

Обзорная статья
УДК 575.162
DOI: 10.30901/2227-8834-2023-4-241-250



Генетические основы компактных форм у бахчевых культур

А. В. Иноземцева¹, А. Г. Елацкова², Е. К. Хлесткина^{1,3}, Н. А. Швачко¹

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

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

³ Университет «Сириус», Научный центр генетики и наук о жизни, Сочи, Россия

Автор, ответственный за переписку: Анастасия Вадимовна Иноземцева, a.inozemtseva@vir.nw.ru

Генетическая основа компактности у различных сельскохозяйственных культур является областью активных исследований в последние годы. Было выявлено несколько генов, мутации в которых приводят к появлению карликового фенотипа растений. Понимание функций этих генов и механизмов, лежащих в основе карликовости у бахчевых культур, необходимо для разработки новых сортов с повышенной урожайностью и качеством плодов. В настоящей работе приведены актуальные данные о генах, мутации в которых ассоциированы с появлением компактного фенотипа у бахчевых культур, перечислены примеры мутантных компактных фенотипов и связанных с ними генов у таких представителей семейства Cucurbitaceae, как тыква крупноплодная (*Cucurbita maxima* Duch.), тыква твердокорая (*Cucurbita pepo* L.), тыква мускатная (*Cucurbita moschata* Duch.), арбуз (*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. & Nakai), дыня (*Cucumis melo* L.). В работе представлены современные данные о генетической и молекулярной основах формирования компактного фенотипа, а также молекулярные маркеры для выявления известных генов, связанных с уменьшением размера габитуса растений.

Ключевые слова: Cucurbitaceae, компактность, карликовость, молекулярные маркеры

Благодарности: статья выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации в рамках договора № 075-15-2020-911 от 16.11.2020 о предоставлении гранта в виде субсидии из федерального бюджета Российской Федерации. Грант предоставлен для государственной поддержки создания и развития Научного центра мирового уровня «Агротехнологии будущего».

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Иноземцева А.В., Елацкова А.Г., Хлесткина Е.К., Швачко Н.А. Генетические основы компактных форм у бахчевых культур. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(4):241-250. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-4-241-250

SURVEYS

Review article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-4-241-250

Genetic bases of compact forms among cucurbit crops

Anastasiia V. Inozemtseva¹, Anna G. Elatskova², Elena K. Khlestkina^{1,3}, Natalia A. Shvachko¹

¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia

² N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Kuban Experiment Station of VIR, Krasnodar, Russia

³ Sirius University of Science and Technology, Research Center for Genetics and Life Sciences, Sochi, Russia

Corresponding author: Anastasiia V. Inozemtseva, a.inozemtseva@vir.nw.ru

The genetic base of compactness has been an area of active research in recent years, with several genes and mutations identified to be associated with the appearance of dwarf phenotypes. Understanding the functions of these genes and the underlying mechanisms of dwarfism in cucurbit crops is essential for developing new cultivars with improved yield and fruit quality. This study presents current data on genes and mutations associated with the evolution of compact phenotypes in cucurbit crops. The review includes examples of mutant compact phenotypes and their associated genes in representatives of the Cucurbitaceae family, such as *Cucurbita maxima* Duch., *Cucurbita pepo* L., *Cucurbita moschata* Duch., *Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. & Nakai, and *Cucumis melo* L. The review provides up-to-date information on the genetic and molecular bases of compact phenotype formation, as well as molecular markers for detecting known genes associated with reduced plant size.

Keywords: Cucurbitaceae, dwarfism, semi-dwarfism, molecular markers

Acknowledgements: this review article was prepared with the support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation under Agreement No. 075-15-2020-911 dated Nov. 16, 2020, on providing a grant in the form of subsidies from the Federal Budget of the Russian Federation. The grant was provided for governmental support of the establishment and development of the World-Class Scientific Center “Agrotechnologies for the Future”.

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

For citation: Inozemtseva A.V., Elatskova A.G., Khlestkina E.K., Shvachko N.A. Genetic bases of compact forms among cucurbit crops. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(4):241-250. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-4-241-250

Введение

Важными признаками в селекции бахчевых культур являются размеры плетей и плода (Tekhanovich et al., 2019, 2020; Elatskova, 2021; Mashilo et al., 2022). К компактным формам тыквенных растений можно отнести короткоплетистые, кустовые и ультракарликовые фенотипы. Большинство возделываемых сортов *Cucurbita* L. относятся к длинноплетистым формам – от 2,5 до 5,0 м и более (Tekhanovich et al., 2020; Elatskova, 2021). Для арбуза *Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. & Nakai также характерны стелющиеся длинноплетистые формы растения: их плети достигают от 1,5–2,5 до 3–5 м в длину в период массового цветения и образования завязей, что затрудняет как уход за ними, так и уборку урожая (Tekhanovich et al., 2019). Компактные растения, занимающие меньшую площадь, подходят для загущенных посадок и могут обеспечить увеличение урожайности с единицы площади, а также снижение трудозатрат на уход за растениями (Elatskova, 2021). Фенотипы с более короткими плетями также имеют преимущества в качестве сортов, используемых для домашнего сада и при выращивании бахчевых культур в защищенном грунте (Mohr, Sandhu, 1975).

Вегетативный рост и генеративное развитие происходят под влиянием различных фитогормонов (Hedden, 2003). Растительные гормоны, такие как гиббереллин (GA), brassinosterоиды (BR) и ауксин (например, индол-3-уксусная кислота, IAA), регулируют рост растений посредством синергетических или антагонистических взаимодействий. Нарушения метаболизма и передачи сигналов в этих гормональных путях часто приводят к карликовому росту растений (Hedden, 2003; Kwon, Choe, 2005; Li et al., 2018).

В обзоре представлены актуальные сведения о генах, ответственных за формирование карликовых, кустовых и короткоплетистых форм у бахчевых культур (таблица).

Гены карликовости,

связанные с чувствительностью к гиббереллинам

Гиббереллины (GA) известны своей способностью стимулировать удлинение стебля растений. Известно, что мутации, связанные с недостаточностью гиббереллинов или сниженной чувствительностью к ним, приводят к появлению карликового фенотипа (Hedden, 2001, 2003, 2020). Основной путь регуляции концентрации GA – контроль экспрессии генов *20DD*: *Ga3ox*, *Ga20ox* и *Ga2ox* (рисунок). Путь биосинтеза GA катализируется рядом метаболических ферментов, таких как энт-копаллил-дифосфатсинтаза (CPS), энт-кауренсинтаза (KS), энт-кауреноксидаза (KO), энт-оксидаза кауреновой кислоты (KAO), GA20-оксидаза (GA20ox) и GA3-оксидаза (GA3ox).

