed. St. Petersburg: VIR, 2017. p.101-103. [in Russian] (Юлдашева Л.М. Габаев Сергей Георгиевич. В кн.: *Соратники Николая Ивановича Вавилова: исследователи генофонда растений*. 2-е изд. Санкт-Петербург: ВИР; 2017. С.101-103).

Сведения об авторах

Лариса Владимировна Багмет, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, отдел агроботаники и *in situ* сохранения генетических ресурсов растений, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42, 44, herbar@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-0768-0056>

Information about the authors

Larisa V. Bagmet, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Department of Agrobotany and *in situ* Conservation of Plant Genetic Resources, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44 Bolshaya Morskaya Str., St. Petersburg, 190000 Russia, herbar@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-0768-0056>

Конфликт интересов: автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the author declares no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 17.06.2024; одобрена после рецензирования 18.09.2024; принята к публикации 26.09.2024.

The article was submitted 17.06.2024; approved after reviewing 18.09.2024; accepted for publication 26.09.2024.

ORIGINAL ARTICLE



УДК 575.113:577.212

DOI: 10.30901/2658-3860-2024-3-01



Mikhail D. Golubovsky

corresponding author: ihst@ihst.nw.ru, mdgolub@gmail.com

S.I. Vavilov Institute of the History of Science and Technology of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg branch of the S. I. Vavilov Institute of History of Science and Technology of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

Beyond Mendel and Morgan to the dynamic genome¹

The conceptional shifts on genome organization and hereditary variability occurred during transition from classical mendelian to current mobile or dynamic genetics. The main changed premises of this transition are firstly presented in detail. Mendelian genetics mainly conceived genome as the set of chromosomes with of all genes. Now genome semantics is changed. It comprises entire hereditary constitution of the cell, including both structural and dynamic aspects of coding, storage and transfer of species-specific information. There are three kinds of heritable changes: mutations, variations and epigenetic alterations. It is reasonable to discriminate in the genome two subsystems: Obligate genetic elements (OGE) and Facultative genetic elements (FGE). FGEs comprise various kinds of repeated DNA, mobile elements, amplicons, inserted viral and foreign DNA, B-chromosomes and cytochroms. FGEs are predominant genome content of many plants. The number and cell topography of FGEs are different in different cells/tissues and most eukaryote individuals. Changes in the structure or order of OGEs correspond to classical mutations. Various changes in FGEs it is reasonable to call variations. Facultative elements and their variations are the first genomic reaction on biotic and environmental challenges. Together with epigenetic alterations they implement the operational genomic memory. Three template genome processes Replication, Transcription, Translation and three basic genetic processes – Repair, Recombination and Segregation are capable to facultative expression according to principle: the unity of the whole and freedom of the parts. This is the essence of the presented generalized concept of the genome organization and hereditary variations.

Key words: *genome organization, conceptual shifts, mobile genetics, non-Mendelian inheritance*

Acknowledgments: The author is grateful to the reviewers for their exceptionally attentive and kind reading of the article, their comments, remarks and editorial suggestions.

For citation: Golubovsky M.D. Beyond Mendel and Morgan to the dynamic genome. *Vavilovia*. 2024;7(3):37-54. DOI: 10.30901/2658-3860-2024-3-01

© Golubovsky M.D., 2024

¹ The article is published in the author's edition



М. Д. Голубовский

Институт истории естествознания и техники имени С.И. Вавилова Российской академии наук, Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники имени С.И. Вавилова Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

автор, ответственный за переписку: М.Д. Голубовский, ihst@ihst.nw.ru, mdgolub@gmail.com

От Менделя и Моргана к динамическому геному²

При переходе от классической менделевской генетики к современной мобильной, или динамической, генетике произошли концептуальные сдвиги во взглядах на организацию генома и наследственную изменчивость. В данной статье эти сдвиги детально проанализированы. Менделевская генетика в основном рассматривала геном как набор хромосом со всеми генами. Теперь семантика генома изменилась. Она охватывает всю наследственную конституцию клетки, включая структурные и динамические аспекты кодирования, хранения и передачи видоспецифичной информации. Существуют три основных типа наследственных изменений: мутации, вариации и эпигенетические альтерации. В структуре генома следует выделять две подсистемы: Облигатные генетические элементы (ОГЭ) и Факультативные элементы (ФГЭ). Изменения в структуре, числе или в порядке расположения ОГЭ соответствуют классическим мутациям. ФГЭ включают разные виды повторенной ДНК, мобильные элементы, амплифицированные сегменты, встроенную вирусную и чужеродную ДНК, В-хромосомы и цитобионты. ФГЭ преобладают в геноме многих видов растений. Различные изменения в ФГЭ разумно называть вариации. Факультативные элементы и их вариации являются первой геномной реакцией на биотические и средовые вызовы. Вместе с эпигенетическими изменениями они образуют операционную память генома. Три матричных геномных процесса – репликация, транскрипция, трансляция, и три основных генетических процесса – репарация, рекомбинация и сегрегация способны к факультативному выражению, что соответствует эволюционному принципу: единство целого при свободе частей. В этом один из главных аспектов представленной обобщенной концепции организации генома и наследственной изменчивости.

Ключевые слова: организация генома, концептуальные сдвиги, мобильная генетика, неменделевское наследование

Благодарности: Автор благодарен рецензентам за исключительно внимательное и доброжелательное чтение статьи, сделанные замечания, комментарии и редакционные предложения.

Для цитирования: Голубовский М.Д. От Менделя и Моргана к динамическому геному. *Vavilovia*. 2024;7(3):37-54. DOI: 10.30901/2658-3860-2024-3-01



Appreciation of the various degrees of reassortment of components of a genome that appear during and following various type of genome shock, allows of degrees of freedom. In the future attention undoubtedly will be centered on the genome as a highly sensitive organ of the cell, monitoring genomic activities and correcting common errors, sensing the unusual and unexpected events, and responding to them, often by restructuring the genome.

Barbara McClintock. Nobel lecture, 1983

Introduction

Let me give a brief outline of the situation in genetics when transition to dynamic genome concept has occurred. The epigraph of outstanding geneticist Barbara McClintock reflects an essence of the dynamic genome concept (Fedoroff, Botstein, 1992).

Three types of discovery may be distinguished in the development of scientific knowledge: experimental, conceptual, and methodological. For instance, the existence of chloroplast DNA was confirmed in 1962 by electron microscopy method together with experiments. A methodological revolution in molecular genetics took place since mid-1970s. I mention here some examples.

The method of individual DNA fragments developed by E.M. Southern in 1975. He transferred DNA fragments that hybridized to radioactive RNA and the hybrids detected by autoradiography. The first entire genome of the phage phiX174 was deciphered in 1977. W. Gilbert used genetic engineering methods to make a bacteria synthesize proteins (insulin and interferon) via recombinant DNA. In 1985, K.B. Mullis developed method of the polymerase chain reaction (PCR) for quickly amplifying desirable DNA segment. The possibility to analyze the structure of genes and chromosomal fragments at the DNA level led to many unexpected discoveries (King et al., 2006).

At the same time, there are essential conceptual innovations and discoveries, including a new semantic, linguistic, or symbolical presentation of knowledge. They present clear statement of the problems calling for experimental proof, as well as suitable systematization of a set of facts and new empirical generalizations (Polanyi, 1962). The brilliant double helix model of DNA that was suggested in 1953 by J. Watson and H. Crick is a very well-known example.

Even a term coined for pure linguistic convenience often becomes a potent scientific importance. In 1909, the Danish botanist and geneticist Wilhelm Johannsen invented a short term “gene” and created two basic derivative terms – genotype and phenotype. He wrote in 1911: “It is desirable to create a new terminology in all cases where new or revised conceptions are being developed (Johannsen, 1911. P. 132). In 1926, he was surprised that his “catchword” gene was materialized in Thomas Morgan’s chromosomal theory (Golubovsky, 2000; Beurton et al., 2000).

