

Биологические особенности и возделывание кунжута (обзор)

DOI: 10.30901/2227-8834-2021-4-156-165

УДК 633.853.74;631.527

Поступление/Received: 16.05.2021

Принято/Accepted: 19.08.2021



Н. В. КИШЛЯН^{1*}, М. Ш. АСФАНДИЯРОВА²,
Т. В. ЯКУШЕВА³, А. Г. ДУБОВСКАЯ¹

¹ Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова.

190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44
✉ natalya-kishlyan@yandex.ru*; a.dubovskaya@vir.nw.ru

² Прикаспийский аграрный федеральный научный центр
Российской академии наук,
416251 Россия, Астраханская обл., Черноярский р-н,
с. Соленое Займище, кв. Северный, 8
✉ pniiaz@mail.ru

³ Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова, Кубанская опытная
станция – филиал ВИР,
352183 Россия, Краснодарский край, п. Ботаника,
ул. Центральная, 2
✉ kos-vir@yandex.ru

Biological features and cultivation of sesame (a review)

N. V. KISHLYAN^{1*}, M. SH. ASFANDIYAROVA²,
T. V. YAKUSHEVA³, A. G. DUBOVSKAYA¹

¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia
✉ natalya-kishlyan@yandex.ru*;
a.dubovskaya@vir.nw.ru

² Caspian Agrarian Federal Scientific Center
of the Russian Academy of Sciences,
Solenoje Zaymishche,
Chernoyarsky District,
Astrakhan Province 416251, Russia
✉ pniiaz@mail.ru

³ N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
Kuban Experiment Station of VIR,
2 Tsentralnaya St., Krasnodar 352183, Russia
✉ kos-vir@yandex.ru

Кунжут – одна из старейших масличных культур, выращиваемая во всем мире благодаря уникальным свойствам семян. Род *Sesamum* L. относится к сем. Pedaliaceae Lindl., включает до 38 видов. Единственный культурный вид *S. indicum* L. (2n = 26) широко культивируется во многих странах мира. Он распространен на территориях от тропических до холодно-умеренных зон, расположенных между 45° с. ш. и 45° ю. ш. Родиной *S. indicum* считают Южную Африку. Семена кунжута содержат 50–63% масла, до 27% белка, 20% углеводов и являются источниками меди, кальция, железа, магния, цинка, витаминов А, В1, С и Е. Семена и масло кунжута используют не только в пищевой промышленности, но и в медицине. Кунжутный шрот – хороший корм для скота. В последнее время, благодаря расшифровке ядерного генома кунжута и разработке различных геномных технологий, стала возможна молекулярная селекция для таких агрономических признаков, как урожай семян, высокое содержание масла и его качество, устойчивость к засухе, переувлажнению, поражению болезнями. Мировое производство семян кунжута, по оценкам ФАО на 2019 г., составило около 7 млн тонн. Наибольшие площади посева сосредоточены в странах Африки, Индии и Китае. В Российской Федерации кунжут можно выращивать в южных регионах: Краснодарском крае, Ставрополье, Ростовской и Астраханской областях. Селекционная работа по кунжуту проводилась во ВНИИ масличных культур, созданы сорта, устойчивые к ряду заболеваний, в первую очередь к бактериозу и фузариозу. В настоящее время селекционные разработки в России практически не ведутся. Свыше 25 тыс. образцов кунжута насчитывается в генбанках мира, в том числе 1,5 тыс. образцов – в коллекции ВИР.

Ключевые слова: *Sesamum indicum* L., кунжутное масло, антиоксиданты, генетические ресурсы, селекция.

Sesame is an ancient oilseed crop grown throughout the arid and subarid climates. Sesame oil has a good taste and is appreciated for its beneficial properties. The genus *Sesamum* L. (Pedaliaceae Lindl.) includes up to 38 species. The only cultivated species is *S. indicum* L. (2n = 26). It is grown in areas located between 45° N and 45° S. South Africa is considered the homeland of *S. indicum*. Sesame seeds contain 50–63% of oil, 25–27% of protein, 20% of carbohydrates, and are sources of such micronutrients as copper, calcium, iron, magnesium, zinc, vitamins A, B1, C and E. Sesame seeds and oil are used not only in the food industry but also in medicine. Sesame meal is a good animal feed. Recently, thanks to the deciphering of the sesame nuclear genome and the development of various genomic resources, including molecular markers for qualitative and quantitative characters, molecular breeding has become possible for such agronomic traits as high oil content and its composition, drought resistance, resistance to waterlogging, disease resistance, and high yield. The world production of sesame seeds according to FAO estimates for 2019 was about 7 million tons. The largest cropping areas are located in Africa, India, and China. In Russia, sesame can be grown in southern regions: Krasnodar and Stavropol Territories, Rostov and Astrakhan Provinces. Breeding work on sesame was carried out at the All-Union Research Institute of Oil Crops, where cultivars resistant to bacterial blight and *Fusarium* wilt were developed. Currently, sesame breeding programs are absent in Russia. There are over 25,000 sesame accessions in the world's genebanks, including about 1,500 accessions in the VIR collection.

Key words: *Sesamum indicum* L., sesame seed oil, antioxidants, genetic resources, breeding.

Введение

Кунжут (*Sesamum indicum* L.) – древняя масличная культура, выращиваемая во всем мире. Кунжут – ценное масличное и лекарственное растение. Кунжутное масло и семена являются важными источниками продуктов питания. В семенах кунжута содержится 50–63% масла, до 27% белка и 20% углеводов. Кунжутное масло стабильно благодаря присутствию природных антиоксидантов, таких как сезамолин, сезамин и сезамол. В масле кунжута может содержаться до 46–49% олеиновой, 38–48% линолевой, 8–9% пальмитиновой, 4–5% стеариновой и 0,4–1% арахидиновой жирных кислот. Соотношение двух основных жирных кислот (олеиновой и линолевой) почти идеально, 1:1. Низкий уровень насыщенных жирных кислот (менее 15%) и наличие антиоксидантов оказывают благотворное действие на здоровье человека. Масло кунжута находит широкое применение в кондитерской промышленности для производства конфет, восточных сладостей, маргарина, а также в парфюмерии и медицине. Кунжутное масло при холодном прессовании семян – пищевой продукт с высокими вкусовыми качествами. При горячем прессовании получают техническое масло, используемое, например, при производстве туши для ресниц. Кунжутное масло отличается высоким содержанием витамина Е. Высшие сорта масла используют в медицине для приготовления мазей, масляных эмульсий и инъекционных растворов. Из белых семян кунжута получают тахинное масло, используемое в производстве различных сладостей. Из черных семян готовят ароматные приправы. Жмых семян после отжима масла используют для приготовления тахинной халвы, а жмых от горячего прессования семян – хороший концентрированный корм для животных.

Культура кунжута в мире имеет огромное экономическое значение. В России с 70-х годов XX века кунжут возделывали в Краснодарском крае и на Ставрополье, в настоящее время производственные посевы этой культуры отсутствуют. Динамика импорта кунжута в РФ с каждым годом возрастает (Asfandiyarova et al., 2017). В то же время климатические условия южных регионов Краснодарского края, Астраханской и Ростовской областей позволяют возделывать эту культуру.

Систематика, ботаническое описание и биологические особенности кунжута

Род *Sesamum* L. относится к сем. Pedaliaceae Lindl. Имеются сведения о том, что уже около 3000 лет до н. э. кунжут возделывали в Сирии и Палестине, 2500 лет до н. э. – в Индии, 1750 лет до н. э. – в Вавилонии. Он был известен в древней Греции и Риме, Месопотамии, Аравии, в странах юго-западной Азии, а с начала нашей эры – в Китае (Bedigian, 2004). *S. indicum* является единственным культивируемым видом кунжута и насчитывает около 3000 разновидностей. Его культивируют от тропических до холодно-умеренных зон, расположенных между 45° с. ш. и 45° ю. ш. по всему миру (Kobayashi, 1991).