Превращение энт-каурена (продукт циклизации гениранилгераниолдифосфата; конечный продукт первого этапа синтеза GA), в биологически активный GA включает постепенное окисление с помощью монооксигеназ цитохрома P450 (P450s), а затем растворимых 2-оксоглутаратзависимых диоксигеназ (2ODDs) (Hedden, 2020). Гены *Ga20ox*, *Ga3ox* позитивно регулируются DELLA-белками. Белки DELLA – репрессоры ответа на гиббереллины. Связывание GA с его рецептором GID1 приводит к изменению его конформации и взаимодействию с белками DELLA, которые затем становятся мишенью для деградации по убиквитин-протеасомному пути посредством ассоциации с компонентом F-box убиквитинлигазы E3 (Hedden, 2001; Yamaguchi, 2008). DELLA-белки принадлежат к семейству регуляторов транскрипции GRAS и содержат N-концевую последовательность с доменами DELLA, LEXLE и VHYNP, которая связывается с комплексом GA-GID1 для обеспечения GA-индуцированной деградации (Hedden, 2020, 2001; Yamaguchi, 2008; Schwechheimer, 2012). Заключительная стадия биосинтеза GA с образованием биологически активных конечных продуктов

Таблица. Гены карликовости Cucurbitaceae, освещенные в данном обзоре

Table. Dwarfism genes in Cucurbitaceae described in this review

Тыквенные культуры	Ген	Кодирует	Ссылка
<i>Cucurbita maxima</i> Duch.	GA20ox/Cma_004516	Гиббереллин-20-оксидазу	Lange et al., 1994; Zhang G. et al., 2015
<i>C. moschata</i> Duch.	GA3ox/CmoCh08G006170	Гиббереллин 3β-гидроксилазу	Min et al., 2022
<i>C. pepo</i> L.	GA2ox/Cp4.1LG10g05910.1	Гиббереллин-20-оксидазу	Ding et al. 2021
<i>Cucumis melo</i> L.	CmERECTA/Cmsi/MELO3C016916	Эректоподобную рецепторную киназу (ERECTA-like)	Yang et al., 2020
<i>Citrullus lanatus</i> (Thunb.) Matsum. & Nakai	GA3ox/df/Cla015407	Гиббереллин 3β-гидроксилазу	Wei et al. 2019; Sun et al., 2020; Zhang T. et al. 2021
	ClaGA20ox/dsh/Cla010726/	Гиббереллин-20-оксидазу	Dong et al., 2018.
	dw-1/Cla010337	ABC-транспортер	Zhu et al. 2019
	GA2ox/Cla015405	2-бета-диоксигеназу	Jang et al., 2020

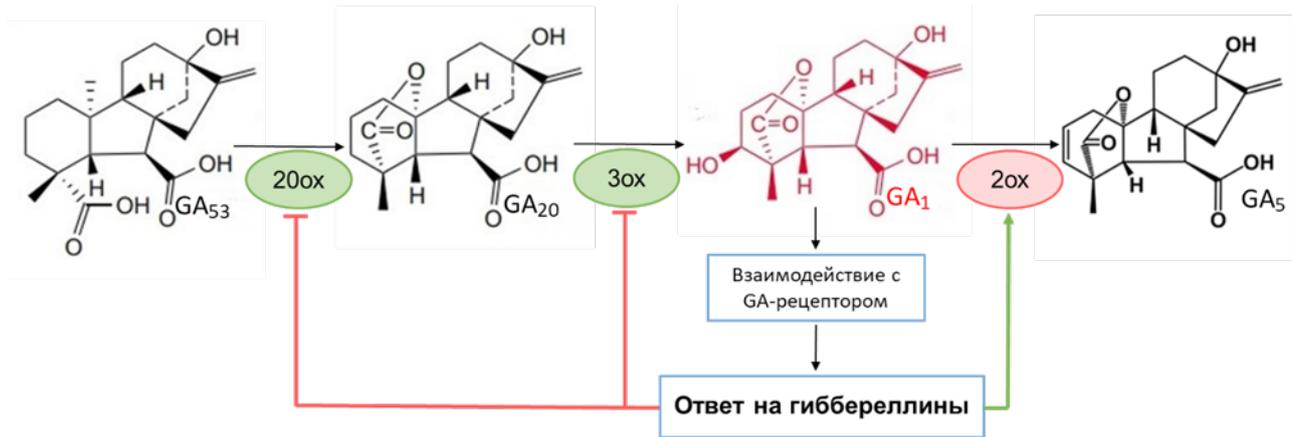


Рисунок. Регуляция биосинтеза гиббереллинов.

Повышение концентрации гиббереллинов вызывает: репрессию транскрипции генов *GA20ox* и *GA3ox*, активацию транскрипции генов *GA1ox*. Результат – снижение уровня концентрации гиббереллинов (Hedden, 2003)

Figure. Regulation of gibberellin biosynthesis.

An increase in gibberellin concentration causes: repression of *GA20ox* and *GA3ox* gene transcription, and activation of *GA1ox* gene transcription. The result is a decrease in the concentration of gibberellin tissues (Hedden, 2003)

GA1 и GA4 в растениях катализируется двумя оксоглутаратзависимыми диоксигеназами *GA20ox* и *GA3ox* (Hedden, 2020). Диоксигеназы (*GA20ox*, *GA3ox* и *GA1ox*) представляют собой ферменты, содержащие железо, которые способствуют биосинтезу GA с использованием 2-оксоглутарата. Связанный с Fe мотив 2OGD имеет консервативную аминокислотную область His-XaaAsp/Glu-(Xaa)n-His (Thomas et al., 1999; Kawai et al., 2014).

Повышение концентрации активных гиббереллинов в тканях вызывает репрессию транскрипции генов *GA20ox* и *GA3ox*, а также активацию транскрипции генов *GA1ox*, в результате чего концентрация GA снижается (Hedden, 2001; Yamaguchi, 2008). Мутации в генах *GA20ox*, *GA3ox* и *GA1ox* могут привести к значительным изменениям в концентрации гиббереллинов в тканях растений, что может существенно влиять на их рост и развитие. Сверхэкспрессия *GA3ox* и *GA20ox* усиливает регуляцию GA, что способствует удлинению растительных организмов, в то время как растения с избыточной экспрессией *GA1ox* отличаются сниженным уровнем концентрации GA и карликовым фенотипом (Fagoaga et al. 2007; Rieu et al., 2008; García-Hurtado et al., 2012; Otani et al., 2013). Связь мутаций в этих генах с появлением карликового фенотипа была показана на многих культурах, включая представителей семейства Cucurbitaceae (Lange et al., 1994; Hedden, 2003; Huang et al., 2010). *GA20ox* кодирует ключевой фермент, который катализирует предпоследнюю стадию биосинтеза GA, превращая GA12 в GA9 и GA53 в GA20 (Spielmeyer et al., 2002; Qin et al., 2013). Примеры, когда мутации в гене *GA20ox* приводят к появлению карликовых фенотипов, известны у многих видов растений. У *Arabidopsis thaliana* L. было обнаружено пять копий генов *GA20ox* (Hedden, 2003). Ген *OsGA20ox2* является геном *sd1* «зеленой революции» риса (Sasaki et al., 2002; Spielmeyer et al., 2002; Hedden, 2003; Oikawa et al., 2004). Мутации в гене *GA20ox* по-разному влияют на общий рост растений. В частности, линия *ga20ox1 Arabidopsis* L. демонстрирует полукарликовый фенотип, в то время как растения *ga20ox2* лишь немного меньше, чем растения дикого типа (Rieu et al., 2008).