Conceptual discoveries may coincide with experimental data obtained. This was the case with Gregor Mendel. Indeed, the formulation and experimental demonstration of the laws of inheritance in hybrids was not all that Mendel did in genetics. Mendel also developed clear principles of genetic analysis of hybrid offspring and introduced the literal denotation that is used in this analysis. In a sense, Mendel’s



system of denotation proved to be even more invariant and universal, because it is still used in prokaryotes when the classical mendelian analysis is inapplicable. Crucial Mendel's conceptual discovery consists of suggestion of pairs of hereditary factors, which don't mix in hybrids and segregate in equal number in both parents. Hereditary factors pairing suggested by Mendel – chromosome pairing in meiosis – replication and transcription of DNA double helix manifests the mainstream of genetics development from the middle of XIX up to middle of XX century (Golubovsky, 2000).

Conceptual discoveries are sometimes the result of a nontrivial approach to the facts long since established. The importance of conceptual discoveries for development of genetics is considered much less frequently. Interesting example is the concept of gene dosage compensation developed by Herman Muller in the 1950s. Before Muller, nobody discerned the fundamental genetic significance of the simple fact that X-linked color eye mutations in *Drosophila* are equally expressed in males (one dose of the gene) and females (two doses of the gene). Dosage compensation mechanisms in plants evolution were recently reviewed (Muyle et al., 2022). Another example. A. Olovnikov (Olovnikov, 1973) was the first recognizing the problem of telomere shortening and predicted the existence of a chromosomal telomere repeats and telomerase, its special role in cell divisions and in ontogeny.

There is astonishing delay period in about 25–30 years in recognition of many essential conceptual discoveries. This delay seems invariant in the history of science. There was a delay in recognition of classical Mendel's discovery. Similar delay occurred many decades later in recognition of mobile controlling elements postulated by Barbara McClintock. Two paradoxical ideas, were put forward by McClintock in 1950s, contradicting with classical genetics. First, a mutant event of

definite gene may be connected not with change of the gene itself, but due to inserted mobile element that regulate this gene expression. Second, assumption of diverse transposable elements capable to induce mutations and chromosome rearrangements. First detailed experimental data confirming her conception were presented in 1951 and then in a series of relevant reports (McClintock, 1951, 1978). Most geneticists had no doubts to McClintock's experimental data but perceived her conception as a curiosity occurring only in some maize lines (Fedoroff, Botstein, 1992).

Famous geneticist Melvin Green described similar skeptical situation. After studying of unstable mutations in the *white* locus of *Drosophila*, he published in the 1969, a report demonstrating that the regulatory region of this gene is transposed to other chromosome. Green was discouraged by the absence of requests for copies and any interest in his discovery. When he visited McClintock in her laboratory and complained at this circumstance, she replied that Green should not worry too much, because there was nothing unusual about his article on transposition. Scientists were merely not read it (Green, 1969, 1992).

McClintock said that she herself ceased publishing her results in genetic journals in 1964, because nobody read what she wrote. However, by the late 1970s, the conceptual background was changed. In 1977, collaborative article presented by M. Green in Proceedings Natural Academy Sciences USA (Golubovsky et al., 1977), in which multiple unstable mutations from natural *Drosophila* populations were attributed to insertions of MEs was even noted by the science columnist of The Times (London) newspaper.

In 1972 a molecular discovery of inserted mutations in *Escherichia coli* was made simultaneously in Germany (H. Saedler and P. Starlinger) and J. Shapiro (USA). Peter Starlinger remembered that his first review on insertion



mutagenesis in bacteria published in 1972 did not attract much attention. However, in 1977, when he presented a lecture in Cold Spring Harbor, there was hardly enough room for all comers. Then in 1984, maize mobile elements Ac and Ds, firstly found by McClintock, were cloned in the laboratory of Starlinger (Saedler, Starlinger, 1992).

In respect of the importance of conceptual innovation, there is remarkable example of Walter Gilbert's short article "Why gene in pieces". It was published in the section News and Views of *Nature* in 1978 (Gilbert, 1978). It remained one of the most frequently cited publications on molecular genetics for about a decade. The article did not contain any new data but was crucial from the conceptual viewpoint. Gilbert coined two important terms, exon and intron, and explained their meaning. The eukaryotic exon-intron gene concept made it possible to understand the essence of several unexpected experimental discoveries made in different laboratories in 1976–1977. Gilbert touched on the key points of transition from the classical to modern views on eukaryotic genes. It explained the observed paradox of the absence of a linear correspondence between genes size at the DNA level and the proteins size controlled by them. Gilbert briefly demonstrated theretofore unknown pathways of gene expression, variability of transcription units and the mechanism whereby new constructions arise through combination of intragenic blocks faster than by gradual changes of DNA bases.

We can see how amazing these facts and concepts were from the confession that Francis Crick, a coauthor of The Double Helix, made soon thereafter. Crick wrote that, when he came to California in September 1976, he could not even imagine that a common gene could be split into several pieces, and he doubted that anyone suspected it could (Crick, 1979).

The discovery of the split structure of eukaryotic genes was one of the most unexpected events in genetics. The terms exon, intron, and

splicing rushed into genetics after Gilbert's article, signifying the transformation of the generally accepted views. For example, it became possible to answer the enigma as to why, in higher organisms (e.g., the fruit fly and maize), many functionally integrated genes have the molecular sizes that are an order of magnitude greater than those expected (necessary) for encoding an average protein.

In addition to the exon/intron structure, I indicate important discovery made in 1977–1978, an artificially induced amplification of DNA segments. These segments proved to be able to amplify in chromosomal loci and also to "detach themselves from the bosom" of their chromosome, assume different cytoplasmic embodiments, and autonomously replicate. This was demonstrated in the studies by R. Schimke and coworkers on the selection of cells for resistance to cytostatics and toxins. Interestingly, some attentive cancer cytogeneticists observed amplicons as minichromosomes in the cytoplasm long before 1978 but considered them artifacts. The researchers were forced to think so because replication of loci outside chromosomes was implicitly forbidden (Schimke, 1989).

"Technological and conceptual breakthrough" occurred in our understanding of plant genome structure and evolution in recent years. It was shown that flowering plants manifest extraordinary variation in size and their set of genomic elements. Most plant species exhibit cyclical evolutionary episodes of genome doubling following by fractionation and genomic restructuring. These phenomena are mostly result of proliferation and loss of transposable elements mediated by small RNAs (Wendel et al., 2016).

I would like to summarize here the basic premises (paradigms) which occurred from Mendelian to Mobile genetics transition. It comprises eukaryotic genome structure and function and the pattern of hereditary variations. I will present the current generalized genomes



concept on genome organization and function. It contemplates a genome as an ensemble of both obligate and facultative genetic elements. Facultative traits in the genome structure and function reflects the general principle of evolution: the unity of the whole and the freedom of parts (Golubovsky, 2011).

Genome semantics and cell informative system

The term “genome” was coined by German botanist Hans Winkler in 1920 to designate the haploid set of chromosomes together with cytoplasm for a species. The term was used for an analysis of allopolyploid species or for such mutations as chromosome number variation (polyploidy and diploidy). Then its meaning widened to include the entire hereditary constitution of the cell, including both structural and dynamic aspects of the coding, storage and transfer of species-specific hereditary information.

Since classical studies of Monod and Jacob in the earlier 1960s, it has been evident that the genome contains not only blueprints, but a coordinate program of protein synthesis and cell function (Jacob, Monod, 1961). The holistic aspects of species-specific hereditary systems might be viewed metaphorically as the structural design of a temple that cannot be understood by studying separate breaks, genes, at one point. The discoverers of the operon and principles of gene regulation entitled their generalization: “Teleonomic mechanisms in cellular metabolism, growth, and differentiation” (Monod, Jacob, 1961). To preserve intracellular homeostasis and the adaptive response of the genome to environmental challenges, they emphasized the biological purposefulness or the teleonomy of cell regulatory system.