Род *Sesamum* включает около 38 видов (Kobayashi, 1991). *S. indicum* имеет хромосомный набор $2n = 26$ и небольшой геном – 354 Мб (Zhang et al., 2013a). У диких видов кунжута хромосомный набор – $2n = 26, 32, 52, 58, 64$. Два диких вида *S. capense* Burm. и *S. schenckii* Asch. ex Schinz встречаются во всех регионах распространения кунжута, хромосомный набор – $2n = 26$. Около 30 диких видов произрастают в Тропической Африке, десять

встречаются на Индийском субконтиненте (Индия и Шри-Ланка); пять – в Ост-Индии и еще шесть – в разных странах (Kobayashi, 1991; Bisht et al., 1998).

Существуют противоречивые мнения о происхождении кунжута. Предполагают, что кунжут возник в Африке или на Индийском субконтиненте (Bedigian, 2003). В древних медицинских трудах было записано, что кунжут выращивали в бассейне Нила до 3000 года до н. э. (Nayar, Mehra, 1970). Недавние исследования показали, что окультуривание кунжута произошло в Индии (Bedigian, 2014, 2015). В Африке сконцентрировано 28 видов рода *Sesamum*. Единственный культурный вид *S. indicum* встречается в диком состоянии только в Африке, поэтому наиболее вероятным считают происхождение кунжута культурного из Южной Африки (Obydalo, Ogarkova, 2002). Н. И. Вавилов установил, что основным очагом происхождения кунжута является Абиссинский центр, ныне – Эфиопия (Vavilov, 1935). Большую роль в систематике играют современные молекулярные исследования. D. Bedigian (2015) показал, что последовательность ДНК хлоропластов практически идентична у *S. indicum* и *S. malabaricum* Burm. ($2n = 26$), что указывает на сходство родословных. Последний вид относят к прародителям *S. indicum*.

Кунжут культурный *S. indicum* отличается значительным разнообразием форм. Первая попытка классификации вида принадлежит Г. С. Зайцеву (Zajcev, 1924). В 1941 г. В. М. Гильтебрандтом была разработана более полная систематика *S. indicum*, она была построена на основе изучения мировой коллекции кунжута, собранной ВНИИ растениеводства в довоенные годы (Hiltebrandt, 1941a). Все известные формы он относил к одному виду, описанному К. Линнеем, – *S. indicum*, который делится на два подвида: subsp. *bicarpellatum* Hilt. и subsp. *quadricarpellatum* Hilt. (Hiltebrandt, 1941b). У первого коробочка состоит из двух, у второго – из четырех плодолистиков. Подвид *bicarpellatum* распространен по всему ареалу кунжута, чрезвычайно дифференцирован, имеет практическое значение, отдельные экотипы обладают устойчивостью к болезням, высокомасличные и скороспелые. Подвид *quadricarpellatum* занимает ограниченный ареал, главным образом в Японии, где представлено его наибольшее разнообразие. Кроме Японии отдельные представители этого подвида встречаются в Индии, Палестине и на острове Кипр. По данным В. М. Гильтебрандта, все разнообразие этих двух подвигов можно разбить на два экологических типа: гигро- и ксерофильные. Вследствие этого subsp. *bicarpellatum* делится на gr. *asiaticum* Hilt. (ксерофильный, узколистный) и gr. *abyssinicum* Hilt. (гигрофильный, широколистный), а subsp. *quadricarpellatum* – на gr. *palestinicum* Hilt. (ксерофильный) и gr. *japonicum* Hilt. (гигрофильный). Данные разновидности имеют морфологические различия, обладают разной степенью устойчивости к болезням, различны по выходу масла и скороспелости.

Кунжут – однолетнее травянистое растение, требовательное к теплу и плодородию почв. Лучшими для него являются легкие плодородные почвы, в то время как засоленные и тяжелые непригодны.

Корневая система развита слабо, она состоит из стержневого корня и боковых ответвлений. Корень имеет толстое основание, но при углублении в почву быстро утончается, что приводит к слабой сопротивляемости механическим повреждениям и повышенной требовательности к питательной среде (Hiltebrandt, 1931, 1941b).

Стебель кунжута прямостоячий, четырех- и восьмигранный, в большинстве случаев ветвистый, число ветвей колеблется от 1-2 до 15. Имеются неветвистые формы. Высота растения может достигать 100–150 см и более, на богаре – 50–60 см.

Лист имеет длинный черешок, а листовая пластинка очень разнообразна по форме (с различной шириной, зубчатостью и рассеченностью). Форма листа зависит от положения его на стебле. У одних сортов все листья цельные, нижние – крупные и широкие, кверху уменьшаются, у других нижние листья рассечены, верхние – цельные, узкие, ланцетовидные. Расположение листьев очередное или супротивное.

Цветок крупный, венчик трубчатый или воронковидно-трубчатый, двугубый, сросшийся из пяти или большего числа лепестков, до 4 см в длину. Чашечка сросшаяся, пяти- или восьмизубчатая, зеленая, сильно опушенная. Окраска венчика от белой и розовой до фиолетовой. Рыльце на длинном столбике. Число тычинок – 5 или больше. Пестик с длинным столбиком и 2–4-лопастным рыльцем. У основания верхней завязи, окружая ее сплошным кольцом, находится нектарник. Цветки расположены по 1–3 в пазухах листьев, на коротких цветоножках.

Плод – вытянутая опушенная коробочка, состоящая из двух или четырех плодолистиков. В коробочке могут быть ложные перегородки, которые предохраняют семена от излишнего осыпания. У отдельных форм перегородки отсутствуют. В коробочке содержится 70–80 семян. Семена плоские, белые, желтые, бурые, коричневые или черные. Масса 1000 семян – 2,5–5,0 г.

Кунжут – самоопылитель, но возможно и перекрестное опыление (Vakhrusheva, 1998). Процент перекрестного опыления по годам изменяется в зависимости от количества насекомых и может достигать 20–30%. Так как кунжут относится к растениям южных стран, он предъявляет довольно высокие требования к основному фактору произрастания – теплу. Для полного созревания необходима сумма эффективных температур 2500–3000°C. При определении районов культивации необходимо учитывать прежде всего температурные условия периода с мая по октябрь.

Установлено, что всхожесть образцов кунжута с белыми семенами после длительного хранения (в течение 30 лет) даже при обычной температуре составляет более 80% (Kobayashi, 1986; Ogasawara et al., 1998). Есть мнение, что различные антиоксиданты в семенах кунжута играют важную роль в сохранении его всхожести (Ogasawara et al., 1998).

Семя кунжута покрыто тонкой влагопроницаемой оболочкой. При благоприятных температурных условиях (14–15°C) и достаточной влажности всходы появляются на 5–6 день после посева. Семена кунжута мелкие, поэтому требуется особая тщательность обработки почвы при посеве, глубина заделки семян 2–3 см. После появления всходов наступает некоторое затишье в развитии надземных частей, в это время развивается корневая система. Цветение кунжута также зависит от температурного фактора. При понижении температуры не только задерживается раскрытие венчика, но и не происходит оплодотворения. Для хорошего развития кунжута необходима температура 23–25°C. Бутоны появляются на 30-й день после всходов, цветение наступает через 45–55 дней, а созревание – через 100–120 дней. Самые скороспелые формы созревают через 85–90 дней.

Летнюю и осеннюю засуху кунжут переносит по-разному, в зависимости от экотипа и свойств сорта. Многие

авторы отмечают, что устойчивость к засухе и высоким температурам делает кунжут хорошо подходящим для тех регионов, где немногие другие культуры могут выжить. Скороспелки успевают созреть на минимальных запасах влаги. Перспективным является выращивание кунжута в условиях Астраханской области и Кубани (Краснодарский край), где высокая теплообеспеченность допускает посевы всех групп кунжута, начиная от ультраскороспелых до среднеспелых. При 3–4-х поливах урожай кунжута значительно увеличивается (Asfandi-yarova et al., 2017).

Серьезной проблемой при выращивании кунжута является осыпаемость семян из-за растрескивания коробочек при созревании, которая делает затруднительной механизированную уборку этой культуры. При созревании верхних коробочек нижние уже растрескиваются и теряют семена. Растения срезают до начала растрескивания коробочек, оставляют в вертикальном положении до созревания и затем обмолачивают. В Индии и ряде стран Африки уборка кунжута проводится преимущественно вручную.