К настоящему времени картировано несколько генов, участвующих в формировании карликового фенотипа у Cucurbitaceae; некоторые из них являются гомологами гена *GA20ox*. Ген *GA20ox* был идентифицирован у гено-

типов тыквы *Cucurbita maxima* Duch. (Lange et al., 1994). Также было показано, что трансгенный салат-латук, содержащий тыквенный ген *GA20ox*, демонстрировал фенотип карликовости у растений поколения T2 (Niki et al., 2001). У *C. maxima* было обнаружено, что один из трех локусов количественных признаков (quantitative trait locus, QTL) для карликовости включает ген (*Cma_004516*), кодирующий *GA20ox*. G. Zhang с соавторами идентифицировали вставку/делецию длиной 1249 пн (InDel) и два SNP в промотерной области и 3 пн InDel и 8 SNP в интронной области *Cma_004516* (Zhang G. et al., 2015). Были разработаны два молекулярных маркера, нацеленных на поиск InDel, длиной 1249 пн, названные InDel1456 и InDel1146, для идентификации карликового фенотипа у тыквы.

Содержание биологически активного GA3 в мутантах *dsh* было значительно ниже нормы, а экспрессия гена *Cla010726*, кодирующего *GA20ox*, значительно снижена у карликовых мутантов арбуза. У растений наблюдался фенотип с короткими стеблями и междоузлиями, а также мелкими листьями и плодами. Было показано, что мутации в промотерной части гена *ClaGA20ox* приводят к карликовости растений арбуза. Мутант *dsh* является потенциально полезным источником генетических ресурсов для выведения новых сортов арбуза с признаками карликовости. Одним из потенциальных генов, ответственных за карликовость арбуза, является ген *Cla010726/ClaGA20ox*, расположенный на 7-й хромосоме (Dong et al., 2018, 2021).

Ген *GA3ox* кодирует фермент гиббереллин 3-оксидазу, катализирует последний этап биосинтеза гиббереллинов. Мутации в гене *GA3ox* могут привести к измененной продукции гиббереллинов, что может существенно влиять на рост и развитие растений. Например, мутации, которые снижают активность *GA3ox*, могут привести к карликовости, укорачиванию междоузлий, задержке цветения и уменьшению размера плодов (Hedden, 2020). *GA3ox* регулируется различными факторами, такими как свет и температура, уровень гормонов и стадия развития растений (Hedden, 2001, 2020). Мутации генов *GA3ox* были идентифицированы у многих культур, таких как *Arabidopsis thaliana* (Chiang et al., 1997), *Oryza* L. (Itoh et al., 2001) и *Zea mays* L. (Chen et al., 2014). Ген *DWARF1*, который является аллелем *d1*, кодирует *GA3ox*, приводящий к карликовости у кукурузы (Chen et al.,

2014). Гомологи гена *GA3ox* уже обнаружены у многих представителей семейства тыквенных. Гомологи *GA3ox* были обнаружены у инбредной линии корейского огурца – ген *CsGy7G019320*. Было показано, что появление карликового фенотипа обусловлено делецией на 20 пн в гене *CsGy7G019320* (Anarjan et al., 2023).

У тыквы *Cucurbita moschata* Duch. и *Cucurbita pepo* L. появление кустового фенотипа регулируется генами *Vu*, также связанными с *GA* (Wu et al., 2008, 2015). Группой китайских исследователей (Min et al., 2022) был идентифицирован ген *CmoCh08G006170* на хромосоме 8, который кодирует гиббереллин 3 β -гидроксилазу (*GA3ox*) и является наиболее вероятным геном-кандидатом для карликового фенотипа *Si1*. Уровень экспрессии *CmoCh08G006170* в стеблях *Si1* был значительно повышен по сравнению с таковым у *N87* дикого типа, а карликовый фенотип мог быть восстановлен экзогенной обработкой *GA3* (Min et al. 2022).

В последние годы разными группами исследователей было обнаружено и подтверждено, что ген *Cla015407* – гомолог гена *GA3ox* у арбуза (*Citrullus lanatus*) (Wei et al., 2019; Sun et al., 2020; Zhang T. et al., 2021). В мутантном варианте гена *Cla015407* обнаружена SNP (*G* \rightarrow *A*) в интроне, приводящая к измененному сплайсингу. В результате происходит генерация двух изоформ, одна из которых содержит делецию на 13 пн во втором экзоне *GA3ox*, что приводит к образованию усеченного белка и потере функционального домена диоксигеназы Fe2OG у растений с карликовым фенотипом. При этом экспрессия *Cla015407* и других генов биосинтеза и метаболизма *GA* была в основном повышена, а биоактивный *GA4* был значительно снижен в побегах карликовых растений по сравнению с плетистыми формами. Применение экзогенного *GA* восстанавливало карликовые растения до нормального состояния. Потеря функции *GA3ox* приводила к уменьшению *GA4* и фенотипу карликовости у арбуза (Sun et al., 2020; Wei et al., 2019). Группой исследователей из Таиланда (Chomkaeo et al., 2023) также был разработан и предложен высокопроизводительный функциональный маркер *Cla015407-GA*. Ген *GA2ox* кодирует гиббереллин-2-оксидазу (*GA2ox*). На пути дезактивации *GA* *GA2ox*-гены преобразуют биоактивный *GA4* и *GA1* в неактивный, поддерживая баланс биоактивного *GA* и промежуточных продуктов (Yamaguchi, 2008; Wang Y. et al., 2017; Binenbaum et al., 2018). Известно, что повышение экспрессии *GA2ox*-генов снижает уровень концентрации активного *GA*, вызывая карликовый фенотип у *Arabidopsis thaliana* (*AtGA2ox7* и *AtGA2ox8*) (Schomburg et al., 2003), *Oryza* (*OsGA2ox6*) (Huang et al., 2010), *Nicotiana glauca* (*GmRAV*) (Zhao et al., 2016) и других видов растений. Определены три локуса количественных признаков (QTL) карликовости в геноме *Cucurbita pepo*, один из которых включал ген *GA2ox* (*Cp4.1LG12*), связанный с инактивацией *GA* (Xiang et al., 2018). Wenqi Ding et al. (2021) идентифицировали ген *Cp4.1LG10g05910.1*, кодирующий гиббереллин-2-оксидазу и ассоциированный с проявлением карликового фенотипа у *C. pepo*. Уровень экспрессии *Cp4.1LG10g05910.1* и активность фермента *GA2ox* были выше у карликового мутанта X10. Было показано, что SNP в консервативной области домена DIOX N вызывает изменения в сайте связывания факторов транскрипции в промоторе *Cp4.1LG10g05910.1*, которые могут влиять на регуляцию экспрессии гена. Карликовая линия X10 была чувствительна к *GA* (Ding et al., 2021). Недавно Yoop Jeong Jang et al. (2020) выявили ген-кандидат *Cla015405* на хромосоме 9, содержащий мотив 2-бета-диоксигена-

зы (*GA2ox*). Было продемонстрировано, что SNP (*C* на *A*) во втором экзоне *Cla015405* приводит к замене глутаминовой кислоты на лизин. У карликового мутанта *Saurat-dw* наблюдалась повышенная экспрессия гена *Cla015405* по сравнению с диким типом Hs4450. Для выявления мутантов по гену *Cla015405* авторами был предложен SNP-маркер *Dwf9-4*.