Molecular discoveries of signal transduction pathways and chromosome organization have shifted focus from genes as units of heredity and

function to the genome as a complex dynamic system. The ability of a cell to analyze external and internal conditions (and to control growth, movement and differentiation) can be compared with an information computing network and checkpoints. By means of signal transduction pathways a cell receives external signals and transmits, amplifies and directs them internally. Each pathway includes a signal receiving receptor, membrane or cytosolic proteins including kinases and phosphatases to convey the signal, and key transcription factors capable of switching their states, activating or suppressing transcription of particular genes.

DNA repair systems remove damages. Multiple proofreading mechanisms recognize and remove errors that occur during DNA replication or due to mutagens. Repair systems allow the cells not to be passive victims of random physical and chemical forces. They control the level of mutability by modulating the repair system activity.

Mobile elements (MEs) found now in all eukaryote genomes code the transposition enzymes and contain genetic punctuation signs (promoters, enhancers, transcription termination signals, etc.), which regulate gene expression and promote the appearance of new constructs. The term “Natural Genetic Engineering”, coined by J. Shapiro (Shapiro, 1992, 2002), emphasizes that living cells use the same enzymes (nucleases, ligases, reverse transcriptases and polymerases) to reshuffle the genome and its function as biotechnologists. Though MEs are repetitive and dispersed on different chromosomes, they can be activated simultaneously by one relevant cell signal.

Genome structure: obligate and facultative genetic elements and their interactions

Data on molecular genome analysis of various eukaryotes obtained up 1980s (including my and coworkers long term studies of insertion



mutations in natural *Drosophila* populations) led me to conclusion that eukaryotic genome can be inartificially subdivided on two subsystems: Obligate and Faculative genetic elements (OGE and FGE). OGE (gene/genetic loci) have normally definite chromosome position and definite number in most individuals of one species (except cases of inversions/translocations population polymorphism). FGEs include the hierarchy of intra and extra chromosomal elements in nucleus and cytoplasm (Golubovsky, 1985, 2000; Golubovsky, Manton, 2005).

In contrast, FGE may have diverse number and chromosome/cell topography in different eukaryotic individuals, different tissues and even in daughter cells. And their number and cell topography may drastically change depending on environmental and genetic background, especially in stress conditions.

Nuclear FGEs comprise a highly repeated DNA sequences, pseudogenes and retrotranscripts, transposons, amplicons, an additional, or B-chromosomes devoid of structural genes and widespread among flowering plants. In cytoplasm, FGEs include plasmids, amplified rod and circular DNA/RNA segments, endosymbionts or cytotobionts like sigma virus in *Drosophila* and like bacteria *Wolbachia* in many invertebrates (Golubovsky, 2000; Golubovsky, Manton, 2005).

OGEs and FGEs exhibit different patterns of heritable changes. Mutations in their classical sense are changes in structure, position and number of chromosomal genes, chromosome rearrangement and genome mutations like polyploidy. These events constitute OGEs. Diverse changes concerning FGEs are referred to as *variations* (see Figure 1).

From this concept let us consider the molecular structure of the best studied human genome. Coding sequences (protein genes together with rRNA and tRNA) constitute about 5% of all DNA. 15–20% is connected with gene/chromosome expression regulation. At the same time the

FGEs occupy about 50% of the genome and include highly repetitive sequences, duplication of chromosome segments, and distinct MEs of various types: three kinds of retroelements (LINE, SINE including Alu) and one class of transposons. Segmental duplications of 1–200 kb blocks are the remarkable feature of the human genome and comprise about 3.3% of all DNA. Other repetitive elements are simple sequence repeats (SSRs): short repeated units, or microsatellites (1–11 bp), and longer SSRs, or minisatellites (14–500 bp). SSRs, comprising ~3% of the genome, are important in human genetic studies because they show a higher degree of length polymorphism in populations and are helpful for molecular localization. The human genome includes also several families of human endogenous retroviruses dispersed on chromosomes (Lander et al., 2001).

In plants, retrotransposons in many cases comprise over 50% of nuclear DNA. Plant ME are similar in principle to the elements in other eukaryotes (Lisch, 2012; Wendel et al., 2016).

Changes in the number and chromosome/cell topography of the FGEs are drastically different from gene mutations. Wollman and Jacob were the first who studied similar hereditary changes in the phage-bacteria system and called them variations. They concluded that any forms intermediate between virus and normal cellular genetic determinants may appear. Episomes (plasmids) may or not be present in the cell. Once in the cell, they may be located in the chromosome or cytoplasm and may be exogenous or pathogenic. They draw bridges between nuclear and cytoplasmic heredity, and cell physiology and pathology (Jacob, Wollman, 1961).

The numerous variants of genome interaction in lambda phage – *E. coli* bacteria system proved to be essentially similar to the behavior of MEs in yeast, fruit fly, and maize, as well as the behavior of retroviruses in the genomes of mammals, including humans. Hereditary variations in



eukaryotes mediated by FGE are frequent evolutionary phenomenon (Golubovsky, 2000).

All these facts justify subdivision of eukaryotic genomes on two subsystems OGE and FGE. They lead to conclusion that the diversity and assemblage of self-reproducing hereditary elements of the nucleus and cytoplasm should be analyzed in terms of intracellular population genetics (Khesin, 1984). Similar conceptual approach lead recently to the term *pangenome*. It is defined as the set of all genes, present in a given species. It can be subdivided into *core* genome present in all individuals and *accessory* genome present only in some individuals (Brockhurst et al., 2019).

These facts also lead to recognition of various non-canonical, non-Mendelian forms of genetic variability. Hereditary changes may be caused by changes in the distribution of (i) different forms of molecular plasmids, (ii) different forms of amplified DNA segments, and (iii) different distribution of facultative elements among daughter cells. Finally, genotypic differences may be caused by changes in the ratio between the cytoplasmic regulatory molecules that either control the self-reproduction of the facultative elements or switch the system into another hereditary mode of operation (McClintock, 1984).

A typical example is the phenomenon of hybrid dysgenesis discovered in *Drosophila* in the F1 hybrid from crosses of paternal P-stock containing active P-transposons with females of M stocks devoid of P-active copies of cytoplasmic repressor. Numerous P-transpositions occur in the germ line, accompanied by multiple insertion mutations and rearrangements. Their incidence in the F1 progeny of dysgenic crosses may reach about 10% (!). Chromosomal breaks in cases of PM hybrid dysgenesis are ordered and site specific: they occur near various P-site locations. Thus, multisite inversions occur in dysgenic hybrids as often as single ones according to the first such cytogenetic observation (Berg et al., 1980). It was absolutely

unexpected and unbelievable event in the tenets of classical cytogenetics. Recent studies have revealed that small RNA piwi can control splicing of the P element pre-mRNA (Ghanim et al., 2020).

These facts are very important for understanding the amazing phenomenon of secondary diploidisation in plant polyploidy species. The return to diploidisation is usually accompanied by multiple chromosomal rearrangements (deletions, inversions, translocations) that can be mediated by omnipresent transposable elements (Wendel et al., 2016; Rodionov, 2022).

In many cases there is a two-step mechanism of the spontaneous mutation occurrence in nature. First, there is activation of mobile elements (significant part of FGE) in response to diverse environment challenges. Second, FGE-mediated insertion mutations and chromosome rearrangements occur.

Variations or hereditary changes in the FGE subsystem can be induced by nonmutagenic environmental and biotic factors such as food/temperature fluctuations or interline and interspecies hybridization. The nuclear DNA of certain flax lines can drastically vary within a single generation under specific nutrient development. The varieties occur across the whole spectrum of the DNA sequences - highly repeated, middle and low repeats, including ME elements. At the same time, these DNA changes are site specific and accompanied by definite phenotypic hereditary variations, so called plant genotrophs (Cullis, 2005). Relevant modern data on environmental stress and transposition in plants are reviewed by Ito (Ito, 2002).