Поражаемость болезнями кунжута зависит от зоны возделывания, погодных условий в годы выращивания, генотипа сорта или образца. Для юга европейской части России характерны фузариоз и бактериоз (Obydalo, Ogar-kova, 2002).

Фузариоз – одно из самых губительных грибных болезней кунжута (Hiltebrandt, 1931). *Fusarium vasinfectum* Atk. var. *sesami* Jacz. поражает кунжут на разных стадиях развития, в зависимости от чего приводит либо к гибели, либо к снижению урожая. Заболевание проявляется в почернении стебля, идущем от корневой шейки, и засыхании листьев. Фузариоз вызывает серьезные экономические потери при возделывании кунжута в разных странах. Лучшим средством борьбы с болезнью является создание сортов с генетической устойчивостью (Dossa et al., 2017).

Бактериоз вызывают бактерии *Pseudomonas sesami* Malkoff. Заболевание поражает черешки листьев, стебель, коробочки. На стеблях и ветвях болезнь проявляется в виде темных широких полос.

Камедетечением (появляется как ответ растения на бактериальное заболевание) поражаются только широколистные формы кунжута, как правило позднеспелые образцы из Африки и Америки (Hiltebrandt, 1931). Камедетечение появляется на черешках и листьях в виде темно-бурых капель камеди. Обильное течение камеди приводит к скручиванию листьев. Иногда растение совершенно погибает.

Мучнистая роса, возбудитель – гриб *Oidium sesami* Schembel, проявляется в виде небольших серых мучнистых звездчатых пятен на верхней стороне листа. Наиболее сильно поражаются образцы из южного Афганистана и Палестины. Болезнь может снижать урожай на 5–10% и более.

Альтернариоз представляет опасность для кунжута в любой фазе развития. У всходов буреют и скручиваются семядольные листья и первые настоящие листочки, при поражении точки роста растение погибает. *Alternaria* sp. вызывает листовую пятнистость. В Корее возбудитель пятнистости листьев у кунжута был идентифицирован как *A. simsimi* E.G. Simmons (Choi et al., 2014). В Нигерии пятнистость листьев вызывает *Cercospora sesami* Zimm., потери урожая от которой варьируют от 22 до 53% (Enikuomehin, Peters, 2002).

Также могут значительно снижать продуктивность растений кунжута аскохитоз, возбудитель – гриб *Asco-*

chyta sesami Miura; вертициллезное увядание, возбудитель – гриб *Verticillium dahliae* Kleb.; серая гниль, возбудитель – гриб *Botrytis cinerea* Pers.; филлостикноз, возбудитель – гриб *Phyllosticta sesami* Woronich. В Индии серьезным заболеванием кунжута является филлодия, вызываемая микоплазмоподобным организмом (фитоплазмой). Пораженные растения остаются низкорослыми, генеративные органы изменяются в листовые структуры, не несущие коробочек и семян, что приводит к потере урожая до 33,9% (Singh et al., 2007).

Помимо болезней, большой вред посевам кунжута причиняют вредители: сверчок степной (*Gryllus desertus* Pall.), озимая совка (*Agrotis segetum* Schiff.), наземная совка (*Laphygma exigua* Hb.), цикадки (*Cicadatra ochreata* Mel.), табачный трипс (*Thrips tabaci* Lind.), длиннохвостый кузнечик (*Tettigonia caudata* Ch.), саранча (*Locusta migratoria* L.).

Использование

Кунжут является важным компонентом субтропического и тропического сельского хозяйства благодаря высокому содержанию пищевого масла и белка (Wan et al., 2015). Семена кунжута содержат сбалансированное по жирнокислотному составу масло, включающее биологически активные фенолы – лигнаны, белок, витамины группы В, витамин Е, фолиевую кислоту, микроэлементы Mg, Ca, Cu, Zn, Fe, P. Очищенные от оболочек семена кунжута, обжаренные или сырые, широко используются в европейской, азиатской и североамериканской хлебопекарной промышленности.

Кондитерские изделия и кунжутную пасту получают из очищенных семян (Anilakumar et al., 2010). Семена кунжута используют для получения тахинной халвы и разнообразных восточных сладостей. Жмых кунжута, получаемый при холодном прессовании, содержит около 40% белка и 8% масла, используют его в кондитерской промышленности (Vakhrusheva, 1998). Для получения кунжутной муки семена очищают от семенной оболочки на маслоэкстракционных заводах. Волокнистая шелуха горька и неудобоварима. Мука богата аминокислотами: метионином и триптофаном, что позволяет относить выпечку из нее к продуктам здорового питания. В Индии кунжутная мука является важным продуктом питания.

Значительное внимание уделяется цвету семенной оболочки кунжута. При биохимическом исследовании образцов, выращенных в Китае, было установлено, что образцы с белыми семенами имеют большее содержание жира и белка (52,61% и 22,20% соответственно), чем образцы с черными семенами (48,40% и 20,82% соответственно) (Капу, 2011). В образцах с черными семенами более высокое содержание углеводов, преобладание кальция, калия, фосфора, железа, магния, витаминов А и В1. В белых семенах – большее содержание витаминов Е и С. Черносемянный кунжут активно используют в Индии, Китае, Японии и на Дальнем Востоке России в качестве приправы к рыбным и овощным блюдам, так как он ароматнее. Семена кунжута способны снижать окислительный стресс путем изменения концентрации антиоксидантных ферментов: супероксиддисмутазы, глутатиона, глутатионпероксидазы, каталазы (Afroz et al., 2019). Липидная фракция семян кунжута оказывает стимулирующее действие на здоровье человека: снижает уровень холестерина, способствует снижению заболеваемости некоторыми видами рака, в том числе подавляет рост злокачественной меланомы.

Кунжутное масло – одно из самых ценных пищевых масел. Лигнаны кунжута – сезамоллин, сезамин и сезамол (Anilakumar et al., 2010). Сезамоллин – антиоксидант, защищающий и омолаживающий клетки, помогает организму снимать последствия стресса и напряжения. Сезамин рассматривают как модулятор жирового обмена, стимулятор метаболизма γ -токоферола и γ -токотриенола; он способствует запасанию в организме витамина Е. Сезамол – антиоксидант, который не позволяет кунжутному маслу окисляться: оно долго хранится и не портится. Сезамол оказывает противовоспалительное и антиатеросклеротическое действие, используется для снижения высокого кровяного давления, лечения гипергликемии и улучшения липидного профиля плазмы, снижения окислительного стресса (Jayaraj et al., 2020). Противоопухольевый эффект лигнанов кунжута доказывает его целебную ценность (Wu et al., 2019).

Количество масла зависит от генотипа и условий выращивания. При скрининге коллекции кунжута ВИР выявлены высокомасличные формы кунжута с содержанием масла до 63,2% (Yarosh, Ivanenko, 1984). Содержание масла среди 369 изученных в Китае образцов колебалось от 27,9 до 58,7%, а содержание белка – от 16,7 до 27,8% (Li et al., 2014). У 103 изученных образцов Средиземноморского кунжута в Анталье на юге Турции содержание масла варьировало от 32,3 до 57,3% при среднем значении 46,6% (Yol et al., 2015).

Качество масла во многом определяется составом жирных кислот. Установлено, что содержание жирных кислот у кунжута зависит от генотипа сорта, условий выращивания и экотипа (Yarosh, Ivanenko, 1984). При оценке коллекционных образцов ВИР было показано, что в масле кунжута различного происхождения преобладающими являются олеиновая (С18:1) – 39,1–48,4%, линолевая (С18:2) – 38,9–49,5%, пальмитиновая (С16:0) – 6,8–11,5% и стеариновая (С18:0) – 2,4–6,7% кислоты (Ермаков et al., 1982; Yarosh, Ivanenko, 1984). Соотношение олеиновой и линолевой кислот в кунжутном масле (1 : 1) обуславливает его высокое качество. В небольшом количестве содержатся линоленовая (С18:3) – до 0,6%, арахидоновая (С20:0) – 0,2–1,5%, бегеновая (С22:0) – 0,2–3,5%, эйкозеновая (С20:1) – 0,2% кислоты и следы лауриновой (С12:0), миристиновой (С14:0) и додеценовой (С12:1) кислот. Сведения о размахе изменчивости содержания отдельных жирных кислот хорошо согласуются с данными других авторов, показавших, что содержание олеиновой кислоты у кунжута изменяется от 38,2 до 47,3%, а линолевой – от 31,0 до 40,9%, пальмитиновой и стеариновой кислот – от 8,8 до 12,0% и от 6,3 до 8,9% соответственно (Yol et al., 2015). Большое количество олеиновой кислоты снижает риск сердечно-сосудистых заболеваний. Линолевая кислота является незаменимой жирной кислотой для человека и участвует в регуляции липидного обмена.