Важная роль генов, связанных с чувствительностью к гиббереллинам, в формировании компактных форм у бахчевых культур была подтверждена множеством исследований. Дальнейшие исследования в этой области могут способствовать разработке новых методов управления ростом и развитием растений с целью повышения их урожайности и экономической эффективности.

Гены карликовости, связанные с транспортом ауксина

Ауксин – это фитогормон, транспортирующийся базипетально от апексов побегов к нижележащим органам, и его роль в регулировании нескольких важных характеристик, таких как высота растений и ветвление побегов, также хорошо известна (Palme et al., 2006). Направленный транспорт ауксина и формирование его градиента в тканях осуществляются за счет взаимодействия различных переносчиков. На данный момент идентифицированы некоторые переносчики ауксина: *AUXIN RESISTANT 1/LIKE AUX1* (*AUX1/LAX*), *PIN* и *ABCB/MDR/PGP* (Titapiwatanakun et al., 2009; Titapiwatanakun, Murphy, 2009). С белками *PIN* взаимодействует эректоподобная рецепторная киназа (*ERECTA-like receptor kinase*). *ABCB1*, *ABCB4* и *ABCB19* – наиболее изученные переносчики ауксина из семейства *ABCB4* (Geisler, Murphy, 2006). Мутации в тканях, связанных с транспортом ауксина, могут вызывать появление карликовых и полукарликовых фенотипов, что было продемонстрировано на многих культурах (Noh, 2001; Li et al., 2018). Мутанты *Arabidopsis* по генам *abcb1* и *abcb19* демонстрируют уменьшение роста и снижение полярного транспорта ауксина. Наиболее выражено эти эффекты наблюдались у двойного мутанта *abcb1 abcb19* (Noh, 2001). Было показано, что *ABCB1* функционирует согласованно с *PGP19/MDR1/ABCB19* ауксинов у *Arabidopsis* (Geisler et al., 2005). Избыточная экспрессия *OsPIN2* у риса может усиливать транспорт ауксина от стеблей к корням, что приводит к снижению высоты растения (Chen et al., 2012). Было обнаружено, что потеря функции гена *ABCB1* лежит в основе карликовых фенотипов ценных в сельском хозяйстве мутантов кукурузы *brachytic2/zmabcb1* (Zhang X. et al., 2019).

Сверхэкспрессия гена *ZmPIN1a* ассоциирована со снижением высоты растения кукурузы (Li et al., 2018). Гены рецепторных киназ *Arabidopsis ERECTA ERECTA (ER)*, *ERECT LIKE 1 (ARL1)* и *ERECT LIKE 2 (ARL2)* кодируют богатые лейцином повторяющиеся рецептор-подобные киназы, которые, как было показано, регулируют удлинение стебля. Мутант *erecta* демонстрирует уменьшенный размер стебля и гипокотыля, а тройной мутант *er1 er1 erl2* имеет фенотип ультракарлика (Shpak et al., 2004). У тыквенных культур также были обнаружены мутанты с карликовым фенотипом, обусловленным мутациями в генах транспорта ауксина. У мутанта арбуза линии *dwarf*, *WM102*, был идентифицирован ген *Cldw-1 (Cla010337)* на хромосоме 9, кодирующий ABC-транспортер (Zhu et al., 2019). *WM102*, как и первый карликовый арбуз, был получен из сорта 'Bush Sugar Baby' и был мутантом по гену

dw-1, имел короткие междоузлия с двумя-тремя ветвями (Mohr, Sandhu, 1975). Потеря функции гена *dw-1* является наиболее частой причиной появления кустового фенотипа у арбуза (Strygina et al., 2022; Zhu et al., 2019). Ген *dw-1s* был идентифицирован у сорта арбуза короткого срока созревания 'Somali Loca'. Ген *dw-1s* является аллельным к *dw-1*, и растения с функциональной копией этого гена имеют среднюю длину плети между нормальной и карликовой (Tekhanovich et al., 2019). Для идентификации мутантного аллеля *dw-1* Н. Zhu et al. (2019) предложили два типа молекулярных маркеров: Indel 1 и dCAPS3. С помощью данных маркеров в одном из недавних исследований было продемонстрировано, что большинство кустовых и ультракустовых образцов коллекции ВИР из анализируемой выборки являются мутантами по гену *dw-1* (Strygina et al., 2022).

Недавно был клонирован ген короткого междоузлия (*Cms1*) у дыни *Cucumis melo* L., который кодирует эректоподобную рецепторную киназу (ERECTA-like), регулирующую удлинение междоузлий (Yang et al., 2020). Сообщалось о четырех карликовых/полукарликовых мутантах *si-1*, *si-2*, *si-3* и *mdw1* с рецессивным типом наследования у дыни (Paris et al., 1984). Hwang et al. (2014) обнаружили, что локус *mdw1* тесно связан с геном *mERE*, который совпадает с *CmERECTA* (MELO3C016916). В одном из недавних исследований ген *Cms1* (*CmERECTA*) был отображен на хромосоме 7 (Yang et al., 2020). *CMS1* взаимодействует с геном переноса полярного ауксина *CmPIN2*. Концентрация ауксина была значительно снижена у полукарликового мутанта M406, что согласуется со стимулирующей ролью ауксина в удлинении междоузлий; мутация *Cms1* в полукарликовом мутанте M406 нарушила взаимодействие между *CmSI* и *CmPIN2* (Yang et al., 2020). Замена одного нуклеотида с Т на G в 25-м экзоне привела к преждевременному появлению стоп-кодона и усечению белка у карликового мутанта M406. Исследователями также был предложен маркер dCAPS2 *CmSI* для маркерного отбора по мутации в *Cms1* в селекции дыни (Yang et al., 2020). В одном из недавних исследований (Xu et al., 2023) был идентифицирован новый мутант с коротким междоузлием, *si107* у огурца. Укороченные междоузлия у *si107* связаны с делецией на 2 пн в гене *CsSI*, кодирующем эректоподобную рецепторную киназу (ERECTA-like receptor kinase). Уровни эндогенного ауксина в стеблях *si107* были снижены по сравнению с диким типом. Показано, что *CsSI* регулирует длину междоузлий огурца с помощью ауксинового сигнального пути (Xu et al., 2023).