Typical examples of variation are changes in the ratio between OGEs and FGEs. These changes accompany the above mentioned phenomenon of amplification of definite chromosomal segments during the development or in the course of adaptation of somatic cells to drugs that block cell division (Schimke, 1989). Amplified segments,

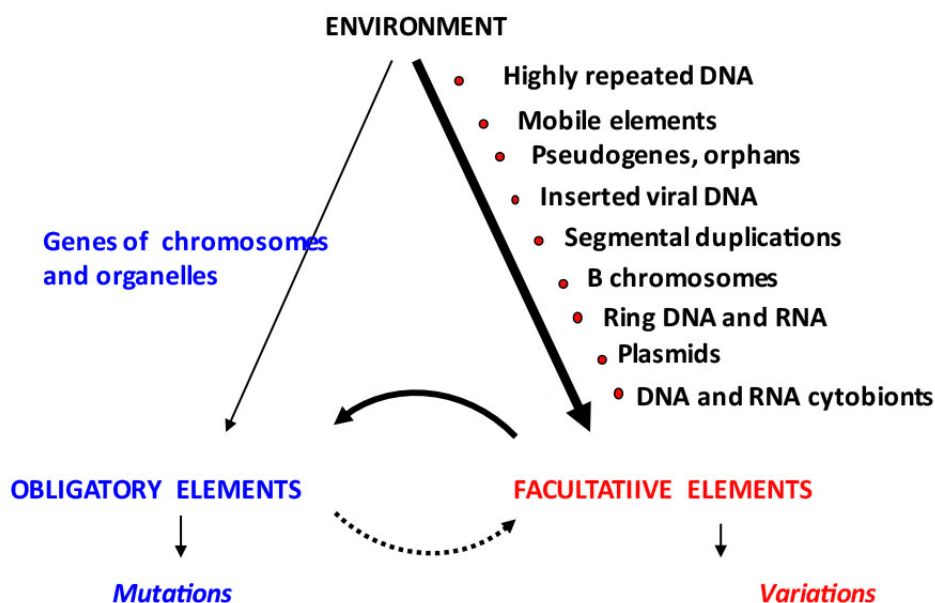


Figure 1. Obligatory and Facultative genetic elements in the eukaryotic genome and two types of hereditary changes: mutations and variations.

Arrows indicate the direction of the links, while their width corresponds to the intensity of their force. Most facultative genetic elements are more sensitive to the environment, and their activation leads to the gene/chromosome insertions and mutations. FGE-mediated hereditary changes may occur simultaneously in many individuals (Golubovsky, 2000, 2011)

Рис. 1. Обязательные и факультативные генетические элементы в геноме эукариот и два типа наследственных изменений: мутации и вариации.

Стрелки указывают направление и характер связей, а толщина стрелок отражает интенсивность их действия. Факультативные генетические элементы более чувствительны к вызовам среды, и их активация может вести к ген/хромосомным инсерциям и мутациям. Наследственные изменения, опосредованные факультативными элементами, способны происходить одновременно у многих особей (Golubovsky, 2000, 2011)

or amplicons, can exist as tandem duplications or be transformed into plasmids or even mini-chromosomes, capable of autonomous replication in cytoplasm. Both the number and topography of amplicons may vary over cell lines. The exact number of amplified facultative DNA segments cannot be determined even in daughter cloned cells.

Template and basic genetic processes and their facultative character

The occurrence and fixation of new hereditary information are implemented via two triades

of genetic events existing both in prokaryotes and eukaryotes: template and basic genetic processes. Template processes include Replication, Transcription and Translation. Basic genetic processes include Recombination, Repair and Segregation. To be inherited, all DNA changes need to go through both template and basic genetic processes (!). The number of genes *E. coli* established in 1990s was 4.228. Of them, 115 (2.7%) are involved in replication, recombination and DNA repair; 55 (1.3%), in transcription, synthesis and RNA modification; 182 (4.2%), in translation and posttranslation protein modification; 21, in ribosomal r-RNA synthesis; and



tRNA (Blattner et al., 1997).

After next 25 years of genetic studies more exact data were established. Thus we may compare in the first approximation the gene number involved into template and basic genetic processes both in bacteria and plant.

It is interesting that number of genes involved in such evolutionary conservative process as DNA replication is equal both in prokaryote and eukaryotes. But in eukaryotes there is sharp increase of genes involved in transcription, RNA modification and translation processes (Table 1).

Seems it manifests the more sophisticated regulation levels of these basic cell genetic functions.

There are a lot of examples of facultative pattern in the cellular implementation of template and basic genetic processes. First, facultative overreplication or under replication of chromosomal segments enriched in DNA repeats (heterochromatin areas). Amplification of definite segments under cytostatic stress is an example of local DNA overreplication during development or in the cases of environmental challenges

Table 1. Gene number

(The relevant modern data for this table were kindly presented by geneticist P.M. Zhurbenko through professor A.V. Rodionov (personal communication). I express my sincere gratitude)

Таблица 1. Число генов

(Современные данные для этой таблицы любезно предоставлены генетиком П.М. Журбенко через профессора А.В. Родионова (личное сообщение). Выражаю им искреннюю благодарность).

	Gene number			
	Bacteria	<i>Esherichia coli</i>	Potato	<i>Solanum tuberosum</i>
DNA replication	55	0.85%	51	0.09%
DNA transcription	68	1.05%	99	0.18%
RNA modification	7	0.11%	279	0.50%
Translation	135	2.09%	528	0.94%
DNA recombination	94	1.45%	28	0.05%
DNA repair	69	1.07%	125	0.22%
Total genes	6463		56112	

About 60% of genes in humans are capable of alternative transcription and alternative splicing, depending on specific tissue or cell/tissue physiology. In Arabidopsis plant about 20% of genes manifest alternative splicing (Kim et al., 2007). This ability is based on the existence of two or more promoters and the exon/intron structure of eukaryotic genes.

Facultative translation is reliably proven in yeast. With the presence of protein Sup35, which controls a subunit of the translation termination complex and exhibits prion features, ribosomes begin to read through stop codons in an appreciable proportion of cases. This releases a hidden genetic variation and creates a variety

of new phenotypes, particularly, under stress conditions (Tyedmers et al., 2008). The discovery of prion proteins capable of transferring their structure in a series of cell generations adds the matrix principle of genetics (Inge-Vechtomov, 2015).

DNA repair is the main guardian against diverse errors and injuries of the DNA structure. In addition to normal mechanisms of the repair process, there are facultative ones: photoreactivation, excision and postreplicative repair. Facultative recombination includes such variants as sitespecific recombination and replicative transposition of LTR containing ME. The segregation process as the necessary final



of mitotic and meiotic divisions might be also facultative. It occurs in the case of definite genetic factors as Segregation Distortion or in the cases of chromosomal rearrangements as in the *Oenothera* species, studied by classic of genetics Hugo de Vries.

Epigenetic alterations and the logic of the epigene

The dynamic aspects of the coding, storage and transfer of genetic information are called epigenetic. Clear conceptual discrimination between genetic and epigenetic control systems was made by the protozoologist and geneticist David Nanney as early as 1958 (Nanney, 1958). He underscored several diagnostic assumptions which point to the action of cellular epigenetic control systems: cells with the same genetic material can manifest different phenotypes; the genetic potentialities of a cell are expressed in integrated patterns when the expression of one specific trait prevents the expression of others; particular patterns of expression can be specifically induced; epigenetic alterations, although specifically induced, may be perpetuated in the absence of the inducing conditions (ciliate serotypes and mating type); some epigenetic devices are located in the nucleus. Nanney emphasized that epigenetic states and their repertoire were limited “by the information available in the genetic library”.

Robert Holliday was the first who in 1985 proposed for epigenetic alteration the term *epimutation*. He associated DNA methylation with heritable alteration in gene expression (Holliday, 1987). The spectrum of epigenetic inheritance is very wide. It includes gene and chromosome imprinting, developmental genome reprogramming, and control of chromatin structure and dynamics. There are at least four main types of epigenetic inheritance systems: (i) self-sustaining metabolic loops; (ii) chromatin

marking mediated by histones and DNA-binding proteins; (iii) microRNA and small interfering RNA-mediated variation in gene expression and (iv) inheritance of some preexisting cellular structures (membrane) and some protein structures, prions (Stillman, 2005; Jablonka, Lamb, 2008).