С получением новых знаний о диетических и полезных для здоровья преимуществах кунжута рыночный спрос на его семена и масло постоянно растет. Однако необходимо знать, что кунжут, как и арахис, может быть аллергенным продуктом для человека.

Жмых после отжима масла содержит высококачественный протеин, пригодный для кормления животных. Как корм для скота используют также муку из неочищенных семян кунжута. Другое направление использования кунжутного масла ориентировано на производство биодизельного топлива в качестве альтернативы дизельному.

Возделывание и селекция кунжута

Кунжут имеет огромное экономическое значение в странах Африки, Индии, Китае, Южной Америке и выращивается мелкими фермерами. Индия, Китай, Центральная Азия, Ближний Восток, Абиссиния признаны центром разнообразия кунжута в классических исследованиях (Zeven, Zhukovsky, 1975). В Европе кунжут встречается во всех странах по берегам Средиземноморья, хотя в настоящее время возделывается в незначительных объемах. Более 70 стран мира выращивают кунжут, подтверждая постоянно растущий спрос и интерес к этой культуре. В Юго-Восточной Азии (Индия, Пакистан, Мьянма) 70% посевных площадей занято под кунжутом, в Африке (Судан, Нигерия, Сьерра-Лионе, Эфиопия) – 23%, в Северной и Южной Америке (Гватемала, Венесуэла, Мексика) – 7%. Эфиопия – один из известных крупных производителей кунжута в странах Африки к югу от Сахары (Baraka, Berhe, 2019). Мировая площадь посевов кунжута непрерывно растет. В 2009 г. она составляла около 7,0 млн га. В 2014 г. было произведено более 6 млн тонн семян кунжута на площади почти 11 млн га (Dossa et al., 2017). По данным ФАОСТАТ, в 2019 г. было произведено около 7 млн тонн семян кунжута на площади более 11 млн га (FAOSTAT, 2021). Наибольшие площади посева под кунжутом – в Судане (4,244 млн га), Мьянме (1,505 млн га), Индии (1,420 млн га), Танзании (0,940 млн га), Китае (0,577 млн га). Далее следуют Нигерия, Эфиопия, Уганда, Нигер, Бразилия и другие, всего 78 стран. За последнее десятилетие производство семян кунжута выросло более чем в два раза, а его отпускная цена почти утроилась (FAOSTAT, 2021; Dossa et al., 2019). Наибольшие урожаи в 2019 г., по данным ФАО, получены в Судане (1,210 млн тонн), Китае (0,936 млн тонн), Мьянме (0,745 млн тонн) и Индии (0,689 млн тонн). Меньшими площадями, но более высокой урожайностью (т/га) семян кунжута характеризуются Саудовская Аравия (2,528), Афганистан (2,158), Таджикистан (2,121), Израиль (2,045), Узбекистан (1,767), Италия (1,678), Китай (1,624), Никарагуа (1,429), Египет (1,357), Камерун (1,296), Лаос (1,270). Урожайность (т/га) кунжута в Индии – 0,485, Мьянме – 0,495, Судане – 0,285 (FAOSTAT, 2021).

Первые попытки выращивания кунжута в России относятся к 1777 г. На Кубани кунжут начали возделывать в 1927 г. Предшествующие попытки интродуцировать среднеазиатские и закавказские образцы кунжута были неудачны, так как они сильно болели и погибали. Плановая селекционная работа по выведению сортов кунжута, пригодных для юга европейской части страны, проводилась во ВНИИМК (Obydalo, Ogarkova, 2002). Она была начата еще на опытной станции Круглик в 1929 г. селекционером Н. Ф. Умен. Исходным материалом была коллекция ВИР. С этого времени кунжут возделывали в Краснодарском крае и Ростовской области. На Донской ОС ВНИИМК в 1940 г. Л. А. Ждановым был выведен белосемянный сорт кунжута 'Донской 23' методом индивидуального отбора из образца коллекции ВИР, интродуцированного из Манчжурии. Сорт был скороспелым, устойчивым к фузариозу и слабоосыпающимся. Необходимо было выведение скороспелых, урожайных, высокомасличных сортов, устойчивых к болезням и пригодных для механизированной уборки.

С 1951 г. на Донской ОС ВНИИМК В. Г. Картамышевым была разработана методика скрещивания кунжута без изоляции цветков, получен большой гибридный матери-

ал и на основе 4-кратного индивидуального отбора создан высокомасличный сорт 'Солнечный-24987' (авторы В. Г. Картамышев, Е. В. Картамышева, О. А. Костюк). Сорт раннеспелый (вегетационный период 95–105 дней), устойчивый к фузариозу, с урожайностью 0,80–1,00 т/га и масличностью семян 55–56%. Сорт пригоден к механизированной уборке, семена белые (Kartamyshev, 2008). Благодаря селекционным достижениям ВНИИМК и Донской ОС были созданы сорта, устойчивые к бактериозу и фузариозу, что позволило возделывать кунжут на Кубани и в Ставропольском крае, Ростовской области и южной части Украины.

В 1993 г. во ВНИИМК создан первый отечественный сорт кунжута 'Кубанец 93', заявленный как сорт с нерастрескивающимися коробочками (авторы – Д. И. Обыдало, И. А. Огаркова) с урожайностью 0,89 т/га. К сожалению, селекционная работа по кунжуту во ВНИИМК уже к 1997 г. была прекращена.

Большая работа по изучению внутривидового разнообразия кунжута и выделению образцов с наиболее ценными признаками для селекционного использования была проведена в условиях Узбекистана, в Среднеазиатском филиале ВИР до его закрытия в связи с распадом СССР.

В настоящее время в Государственном реестре селекционных достижений находятся два сорта кунжута, допущенных к использованию. Это сорта: 'Солнечный', селекции ВНИИМК, районирован в 1993 г., и 'Визирь', созданный НИПТИ сорго и кукурузы и районированный в 2014 г. В отличие от скороспелого белосемянного сорта 'Солнечный', сорт 'Визирь' среднеспелый, окраска семян кремовая.

Понимание генетической основы признаков, связанных с урожайностью семян, и применение этих знаний в селекционных программах могут сыграть важную роль в создании стабильных высокоурожайных сортов кунжута. Количество коробочек на растении, количество семян в коробочке и вес семян являются основными составляющими элементами урожайности кунжута. Кроме того, габитус куста, тип ветвления, растрескиваемость коробочек, а также биотические и экологические факторы могут существенно повлиять на урожайность кунжута.

Самым важным фактором, который сдерживает производство кунжута, является биологическое свойство коробочек растрескиваться при созревании; при этом семена высыпаются и урожай может быть потерян полностью. В Венесуэле в 1942 г. был обнаружен спонтанный мутант с нераскрывающимися коробочками (Langham, 1946). В гибридном поколении F_5 от скрещивания сорта 'Criollo' с линией Selection 5 было обнаружено одно растение, которое отличалось от всех остальных тем, что листья были сложены чашечкой вверх. Так как коробочки располагаются в пазухе листа, при созревании они оказались нерастрескивающимися. При скрещивании такого растения с обычным в F_1 получили потомство с растрескивающимися коробочками, а в F_2 – расщепление 3 : 1; мутант с нераскрывающимися коробочками наследуется как рецессив (*idid*). Однако из-за низкой урожайности и других нежелательных побочных эффектов мутант не использовался в селекционных программах.