Таким образом, ауксин играет ключевую роль в регулировании роста и развития растений, а его транспорт осуществляется с помощью различных переносчиков, таких как AUX1/LAX, PIN и ABCB/MDR/PGP. Мутации в генах, связанных с транспортом ауксина, могут вызывать карликовые и полукарликовые фенотипы у различных бахчевых культур. Эти гены представляют потенциальную ценность для дальнейших исследований и разработки новых сортов с желаемыми селекционными признаками.

Гены путей биосинтеза brassinosterоидов, связанные с появлением карликового фенотипа

Другая группа растительных гормонов – brassinosterоидов (BR) участвует в регуляции высоты растений (Kwon, Choe, 2005; Castorina, Consonni, 2020; Bajguz, Chmur, 2022). Карликовые мутанты с дефицитом BR или нечувствительные к нему были обнаружены у мно-

гих культур: *Arabidopsis thaliana* (Azpiroz et al., 1998), *Oryza*, (Mori et al., 2002) и многих других. Не стали исключением культуры растений семейства Cucurbitaceae. Сообщалось о нескольких генах, лежащих в основе появления компактных или сверхкомпактных мутантов огурца (*Cucumis sativus* L.) с типичным фенотипом мутанта с дефицитом BR: *super compact-1* (*scp-1*), (*scp-2*), *cpa* (*compact plant architecture*), *cpa-2* (Hou et al., 2017; Wang H. et al., 2017; Zhang M. et al., 2021; Zhang M. et al., 2022). Ген *scp-1/CsCYP85A1* – член семейства генов монооксигеназы цитохрома P450 растений – играет важную роль в регуляции удлинения междоузлий у огурца. Ген *scp-1/CsCYP85A1* кодирует BR-C6-оксидазу в пути биосинтеза BR. Суперкомпактный мутант контролируется рецессивным геном (*scp*), который показывает сильно уменьшенную длину стебля, темно-зеленые и сморщенные листья (Wang H. et al., 2017). Также был обнаружен спонтанный карликовый мутант *super compact-2* (*scp-2*), который демонстрирует типичный фенотип с дефицитом биосинтеза BR. Показано, что мутация в гене *CsDET2* приводит к системному дефициту brassinosterоидов и суперкомпактному фенотипу огурца (Hou et al., 2017). Ген *CsDWF5*, кодирующий 7-дегидрохолестеролредуктазу, которая участвует в биосинтезе стеролов, был идентифицирован как ген-кандидат для *cpa* (Zhang M. et al., 2021). В одном из недавних исследований новый рецессивный компактный аллель, обозначенный как *cpa-2* (*compact plant architecture-2*), был картирован в области 109 000 пн на хромосоме 7. Ген *CsaV37G030530* (*CsDWF1*) является геном-кандидатом для *cpa-2*, он кодирует C-24-редуктазу, которая действует как ключевой фермент в биосинтезе BR. Компактный фенотип может быть частично восстановлен путем экзогенного применения BR (Zhang M. et al., 2022).

Выделение и характеристика карликовых мутантов с нарушением биосинтеза BR сыграли важную роль в понимании путей биосинтеза brassinosterоидов. Фенотипы мутантов-карликов BR отличаются от фенотипов GA и ауксиновых карликов более серьезными изменениями в развитии листьев и соцветий. BR-мутанты восстанавливаются до фенотипа дикого типа путем экзогенного применения BR (Kwon, Choe, 2005). Основная особенность характерного фенотипа карликового вида BR обусловлена однонаправленным уменьшением размеров органов. Длина цветоножек, стеблей, корней и листовых пластинок уменьшается, листья становятся более круглыми на вид. Это контрастирует с фенотипами листьев биосинтетических и сигнальных мутантов GA, которые демонстрируют более короткие и узкие листья по сравнению с диким типом. Мутанты BR *dwf* имеют меньший объем клеток, но содержат такое же количество хлоропластов, как и дикий тип, что приводит к появлению более темного зеленого цвета (Azpiroz et al., 1998; Kwon, Choe, 2005).

У бахчевых культур, таких как тыква, арбуз и дыня, пока не были обнаружены карликовые мутанты растений по генам, связанным с путями биосинтеза brassinosterоидов. Хотя на примере других культур показано, что мутации в этих генах могут приводить к карликовости у растений. Исследования в этом направлении представляют собой перспективную область для поиска источников генов, связанных с появлением карликовых фенотипов, что может способствовать созданию новых сортов бахчевых культур с более компактным и удобным для выращивания размером.

Кустовые и короткоплетистые сорта и линии бахчевых культур из коллекции ВИР

Создание новых форм растения компактно-кустового и короткоплетистого типа, пригодных к механизированному возделыванию, является одним из важнейших направлений для селекции бахчевых культур (Mohr, Sandhu, 1975; Tekhanovich et al., 2020). На основе коллекции ВИР создан ряд кустовых и короткоплетистых сортов тыквы, арбуза и дыни (Elatskova, 2019, 2021; Tekhanovich et al., 2019).

Для селекции кустовых и короткоплетистых сортов арбуза был использован образец кустового сорта 'Bush Dessert King' (США). На Кубанской опытной станции ВИР была создана линия КРЛ 732, на основе которой в 2009 г. вывели сорт 'Святослав' (Tekhanovich et al., 2019). В дальнейшем выделен ряд перспективных селекционных линий, которые относятся к кустовому и короткоплетистому типу; среди них – рассеченнолистные линии КРЛ 652, КРЛ 656, КРЛ 376, КРЛ 694, а также кустовые цельнолистные линии КЦЛ 760, КЦЛ 806 и короткоплетистые линии КПЛ 368, КПЛ 774. Они отличаются по различным морфологическим и хозяйственным признакам, включая форму растения, тип листа, размер и форму плода, продолжительности вегетационного периода (от ранних до средне- и позднеспелых). Разнообразие этих линий позволяет ускорить процесс селекции и получить новые кустовые и короткоплетистые сорта (Tekhanovich et al., 2019).

Для селекции кустовых сортов дыни выделены кустовые линии (КЛ): КЛ 351, КЛ 355, КЛ 508, Кустовая 755, длина плетей которых составляет 0,5–0,8 м. Среди них – КЛ 508 и Кустовая 755, обладающие наилучшими по продуктивности и качеству плодов признаками. Путем скрещивания кустовых форм с лучшими плетистыми сортами крупноплодной тыквы (*Cucurbita maxima*) были выделены перспективные линии, такие как Кустовая 8 и Кустовая 11, которые обладают скороспелостью, хорошей продуктивностью и качеством плодов. На основе линии Кустовая 11 выведены сорта порционной кустовой тыквы 'Малышка' (длина плети 0,9–1,0 м) и 'Матрешка' (длина плети 0,7–0,9 м), включенные в Госреестр РФ по 12-ти регионам (Elatskova, 2019).