Since the middle of 1970s, the concept of an epigene as a unit of epigenetic inheritance and epialleles has been developed by Rustem Tchuraev. This fruitful idea was experimentally validated by an artificial epigene synthesis (Tchuraev et al., 2000; Tchuraev, Galimzyamov, 2009). The epigene is an autoregulatory hereditary unit, a genetic system with cyclic links, or feedback, having two or more functional states and able to maintain each other over cell generations. Figure 2 presents a simple one component epigene scheme. It demonstrates the possibility of switching (transactivation) from the inactive to active epigene state in cell epiheterozygotes. Such hereditary switching will correspond to epimutation, displaying non-Mendelian inheritance.

Noteworthy, if we imagine five independent epigenes in the genome, the cell will manifest 32 potential states without any structural changes in DNA sequences (!). The feedback can be positive, as in the *E. coli* – lambda phage system with the positive or negative. The state of the one gene determines the genetic switch between the lysogenic or lytic lambda phage cycles. Diverse mechanisms that can underline the stable epialleles in plants were recently summarized (Tikhodeyev, 2018).

Similarly, transposons *P* in *Drosophila* and maize *Ac* and *Spm* mobile elements described by McClintock are organized as the epigenes with positive/negative regulation (Golubovsky, Tchuraev, 1997).

The Figure 2 epigene scheme is the simple and single component system where the structural gene and its regulator are combined in one transcription unit. But regulator factor may be

located distantly and lead to trans-silencing in epiheterozygotes. Namely this situation appeared typical for an enigmatic phenomenon of paramutation.

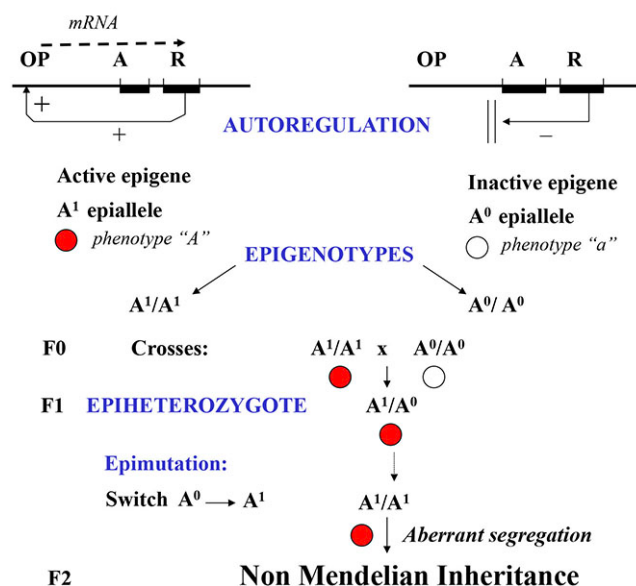


Fig. 2. The scheme of the epigenome with positive autoregulation and main its definitions.

The structural gene A, controlling trait "A" (red circle) and its positive R-regulator are in one transcription unit. The epigenome has two states or *epialleles*: active and inactive when R- regulator product is blocked, resulting in "a" trait. In *epiheterozygote* transactivation is possible and switch of inactive epiallele state to active (*epimutation*). This leads to non-Mendelian inheritance with absent or abnormal segregation in the F₂ progeny.

Рис. 2. Схема эпигена с позитивной авторегуляцией, основные обозначения и определения.

Предполагается, что структурный ген А, который контролирует доминантный признак «А» (красный кружок) и его позитивный ген регулятор R находятся в одной единице транскрипции и образуют эпиген. Он имеет два состояния или эпиаλληля: активное А¹ и неактивное А⁰ и два эпигенотипа А¹ / А¹ и А⁰ / А⁰. Когда продукт регулятора R блокирован (справа), это приводит к рецессивному фенотипу «а» (белый кружок). У эпигетерозигот А¹ / А⁰ возможна трансактивация эпиаλληля А⁰. Это явление называют эпимутацией. Превращение у эпигетерозигот неактивного состояния эпиаλληля в активное – неменделевское событие. В этом случае в следующем поколении возможно неменделевское расщепление ввиду перехода неактивного эпиаλληля А⁰ в активный А¹

It was firstly described by remarkable maize geneticists Drs. A. Brink and Ed. Coe in 1950s for two genes that encode transcription factors that activate biosynthesis of red pigment expressed in different plant tissues. For example, *B-1 allele* is converted to non-pigmented allele designated *B-1'* in heterozygotes *B-1* (red colour)/*b1* (light color). This epigenetic silencing is stable in many generations. Key sequences mediated this epimutation are seven tandem repeats located

about 100 kb upstream of the *b1* transcription start. These repeats produce siRNA which is critical for trans-silencing (Chandler, 2007, 2010; Arteaga-Vazquez, Chandler, 2010).

Genome organization and hereditary changes in classical and mobile genetics

Table 2 and Table 3 present main conceptual shifts on genome organization and hereditary



variability from Mendelian to contemporary mobile or dynamic genetics. Most contrasting premises indicated in two tables are well known.

Let's discuss in detail the problem of natural mutation process. In 1901 Hugo de Vries, a famous Dutch botanist and rediscoverer of Mendel's laws, coined term mutation. He described main principles of mutation occurrence and conceived the idea of mutational speciation. He introduced also the idea of mutation periods or mutation bursts that was neglected by most of geneticists for many decades.

But situation was changed after McClintock's discovery of mobile elements and insertional mutagenesis. My and colleagues long-termed studies on population genetics of *Drosophila* led to discovery that mutational bursts are result of activation of diverse MEs inducing super-unstable insertional mutations. We found also remarkable example of natural genetic engineering during

one mutational burst which happened in 1973. Two genes (one determines bristle and another wing form) appeared to be under the control of one transposon and simultaneously expressed and mutated as a new genetic construction (Golubovsky, 2000). This finding shows as new evolutionary novations mediated by mobile elements may occur.

The features of genome structure and variability, indicated in Table 2 and Table 3 are clearly exhibited in evolutionary analysis of plant genome architecture (Wendel et al., 2016). Authors called "revelation" an extraordinary variation in plant genome size having in mind constancy of their genic content. For instance, the barley genome is 11.5 times larger than genome of another cereal, rice. Even species and subspecies of the one genera may have drastical differences in genome size.

Table 2. Genome structure: conceptual shifts from Mendelian to Mobile genetics

Таблица 2. Структура генома: концептуальные сдвиги от менделевско-моргановской генетики к мобильной генетике

Mendelian classical genetics	Mobile genetics
Chromosomal DNA is the sole carrier of hereditary information. All DNA changes are vital	There are non-informative repeated DNA fractions and a lot of diverse facultative genetic elements in the genome
More DNA in the genome – more genes	Close species may differ both in content and DNA size, having the same gene number
Colinearity: physical size of a definite gene corresponds to coding protein size	Mosaic gene structure of eukaryotes: introns and exons. RNA splicing and editing
Every gene occupies definite locus and has one or duplicated copies in all species individuals	Gene loci are capable to amplification within and out of chromosomes
Apart of sexual propagation a genome of every species is predominantly closed genetic system	Mobile elements are omnipresent; there is horizontal gene transfer
Genome changes occur due to rare spontaneous gene / chromosome mutations and due to hybrid recombination	Genome is a highly sensitive organ of the cell monitoring genomic activities, corrects errors, senses stress events and may responds to them by restructuring genome
Only DNA/RNA are capable to template ability by convariant reduplication	There are specific proteins, prions, that transfer their conformation to the homologous proteins

The mechanism of this paradox is rapid saltational proliferation of mobile elements widespread in plants. Here are impressive data on mobile elements percentage in genomes of some cultural species: *Brassica oleracea* (cabbage) –

39%, *Beta vulgaris* (sugar beet) – 63%, *Hordeum vulgare* (barley) – 84%, *Oryza sativa* (Asian rice) – 35%, *Zea mays* – 82%, *Solanum lycopersicum* (tomato) – 63%, *Solanum tuberosum* (potato) – 62%, *Vitis vinifera* (grape) – 41%.