Установлено, что у гомозиготных рецессивных растений коробочки не раскрываются из-за структурных изменений в мезокарпии (Ashri, Ladizinski, 1964). Получены мутанты с нераскрывающимися коробочками путем индустриального мутагенеза. Эти мутации также имели побочные эффекты, которые приводили к снижению

урожайности. В 1986 г. в Венесуэле исследователи Д. Г. и Д. Р. Ленгхэмы обнаружили рецессивный мутант (*gsgs*), названный “seamless” (бесшовный), коробочки которого не раскрываются (Ashri, 2010). На основе мутанта был создан сорт ‘Sesaco 32’ (S32) с нерастрескивающимися коробочками, подходящий для механизированной уборки урожая. При использовании метода AFLP обнаружены локусы, связанные с признаком нерастрескивания коробочек, и показано, что причиной мутации может быть относительно большая делеция сегмента хромосомы (Uzun et al., 2003).

В 2018 г. китайскими исследователями проведен генетический анализ мутанта кунжута с нерастрескивающимися коробочками и подтверждено, что данный признак контролируется рецессивным геном *Sicl1* – *Sesamum indicum Curling Leaf* (Zhang et al., 2018). По результатам секвенирования генома установлено, что у сорта ‘Yuzhi 11’ ген *SiCL* состоит из 6835 пн (20 нуклеиновых кислот), а у мутанта *cl1* аллель *Sicl1* был сокращен до 1829 пн (6 нуклеиновых кислот). Делеция привела к раннему завершению трансляции гена *CL*. Мутантные линии *cl1* образовывали только 34–37 коробочек со средней массой семян на растении 4,82 г, в отличие от 10,17 г у сорта ‘Yuzhi 11’.

Предпринимались попытки изучить генетическую природу такого важного признака, как детерминантный тип роста. При обычном индетерминантном типе роста коробочки с семенами у основания растений кунжута созревают, раскрываются и теряют семена, в то время как в верхней части растения все еще образуются цветы. Первые мутанты у кунжута с детерминантным типом роста были получены из популяции M_2 после облучения сортов ‘No-45’ (dt-45) (Ashri, 1981), ‘Muganlı-57’ (dt-1, dt-2, dt-3) и ‘Çamdibi’ (dt-4, dt-5, dt-6) гамма-лучами (Cagırgan, 2006). Получение детерминантных сортов стало приоритетным направлением в программах селекции кунжута. На основе индетерминантного сорта кунжута ‘Yuzhi 11’ (Dt) в 2009 г. были получены детерминантные мутанты: Yuzhi DS899 (линия dt1) методом химического мутагенеза и 08TP092 (линия dt2) с использованием гамма-облучения. Мутантная линия dt1 имеет более короткий период цветения, семена созревают одновременно, что важно при механическом сборе урожая; линия dt2 ограничивает количество узлов с коробочками. Проведенный анализ потомства от скрещивания между сортом ‘Yuzhi 11’ (Dt) и мутантом ‘Yuzhi DS899’ (dt1) в популяции F_2 соответствовал ожидаемому расщеплению в соотношении 3 (Dt) : 1 (dt1) (Zhang et al., 2016). Детерминантный тип роста у кунжута наследуется как рецессив (*dt1*). Были обнаружены два локуса ISSR, связанных с детерминантным типом роста у кунжута, которые могут быть использованы как молекулярные маркеры (Uzun et al., 2009).

Важным агрономическим признаком кунжута является цвет семенной оболочки, так как было показано, что он связан с биохимическими свойствами семян, содержанием и активностью антиоксидантов и даже устойчивостью кунжута к болезням (Zhang et al., 2013b). По данным Д. Р. Ленгхэма (Ashri, 1998), белая окраска семян контролируется рецессивной гомозиготой (*xx*), которая предотвращает образование пигмента и дает белые семена. Нохара при скрещивании образцов белосемянного и черноссемянного кунжута получил в F_2 соотношение 9 : 3 : 3 : 1 (черных, темно-коричневых, светло-коричневых и белых семян соответственно) (Nohara, 1933). Был сделан вывод, что цвет семенной оболочки контролируется двумя генами. Н. Baydar и I. Turgut

(2000) сообщили, что цвет оболочки семян может иметь проявление эпистатического расщепления (соотношение 9 : 4 : 3 и 9 : 3 : 4).

На основе генетического анализа расщепления и анализа QTL по цвету оболочки семян кунжута в P_1 , P_2 , F_1 , BC_1 , BC_2 и F_2 показано, что признак окраски семенной оболочки является сложным количественным признаком: он регулируется двумя основными генами и полигенами с аддитивно-доминантными и эпистатическими эффектами (Zhang et al., 2013b). Средняя наследуемость основных генов в BC_1 , BC_2 и F_2 составила 89,30%, 24,00% и 91,11% соответственно, в то время как наследуемость полигенов была низкой: 5,43%, 0,00%, 0,89% в BC_1 , BC_2 и F_2 соответственно.

Благодаря молекулярно-генетическим методам исследования: RAPD- и SSR-маркерам (Ercan et al., 2004; Pandey et al., 2015), AFLP (Laurentin, Karlovsky, 2007) и ISSR (Kim et al., 2002) было выявлено генетическое разнообразие коллекций кунжута, что позволяет проводить отборы и создавать сорта с высокой урожайностью и устойчивостью к абиотическим и биотическим факторам среды. Исследователи расходятся в оценке морфологического и генетического разнообразия образцов кунжута, различающихся по происхождению. В ряде случаев анализ позволил установить, что нет четкой связи между генетическим разнообразием и географическим происхождением образцов кунжута (Zhang et al., 2007). Иногда такая тенденция прослеживается, например, для образцов кунжута из Ирана (Tabatabaei et al., 2011). В то же время при изучении различных популяций кунжута в четырех регионах Турции показан низкий уровень генетического разнообразия между генотипами с различным географическим происхождением и большие различия между генотипами в пределах одного региона (Ercan et al., 2004).

В 2013 г. проведено секвенирование генома кунжута (Zhang et al., 2013 a) и организовано несколько исследовательских групп по геномному проекту кунжута (SGWG). На основе сорта ‘Yuzhi 11’ было определено, что размер генома кунжута составляет примерно 354 Мб. Кроме ядерного генома был расшифрован геном хлоропластов у сортов ‘Ansangga’ с черными семенами (Yi, Kim, 2012) и ‘Yuzhi 11’ с белыми семенами (Zhang et al., 2013b). Сорт кунжута ‘Yuzhi 11’ культивируется в основных производственных регионах Китая и характеризуется высоким содержанием масла (56,7%), устойчивостью к фузариозу и альтернариозу, а также стрессу от переувлажнения. Благодаря исследованиям геномных ассоциаций (GWAS) у кунжута по 56 агрономическим признакам впервые были идентифицированы локусы, лежащие в основе урожайности, содержания и качества масла семян (Wei et al., 2015; Dossa et al., 2016; Yu et al., 2017).

Проведено ассоциативное картирование признаков содержания масла и белка в семенах 369 образцов кунжута с использованием SSR-маркеров (Li et al., 2014). Было обнаружено 19 SSR-маркеров содержания масла с диапазоном значений R^2 от 4% до 29% и 24 маркера содержания белка с диапазоном значений R^2 от 3% до 29%, из которых 19 маркеров были связаны с обоими признаками. В результате скрининга генов, которые были близки к ассоциированным маркерам, было идентифицировано 36 генов-кандидатов, связанных с липидным синтезом. Из 19 маркеров, связанных с содержанием масла, 17 генов расположены вблизи липидного пути и 2 расположены рядом с геном удлинения жирных кислот и геном, кодирующим десатуразу стеариновой кислоты. Получен-

ные результаты послужили ценной основой для идентификации генов синтеза масла и определения их молекулярных маркеров у кунжута (Li C. et al., 2014).

Ген *SiFAD2* у кунжута определяет синтез фермента десатуразы и преобразование олеиновой кислоты в линолевую, которое происходит в эндоплазматическом ретикулуме (Nayeri, Yarizade, 2014; Wei et al., 2015). Несколько генов-кандидатов контроля содержания масла кодируют ферменты, участвующие в синтезе масла. Четыре локуса содержали гены, кодирующие компоненты пути метаболизма масла, включая два гена, кодирующих липазы (*CXE17*, *SIN_1003248* и *GDSL*-подобную липазу, *SIN_1013005*), и два гена, кодирующих липиды (*SIN_1019167* и *SIN_1009923*).