У вида твердокорой тыквы (*C. pepo*) созданы кустовые и короткоплетистые (1–1,5 м) селекционные формы (Elatskova, 2019). Кустовая форма мускатной тыквы (*C. moschata*) создана на основе растений коллекционного образца 'Early Butternut' (к-017, США): растения имеют компактно-кустовую габитус (0,8–1,0 м) и плоды средней массой 1,0–1,5 кг с достаточно высокими вкусовыми характеристиками (Elatskova, 2021).

На сегодняшний день продолжается изучение бахчевых культур из коллекции ВИР с целью выявления новых форм компактно-кустового типа.

Заключение

В обзоре освещены современные исследования генов, ассоциированных с появлением компактных форм у бахчевых культур, и связанных с ними физиологических функций растений. На примере различных культур, включая бахчевые, было продемонстрировано, что мутации в генах, регулирующих чувствительность и синтез гормонов гиббереллина, ауксина и брассиностероидов, приводят к изменению морфологии растений и формированию более компактных фенотипов. В работе так-

же были представлены разработанные молекулярные маркеры, которые позволяют обнаруживать мутантные аллели этих генов и определять желаемые фенотипы. Несмотря на значительное количество открытий, сделанных в последние годы и десятилетия, создание сортов растений с компактной формой остается важным и развивающимся направлением в селекции бахчевых культур. Благодаря коллекции ВИР были разработаны различные сорта тыквы, арбуза и дыни с кустовым ростом и короткими побегами. Эти сорта и линии могут служить источником генетического материала для создания новых сортов, которые будут более удобны для механизированной обработки. Дальнейшее исследование генов, отвечающих за компактность растений, позволит селекционерам разработать новые сорта бахчевых культур с желаемой формой и улучшенными характеристиками.

References / Литература

- Anarjan M.B, Begum S., Bae I., Lee S. Mutation in the *GA3ox* gene governs short-internode characteristic in a Korean cucumber inbred line. *Horticulture Environment and Biotechnology*. 2023;64(3):485-495. DOI: 10.1007/s13580-022-00496-6
- Azpiroz R., Wu Y., Locascio J.C., Feldmann K.A. An *Arabidopsis* brassinosteroid-dependent mutant is blocked in cell elongation. *The Plant Cell*. 1998;10(2):219-230. DOI: 10.1105/tpc.10.2.219
- Bajguz A., Chmur M. Biosynthesis and inactivation of brassinosteroids in plants. In: R. Akula, G. Sirhindi (eds). *Jasmonates and Brassinosteroids in Plants: Metabolism, Signaling, and Biotechnological Applications*. Boca Raton, FL: CRC Press; 2022. p.1-22. DOI: 10.1201/9781003110651-1
- Binenbaum J., Weinstain R., Shani E. Gibberellin localization and transport in plants. *Trends in Plant Science*. 2018;23(5):410-421. DOI: 10.1016/j.tplants.2018.02.005
- Castorina G., Consonni G. The role of brassinosteroids in controlling plant height in Poaceae: A genetic perspective. *International Journal of Molecular Sciences*. 2020;21(4):1191. DOI: 10.3390/ijms21041191
- Chen Y., Fan X., Song W., Zhang Y., Xu G. Over-expression of *OsPIN2* leads to increased tiller numbers, angle and shorter plant height through suppression of *OsLAZY1*. *Plant Biotechnology Journal*. 2012;10(2):139-149. DOI: 10.1111/j.1467-7652.2011.00637.x
- Chen Y., Hou M., Liu L., Wu S., Shen Y., Ishiyama K. et al. The maize *DWARF1* encodes a gibberellin 3-oxidase and is dual localized to the nucleus and cytosol. *Plant Physiology*. 2014;166(4):2028-2039. DOI: 10.1104/pp.114.247486
- Chiang H.H., Hwang I., Goodman H.M. Isolation of the *Arabidopsis* GA4 locus. *The Plant Cell*. 1995;7(2):195-201. DOI: 10.1105/tpc.7.2.195
- Chomkaeo N., Janphen K., Hinlo M., Petchara N., Struss D., Sakulsingharoj C. et al. A mutation in acceptor splice site of *GA3ox* homolog *Cla015407* gene confers a dwarf phenotype in watermelon (*Citrullus lanatus* L.). *Asia-Pacific Journal of Science and Technology*. 2023;28(3):13. DOI: 10.14456/apst.2023.48
- Ding W., Wang Y., Qi C., Luo Y., Wang C., Xu W. et al. Fine mapping identified the gibberellin 2-oxidase gene *CpDw* leading to a dwarf phenotype in squash (*Cucurbita pepo* L.). *Plant Science*. 2021;306:110857. DOI: 10.1016/j.plantsci.2021.110857
- Dong W., Wu D., Li G., Wu D., Wang Z. Next-generation sequencing from bulked segregant analysis identifies a dwarfism

