

Обзор / Review

<https://doi.org/10.18619/2072-9146-2025-6-26-33>
УДК: 631.52:577.21

Л.И. Хрусталева^{1,2*}

¹ФГБОУ ВО Российской Государственный Аграрный Университет-МСХА имени К.А. Тимирязева, 127550, Россия, Москва, Тимирязевская ул., 49

²ФГБНУ "Всероссийский Научно-Исследовательский Институт Сельскохозяйственной Биотехнологии" (ФГБНУ ВНИСБ) 127550, Россия, Москва, Тимирязевская ул., 42

*Автор для переписки:
khrustaleva@rgau-msha.ru

Финансирование. Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда, грант № 24-76-10037.

Вклад автора. Хрусталева Л.И.: концептуализация, методология, проведение исследований, создание рукописи и ее редактирование.

Благодарности: Я благодарю Н.А. Кудрявцеву, А.С. Ермолова и С.В. Однцова, моих учеников, которые стали успешными учеными, за поддержку и вдохновение.

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Хрусталева Л.И. Молекулярная генетика и мульти-омиксные технологии в селекции растений. *Овощи России*. 2025;(6):26-33.

<https://doi.org/10.18619/2072-9146-2025-6-26-33>

Поступила в редакцию: 10.11.2025

Принята к печати: 25.11.2025

Опубликована: 18.12.2025

Ludmila I. Khrustaleva^{1,2*}

¹ Russian State Agrarian University-Moscow Timiryazev Agricultural Academy (RSAU-MTAA) 49, Timiryazevskaya Str., 127550 Moscow, Russia

² All-Russian Research Institute of Agricultural Biotechnology Timiryazevskaya 42 Str., 127550 Moscow, Russia

***Corresponding Author:**
khrustaleva@rgau-msha.ru

Funding. The research was funded by Russian Science Foundation, grant number 24-76-10037. Author's Contribution: Khrustaleva L.I.: conceptualization, methodology, writing – review & editing.

Acknowledgments: I thank N.A. Kudryavtseva, A.S. Ermolaev, and S.V. Odintsov, my students who became successful scientists, for their support and inspiration.

Conflict of interest. The author declares no conflicts of interest.

For citation: Khrustaleva L.I. Molecular genetics and multi-omics technologies in plant breeding. *Vegetable crops of Russia*. 2025;(6):26-33. (In Russ.)
<https://doi.org/10.18619/2072-9146-2025-6-26-33>

Received: 10.11.2025

Accepted for publication: 25.11.2025

Published: 18.12.2025

 Check for updates

Молекулярная генетика и мульти-омиксные технологии в селекции растений



РЕЗЮМЕ

Актуальность. Успехи в молекулярной генетике растений и мульти-омиксных технологиях стали возможными благодаря достижениям в области секвенирования, сборки геномов на уровне хромосом, биоинформатики и редактирования генома, которые углубляют наше понимание биологии растений и выводят селекцию сельскохозяйственных культур на новый уровень. Рекомбинация является ключевым генетическим процессом для создания новых, превосходных сортов растений с желаемыми характеристиками, такими как более высокая урожайность, улучшенное качество и устойчивость к вредителям и болезням. Современные вычислительные методы облегчают эффективный синтез и интерпретацию мультиомиксных данных. Несмотря на такие ощутимые достижения в молекулярных технологиях, все еще остаются проблемы, связанные с применением новых методов в практической селекции и на более широком спектре сельскохозяйственных культур. Цель данного обзора – привлечь внимание селекционеров к последним достижениям в области молекулярной генетики и омиксных технологий для улучшения селекции растений.

Результаты. В данном обзоре рассматриваются недавно опубликованные статьи в высокорейтинговых международных журналах, которые вносят важный вклад в расширение и уточнение наших знаний и значительно продвигают передовые исследования. В обзор включены статьи по успешному применению мульти-омики в селекции растений, что привело к многообещающим результатам по идентификации ключевых генов и регуляторных элементов, определяющих стрессоустойчивость, урожайность и семенную продуктивность. Представлен подробный анализ разработки HRM-маркеров на тип цитоплазматической мужской стерильности. HRM (high-resolution melting) анализирует кривые плавления ДНК для обнаружения различий в последовательностях, что позволяет ускорить и повысить эффективность селекционного процесса. В обзоре освещаются оригинальные экспериментальные подходы, направленные на изучение контроля локализации рекомбинации для успешной интродукции ценных генов в программах межвидовой гибридизации.

Заключение. Стратегия дальнейшего развития селекции растений будет сосредоточена на интеграции омиксных технологий, редактирования генома и искусственного интеллекта в биоинформатике. Более того, интеграция редактирования генома и углубленного изучение мейотической рекомбинации позволят управлять возникновением кроссинговера в целевых участках гамет. Все усилия по повышению точности и скорости селекции растений служат главной цели – обеспечению изобилия и разнообразия растительных продуктов питания.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА:

сборка генома *de novo*, HRM-маркеры, луковые, цитоплазматическая мужская стерильность, мейотическая рекомбинация, мульти-омика, G-квадруплекс, редактирование генома, биоинформатика, искусственный интеллект

Molecular genetics and multi-omics technologies in plant breeding

ABSTRACT

Relevance. Progress in plant molecular genetics and multi-omics technology is driven by advancements in high-throughput sequencing, chromosome scaffold genome assembly, bioinformatics skills and genome editing which deepen our understanding of plant biology and improve crop breeding. The fundamentals of plant breeding involve recombination as a key genetic process to create new, superior plant varieties with desirable traits like higher yield, improved quality, and resistance to pests and diseases. Modern computational methodologies facilitate the effective synthesis and interpretation of multi-omics data. Challenges remain in applying new techniques to a wider range of crops. The aim of this review is to draw the attention of plant breeders to the latest advances in molecular genetics and omics technologies for improving plant breeding.

Results. This review examines recently published articles in high-ranking international journals that make important contributions to expanding and refining our knowledge and significantly advance cutting-edge research. The review includes articles on the successful application of multi-omics to plant breeding, which yielded promising results in identifying key genes and regulatory elements underlying stress tolerance, crop yield, and seed production. A detailed analysis of the development of markers for types of cytoplasmic male sterility based on high-resolution melting (HRM) is given. This review highlights original experimental approaches aimed at studying the control of recombination localization for the successful introgression of valuable genes in interspecific hybridization programs.

Conclusion. The strategy for the further development of plant breeding will focus on integrating omics technologies, genome editing, and artificial intelligence in bioinformatics. Moreover, the integration of genome editing and an in-depth study of meiotic recombination could facilitate crossovers at target sites within gametes. All efforts to improve the accuracy and speed of plant breeding serve the main goal of ensuring the abundance and diversity of plant foods.