Два основных гена, связанных с лигнификацией (*SiNST1*) и черной пигментацией в семенной оболочке (*SiPPO*), также могут косвенно влиять на содержание масла (Wei et al., 2015). Кроме того, было установлено, что фенотипическая корреляция между содержанием масла и урожайностью кунжута является слабой, что определяет возможность получения сортов с высокой урожайностью и высоким содержанием масла. Состав жирных кислот в кунжутном масле регулируется несколькими ключевыми элементами метаболических путей масла, включая удлинение жирных кислот, десатурацию, экспорт из пластиды и биосинтез триацилглицерида в эндоплазматическом ретикулуме. Установлено, что ген *SiKASI* контролирует синтез пальмитиновой кислоты, *SiDGAT2* – синтез триацилглицерида (Wei et al., 2015).

Проведены исследования по изучению молекулярных основ стрессоустойчивости и выявлению некоторых потенциальных генов, придающих стрессоустойчивость генотипам кунжута (Wang et al., 2012b; Wang et al., 2016). Идентифицировано 45 генов *HD-Zip* в геноме кунжута, более 75% генов *SiHDZ* участвуют в передаче сигналов абиотического стресса. (Wei et al., 2019). Кунжут адаптирован к засухе и выращивается в засушливых и полусушливых районах, характеризующихся высокими температурами. Однако повторяющиеся эпизоды засухи, особенно происходящие на репродуктивной стадии развития растения, значительно снижают продуктивность. В большинстве засушливых и полусушливых районов урожайность семян кунжута, как правило, низкая (0,3–0,4 т/га) (Islam et al., 2016). Засуха влияет не только на компоненты урожая, но и на выход и качество масла.

Проведена полногеномная идентификация, обнаружено 30 генов семейства *Hsf* – *Heat stress transcription factor* (*HSFsi1*, *HSFsi2*, ... *HSFsi30*), которые отвечают за устойчивость кунжута к засухе (Dossa et al., 2016). С использованием 400 различных образцов кунжута, включая местные и современные сорта, проведено общегеномное ассоциативное исследование признаков, связанных с засухоустойчивостью (Dossa et al., 2019). Десять локусов количественных признаков (QTL) в четырех группах сцепления, контролируемых более 40% фенотипической изменчивости, были достоверно связаны с засухоустойчивостью. Выявлены гены засухоустойчивости, такие как *SiABI4*, *SiTTM3*, *SiGOLS1*, *SiNIMIN1* и *SiSAM*. Показано, что ген *SiSAM* модулирует уровень полиаминов, молекул, которые играют жизненно важную роль в регуляции роста растений, толерантности к абиотическому стрессу, засухоустойчивости.

Благодаря усилиям по сбору, изучению и сохранению генофонда кунжута огромный генетический материал культивируемого кунжута и диких родственных видов

в настоящее время сохраняется в нескольких генбанках по всему миру. Основные генетические банки семян кунжута находятся в Индии (NBPGR National Gene Bank), Южной Кореи (National Agrobiodiversity Center, Rural Development Administration), Китае (Oil Crops Research Institute) и Соединенных Штатах (USDA-ARS-PGRU) – в них сохраняется около 25 тысяч образцов (Dossa et al., 2017). Кроме того, существуют небольшие генбанки в странах Европы и в некоторых африканских странах, включая Нигерию, Эфиопию, Судан и др.

В коллекции ВИР насчитывается около 1,5 тысяч образцов кунжута, которые представлены различными экотипами, имеющими разное эколого-географическое происхождение. Образцы коллекции различаются по продолжительности вегетационного периода, продуктивности, окраске семян, жирнокислотному составу.

Сбор коллекции был начат в 1923 г. С 1926 по 1936 г. коллекция кунжута была пополнена благодаря экспедициям с личным участием Н. И. Вавилова. Это были образцы кунжута из Абиссинии (Эфиопия), Палестины, Сирии, Судана, Туниса, Западного Китая, с острова Кипр. В 1928 г. привезены образцы из Африки (Эритрея, Египет), Греции, Индии, Персии (Иран). Часть образцов собрана под руководством П. М. Жуковского. До 1941 г. коллекция кунжута пополнилась образцами из Афганистана, Кореи, Марокко, Палестины, Танганьики, Японии, с о. Мальты. В настоящее время коллекция представлена образцами более чем из 60 стран мира, в том числе из среднеазиатских республик бывшего СССР (Узбекистан, Таджикистан, Туркмения, Армения). В нее входят привезенные из экспедиций местные сорта, поступившие от селекционных фирм сорта и линии интенсивной селекции. Большой интерес представляют несколько коллекционных образцов с острова Родос, из Греции и Вьетнама с признаком неастрескиваемости коробочек.

Несмотря на свою важность, кунжут отстает от других основных масличных культур в отношении генетического улучшения, что требует объединить усилия науки и производства. Использование мировых генетических ресурсов будет способствовать возрождению селекционной работы и возделыванию культуры в России.

Обобщение данных выполнено в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0001 «Коллекция масличных и прядильных культур ВИР: поддержание, изучение, расширение генетического разнообразия».

Data synthesis was performed within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0662-2019-0001 "The collection of oil and fiber crops at VIR: maintenance, study, and genetic diversity expansion".

References / Литература

- Afroz M., Neamul Kabir Zihad S.M.N., Uddin S.J., Rouf R., Rahman M.S., Islam M.T. et al. A systematic review on antioxidant and antiinflammatory activity of Sesame (*Sesamum indicum* L.) oil and further confirmation of antiinflammatory activity by chemical profiling and molecular docking *Phytotherapy Research*. 2019;33(10);2585-2608. DOI: 10.1002/ptr.6428
- Anilakumar K.R., Pal A., Khanum F., Bawa A.S. Nutritional, medicinal and industrial uses of sesame (*Sesamum*