Table 3. Hereditary changes: postulates of Mendelian and current Mobile genetics
Таблица 3. Наследственные изменения: постулаты менделевской и современной мобильной генетики

Classical Mendelian Genetics	Mobile Genetics
All hereditary changes are mutations: changes of definite gene loci structure, chromosome rearrangements or chromosome number	Apart of mutations there are two hereditary changes: (i) variations, or changes of number, chromosome topography of FGE and (ii) epigenetic alterations
Mutations occur in the progeny of some individuals, spontaneously, with small rate	Hereditary changes induced by ME and epimutations may occur orderly in many individuals
Most newly occurring mutations in nature are rather stable. The rate of mutation process is stable	There are regular bursts of mutability due to activation of ME. Insertion mutations mediated by ME are unstable
Nuclear genes predominantly determine functions of all cytoplasmic elements	Nucleo-cytoplasmic relations are complicated, there are various autonomic and semi-autonomic genetic elements
Epigenetic alterations in eukaryotes occur only in somatic cells	Epigenetic alterations may transfer germinally, as in the case of paramutation
Specific gene structure and activity does not change in hybrids, the essence of Mendelian laws	In the tenets of epigenetic determination of a trait, allelic transfection and paramutation events are possible
Both sexes are equal in transfer of a gene/ chromosome specific structure and state	Parental imprinting exists: a gene expression may depend upon the parent transmitting it
Inheritance of traits occurring during individual development is impossible Gene transfer and recombination occurs only by sexual propagation.	Such events may occur if a trait is determined by epigenetically or mediated by FGE There is horizontal gene flow even between distant organisms. Potential unity of evolutionary gene pool

Conclusion

I would like to underline that most problems presented here are discussed in the comprehensive book “Genome Inconstancy” by Roman Khesin (Khesin, 1984). The author had great experience both in classical and molecular genetics. He analyzed in detail how sequence of unpredictable discoveries and the avalanche of new data obtained after the methodological revolution of the 1970s had changed the visage of genetics. The traditional views on the structure and function of the genetic apparatus were dramatically transformed (Golubovsky, 2002). The study of genome inconstancy proved to be closely connected with various genetic phenomena, including sex of bacteria, unstable mutations in the fruit fly and maize, adaptation to antibiotics, cytoplasmic heredity, immunoglobulins, carcinogenesis, nitrogen fixation, evolutionary genetics.

He states his main conceptual approach or even credo: “Molecular biology itself does not

set general biological problems. It only answers the requirements of other branches of science”. Hence the characteristic feature of his book: detailed analysis of factual data on the “molecular anatomy” of various MEs and viruses is always accompanied by revealing their behavior in the system of the genotype, as well as their biological and evolutionary significance. This is extremely important, because many researchers, enchanted by the advances in DNA engineering, are susceptible to what E. Chargaff, a patriarch of this of science, called “molecular slavery”.

In the early 1980s, it became obvious that MEs are an integral part of the genome and a potent factor of its natural variation, rather than an exotic phenomenon. Whatever is the mechanism of ME transposition, it must involve a stage of recombination at the DNA level. Khesin developed the idea that the potential for genetic recombination is congenital for all reproducing cells. In addition to the obligatory variant of homologous recombination, two optional variants are possible: recombination at signal repeats



scattered over the genome and site-specific ones.

Yu.A. Filipchenko, the author of the terms microevolution and macroevolution, in his book “Evolutionary Idea in Biology” (Filipchenko, 1977) postulated that “inner forces” inherent in the structure of living organisms were the main factor of organic evolution. One source of these inner forces is the DNA linear structure and the characteristics of template processes (replication, transcription, and translation) and genetic processes per se (repair, recombination, and segregation). Repeats are inevitably formed during these processes. Khesin suggested that any DNA segment flanked with repeats may become transposable. It may acquire the capacity for burst replication and spread over the genome, and lead to an increase in the proportion of noninformative DNA.

Unquestioning belief of molecular biologists in selectogenesis (all traits are result of natural selection) led to an impasse in the 1970s: geneticists searched for the adaptive significance of all variations in the composition and amount of DNA, but they encountered the C-value paradox, the surprising diversity of repetitious-DNA families and MEs.

Plant genome size variations is a dynamic process of and bloating and purging DNA. The emerging trend is that plant genomes bloat due to the copy-and-paste proliferation of a few facultative elements: long terminal repeats retrotransposons, LTR and aggressive purge these amplifying LTR through several mechanisms. They include facultative and incomplete recombination, and double strand break repair non-homologous end joining (Todd, 2014).

The largest published genome, *Picea abies* (Norway Spruce) is 19 800 Mb. It has bloated with divers and divergent LTRs that have evaded DNA purging mechanisms or they are absent in gymnosperm.

What is Khesin’s approach to this imbroglio? He holds to the theory of relative adaptedness

and warns against “the false notion that all there is in the cell is adaptive and useful for it.” Based on comparative molecular anatomy of various MEs he postulates the general principles of their organization: end repeats, genetic punctuation marks (promoters and terminators), duplications flanking the insertions into target loci, and induced instability at the sites of insertion.

In my seminal presentation (1985) and following book and papers (Golubovsky 2000; Golubovsky, Manton, 2005) for the first time an attempt was made to compare the main provisions of classical and modern genetics. Many of the above postulates were not called that anywhere, although they were implicitly implied. What follows from these comparisons?

First of all, the prospect opens up in an accessible and concise form to follow the course of development of genetics. The possibility of conceptual comparison of postulates or paradigms testifies not to the weakness, but to the strength of this field of science. By no means should one think that now it is necessary to abandon classical mendelian genetics. No! The research methodology created within its framework, the system of concepts and the discoveries made are *a golden fund*, a reliable foundation, without which all innovations are impossible.

However, the entire conceptual canvas is changing. There is a transformation, a revision of many basic concepts, as well as the introduction of new ones. The possibility of conceptual choice makes it possible to give a new interpretation or a re-examination of many non-canonical facts buried in the storehouses of science. Freedom of choice predetermines the readiness to deviate from the usual canons when explaining the non-trivial behavior of a particular biological object; in other words, it is the willingness to experiment differently in order to discover conceptually new phenomena.

In the tenet of generalized approach to the genome structure and function it is rational to



subdivide cell genetic system into two subsystems: obligate genetic elements (OGE) and facultative ones (FGE). Current genome semantics includes also various dynamic ways of coding, storage and transfer of genetic information (epigenetics). The foregoing account suggests existence at least three types of heritable changes: classical mutations (in T. Morgan's sense), variations and epigenetic alterations. Heritable changes in number or chromosome/cell topography of diverse facultative elements can occur simultaneously in many individuals (variations). Such heritable change might be induced by action of nonmutagenic environmental factors as temperature, interline crosses, nutritional stress ("genotrophs"), genomic stress like polyploidy, hybridization or viral infection. The same is true for epigenetic alterations.

FGEs are ubiquitous among plants often comprising more than 50% of plants genomes. Maize has nearly 80% of its genome composed of transposons. Diverse non-Mendelian phenomena are well documented in allopolyploid genome evolution. Genomic stress may trigger MEs activation due to interspecies hybrid genomes conflict. This results in non-Mendelian events. They comprise rapid loss/gain DNA fragments, reciprocal intergenomic repeats invasion, DNA methylation changes, gene silencing, and functional reproduction novelties such as flowering time (Liu, Wendel, 2002; Wendel et al., 2016).