KEYWORDS:

de novo genome assemblies, HRM-markers, Alliums, cytoplasmic male-sterility, meiotic recombination, multi-omics, G-quadruplex, genome editing, bioinformatics, artificial intelligence

Введение

Приступая к написанию этой статьи, я стремилась привлечь внимание селекционеров к последним достижениям в области молекулярной генетики и омиксных технологий, направленных на совершенствование селекции растений. Недавно в международном журнале молекулярной науки (*International Journal of Molecular Science*) вышел специальный выпуск "*Genetics and Multi-Omics for Crop Breeding*" («Генетика и мульти-омика для селекции сельскохозяйственных культур»). Будучи приглашенным редактором этого специального выпуска, я познакомилась с множеством статей как подаваемых для принятия в публикацию, так и уже опубликованных по данной тематике. В этом небольшом обзоре рассматриваются статьи, недавно опубликованные в высокорейтинговых международных журналах, которые вносят важный вклад в расширение и уточнение наших знаний и значительно продвигают передовые исследования.

Достижения в области молекулярной генетики и мультиомиксного анализа способствуют нашему пониманию сложных биологических процессов. Эти исследования обеспечивают всестороннее изучение биологических систем посредством интеграции данных геномики, транскриптомики, протеомики, метаболомики и других омиксных технологий. Цель молекулярно-генетических и мультиомиксных исследований — раскрытие сложных взаимодействий и регуляторных механизмов, обеспечивающих жизнедеятельность как отдельной клетки, так и организма в целом. Современные вычислительные методы способствуют эффективному синтезу и интерпретации мультиомиксных данных, стимулируя прогресс в интегративном биологическом анализе. Разработка высокотехнологичного автоматизированного оборудования сыграла решающую роль в получении мультиомиксных данных, способствуя быстрому прогрессу биологических исследований. Oxford Nanopore Technologies, секвенаторы PacBio Revio и Illumina, а также масс-спектрометры для анализа белков, метаболитов и других биомолекул позволяют раскрывать функции и механизмы регуляции и взаимодействия этих сложных биологических процессов. Технология РНК-секвенирования позволяет выявлять профили экспрессии генов в определённых условиях и в определённое время, в то время как протеомика занимается изучением экспрессии, функций и взаимодействий белков. Эти данные имеют большое практическое значение для селекции растений. Так, например, понимание механизмов взаимодействия паразит-хозяин способствуют созданию эффективных методов борьбы с фитопатогенами. А самым экологичным способом борьбы является селекция растений, устойчивых к фитопатогенам. Применение мультиомиксных технологий в селекции растений показало многообещающие результаты, поскольку позволяет идентифицировать ключевые гены и регуляторные элементы, определяющие урожайность и семенную продуктивность. Исследования, представленные в данном обзоре, демонстрируют применение этих технологий и подходов в различных биологических контекстах.

Полногеномное секвенирование и проблемы верификации сборок геномов *de novo*

Стремительное развитие технологий секвенирования ДНК позволило получать полногеномные последовательности многих организмов. Стоимость секвенирования генома человека упала с 3 миллиардов долларов в 1990 году до 600 долларов сегодня и, как ожидается, снизится до 100 долларов в ближайшем будущем, причём некоторые прогнозируют, что цена генома в 100 долларов уже не за горами [1]. Согласно данным

NCBI (05 ноября 2025 г.) уже секвенировано 3 600 геномов высших растений. Однако полностью собрано в хромосомные скэффолды только 16 видов. Если секвенирование геномов не является проблемой благодаря таким технологиям как PacBio, Illumina и Oxford Nanopore, то сборка геномных последовательностей *de novo* на уровне хромосом остается сложной задачей и особенно для видов с крупными геномами [2]. Основными источниками проблем при сборке является то, что растительные геномы содержат большую долю повторов, часто являются полиплоидами и имеют высокую гетерозиготность. Все эти факторы усложняют сборку даже с использованием нескольких технологий секвенирования и высоким покрытием. Первыми из крупных растительных геномов, секвенированных и собранных на уровне хромосом, стали пшеница [3], размер генома 15,8 Gb и чеснок [4], размер генома 15,9 Gb. Авторы проектов по секвенированию применили несколько технологий секвенирования, включая SMRT-секвенирование (PacBio Sequel), секвенирование Oxford Nanopore Technology, Illumina HiSeq paired-end, 10x Genomics и высокопроизводительное секвенирование с захватом конформации хромосомы (Hi-C) для построения референсных геномов на уровне хромосом. Хотя современные инструменты позволяют получать очень длинные риды, сборка на уровне хромосом по-прежнему остаётся серьёзным препятствием в проектах по секвенированию геномов. Полногеномное секвенирование намного более информативно, если последовательности ДНК связаны и правильно ориентированы в хромосоме, чем не связанные разрозненные и плохо собранные скэффолды (остовы). Имеющиеся биоинформационные инструменты и технологии прочтения последовательностей ДНК длинными ридами не обеспечивают рутинной сборки геномов без пробелов от теломеры до теломеры.

Статья Ermolaev et al. [5] рассматривает проблему верификации сборок геномов *de novo* для видов с большими геномами. В работе используется метод Tyr-FISH для физического картирования коротких уникальных последовательностей ДНК на хромосомах, что позволяет исправить ошибки сборки в псевдохромосомных матрицах и проверить порядок и ориентацию контигов — критически важный шаг для создания надёжной высококачественной референсной сборки генома. Метод Tyr-FISH был адаптирован и впервые применен в молекулярно-цитогенетических исследованиях на растениях Khrustaleva and Kik [6]. Метод в 100 раз чувствительнее обычной флуоресцентной *in situ* гибридизации (FISH), поэтому позволяет детектировать на физической хромосоме короткие ДНК последовательности. При сборке геномов обычно используются генетические карты, поскольку они упорядочивают и ориентируют собранные контиги/скэффолды [7-10]. Генетическая карта — это диаграмма, показывающая относительное расположение генов и генетических маркеров на хромосоме на основе частоты рекомбинации во время мейоза и не несет информации о физическом расстоянии между генами/маркерами. Даже высоконасыщенные карты сцепления не покрывают области подавления рекомбинации, например, в прицентромерном и субцентромерном гетерохроматине [11-13]. Другими словами, два близко стоящих маркера на генетической карте могут быть расположены на расстоянии сотни миллионов пар нуклеотидов и даже в разных плечах хромосом. Ermolaev et al. [5] в своей работе провели уточнение сборки генома лука репчатого (*Allium cepa* L.), проведенной впервые Finkers et al. в 2021 году [14]. В результате были выявлены серьезные ошибки сборки. Визуализация маркеров на физической хромосоме 6 показала, что из 11 проанализированных маркеров 4 маркера

были размещены в неправильном положении на генетической карте хромосомы 6, и 3 на карте псевдохромосомы 6. На физической хромосоме 2 в неправильном положении были размещены 3 маркера из 12 проанализированных маркеров на генетической карте, и 3 маркера из 13 маркеров на картах псевдохромосомы 2. Результаты этих исследований с использованием Туг-FISH показали, что 23,1% (хромосома 2) и 27,3% (хромосома 6) позиций тестируемых генов различались между физическими хромосомами и псевдохромосомами. Это может указывать на то, что до четверти остатков в сборках генома лука могут быть организованы неправильно. Оценка сборки генома томата с помощью FISH и оптического картирования выявила схожий (30%) уровень ошибок в порядке остатков [15].