- indicum* L.) seeds. *Agriculturae Conspectus Scientificus*. 2010;75(4):159-168.
- Asfandiyarova M.Sh., Tuz R.K., Polyakova T.S. The perspective samples of sesame for breeding purposes in the arid conditions of the Astrakhan region. *Oil Crops. Scientific and Technical Bulletin of VNIIMK*. 2017;4(172):44-47. [in Russian] (Асфандиярова М.Ш., Туз Р.К., Полякова Т.С. Перспективные образцы кунжута для целей селекции в аридных условиях Астраханской области. *Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур*. 2017;4(172):44-47).
- Ashri A. Increased genetic variability for sesame improvement by hybridization and induced mutations. In: A. Ashri (ed.). *Sesame: Status and Improvement. FAO Plant Production and Protection Paper 29*. Rome: FAO; 1981. p.141-145.
- Ashri A. Sesame breeding. *Plant Breeding Reviews*. 1998;16:179-228. DOI: 10.1002/9780470650110.ch5
- Ashri A., Ladizinski G. Anatomical effects of the capsule dehiscence alleles in sesame. *Crop Science*. 1964;4:136-138.
- Baraka F., Berhe M. Evaluating performance of sesame (*Sesamum indicum* L.) genotypes in different growing seasons in Northern Ethiopia *International Journal of Agronomy*. 2019;2019(7):7804621. DOI: org/10.1155/2019/7804621
- Baydar H., Turgut I. Studies on genetics and breeding of sesame (*Sesamum indicum* L.) I. Inheritance of the characters determining the plant type. *Turkish Journal of Biology*. 2000;24(3):503-512.
- Bedigian D. A new combination for the Indian progenitor of sesame, *Sesamum indicum* (Pedaliaceae). *Novon: A Journal for Botanical Nomenclature*. 2014;23(1):5-13. DOI: 10.3417/2012062
- Bedigian D. Evolution of sesame revisited: domestication, diversity and prospects. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2003;50:779-787. DOI: 10.1023/A:1025029903549
- Bedigian D. History and lore of sesame in South-west Asia. *Economic Botany*. 2004;58(3):329-353. DOI: 10.1663/0013-01(2004)058[0329:AR]2.0.CO;2
- Bedigian D. Systematics and evolution in *Sesamum* L. (Pedaliaceae), part 1: Evidence regarding the origin of sesame and its closest relatives. *Webbia: Journal of Plant Taxonomy and Geography*. 2015;70(1):1-42. DOI: 10.1080/00837792.2014.968457
- Bisht I.S., Mahajan R.K., Loknothan T.R., Agrawal R.C. Diversity in Indian sesame collection and stratification of germplasm accessions in different diversity groups. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 1998;45(4):325-335. DOI: 10.1023/A:1008652420477
- Cagirgan M.I. Selection and morphological characterization of induced determinate mutants in sesame. *Field Crops Research*. 2006;96(1):19-24. DOI: 10.1016/j.fcr.2005.06.010
- Choi Y.P., Paul N.C., Lee H.B., Yu S.H. First record of *Alternaria simsimi* causing leaf spot on sesame (*Sesamum indicum* L.) in Korea. *Mycobiology*. 2014;42(4):405-408. DOI: 10.5941/myco.2014.42.4.405
- Dossa K., Diouf D., Cissé N. Genome-wide investigation of *Hsf* genes in sesame reveals their segmental duplication expansion and their active role in drought stress response. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7:1522. DOI: 10.3389/fpls.2016.01522
- Dossa K., Diouf D., Wang L., Wei X., Zhang Y., Niang M. et al. The emerging oilseed crop *Sesamum indicum* enters the "omics" era. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:1154. DOI: 10.3389/fpls.2017.01154
- Dossa K., Li D., Zhou R., Yu J., Wang L., Zhang Y. et al. The genetic basis of drought tolerance in the high oil crop *Sesamum indicum*. *Plant Biotechnology Journal*. 2019;17(9):1788-1803. DOI: 10.1111/pbi.13100
- Enikuomehin O.A., Peters O.T. Evaluation of crude extracts from some Nigerian plants for the control of field diseases of sesame (*Sesamum indicum* L.). *Tropical Oilseeds Journal*. 2002;7:84-93.
- Ercan A.G., Taskin M., Turgut K. Analysis of genetic diversity in Turkish sesame (*Sesamum indicum* L.) populations using RAPD markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2004;51(6):599-607. DOI: 10.1023/B:GRES.0000024651.45623.f2
- Ermakov A.I., Davidyan G.G., Yarosh N.P., Rykova R.P., Anashchenko A.V., Lemeshev N.K., Megorskaya O.M. Catalogue of the VIR Global Collection. Issue 337. Oil crops. Characters of oil quality according to fatty acids content. (Maslichnye kultury. Kharakteristika kachestva masla po sodержaniyu zhirnykh kislot). Leningrad: VIR; 1982. [in Russian] (Ермаков А.И., Давидян Г.Г., Ярош Н.П., Рыкова Р.П., Анащенко А.В., Лемешев Н.К., Мегорская О.М. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 337. Масличные культуры. Характеристика качества масла по содержанию жирных кислот. Ленинград: ВИР; 1982).
- FAOSTAT: Food and Agriculture Data. Rome: FAO; 2021. Available from: <http://www.fao.org/faostat/en/#home> [accessed Feb. 11, 2021].
- Hiltebrandt V.M. Sesame (Kunzhut). Leningrad: VIR; 1931. [in Russian] (Гильтебрандт В.М. Кунжут. Ленинград: ВИР; 1931).
- Hiltebrandt V.M. Sesame, *Sesamum indicum* L. (Kunzhut, *Sesamum indicum* L.). Leningrad; 1941a. [in Russian] (Гильтебрандт В.М. Кунжут, *Sesamum indicum* L. Ленинград; 1941a).
- Hiltebrandt V.M. *Sesamum indicum* L. – Sesame (Kunzhut). In: In: E.V. Vulf (ed.). *Flora of Cultivated Plants of the USSR. Vol. 7. Oil crops (Kulturnaya flora SSSR. T. 7. Maslichnye)*. Moscow; Leningrad; 1941b. p.339-365. [in Russian] (Гильтебрандт В.М. *Sesamum indicum* L. – кунжут. В кн: *Культурная флора СССР. Т. 7. Масличные* / под ред. Е.В. Вульфа. Москва; Ленинград; 1941b. С.339-365).
- Islam F., Gill R.A., Ali B., Farooq M.A., Xu L., Najeeb U., Zhou W. Sesame. In: S.K. Gupta (ed.). *Breeding Oilseed Crops for Sustainable Production: Opportunities and Constraints*. Cambridge, MA: Academic Press; 2016. p.135-147.
- Jayaraj P., Narasimhulu C.A., Rajagopalan S., Parthasarathy S., Desikan R. Sesamol: A powerful functional food ingredient from sesame oil for cardioprotection. *Food and Function*. 2020;11:1198-1210. DOI: 10.1039/c9fo01873e
- Kanu P.J. Biochemical analysis of black and white sesame seeds from China. *American Journal of Biochemistry and Molecular Biology*. 2011;1(2):145-157. DOI: 10.3923/ajbmb.2011.145.157
- Kartamyshev V.G. Genetics, breeding and seed production of oil crops. Selected works (1952–2007) (Genetika, selektsiya i semenovodstvo maslichnykh kultur. Izbrannye trudy [1952–2007]). Rostov-on-Don; 2008. [in Russian] (Картамышев В.Г. Генетика, селекция и семеноводство масличных культур. Избранные труды (1952–2007). Ростов-на-Дону; 2008).
- Kim D.H., Zur G., Danin-Poleg Y., Lee S., Shim K., Kang C. et al. Genetic relationships of sesame germplasm collection as revealed by inter-simple sequence repeats. *Plant Breeding*. 2002;121(3):259-262. DOI: org/10.1046/j.1439-0523.2002.00700.x