- gene in watermelon. *Scientific Reports*. 2018;8(1):2908. DOI: 10.1038/s41598-018-21293-1
- Dong W., Wu D., Wang C., Liu Y., Wu D. Characterization of the molecular mechanism underlying the dwarfism of *dsh* mutant watermelon plants. *Plant Science*. 2021;313:111074. DOI: 10.1016/j.plantsci.2021.111074
- Elatskova A.G. Diversity of the pumpkin collection and its hereditary potential. Results and prospects of breeding practice. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(2):77-82. [in Russian] (Елацкова А.Г. Разнообразие коллекции тыквы и ее наследственный потенциал. Результаты и перспективы селекции. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(2):77-82). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-2-77-82
- Elatskova A.G. Identification and development of source material for breeding early bushy and short-vined cultivars of *Cucurbita moschata* Duch. ex Poir. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(3):143-150. [in Russian] (Елацкова А.Г. Выявление и создание исходного материала для селекции раннеспелых кустовых и короткоплетистых сортов мускатной тыквы (*Cucurbita moschata* Duch. ex Poir). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(3):143-150). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-3-143-150
- Fagoaga C., Tadeo F.R., Iglesias D.J., Huerta L., Lliso I., Vidal A.M. et al. Engineering of gibberellin levels in citrus by sense and antisense overexpression of a GA 20-oxidase gene modifies plant architecture. *Journal of Experimental Botany*. 2007;58(6):1407-1420. DOI: 10.1093/jxb/erm004
- García-Hurtado N., Carrera E., Ruiz-Rivero O., López-Gresa M.P., Hedden P., Gong F. et al. The characterization of transgenic tomato overexpressing *gibberellin 20-oxidase* reveals induction of parthenocarpic fruit growth, higher yield, and alteration of the gibberellin biosynthetic pathway. *Journal of Experimental Botany*. 2012;63(16):5803-5813. DOI: 10.1093/jxb/ers229
- Geisler M., Blakeslee J.J., Bouchard R., Lee O.R., Vincenzetti V., Bandyopadhyay A. et al. Cellular efflux of auxin catalyzed by the *Arabidopsis* MDR/PGP transporter AtPGP1. *The Plant Journal*. 2005;44(2):179-194. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2005.02519.x
- Geisler M., Murphy A.S. The ABC of auxin transport: The role of p-glycoproteins in plant development. *FEBS Letters*. 2006;580(4):1094-1102. DOI: 10.1016/j.febslet.2005.11.054
- Hedden P. Gibberellin metabolism and its regulation. *Journal of Plant Growth Regulation*. 2001;20(4):317-318. DOI: 10.1007/s003440010039
- Hedden P. The current status of research on gibberellin biosynthesis. *Plant and Cell Physiology*. 2020;61(11):1832-1849. DOI: 10.1093/pcp/pcaa092
- Hedden P. The genes of the Green Revolution. *Trends in Genetics*. 2003;19(1):5-9. DOI: 10.1016/S0168-9525(02)00009-4
- Hou S., Niu H., Tao Q., Wang S., Gong Z., Li S. et al. A mutant in the *CsDET2* gene leads to a systemic brassinosteroid deficiency and super compact phenotype in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2017;130(8):1693-1703. DOI: 10.1007/s00122-017-2919-z
- Huang J., Tang D., Shen Y., Qin B., Hong L., You A. et al. Activation of gibberellin 2-oxidase 6 decreases active gibberellin levels and creates a dominant semi-dwarf phenotype in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Genetics and Genomics*. 2010;37(1):23-36. DOI: 10.1016/S1673-8527(09)60022-9
- Hwang J., Oh J., Kim Z., Staub J.E., Chung S.M., Park Y. Fine genetic mapping of a locus controlling short internode length in melon (*Cucumis melo* L.). *Molecular Breeding*. 2014;34(3):949-961. DOI: 10.1007/s11032-014-0088-1
- Itoh H., Ueguchi-Tanaka M., Sentoku N., Kitano H., Matsuoka M., Kobayashi M. Cloning and functional analysis of two gibberellin 3beta-hydroxylase genes that are differently expressed during the growth of rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2001;98(15):8909-8914. DOI: 10.1073/pnas.141239398
- Jang Y.J., Yun H.S., Rhee S.J., Seo M., Kim Y., Lee G.P. Exploring molecular markers and candidate genes responsible for watermelon dwarfism. *Horticulture Environment and Biotechnology*. 2020;61(1):173-182. DOI: 10.1007/s13580-020-00229-7
- Kawai Y., Ono E., Mizutani M. Evolution and diversity of the 2-oxoglutarate-dependent dioxygenase superfamily in plants. *The Plant Journal*. 2014;78(2):328-343. DOI: 10.1111/tpj.12479
- Kwon M., Choe S. Brassinosteroid biosynthesis and dwarf mutants. *Journal of Plant Biology*. 2005;48(1):1-15. DOI: 10.1007/BF03030559
- Lange T., Hedden P., Graebe J.E. Expression cloning of a gibberellin 20-oxidase, a multifunctional enzyme involved in gibberellin biosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1994;91(18):8552-8556. DOI: 10.1073/pnas.91.18.8552
- Li Z., Zhang X., Zhao Y., Li Y., Zhang G., Peng Z. et al. Enhancing auxin accumulation in maize root tips improves root growth and dwarfs plant height. *Plant Biotechnology Journal*. 2018;16(1):86-99. DOI: 10.1111/pbi.12751
- Mashilo J., Shimelis H., Ngwepe R.M. Genetic resources of bottle gourd (*Lagenaria siceraria* (Molina) Standl.) and citron watermelon (*Citrullus lanatus* var. *citroides* (L.H. Bailey) Mansf. ex Greb.) – implications for genetic improvement, product development and commercialization: A review. *South African Journal of Botany*. 2022;145:28-47. DOI: 10.1016/j.sajb.2021.10.013
- Min Z., Hu X., Han X., Li Y., Li J., Wang D. et al. A novel single-base mutation in *GA3ox* confers a Ga-deficient dwarf phenotype in pumpkin (*Cucurbita moschata* D.). SSRN: 2022. DOI: 10.2139/ssrn.3988095 Available from: https://papers.ssrn.com/sol3/papers.cfm?abstract_id=3988095 [accessed Jan. 17, 2023].
- Mohr H.C., Sandhu M.S. Inheritance and morphological traits of a double recessive dwarf in watermelon, *Citrullus lanatus* (Thunb.) Mansf. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 1975;100(2):135-137. DOI: 10.21273/jashs.100.2.135
- Mori M., Nomura T., Ooka H., Ishizaka M., Yokota T., Sugimoto K. et al. Isolation and characterization of a rice dwarf mutant with a defect in brassinosteroid biosynthesis. *Plant Physiology*. 2002;130(3):1152-1161. DOI: 10.1104/pp.007179
- Niki T., Nishijima T., Nakayama M., Hisamatsu T., Oyama-Okubo N., Yamazaki H. et al. Production of dwarf lettuce by overexpressing a pumpkin gibberellin 20-oxidase gene. *Plant Physiology*. 2001;126(3):965-972. DOI: 10.1104/pp.126.3.965
- Noh B. Multidrug resistance-like genes of *Arabidopsis* required for auxin transport and auxin-mediated development. *The Plant Cell*. 2001;13(11):2441-2454. DOI: 10.1105/tpc.13.11.2441
- Oikawa T., Koshioka M., Kojima K., Yoshida H., Kawata M. A role of *OsGA20ox1*, encoding an isoform of gibberellin 20-oxidase, for regulation of plant stature in rice. *Plant Molecular Biology*. 2004;55(5):687-700. DOI: 10.1007/s11103-004-1692-y
- Otani M., Meguro S., Gondaira H., Hayashi M., Saito M., Han D.S. et al. Overexpression of the gibberellin 2-oxidase gene from *Torenia fournieri* induces dwarf phenotypes in the liliaceous monocotyledon *Tricyrtis* sp. *Journal*