Молекулярное маркирование с высоким разрешением

Недавние прорывные исследования в молекулярной генетике и новых технологиях дают ценную информацию об их практическом применении для более быстрой и точной селекции. Анализ методом плавления высокого разрешения (HRM) – мощный новый ПЦР-метод, используемый для выявления генетической изменчивости в последовательностях нуклеиновых кислот. Система HRM в закрытой пробирке снижает риск контаминации, сокращает время анализа и не требует пост-ПЦР-обработки образцов, а именно, постановки электрофореза [16-17]. Такое сочетание высокой чувствительности и производительности значительно облегчает работу селекционеров. Khrustaleva et al. [18] разработали двухэтапную систему маркеров HRM для идентификации различных типов мужской стерильной цитоплазмы (ЦМС) и фертильной N-цитоплазмы в луке репчатом. Открытие ЦМС у растений позволяет селекционерам избежать трудоемкую работу по удалению пыльников при подготовке к ручному опылению и добиться значительного повышения урожайности за счет гетерозиса. Кроме этого семенное размножение линий ЦМС стало важным инструментом для селекционеров, создающих коммерческие гибриды F₁, что обеспечивает надежную защиту авторских прав селекционеров и семеноводов. Для защиты патентов на коммерческие гибриды F₁, селекционеры используют ЦМС, чтобы сделать семена F₁ невоспроизводимыми для фермеров. Это вынуждает покупателей приобретать новые семена каждый сезон, тем самым сохраняя коммерческую ценность гибридной генетики, не полагаясь исключительно

на патентное право. Для получения семян коммерческих гибридов F₁ нужны закрепители стерильности и восстановители fertильности. Успех в правильном отборе закрепителей стерильности и восстановителей fertильности зависит от надежных молекулярных маркеров на тип цитоплазмы и генотип ядерных генов восстановителей fertильности.

ЦМС определяется аберрантными митохондриальными генами и связана с нарушением образования функциональной пыльцы. Благодаря достижениям в молекулярной биологии растительных клеток, знания, полученные за последнее десятилетие, прояснили роль митохондрий в гибели мужских репродуктивных органов. Митохондрии – энергетические станции клеток. Созревание пыльцы – энергозатратный процесс, поэтому нарушения в работе митохондрий могут иметь серьезные последствия для мужской fertильности [19-21]. Секвенирование NGS и новая технология сборки митохондриального генома выявили некольцевые формы, которые могут быть промежуточными звенями в репликации или рекомбинации [22]. Множественные рекомбинационные события с участием известных митохондриальных генов, а также последовательностей неизвестного происхождения создают новые открытые рамки считываивания (*orf*), связанные с цитоплазматической мужской стерильностью у высших растений [21,23]. Такие *orf*, ассоциированные с ЦМС, были использованы для создания молекулярных маркеров для идентификации типа ЦМС у лука репчатого [18].

S-цитоплазма, открытая Henry A. Jones еще в 1925 году на сорте 'Italian Red' лука репчатого [24] широко используется семеноводами благодаря стабильной мужской стерильности, отсутствию снижения женской fertильности и относительно частому наличию рецессивного аллеля (*ms*) в ядерном локусе, восстанавливающего мужскую fertильность (*Ms*), что позволяет семенное размножение линий с мужской стерильностью [25]. T-цитоплазма, обнаруженная Berninger [26] в сорте «Jaune paille des Vertus» используется реже, чем S-цитоплазма [27], и, предположительно, представляет собой относительно недавний цитоплазматический вариант, тесно связанный с N-цитоплазмой лука [28]. В недавно опубликованной статье, авторы Havey и Kim [29] сделали важный вывод о существовании четвертого типа цитоплазмы, который они предложили обозначить как цитоплазму «R», поскольку она, возможно, произошла от сорта лука «Rijnsburger» в Нидерландах.

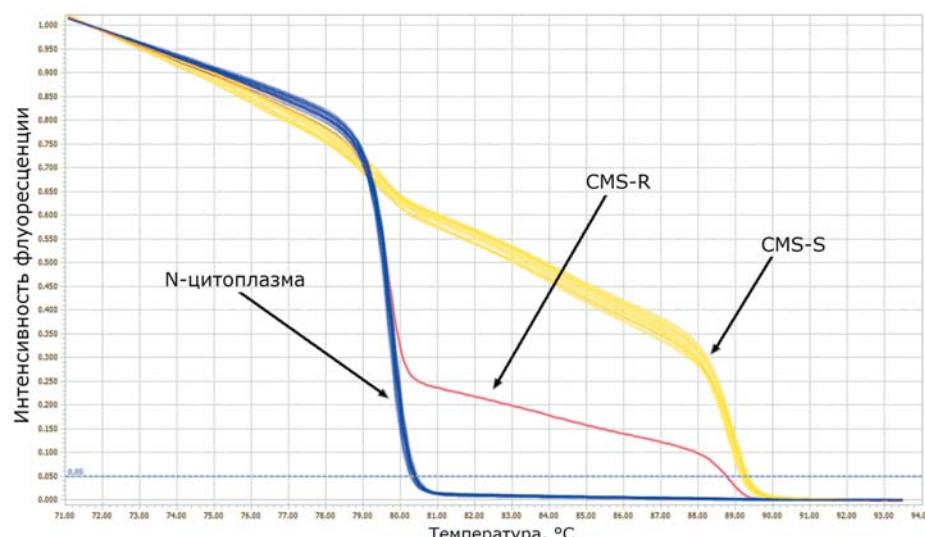


Рис. 1. Кривые плавления ампликонов разных типов цитоплазмы лука репчатого, полученные с помощью HRM-анализа с использованием трех праймеров AcM-HRM на основе митохондриальных генов *cox1* и *orf725*

Fig. 1. Normalized melting curve of amplicons from different types of onion cytoplasm obtained by HRM analysis using three AcM-HRM primers based on the mitochondrial genes *cox1* and *orf725*

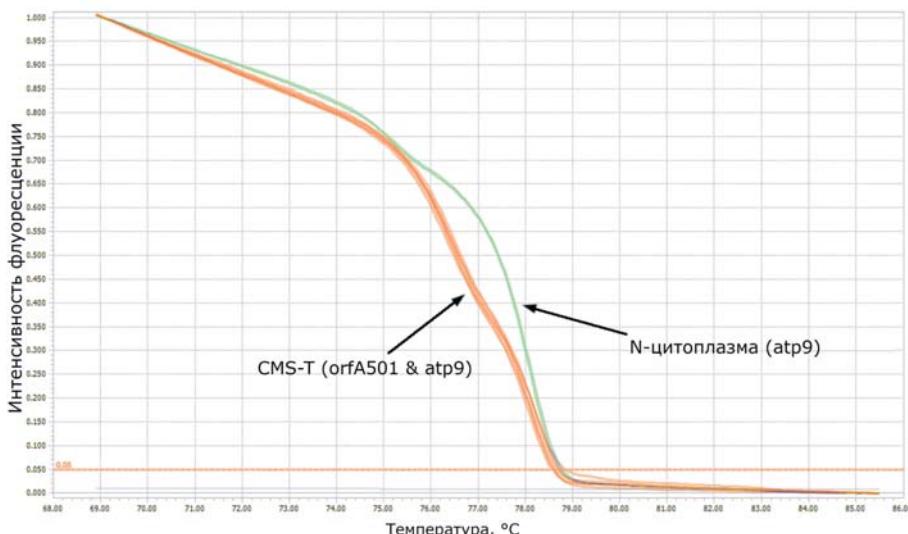


Рис. 2. Различия кривых плавления ампликонов между фертильной N- и стерильной T-цитоплазмой, выявленные с использованием праймеров T-HRM на последовательность orfA501 и atp9-HRM на ген atp9
Fig. 2. Normalized melting curve of amplicons revealed differences between N- and T-cytoplasms detected using T-HRM primers on orfA501, and atp9-HRM primers on the atp9 gene