- Kobayashi T. Cytogenetics of sesame (*Sesamum indicum* L.). In: T. Tsuchiya, P.K. Gupta (eds). *Chromosome Engineering in Plants: Genetics, Breeding, Evolution, Part B*. Amsterdam: Elsevier; 1991. p.581-592.
- Kobayashi T. Goma no kita michi (Sesame road). In: *Iwanamishoten*. Tokyo; 1986. p.153-155. [in Japanese]
- Langham D.G. Genetics of sesame: III. "Open sesame" and mottled leaf. *Journal of Heredity*. 1946;37(5):149-152. DOI: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a105603
- Laurentin H.E., Karlovsky P. AFLP fingerprinting of sesame (*Sesamum indicum* L.) cultivars: identification, genetic relationship and comparison of AFLP informativeness parameters. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2007;54(7):1437-1446. DOI: 10.1007/s10722-006-9128-y
- Li C., Miao H., Wei L., Zhang T., Han X., Zhang H. Association mapping of seed oil and protein content in *Sesamum indicum* L. using SSR markers. *PLoS ONE*. 2014;9(8):e105757. DOI: 10.1371/journal.pone.0105757
- Nayar N.M., Mehra K.L. Sesame: Its uses, botany, cytogenetics, and origin. *Economic Botany*. 1970;24(1):20-31. DOI: 10.1007/BF02860629
- Nayeri F.D., Yarizade K. Bioinformatics study of delta-12 fatty acid desaturase 2 (FAD2) gene in oilseeds. *Molecular Biology Reports*. 2014;41(8):5077-5087. DOI: 10.1007/s11033-014-3373-5
- Nohara S. Genetical studies in *Sesamum indicum* L. *Journal of the College of Agriculture, Tokyo Imperial University*. 1933;12:227-386.
- Obydalo D.I., Ogarkova I.A. Kuban sesame is native to India (Kubanskiy kунжут – rodом iz Indii). In: *History of Scientific Reseach in VNIIMK for 90 years (Istoriya nauchnykh issledovaniy vo VNIIMK za 90 let)*. Krasnodar; 2002. p.95-100. [in Russian] (Обыдало Д.И., Огаркова И.А. Кубанский кунжут – родом из Индии. В кн.: *История научных исследований во ВНИИМК за 90 лет*. Краснодар; 2002. С.95-100).
- Ogasawara T., Chiba K., Tada M. *Sesamum indicum* L. (sesame): in vitro culture, and the production of naphthoquinone and other secondary metabolites. In: Y.P.S. Bajaj (ed.). *Medicinal and Aromatic Plants X. Biotechnology in Agriculture and Forestry. Vol. 41*. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag; 1998. p.366-393. DOI 10.1007/978-3-642-58833-4_19
- Pandey S.K., Das A., Rai P., Dasgupta T. Morphological and genetic diversity assessment of sesame (*Sesamum indicum* L.) accessions differing in origin. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2015;21(4):519-529. DOI: 10.1007/s12298-015-0322-2
- Singh P.K., Akram M., Vajpeyi M., Srivastava R.L., Kumar K., Naresh R. Screening and development of resistant sesame varieties against phytoplasma. *Bulletin of Insectology*. 2007;60(2):303-304.
- Tabatabaei I., Pazouki L., Bihanta M.R., Mansoori S., Javaran M.J., Niinemets Ü. Genetic variation among Iranian sesame (*Sesamum indicum* L.) accessions vis-à-vis exotic genotypes on the basis of morpho-physiological traits and RAPD markers. *Australian Journal of Crop Science*. 2011;5(11):1396-1407.
- Uzun B., Çağırğan M.İ. Identification of molecular markers linked to determinate growth habit in sesame. *Euphytica*. 2009;166(3):379-384. DOI: 10.1007/s10681-008-9818-y
- Uzun B., Lee D., Donini P., Çağırğan M.İ. Identification of a molecular marker linked to the closed capsule mutant trait in sesame using AFLP. *Plant Breeding*. 2003;122(1):95-97. DOI: 10.1046/j.1439-0523.2003.00787.x
- Vakhrusheva T.E. Sesame (Kunzhut). In: *Oil Crops for Food Purposes in Russia (Breeding Problems and Assortment) (Maslichnye kultury dlya pishchevogo ispolzovaniya v Rossii [problemy selektsii, sortiment])*. St. Petersburg: VIR; 1998. p.24-25. [in Russian] (Вахрушева Т.Е. Кунжут. В кн.: *Масличные культуры для пищевого использования в России (проблемы селекции, сортимент)*. Санкт-Петербург: ВИР; 1998. С.24-25).
- Vavilov N.I. General plant breeding (Obshchaya selektsiya rasteniy). In: *Theoretical Principles of Plant Breeding. Vol. 1 (Teoreticheskiye osnovy selektsii. T. 1)*. Moscow; Leningrad: Selkhozgiz; 1935; 1935. p.1-14. [in Russian] (Вавилов Н.И. Общая селекция растений. В кн.: *Теоретические основы селекции растений. Т. 1*. Москва; Ленинград: Сельхозгиз; 1935. С.1-14).
- Wan Y., Li H., Fu G., Chen X., Chen F., Xie M. The relationship of antioxidant components and antioxidant activity of sesame seed oil. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 2015;95(13):2571-2578. DOI: 10.1002/jsfa.7035
- Wang L., Li D., Zhang Y., Gao Y., Yu J., Wei X. et al. Tolerant and susceptible sesame genotypes reveal waterlogging stress response patterns. *PLoS ONE*. 2016;11(3):e0149912. DOI: 10.1371/journal.pone.0149912
- Wang L., Zhang Y., Qi X., Li D., Wei W., Zhang X. Global gene expression responses to waterlogging in roots of sesame (*Sesamum indicum* L.). *Acta Physiologiae Plantarum*. 2012;34(6):2241-2249. DOI: 10.1007/s11738-012-1024-9
- Wei M., Liu A., Zhang Y., Zhou Y., Li D., Dossa K. et al. Genome-wide characterization and expression analysis of the HD-Zip gene family in response to drought and salinity stresses in sesame. *BMC Genomics*. 2019;20(1):748. DOI: 10.1186/s12864-019-6091-5
- Wei X., Liu K., Zhang Y., Feng Q., Wang L., Zhao Y. et al. Genetic discovery for oil production and quality in sesame. *Nature Communications*. 2015;6:8609. DOI: 10.1038/ncomms9609
- Wu M.S., Aquino L.B.B., Barbaza M.Y.U., Hsieh C.L., De Castro-Cruz K.A., Yang L.L. et al. Anti-inflammatory and anticancer properties of bioactive compounds from *Sesamum indicum* L. – A Review. *Molecules*. 2019;24(24):4426. DOI: 10.3390/molecules24244426
- Yarosh N.P., Ivanenko E.N. Fatty acids and oil content of sesame seeds of various ecological types. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 1984;88:48-54. [in Russian] (Ярош Н.П., Иваненко Е.Н. Жирные кислоты и масличность семян кунжута различных экологических типов. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1984;88:48-54).
- Yi D.K., Kim K.J. Complete chloroplast genome sequences of important oilseed crop *Sesamum indicum* L. *PLoS ONE*. 2012;7(5):e35872. DOI: 10.1371/journal.pone.0035872
- Yol E., Toker T., Golukcu M., Uzun B. Oil content and fatty acid characteristics in Mediterranean sesame core collection. *Crop Science*. 2015;55(5):2177-2185. DOI: 10.2135/cropsci2014.11.0771
- Yu J., Wang L., Guo H., Liao B., King G., Zhang X. Genome evolutionary dynamics followed by diversifying selection explains the complexity of the *Sesamum indicum* genome. *BMC Genomics*. 2017;18(1):257. DOI: 10.1186/s12864-017-3599-4
- Zajcev G.S. Varieties of *Sesamum indicum* L. cultivated in Turkestan. *Bulletin of Applied Botany and Plant-Breeding*. 1924;13(2):371-389. [in Russian] (Зайцев Г.С. Разновидности кунжута (*Sesamum indicum* L.), разводимого в Туркестане. *Труды по прикладной ботанике и селекции*. 1924;13(2):371-389).

- Zeven A.C., Zhukovsky P.M. Dictionary of cultivated plants and their centers of diversity. Excluding ornamentals, forest trees and lower plants. Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation; 1975.
- Zhang H., Miao H., Li C., Wei L., Duan Y., Ma Q. et al. Ultra-dense SNP genetic map construction and identification of *SiDt* gene controlling the determinate growth habit in *Sesamum indicum* L. *Scientific Reports*. 2016;6:31556. DOI: 10.1038/srep31556
- Zhang H., Miao H., Wang L., Qu L., Liu H., Wang Q. et al. Genome sequencing of the important oilseed crop *Sesamum indicum* L. *Genome Biology*. 2013a;14(1):401. DOI: 10.1186/gb-2013-14-1-401
- Zhang H., Miao H., Wei L., Li C., Duan Y., Xu F. et al. Identification of a *SiCL1* gene controlling leaf curling and capsule indehiscence in sesame via cross-population association mapping and genomic variants screening. *BMC Plant Biology*. 2018;18(1):296. DOI: 10.1186/s12870-018-1503-2
- Zhang H., Miao H., Wei L., Li C., Zhao R., Wang C. Genetic analysis and QTL mapping of seed coat color in sesame (*Sesamum indicum* L.). *PLoS ONE*. 2013b;8(5):e63898. DOI: 10.1371/journal.pone.0063898
- Zhang P., Zhang H.Y., Guo W.Z., Zheng Y.Z., Wei L.B., Zhang T.Z. Genetic diversity analysis of *Sesamum indicum* L. germplasms using SRAP and EST-SSR markers. *Acta Agronomica Sinica*. 2007;33(10):1696-1702.

Прозрачность финансовой деятельности / The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования / How to cite this article

Кишлян Н.В., Асфандиярова М.Ш., Якушева Т.В., Дубовская А.Г. Биологические особенности и возделывание кунжута (обзор). Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2021;182(4):156-165. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-4-156-165

Kishlyan N.V., Asfandiyarova M.Sh., Yakusheva T.V., Dubovskaya A.G. Biological features and cultivation of sesame (a review). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(4):156-165. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-4-156-165

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы / The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация / Additional information

Полные данные этой статьи доступны / Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2021-4-156-165>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы / The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID:

Kishlyan N.V. <https://orcid.org/0000-0003-4454-6948>
Yakusheva T.V. <https://orcid.org/0000-0002-2661-2377>
Asfandiyarova M.Sh. <https://orcid.org/0000-0002-3801-3734>
Dubovskaya A.G. <https://orcid.org/0000-0003-2487-5912>