Transfer of genes has been well documented among evolutionary distant species. In mammals and birds, almost identical proviral DNA sequences appeared after the evolutionary diversification. Mice, rats, cats, pigs, and humans became "relatives": they carry many common rudiments of endogenous viruses. The Mariner transposon which was found in *Drosophila* then was discovered in different Diptera species, Crustacea, and humans. Due to mobile elements, the gene pool of all organisms potentially constitutes an

integrated biosphere gene pool as firstly suggested molecular geneticist Roman Khesin (Khesin, 1984). This postulate has a great importance for biology (Golubovsky, 2000, 2002). **V**

References / Литература

- Arteaga-Vazquez M.A., Chandler V.L. Paramutation in maize: trans-generation gene silencing. *Current Opinion in Genetics and Development*. 2010;20(2):156-163. DOI: 10.1016/j.gde.2010.01.008
- Berg R.L., Engels W.R., Kreber R.A. Site-specific X-chromosome rearrangements from hybrid dysgenesis in *Drosophila melanogaster*. *Science*. 1980;210(4468):427-429. DOI: 10.1126/science.6776625
- Beurton P.J., Falk R., Rheinberger H.-J. (eds.). The Concept of the Gene in Development and Evolution. Cambridge: Cambridge University Press; 2000. DOI: 10.1017/CBO9780511527296
- Blattner F.R.; Plunkett G., Bloch C.A., Perna N.T., Burland V., Riley M., Collado-Vides J., Glasner J.D. The complete genome sequence of *Escherichia coli* K-12. *Science*. 1997;277(5331):1453-1462. DOI: 10.1126/science.277.5331.1453
- Brockhurst M.A., Harrison E., Hall J.P.J., Richards T., McNally A., MacLean C. The ecology and evolution of pangenomes. *Current Biology*. 2019;29(20):1094-1103. DOI: 10.1016/j.cub.2019.08.012
- Chandler V.L. Paramutation: from maize to mice. *Cell*. 2007;128(4):641-645. DOI: 10.1016/j.cell.2007.02.007
- Chandler V.L. Paramutation's properties and puzzles. *Science*. 2010;330(6004):628-629. DOI: 10.1126/science.1191044
- Crick F. Split genes and RNA splicing. *Science*. 1979;204(4390):264-271. DOI: 10.1126/science.373120
- Cullis C.A. Mechanisms and control of rapid genome changes in flax. *Annals of botany*. 2005;95(1):201-206. DOI: 10.1093/aob/mci013
- Fedoroff N., Botstein D. (eds.). The Dynamic Genome: Barbara McClintock's ideas in the century of genetics. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press; 1992.
- Filipchenko Yu. A. The evolutionary idea in biology (Evolutsionnaya ideya v biologii). 3rd ed. Moscow: Nauka; 1977. [in Russian] (Филипенко Ю.А. Эволюционная идея в биологии. 3-е изд. Москва: Наука; 1977).
- Ghanim G.E., Rio D.C., Teixeira F.K. Mechanism and regulation of P element transposition. *Open biology*. 2020;10(12):200-244. DOI: 10.1098/rsob.200244
- Gilbert W. Why genes in pieces? *Nature*. 1978;271:501-504. DOI: 10.1038/271501a0
- Golubovsky M.D. Genome Inconstancy by Roman B. Khesin in terms of conceptual history of genetics. *Molecular Biology*. 2002;36(2):259-266. DOI: 10.1023/A:1015382209018
- Golubovsky M.D. Genotype organization and forms of hereditary variations in eukaryotes. *Advances in Current Biology*. 1985;100(6):323-339. [in Russian] (Голубовский М.Д. Организация генотипа и формы наследственной изменчивости эукариот. *Успехи современной биологии*. 1985;100(6):323-339).
- Golubovsky M.D. The Century of Genetics: Evolution of ideas and concepts (Vek genetiki: evolyutsiya idey i ponyatiy). St. Petersburg; 2000. [in Russian] (Голубовский М.Д. Век генетики: эволюция идей и понятий. Санкт-Петербург; 2000).
- Golubovsky M.D. The unity of the whole and freedom of parts: Facultativeness principle in the hereditary system. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2011;1(6):587-594.



- DOI: 10.1134/S2079059711060050
- Golubovsky M.D., Churaev R.N. Dynamic heredity and epigenes. *Prirada*. 1997;4:16-25. [in Russian] (Голубовский М.Д., Чураев Р.Н. Динамическая наследственность и эпигены. *Природа*. 1997;4:16-25).
- Golubovsky M.D., Ivanov Yu., Green M.M. Genetic instability in *Drosophila melanogaster*: Putative multiple insertional mutants of the singed bristle locus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1977;74(7):2973-2975. DOI: 10.1073/pnas.74.7.297
- Golubovsky M.D., Manton K.G. Genome organization and three kinds of heritable changes: general description and stochastic factors (a review). *Frontiers in Bioscience*. 2005;10(1):335-344. DOI: 10.2741/1531
- Green M.M. Annals of mobile DNA elements in *Drosophila*. In: *The Dynamic Genome. Barbara McClintock's ideas in the century of genetics*. N. Fedoroff, D. Botstein (eds.). New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press; 1992. p.117-122.
- Green M.M. Controlling element mediated transposition of the white gene in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*. 1969;61(2):429-441. DOI: 10.1093/genetics/61.2.429
- Holliday R. The inheritance of epigenetic defects. *Science*. 1987;238(4824):163-170. DOI: 10.1126/science.3310230
- Inge-Vechtomov S.G. Genetics in Retrospect. A Course of lectures. St. Petersburg: Publishing house N.-L.; 2015. [in Russian] (Инге-Вечтомов С.Г. Ретроспектива генетики: (курс лекций). Санкт-Петербург: Издательство Н.-Л.; 2015).
- Ito H. Environmental stress and transpositions in plants. *Genes & Genetic Systems*. 2022;97(4):169-175. DOI: 10.1266/ggs.22-00045
- Jablonka E., Lamb M. The epigenome in evolution: Beyond the modern synthesis. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2008;12(1/2):242-254.
- Jacob F., Monod J. Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. *Journal of Molecular Biology*. 1961;3:318-356. DOI: 10.1016/s0022-2836(61)80072-7
- Jacob F., Wollman E.L. Sexuality and genetics of bacteria. New York; London: Academic Press; 1961.
- Johannsen W. The genotype conception of heredity. *The American Naturalist*. 1911;45(531):129-159. DOI: 10.1086/279202
- Khesin R.B. *Genome Inconstancy*. Moscow: Nauka; 1984. [in Russian] (Хесин Р.Б. Непостоянство генома. Москва: Наука; 1984).
- Kim E., Magen A., Ast G. Different levels of alternative splicing among eukaryotes. *Nucleic Acids Research*. 2007;35(1):125-131. DOI: 10.1093/nar/gkl924
- King R.C., Stansfield W.D., Mulligan P.K. A dictionary of genetics. 7th ed. Oxford University Press; 2006.
- Lander E.S., Linton L.M., Birren B., Nusbaum C., Zody M.C., Baldwin J., Devon K. et al. International Human Genome Sequencing Consortium: Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature*. 2001;409(6822):860-921. DOI: 10.1038/35057062. Erratum in: *Nature*. 2001;412(6846):565. Erratum in: *Nature*. 2001;411(6838):720.
- Lisch D. Regulation of transposable elements in maize. *Current Opinion in Plant Biology*. 2012;15(5):511-516. DOI: 10.1016/j.pbi.2012.07.001
- Liu B., Wendel J.F. Non-Mendelian Phenomena in Allopolyploid Genome Evolution. *Current Genomics*. 2002;3(6):489-505. DOI: 10.2174/1389202023350255
- McClintock B. Chromosome organization and gene expression. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*. 1951;16:13-47. DOI: 10.1101/sqb.1951.016.01.004
- McClintock B. Mechanisms that rapidly reorganize genome. *Stadler Symposium*. 1978;10:25-48.
- McClintock. The significance of responses of the genome to challenge. *Science*. 1984;226(4676):792-801. DOI: 10.1126/science.15739260
- Monod J.; Jacob F. General conclusion: Teleonomic mechanisms in cellular metabolism, growth and differentiation. *Cold Spring Harbor Symposium Quantitative Biology*. 1961;26:389-401. DOI: 10.1101/sqb.1961.026.01.048
- Muyle A., Marais G., Bačovský V., Hobza R., Lenormand Th. Dosage compensation evolution in plants: theories, controversies and mechanisms. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*. 2022;377(1850):20210222. DOI: 10.1098/rstb.2021.0222
- Nanney D.J. Epigenetic control systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1958;44(7):712-717. DOI: 10.1073/pnas.44.7.712
- Olovnikov A.M. A theory of marginotomy. The incomplete copying of template margin in enzymatic synthesis of polynucleotides and biological significance of the phenomenon. *Journal of theoretical biology*. 1973;41(1):181-190. DOI: 10.1016/0022-5193(73)90198-7
- Polanyi M. Personal knowledge. Chicago: The University of Chicago Press; 1962.
- Rodionov A.V. Tandem duplications, euploidy and secondary diploidization-genetic mechanisms of plant speciation and progressive evolution. *Turczaninowia*. 2022;25(4):87-121. [in Russian] (Родионов А.В. ТанDEMные дупликации генов, эуплоидия и вторичная диплоидизация – генетические механизмы видообразования и прогрессивной эволюции в мире растений. *Turczaninowia*. 2022;25(4):87-121). DOI: 10.14258/turczaninowia.25.4.12
- Saedler H., Starlinger P. Twenty-five years of transposable elements research in Koln. In: *The Dynamic Genome. Barbara McClintock's ideas in the century of genetics*. N. Fedoroff, D. Botstein (eds.). New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press; 1992. p.243-263.
- Schimke R.T. The discovery of gene amplification in mammalian cells: To be in the right place at the right term. *Bioessays*. 1989;11(2-3):69-73. DOI: 10.1002/bies.950110208
- Shapiro J. Genome organization and reorganization in evolution: formatting for computation and function. *Annals New York Academy of Science*. 2002;981:11-134. DOI: 10.1111/j.1749-6632.2002.tb04915.x
- Shapiro J.A. Natural genetic engineering in evolution. *Genetica*. 1992;86(1-3):99-111. DOI: 10.1007/BF00133714
- Stillman B. (ed.). Epigenetics: Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. Vol. LXIX. 1st ed. Cold Spring Harbor Laboratory Press; 2005.
- Tchuraev R.N., Galimzyamov A.V. Gene and epigene network: two level of organizing of hereditary system. *Journal Theoretical Biology*. 2009;259(4):659-669. DOI: 10.1016/j.jtbi.2009.03.034
- Tchuraev R.N., Stupak I.V., Tropinina, T.S., Stupak E.E. Epigene: design and construction of new hereditary units. *FEBS Letters*. 2000;486(3):200-202. DOI: 10.1016/s0014-5793(00)02300-0
- Tikhodeyev O. The mechanisms of epigenetic inheritance: how diverse are they? *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society*. 2018;93(4):1987-2005. DOI: 10.1111/brv.12429
- Todd P.M. Plant genome size variation: bloating and purging DNA. *Briefings in Functional Genomics*. 2014;13(4):308-317. DOI: 10.1093/bfpg/elu005
- Tyedmers J.; Madariaga M.L., Lindquist S. Prion switching in response to environmental stress. *PLOS Biology*. 2008;6(11):2605-2613. DOI: 10.1371/journal.pbio.0060294
- Wendel J.F., Jackson S.A., Meyer B.C., Wing R.A. Evolution of Plant Genome Architecture. *Genome Biology*. 2016;17:37. DOI: 10.1186/s13059-016-0908-1