Khrustaleva et al. [18] разработала двухэтапную систему HRM-маркеров для идентификации N-, S-, R- и T-цитоплазм лука. На первом этапе для идентификации N-, S- и R-цитоплазм был разработан один прямой праймер к идентичным последовательностям генов *cox1* и *orf725*, а также два обратных праймера, специфичных к полиморфным последовательностям генов *cox1* и *orf725* (рис. 1). На втором этапе селекционные линии с N-цитоплазмой были оценены с помощью праймеров, разработанных на основе последовательности *orfA501*, для различия N- и T-цитоплазм (рис. 2). Идентификация цитоплазмы одного растения по фенотипу занимает от 4 до 8 лет. Система на основе HRM позволяет быстро и легко различать четыре типа цитоплазмы лука репчатого за несколько часов.

Kim and Kim [30] разработали HRM-маркеры для генотипирования локуса восстановления фертильности (*Ms*) у лука репчатого. Авторы сконструировали маркеры Rf-HRM7 на основе InDels в последовательностях аллелей *AcPMS1*. Ген *AcPMS1*, кодирующий белок PMS1, участвующий в репарации неспаренных нуклеотидов ДНК у других видов растений, был предложен как ген, ответственный за восстановление мужской фертильности [31].

Мейотическая рекомбинация –

фундаментальная основа селекции растений

Рекомбинация (кроссинговер) – это обмен ДНК между материнскими и отцовскими хромосомами во время мейоза с образованием новых комбинаций аллелей, наследуемых в следующем поколении. Каждый селекционер при скрещивании донора и реципиента хотел бы, чтобы обмен ценностными аллелями происходил чаще в целевом участке хромосомы. Однако мейотические рекомбинации распределены неслучайно и строго контролируются. Какие факторы влияют на распределение кроссинговеров вдоль физической хромосомы и можно ли манипулировать этим процессом? Kudryavtseva et al. [32] попытались найти ответы в своей работе по изучению контроля локализации рекомбинаций в мейозе у луковых. С этой целью авторами был использован уникальный растительный материал с диаметрально противоположным ландшафтом рекомбинаций: у *Allium cepa* (лук репчатый), как и у подавляющего большинства растений и животных, рекомбинации преимущественно возникают в дистальных 2/3 плеча хромосомы, тогда как у *Allium fistulosum* (лук батун) рекомбинации строго локализованы в

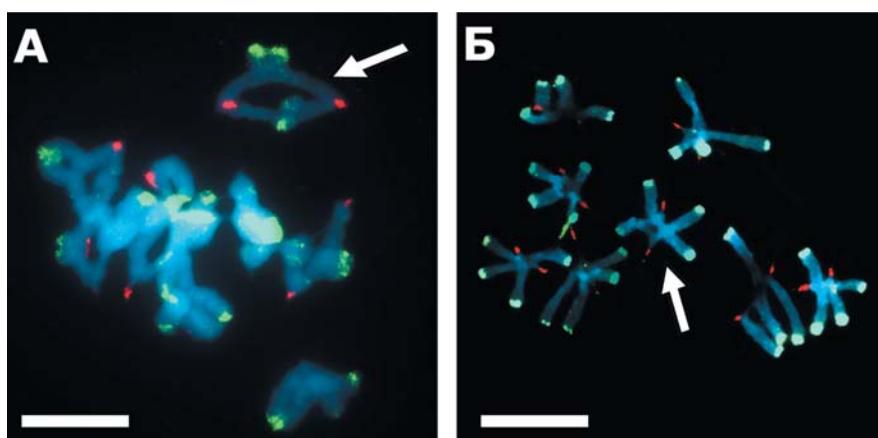


Рис. 3. Флуоресцентная *in situ* гибридизация на бивалентах *Allium cepa* (А) и *Allium fistulosum* (Б) с ДНК-зондом на центромерный (красный сигнал) и субтейломерный повторы (зеленый сигнал). Хроматин окрашен DAPI. Стрелки указывают на кольцевой бивалент с дистальной локализацией хиазм/рекомбинаций у *Allium cepa* (А) и кросс бивалент с перицентромерной локализацией хиазм/рекомбинаций у *Allium fistulosum* (Б). Масштаб линейки 10 мкм.
Fig. 3. Fluorescence *in situ* hybridization of *Allium cepa* (A) and *Allium fistulosum* (B) bivalents with a DNA probe for centromeric (red signal) and subtelomeric repeats (green signal). Chromatin is stained with DAPI. Arrows indicate the ring bivalent with distal chiasmata/recombinations in *Allium cepa* (A) and the cross bivalent with pericentromeric chiasmata/recombinations in *Allium fistulosum* (B). Scale bar, 10 μ m.

проксимальной области, где супрессия рекомбинаций обнаружена у подавляющего большинства эукариот. Данная работа наряду с изучением ключевых фундаментальных процессов имеет важное практическое значение. Дело в том, что лук батун является богатым источником ценных генов в селекции лука репчатого. *A. fistulosum* имеет гены устойчивости к таким заболеваниям, как фитофтороз листьев лука (*Botrytis squamosa*) [33] розовая корневая гниль (*Pyrenopeziza terrestris*) [34] и антракноз (*Colletotrichum gloeosporioides*) [35]. Также отмечена устойчивость к экономически важному вредителю лука – луковой мухе (*Delia antiqua*) [36]. Кроме того, *A. fistulosum* отличается более высоким содержанием сухого вещества, более острым запахом и зимостойкостью, цветет раньше, имеет более короткий период цветения и обладает большей привлекательностью для опылителей, чем лук репчатый [37]. Попытки использовать *A. fistulosum* как донора ценных генов для интроверсии в геном лука репчатого *A. cepa* были сделаны еще в 1935 году Emsweller and Jones [38]. Однако до сих пор не было получено лука репчатого с перенесенными генами от *A. fistulosum*, так как BC1 гибриды между *A. cepa* и *A. fistulosum* были стерильны. Причины такого барьера скрещиваемости этих двух близкородственных видов остаются не выясненными. Kudryavtseva et al. [32] создали F1 гибриды между *A. cepa* и *A. fistulosum* и провели тщательный анализ родительских генотипов и полученных гибридов с использованием молекулярно-цитогенетических методов. Было подтверждено диаметрально противоположное распределение рекомбинаций у этих двух видов (рис. 3).

Геномная *in situ* гибридизация (GISH) F1 гибридов выявила растения диплоидные, несущие 8 хромосом *A. cepa* и 8 *A. fistulosum* ($2n=2x=8F+8C$), а также триплоидные растения, у которых был полный диплоидный набор хромосом и *A. fistulosum* и гаплоидный *A. cepa* ($2n=3x=16F+8C$). Получение триплоидных растений может указывать на возможность образования 2n гамет в пыльце *A. fistulosum*. Такой растительный материал позволил изучить процессы, происходящие в мейозе при конъюгации хромосом *A. fistulosum* и *A. cepa* в гомеологичных бивалентах F1 диплоидных гибридов, и в гомологичных бивалентах *A. fistulosum* в присутствии гаплоидного набора *A. cepa* (рис.4). Благодаря интеграции GISH с иммунолокализацией ключевых рекомбинационных белков (ASY1, ZYP1, MLH1, MUS81) у *A. cepa*, *A. fistulosum* и их диплоидных и триплоидных гибридов, авторы выявили сдвиг распределения рекомбинаций в дистальную область хромосом в диплоидных и триплоидных F1 гибридах, что указывает на наличие генетического контроля распределения рекомбинаций. По-видимому, существует ген/гены, контролирующий локализацию рекомбинаций. Судя по тому, что сдвиг рекомбинаций произошел в дистальную область плеч хромосом, а не в проксимальную, доминантный ген несет *A. cepa*. Эти результаты указывают на генетически контролируемую систему формирования паттернов рекомбинации, имеющую значение для управления генетической изменчивостью в размножающихся популяциях. Учитывая биологическую важность и сложность рекомбинаций, контроль их локализации необходимо рассматривать на многих уровнях, выходящих за рамки генетики, включая эпигенети-

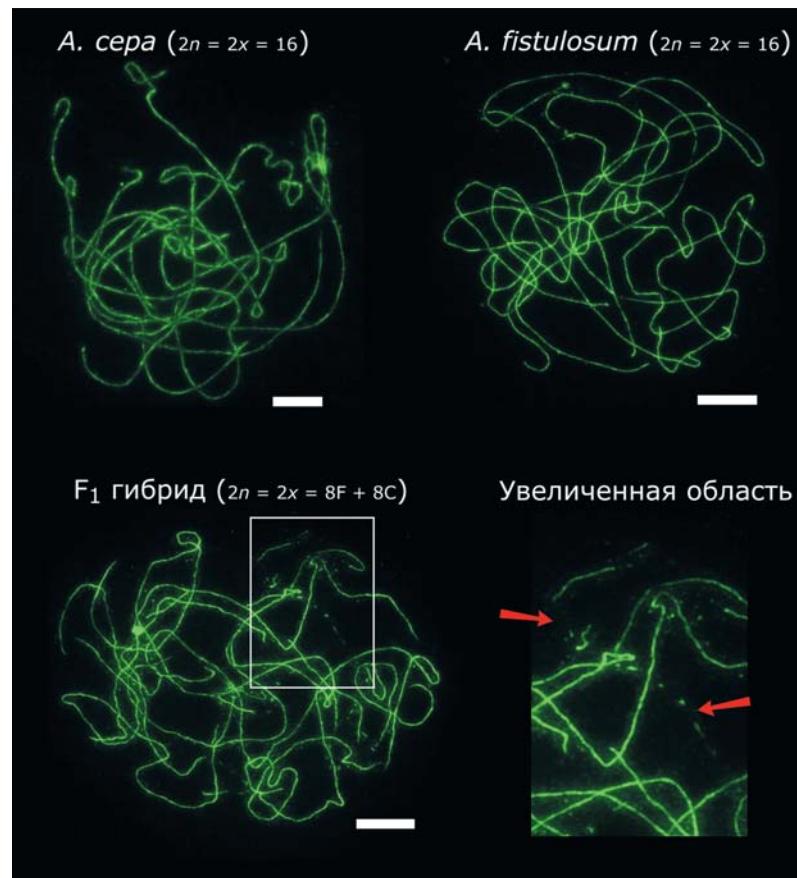


Рис. 4. Иммунодетекция белка центрального элемента синаптонемного комплекса ZYP1 (зеленый сигнал) на пахитенных хромосомах *A. cepa*, *A. fistulosum* и их диплоидном гибрид *F*₁. Стрелки указывают на области с отсутствием синапсиза между гомеологичными хромосомами в гибрид *F*₁. Масштаб линейки 10 мкм.

Fig. 4. Immunodetection of the synaptonemal complex central element protein ZYP1 (green signal) on pachytene chromosomes of *A. cepa*, *A. fistulosum*, and their diploid *F*₁ hybrid. Arrows indicate regions of absent synapsis between homeologous chromosomes in the *F*₁ hybrid..Scale bar, 10 μ m.

ку, например, метилирование ДНК и модификацию гистонов, которые упаковывают ДНК в эукариотическом ядре, пространственно-временную репликацию ДНК и распределение двуцепочечных разрывов ДНК, влияние модификации и взаимодействия белков и другие.

Мульти-омиксные технологии в селекции растений

Ярким примером использования комплексного мульти-омиксного анализа в селекции и семеноводстве служат исследования Huang et al. [39] на *Medicago sativa*. Ранее селекционеры отмечали, что морфология соцветия, в частности, способность цветоножки к удлинению, влияет на семенную продуктивность. Однако регуляторные механизмы, лежащие в основе удлинения соцветий люцерны (*Medicago sativa*), оставались неясными. Используя транскриптомный, протеомный и целенаправленный анализ фитогормонального метаболома, авторы изучили процессы развития длинных и коротких соцветий и выявили ключевые гены, участвующие в удлинении цветоножки.

Помимо изучения развития растений в различных условиях, мульти-омика имеет решающее значение для изучения и понимания реакций растений на стресс. Известные исследования по устойчивости сои к алюминиевому стрессу представлены в работе Gao et al. [40]. На основе анализа всего генома были идентифицированы 124 гена, кодирующих белки множественной лекарственной и токсичной экспрессии соединений (MATE). Анализ транскриптомных данных позволил авторам оценить паттерны экспрессии генов MATE при алюминиевом стрессе. Субклеточная локализация белков MATE была выявлена с помощью конфокальной микроскопии рекомбинантного GFP (зеленого флуоресцентного белка), слитого с белком MATE. Эти результаты будут способствовать разработке сельскохозяйственных культур, устойчивых к токсичности алюминия. Это серьезная проблема, поскольку более 50% мировых пахотных земель имеют кислую почву из-за ряда факторов, включая присутствие алюминия; его токсическое действие в конечном итоге приводит к низкой урожайности и задержке роста растений.