**Сведения об авторах**

Михаил Давидович Голубовский, доктор биологических наук, Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова Российской академии наук (СПбФ ИИЕТ РАН), Институт истории естествознания и техники имени С.И. Вавилова Российской академии наук, 199034 Россия, Санкт-Петербург, Университетская наб., 5, mdgolub@gmail.com, ihst@ihst.nw.ru

Information about the authors

Mikhail D. Golubovsky, Dr. Sci (Biol.), St. Petersburg branch of the S. I. Vavilov Institute of History of Science and Technology of the Russian Academy of Sciences, S.I. Vavilov Institute for the History of Science and Technology of the Russian Academy of Sciences, 5, Universitetskaya embankment, St. Petersburg, 199034 Russia, mdgolub@gmail.com, ihst@ihst.nw.ru

Конфликт интересов: автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the author declares no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 27.06.2023; одобрена после рецензирования 28.08.2024; принята к публикации 10.09.2024.

The article was submitted 27.06.2023; approved after reviewing 28.08.2024; accepted for publication 10.09.2024.



редакционный комментарий



**Памятник Грегору Менделю в Брюнне [Brünn]
(Брно [Brno], Чехия)**

В 1910 г. исполнилось 45 лет со дня опубликования законов Менделя. Был создан международный комитет, в который вошло более 150 ученых и исследователей всех стран света, и на международные средства был воздвигнут в Брюнне памятник.

На памятнике короткая надпись:

**«Dem Naturforscher P. Gregor Mendel 1822–1884
Errichtet 1910 von Freunden der Wissenschaft»**

(Фляксбергер, 1935, с. 23)

Источник:

Фляксбергер К. А. Грегор Иоганн Мендель: биографический очерк) // Опыты над растительными гибридами / Грегор Мендель ; пер. [и биогр.] проф. К. А. Фляксбергера ; вводная ст. и общ. ред. акад. Н. И. Вавилова. — Москва ; Ленинград : Сельхозгиз, 1935 (Москва : 16 тип. треста «Полиграфкнига»). — С. 13–23. — (Классики естествознания).



Научный рецензируемый журнал:

VAVILOVIA, TOM 7, № 3

Vavilovia / Vavilovia

Научный рецензируемый журнал / Scientific Peer Reviewed Journal

ISSN 2658-3860 (Print); ISSN 2658-3879 (Online)

4 номера в год (ежеквартально) / Publication frequency: Quarterly

<https://vavilovia.elpub.ru>; e-mail: vavilovia@vir.nw.ru

Языки: русский, английский / Languages: Russian, English

Индексируется в РИНЦ (НЭБ) / Indexed/abstracted by Russian Index of Science Citation

Открытый доступ к полным текстам / Open access to full texts:

<https://vavilovia.elpub.ru>

<http://www.vir.nw.ru/vavilovia/>

https://elibrary.ru/title_about_new.asp?id=69664

Требования к статьям и правила рецензирования, электронный архив в открытом доступе и иная дополнительная информация размещены на сайте журнала <https://vavilovia.elpub.ru> / Full information for authors, reviewers, and readers (open access to electronic versions and subscription to print editions) can be found at <https://vavilovia.elpub.ru>

Прием статей через электронную редакцию на сайте журнала <https://vavilovia.elpub.ru>. Предварительно необходимо зарегистрироваться как автору, затем в правом верхнем углу страницы выбрать «Отправить рукопись». После завершения загрузки материалов обязательно выбрать опцию «Отправить письмо», в этом случае редакция автоматически будет уведомлена о получении новой рукописи / Manuscripts are accepted via the online editing resource at the Journal's website <https://vavilovia.elpub.ru>. The sender needs to register as the author and select in the upper righthand corner "Send a manuscript". After the loading of the materials, the option "Send a letter" is to be chosen, so that the editors would be automatically informed that a new manuscript has been received.

Научный редактор: к.б.н. И.Г. Чухина

Переводчик: С.В. Шувалов

Корректоры: Ю.С. Чепель-Малая, И.Г. Чухина

Компьютерная верстка: Г.К. Чухин

Адрес редакции:

Россия, 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42

Тел.: (812) 314-49-14; e-mail: vavilovia@vir.nw.ru; i.kotielkina@vir.nw.ru

Почтовый адрес редакции

Россия, 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42, 44

Подписано в печать 30.09.2024. Формат 70×100¹/₈.

Бумага офсетная. Печать офсетная.

Печ. л. 7. Тираж 30 экз. Заказ № 384/3.

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова» (ВИР),
редакционно-издательский сектор ВИР

Россия, 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42

000 «Р-ПРИНТ»

190000, Санкт-Петербург, пер. Гривцова, дом 6, литера Б, офис 2-2

VAVILOVIA