Другой подход к преодолению негативного воздействия алюминия в кислой почве был предложен Liu et al. [41], которые показали, что внесение экзогенного мелатонина значительно снижало содержание алюминия как в корнях (на 28,6%), так и в побегах (на 27,6%) люцерны. Кроме того, авторы обнаружили, что внесение мелатонина значительно увеличивало длину корней и сырую массу люцерны. Мелатонин (N-ацетил-5-метокситриптамин) известен своей способностью повышать устойчивость растений к различным абиотическим стрессам. С помощью комбинированного физиологического и транскриптомного анализа был выяснен механизм, посредством которого мелатонин снижает токсичность алюминия. Результаты РНК-секвенирования показали, что применение мелатонина значительно повышает экспрессию генов, связанных с углеродным метаболизмом, включая те, которые участвуют в процессе гликолиза, а также метаболизме сахарозы и крахмала. Это позволяет предположить, что применение мелатонина может смягчить токсичность алюминия, способствуя связыванию алюминия с клеточными стенками, тем самым снижая внутриклеточное накопление алюминия, улучшая дыхание и содержание сахарозы и трегалозы. Кроме того, метионин играет решающую роль в нейтрализации избытка H_2O_2 , вызванного алюминием, за счет усиления активности супероксиддисмутазы, пероксидазы и катализы.

Исследование Song et al [42], посвященное организации гуаниновых оснований в геноме табака, проливает свет на механизмы устойчивости растений к абиотическому стрессу. Нуклеиновые кислоты обладают значительным потенциалом сворачиваться в трёхмерные, «вторичные» структуры, которые могут возникать благодаря образованию не-Уотсон-Криковских водородных связей между азотистыми основаниями. Самосборка гуаниновой кислоты приводит к образованию мотива гуаниновой тетрады – G-квадруплексов. Song et al. [42] проанализировали G-квадруплекс, используя биоинформационный подход, основанный на данных генома и транскриптома табака в условиях абиотического стресса. Авторы показали, что G-квадруплекс, образованный простым повтором последовательности (SSR) и его flankирующей последовательностью в промоторной области гена NtBBX, может повышать засухоустойчивость табака. Это исследование расширяет наше понимание распределения и функций G-квадруплексов и открывает путь к повышению устойчивости сельскохозяйственных культур к абиотическому стрессу.

Перспективы дальнейшего развития селекции растений

Оценивая стратегию дальнейшего развития селекции растений, я вижу в интеграции омиксных технологий, редактирования генома и искусственного интеллекта. Фундаментальные исследования регуляции биологических процессов с использованием новых технологий будут играть ключевую роль для успешной селекции. Так интеграция редактирования генома и углубленное изучение мейотической рекомбинации позволят регулировать частоту кроссинговера в целевых участках гамет. Все усилия по повышению точности и скорости селекции растений служат главной цели – обеспечению изобилия и разнообразия растительных продуктов питания. Проблемы мирового растениеводства в обеспечении продовольственной безопасности рассматриваются в превосходном обзоре Bradbury et al [43], который охватывает, наряду с селекцией растений, всю производственную цепочку: точное земледелие, робототехнику, искусственный интеллект и мониторинг в реальном времени.

Редактирование генома имеет огромный потенциал для создания устойчивых и высокоурожайных культур более эффективно, чем традиционные методы. Однако применение редактирования генома в селекции растений остается ограниченным несколькими факторами, в первую очередь способом доставки системы редактирования в растительную клетку. Обычные методы доставки основаны на создании трансгенных растений с использованием культуры тканей с последующим скрещиванием для удаления трансгенного материала, но сохранения редактированных новых аллелей [44-47]. В апреле 2025 года была опубликована прорывная статья «Вирусная доставка РНК-направляемого редактора генома для редактирования зародышевой линии без трансгенов в *Arabidopsis*» [48]. Для проникновения вируса, несущего конструкцию CRISPR/Cas, в апикальные меристематические клетки арабидопсиса авторам удалось преодолеть барьер, который растения выработали в ходе эволюции [49].

Два месяца спустя после описанного выше исследования на арабидопсисе, была опубликована статья Qiao et al [50], в которой авторы сообщили об успешном редактировании генома пшеницы с использованием вирусного вектора. Авторы сконструировали вирус желтой полосы

той мозаики ячменя (BYSMV) в системе вирусного вектора с отрицательной цепью РНК для доставки Cas9 и направляющей РНК в точку роста пазушных меристем. Авторам удалось добиться высокоэффективного и менее зависимого от генотипа наследуемого редактирования генома пшеницы. Важно отметить, что полученные потомки были безвирусными и несли би-аллельные или гомозиготные мутации. Учитывая, что BYSMV поражает 26 видов однодольных растений, система доставки BYSMV может найти широкое применение для достижения высокоэффективного, нетрансгенного и менее зависимого от генотипа наследуемого редактирования генома, что облегчит геномные исследования и селекцию сельскохозяйственных культур.

Искусственный интеллект стал преобразующей силой в биоинформатике, фундаментально изменив подходы к анализу биологических данных и совершению научных открытий. Важнейшим достижением в этой области стало решение проблемы сворачивания белка с помощью AlphaFold [51], а последующие производные технологии теперь обеспечивают даже более точные прогнозы, чем исходная модель [52]. В области анализа геномных данных искусственный интеллект значительно продвинулся в таких областях, как поиск генетических вариантов [53]. Применение искусственного интеллекта в селекции растений ознаменовало смену парадигмы в сельскохозяйственных инновациях, ознаменовав переход от практик, основанных на эмпирическом опыте, к интеллектуальным, подкрепленным данными

методологиям. Интеграция геномной селекции, высоко-производительного фенотипирования, точного скрещивания и моделирования климатической устойчивости открывает беспрецедентные возможности для быстрой и эффективной разработки улучшенных сортов сельскохозяйственных культур. Особенно перспективным представляется синергия между искусственным интеллектом и технологией CRISPR-Cas9, знаменующая собой значительный прорыв в области направленной селекции. Искусственный интеллект расширяет возможности CRISPR, оптимизируя дизайн гидовой РНК, точнее прогнозируя 'не целевые эффекты' (off target effects) и обеспечивая проведение точных генетических модификаций с помощью предиктивных моделей [54]. Способность искусственного интеллекта обрабатывать крупномасштабные данные, предсказывать сложные взаимодействия признаков и оптимизировать селекционные решения делает его незаменимым инструментом.

Поскольку давление на глобальную продовольственную безопасность нарастает из-за изменения климата и роста населения, селекция растений на основе молекулярно-генетических, мультиомиксных и CRISPR технологий с использованием искусственного интеллекта должна сыграть ключевую роль в создании устойчивых и высоко-продуктивных сортов, адаптированных к меняющимся условиям окружающей среды. Такая синергия современных технологий становится незаменимым инструментом для обеспечения устойчивого развития сельского хозяйства в XXI веке.

• Литература / References

1. Almogy G., Pratt M., Oberstrass F., Lee L., Mazur D., Beckett N., Barad O., Soifer I., Perelman E., Etzioni Y., et al. Cost efficient whole genome-sequencing using novel mostly natural sequencing-by-synthesis chemistry and open fluidics platform. *Biorxiv* 2022. <https://doi.org/10.1101/2022.05.29.493900>
2. Shirasawa K., Harada D., Hirakawa H., Isobe S., Kole C. Chromosome-level de novo genome assemblies of over 100 plant species. *Breed. Sci.* 2021;(71):117–124. <https://doi.org/10.1270/jbsbs.20146>
3. Appels R., Eversole K., Feuille C., Keller B., Rogers J., Stein N. The International Wheat Genome Sequencing Consortium (IWGSC). Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome. *Science*. 2018;(361):10–1126. <https://doi.org/10.1126/science.aar7191>
4. Sun X., Zhu S., Li N., Cheng Y., Zhao J., Qiao X., Lu L., Liu S., Wang Y., Liu C., et al. A chromosome-level genome assembly of garlic (*Allium sativum*) provides insights into genome evolution and allicin biosynthesis. *Mol. Plant*. 2020;(13):1328–1339. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2020.07.019>
5. Ermolaev A., Kudryavtseva N., Pivovarov A., Kirov I., Karlov G., Khrustaleva L. Integrating Genetic and Chromosome Maps of *Allium cepa*: From Markers Visualization to Genome Assembly Verification. *Int. J. Mol. Sci.* 2022;(23):10486. <https://doi.org/10.3390/ijms231810486>
6. Khrustaleva L.I., Kik C. Localization of single-copy T-DNA insertion in transgenic shallots (*Allium cepa*) by using ultra-sensitive FISH with tyramide signal amplification. *The Plant Journal*. 2001;25(6): 699–707. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2001.00995.x>
7. Fierst J.L. Using linkage maps to correct and scaffold de novo genome assemblies: methods, challenges, and computational tools. *Front. Genet.* 2015;(6):220. <https://doi.org/10.3389/fgene.2015.00220>
8. Maccaferri M., Harris N.S., Twardziok S.O., Pasam R.K., Gundlach H., Spannagl M., Ormanbekova D., Lux T., Prade V.M., Milner S.G., et al. Durum wheat genome highlights past domestication signatures and future improvement targets. *Nat. Genet.* 2019;(51):885–895.
9. Walve R., Rastas P., Salmela L. Kermit: Linkage map guided long read assembly. *Algorithms Mol. Biol.* 2019;(14):1–10. <https://doi.org/10.1186/1748-6126-14-1>
10. Wu H., Yao D., Chen Y., Yang W., Zhao W., Gao H., Tong C. De novo genome assembly of *Populus simonii* further supports that *Populus simonii* and *Populus trichocarpa* belong to different sections. *G3 Genes Genomes Genet.* 2020;(10):455–466. <https://doi.org/10.1534/g3.119.400913>
11. Koo D.H., Jo S.H., Bang J.W., Park H.M., Lee S., Choi D. Integration of cytogenetic and genetic linkage maps unveils the physical architecture of tomato chromosome 2. *Genetics*. 2008;(179):1211–1220. <https://doi.org/10.1534/genetics.108.089532>
12. Szinay D., Chang S.B., Khrustaleva L., Peters S., Schijlen E., Bai Y., Stiekema W.J., Van Ham R.C., De Jong H., Klein Lankhorst R.M. High-resolution chromosome mapping of BACs using multi-colour FISH and pooled-BAC FISH as a backbone for sequencing tomato chromosome 6. *Plant J.* 2008;(56):627–637. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03626.x>
13. Ren Y., Zhao H., Kou Q., Jiang J., Guo S., Zhang H., Hou W., Zou X., Sun H., Gong G., et al. A high resolution genetic map anchoring scaffolds of the sequenced watermelon genome. *PLoS ONE*. 2012;(7):e29453. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029453>
14. Finkers R., van Kaauwen M., Ament K., Burger-Meijer K., Egging R., Huits H., Kodde L., Kroon L., Shigyo M., Sato S., et al. Insights from the first genome assembly of Onion (*Allium cepa*). *G3*. 2021;(11):jkab243. <https://doi.org/10.1093/g3journal/jkab243>
15. Sheare L.A., Anderson, L.K., de Jong H., Smit S., Goicoechea J.L., Roe B.A., Hua A., Giovannoni J.J., Stack S.M. Fluorescence in situ hybridization and optical mapping to correct scaffold arrangement in the tomato genome. *G3 Genes Genomes Genet.* 2014;(4):1395–1405. <https://doi.org/10.1534/g3.114.011197>
16. Mackay J.F., Wright C.D., Bonfiglioli R.G. A new approach to variant identification in plants by microsatellite high resolution melting analysis: Application to the verification of grapevine and olive cultivars. *Plant Methods* 2008;(4):1–10. <https://plantmethods.biomedcentral.com/articles/10.1186/1746-4811-4-8>
17. Vossen R.H., Aten E., Roos A., den Dunnen J.T. High-Resolution Melting Analysis (HRMA)—More than just sequence variant screening. *Hum. Mutat.* 2009;(30):860–866. <https://doi.org/10.1002/humu.21019>
18. Khrustaleva L., Nzeha M., Ermolaev A., Nikitina E., Romanov V. Two-Step Identification of N-, S-, and T-Cytoplasm Types in Onion

- Breeding Lines Using High-Resolution Melting (HRM)-Based Markers. *Int. J. Mol. Sci.* 2023;(24):1605. <https://doi.org/10.3390/ijms24021605>
19. Horn R., Gupta K.J., Colombo N. Mitochondrion role in molecular basis of cytoplasmic male sterility. *Mitochondrion*. 2014;(19):198–205. <https://doi.org/10.1016/j.mito.2014.04.004>
20. Luo D., Xu H., Liu Z., Guo J., Li H., Chen L., Fang C., Zhang Q., Bai M., Yao N., et al. A detrimental mitochondrial-nuclear interaction causes cytoplasmic male sterility in rice. *Nat. Genet.* 2013;(45):573–577.
21. Chen L., Liu Y.G. Male sterility and fertility restoration in crops. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2014;(65):579–606. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040119>
22. Kozik A., Rowan B.A., Lavelle D., Berke L., Schranz M.E., Michelmore R.W., Christensen A.C. The alternative reality of plant mitochondrial DNA: One ring does not rule them all. *PLoS Genet.* 2019;(15):e1008373. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008373>
23. Tuteja R., Saxena R.K., Davila J., Shah T., Chen W., Xiao Y.L., Fan G., Saxena K., Alverson A.J., Spillane C., et al. Cytoplasmic male sterility-associated chimeric open reading frames identified by mitochondrial genome sequencing of four *Cajanus* genotypes. *DNA Res.* 2013;(20):485–495. <https://doi.org/10.1093/dnarese/dst025>
24. Jones H. A male sterile onion. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 1936;(34):582–585.
25. Jones H.A. Inheritance of male sterility in the onion and the production of hybrid seed. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 1943;(43):189–194.
26. Berninger B. Contribution to the study of male sterility in the onion (*Allium cepa* L.). *Ann. Amelior. Plant.* 1965;(15):183–199.
27. Havey M. The cytoplasms of sterile lines used to produce commercial hybrid-onion seed. *Allium Improv. Nwsl* 1994;(4):25–27
28. De Courcel A., Vedel F., Boussac J. DNA polymorphism in *Allium cepa* cytoplasms and its implications concerning the origin of onions. *Theor. Appl. Genet.* 1989;(77):793–798.
29. Havey M.J., Kim S. Molecular marker characterization of commercially used cytoplasmic male sterilities in onion. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 2021;(146):351–355. <https://doi.org/10.21273/JASHS05083-21>
30. Kim B., Kim S. Identification of a variant of CMS-T cytoplasm and development of high resolution melting markers for distinguishing cytoplasm types and genotyping a restorer-of-fertility locus in onion (*Allium cepa* L.). *Euphytica*. 2019;(215):1–11. <https://doi.org/10.1007/s10681-019-2492-4>
31. Kim S., Kim C.W., Park M., Choi D. Identification of candidate genes associated with fertility restoration of cytoplasmic male-sterility in onion (*Allium cepa* L.) using a combination of bulked segregant analysis and RNA-seq. *Theor. Appl. Genet.* 2015;(128):2289–2299. <https://doi.org/10.1007/s00122-015-2584-z>
32. Kudryavtseva N., Ermolaev A., Pivovarov A., Simanovsky S., Odintsov S., Khrustaleva L. The Control of the Crossover Localization in *Allium*. *Int. J. Mol. Sci.* 2023;(24):7066. <https://doi.org/10.3390/ijms24087066>
33. Currah L., Maude R.B. Laboratory tests for leaf resistance to *Botrytis squamosa* in onions. *Ann Appl Biol.* 1984;(105):277–283. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1984.tb03051.x>
34. Netzer D., Rabinowitch H.D., Weintal Ch. Greenhouse technique to evaluate pink root disease caused by *Pyrenopeziza terrestris*. *Euphytica*. 1985;(34):385–391.
35. Galvan G.A., Wietsma W.A., Putrasemeda S., Permati A.H., Kik C. Screening for resistance to anthracnose (*Colletotrichum gloeosporioides* Penz.) in *Allium cepa* and its wild relatives. *Euphytica*. 1997;(95):173–178.
36. Ponti de O.M.B., Ingammer H. Resistance to the onion fly in *Allium cepa* and *Allium fistulosum*. In: van der Meer Q.P. (ed) Proc 3rd Eucarpia Allium Symp. PUDOC Wageningen, The Netherlands, 1984. pp 21–23.
37. Meer van der Q.P., Bennekom van J.L. Improving the onion crop (*Allium cepa* L.) by transfer of characters from *Allium fistulosum* L. *Biul. Warzywniczy*. 1978;(22):87–91.
38. Emsweller S., Jones H. Meiosis in *Allium fistulosum*, *Allium cepa*, and their hybrid. *Hilgardia*. 1935;(9):275–294.
39. Huang X., Liu L., Qiang X., Meng Y., Li Z., Huang F. Integrated Multi-Omics Analysis to Reveal the Molecular Mechanisms of Inflorescence Elongation in *Medicago sativa*. *Int. J. Mol. Sci.* 2024;(25):6497. <https://doi.org/10.3390/ijms25126497>
40. Gao P., Han R., Xu H., Wei Y., Yu Y. Identification of MATE Family and Characterization of GmMATE13 and GmMATE75 in Soybean's Response to Aluminum Stress. *Int. J. Mol. Sci.* 2024;(25):3711. <https://doi.org/10.3390/ijms25073711>
41. Liu C., Cheng H., Wang S., Yu D., Wei Y. Physiological and Transcriptomic Analysis Reveals That Melatonin Alleviates Aluminum Toxicity in Alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Int. J. Mol. Sci.* 2023;(24):17221. <https://doi.org/10.3390/ijms242417221>
42. Song K., Li B., Li H., Zhang R., Zhang X., Luan R., Liu Y., Yang L. The Characterization of G-Quadruplexes in Tobacco Genome and Their Function under Abiotic Stress. *Int. J. Mol. Sci.* 2024;(25):4331. <https://doi.org/10.3390/ijms25084331>
43. Bradbury A., Clapp O., Biacsi A.S., Kuo P., Gaju O., Hayta S., Zhu J.K., Lambing C. Integrating genome editing with omics, artificial intelligence, and advanced farming technologies to increase crop productivity. *Plant Commun.* 2025;(6):101386. <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2025.101386>
44. Altpeter F., Baisakh N., Beachy R., Bock R., Capell T., Christou P., Daniell H., Datta K., Datta S., Dix P.J., et al. Advancing crop transformation in the era of genome editing. *Plant Cell.* 2016;(28):1510–1520. <https://doi.org/10.1105/tpc.16.00196>
45. Kausch A.P., Nelson-Vasilchik K., Hague J., Mookan M., Quemada H., Dellaporta S., Fragoso C., Zhang Z.J. Edit at will: genotype independent plant transformation in the era of advanced genomics and genome editing. *Plant Sci.* 2019;(281):186–205. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.01.006>
46. Chen K., Wang Y., Zhang R., Zhang H., Gao C. CRISPR/Cas genome editing and precision plant breeding in agriculture. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2019;(70):667–697. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100049>
47. Nasti R.A., Voytas D.F. Attaining the promise of plant gene editing at scale. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2021;(118):e2004846117. <https://doi.org/10.1073/pnas.2004846117>
48. Weiss T., Kamal M., Shi H., Li Z., Amerasekera J., Zhong Z., Adler B.A., Song M.M., Vohra K., Wirnowski G., Chitkara S., et al. Viral delivery of an RNA-guided genome editor for transgene-free germline editing in *Arabidopsis*. *Nat. Plants*. 2025;(11):967–976.
49. Bradamante G., Mittelsten Scheid O., Incarbone M. Under siege: virus control in plant meristems and progeny. *Plant Cell.* 2021;(33):2523–2537. <https://doi.org/10.1093/plcell/koab140>
50. Qiao J.H., Zang Y., Gao Q., Liu S., Zhang X.W., Hu W., Wang Y., Han C., Li D., Wang X.B. Transgene-and tissue culture-free heritable genome editing using RNA virus-based delivery in wheat. *Nat. Plants*. 2025;(11):1252–1259.
51. Jumper J., Evans R., Pritzel A., Green T., Figurnov M., Ronneberger O., Tunyasuvunakool K., Bates R., Žídek A., Potapenko A., et al. Highly accurate protein structure prediction with Alpha Fold. *Nature*. 2021;(596):583–589.
52. Zheng W., Wu Y., Li Y., Zhang J., Freddolino P.L., Zhang Y. Deep-learning-based single-domain and multidomain protein structure prediction with D-I-TASSER. *Nat. Biotechnol.* 2025. P.1–13.
53. Guille A., Adélaïde J., Finetti P., Andre F., Birnbaum D., Mamessier E., Bertucci F., Chaffanet M. A benchmarking study of individual somatic variant callers and voting-based ensembles for whole-exome sequencing. *Briefings Bioinf.* 2025;(26):bbae697. <https://doi.org/10.1093/bib/bbae697>
54. Kim M.G., Go M.J., Kang S.H., Jeong S.H., Lim K. Revolutionizing CRISPR technology with artificial intelligence. *Exp. Mol. Med.* 2025;(57):1419–1431.

Об авторе:

Людмила Ивановна Хрусталева – доктор биол. наук, профессор, <https://orcid.org/0000-0002-0614-4641>,
SPIN-код: 3317-6712, автор для переписки, khrustaleva@rgau-msha.ru

About the Author:

Ludmila I. Khrustaleva – Dr. Sci. (Biology), professor, <https://orcid.org/0000-0002-0614-4641>,
SPIN-code: 3317-6712, Corresponding Author, khrustaleva@rgau-msha.ru