- of *Plant Physiology*. 2013;170(16):1416-1423. DOI: 10.1016/j.jplph.2013.05.002
- Palme K., Dovzhenko A., Ditengou F.A. Auxin transport and gravitational research: perspectives. *Protoplasma*. 2006;229(2-4):175-181. DOI: 10.1007/s00709-006-0216-9
- Paris H.S., Nerson H., Karchi Z. Genetics of internode length in melons. *Journal of Heredity*. 1984;75(5):403-406. DOI: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a109965
- Qin X., Liu J.H., Zhao W.S., Chen X.J., Guo Z.J., Peng Y.L. Gibberellin 20-oxidase gene *OsGA20ox3* regulates plant stature and disease development in rice. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 2013;26(2):227-239. DOI: 10.1094/MPMI-05-12-0138-R
- Rieu I., Ruiz-Rivero O., Fernandez-Garcia N., Griffiths J., Powers S.J., Gong F. et al. The gibberellin biosynthetic genes *AtGA20ox1* and *AtGA20ox2* act, partially redundantly, to promote growth and development throughout the *Arabidopsis* life cycle. *The Plant Journal*. 2008;53(3):488-504. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2007.03356.x
- Sasaki A., Ashikari M., Ueguchi-Tanaka M., Itoh H., Nishimura A., Swapan D. et al. A mutant gibberellin-synthesis gene in rice. *Nature*. 2002;416(6882):701-702. DOI: 10.1038/416701a
- Schomburg F.M., Bizzell C.M., Lee D.J., Zeevaart J.A.D., Amasino R.M. Overexpression of a novel class of gibberellin 2-oxidases decreases gibberellin levels and creates dwarf plants. *The Plant Cell*. 2003;15(1):151-163. DOI: 10.1105/tpc.005975
- Schwechheimer C. Gibberellin signaling in plants – the extended version. *Frontiers in Plant Science*. 2012;2:107. DOI: 10.3389/fpls.2011.00107
- Shpak E.D., Berthiaume C.T., Hill E.J., Torii K.U. Synergistic interaction of three ERECTA-family receptor-like kinases controls *Arabidopsis* organ growth and flower development by promoting cell proliferation. *Development*. 2004;131(7):1491-1501. DOI: 10.1242/dev.01028
- Spielmeier W., Ellis M.H., Chandler P.M. Semidwarf (*sd-1*), “green revolution” rice, contains a defective gibberellin 20-oxidase gene. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2002;99(13):9043-9048. DOI: 10.1073/pnas.132266399
- Strygina K.V., Elatskova A.G., Elatskov Yu.A., Tekhanovich G.A., Khlestkina E.K. Analysis of the genes that determine the dwarf form of watermelon *Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. & Nakai in the VIR collection. *Russian Journal of Genetics*. 2022;58(12):1457-1472. DOI: 10.1134/S1022795422120134
- Sun Y., Zhang H., Fan M., He Y., Guo P. A mutation in the intron splice acceptor site of a *GA3ox* gene confers dwarf architecture in watermelon (*Citrullus lanatus* L.). *Scientific Reports*. 2020;10(1):14915. DOI: 10.1038/s41598-020-71861-7
- Tekhanovich G.A., Elatskova A.G., Elatskov Yu.A. Genetic sources for breeding bushy and short-vine watermelon cultivars. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(2):89-94. [in Russian] (Теханович Г.А., Елацкова А.Г., Елацков Ю.А. Генетические источники для селекции кустовых и короткоплетистых сортов арбуза. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(2):89-94). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-2-89-94
- Tekhanovich G.A., Elatskova A.G., Elatskov Yu.A. Investigations by N.I. Vavilov and his influence on the promotion of introduction, collection study and breeding of cucurbitaceous crops. *Vavilovia*. 2020;2(2):44-57. [in Russian] (Теханович Г.А., Елацкова А.Г., Елацков Ю.А. Исследования Н.И. Вавилова и его влияние на развитие интродукции, изучение коллекции и селекции бахчевых культур. *Vavilovia*. 2020;2(2):44-57). DOI: 10.30901/2658-3860-2019-2-44-57
- Thomas S.G., Phillips A.L., Hedden P. Molecular cloning and functional expression of gibberellin 2-oxidases, multifunctional enzymes involved in gibberellin deactivation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1999;96(8):4698-4703. DOI: 10.1073/pnas.96.8.4698
- Titapiwatanakun B., Blakeslee J.J., Bandyopadhyay A., Yang H., Mravec J., Sauer M. et al. ABCB19/PGP19 stabilises PIN1 in membrane microdomains in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*. 2009;57(1):27-44. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2008.03668.x
- Titapiwatanakun B., Murphy A.S. Post-transcriptional regulation of auxin transport proteins: cellular trafficking, protein phosphorylation, protein maturation, ubiquitination, and membrane composition. *Journal of Experimental Botany*. 2009;60(4):1093-1107. DOI: 10.1093/jxb/ern240
- Wang H., Li W., Qin Y., Pan Y., Wang X., Weng Y. et al. The cytochrome P450 gene *CsCYP85A1* is a putative candidate for super compact-1 (*Scp-1*) plant architecture mutation in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:266. DOI: 10.3389/fpls.2017.00266
- Wang Y., Zhao J., Lu W., Deng D. Gibberellin in plant height control: old player, new story. *Plant Cell Reports*. 2017;36(3):391-398. DOI: 10.1007/s00299-017-2104-5
- Wei C., Zhu C., Yang L., Zhao W., Ma R., Li H. et al. A point mutation resulting in a 13 bp deletion in the coding sequence of *Cldf* leads to a GA-deficient dwarf phenotype in watermelon. *Horticulture Research*. 2019;6(1):132. DOI: 10.1038/s41438-019-0213-8
- Wu T., Cao J., Qin Z., Du Y.L. Identification of a novel GA-related bush mutant in pumpkin (*Cucurbita moschata* Duchesne). *Pakistan Journal of Botany*. 2015;47(4):1359-1366.
- Wu T., Cao J., Zhang Y. Comparison of antioxidant activities and endogenous hormone levels between bush and vine-type tropical pumpkin (*Cucurbita moschata* Duchesne). *Scientia Horticulturae*. 2008;116(1):27-33. DOI: 10.1016/j.scienta.2007.11.003
- Xiang C., Duan Y., Li H., Ma W., Huang S., Sui X. et al. A high-density EST-SSR-based genetic map and QTL analysis of dwarf trait in *Cucurbita pepo* L. *International Journal of Molecular Sciences*. 2018;19(10):3140. DOI: 10.3390/ijms19103140
- Xu X., Hu Q., Wang J., Wang X., Lou L., Xu J. et al. A 2-bp deletion in the protein kinase domain region of the ERECTA-like receptor kinase gene in cucumber results in short internode phenotype. *Plant Science*. 2023;327:111536. DOI: 10.1016/j.plantsci.2022.111536
- Yamaguchi S. Gibberellin metabolism and its regulation. *Annual Review of Plant Biology*. 2008;59:225-251. DOI: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092804
- Yang S., Zhang K., Zhu H., Zhang X., Yan W., Xu N. et al. Melon short internode (*CmSi*) encodes an ERECTA-like receptor kinase regulating stem elongation through auxin signaling. *Horticulture Research*. 2020;7(1):202. DOI: 10.1038/s41438-020-00426-6
- Zhang G., Ren Y., Sun H., Guo S., Zhang F., Zhang J. et al. A high-density genetic map for anchoring genome sequences and identifying QTLs associated with dwarf vine in pumpkin (*Cucurbita maxima* Duch.). *BMC Genomics*. 2015;16:1101. DOI: 10.1186/s12864-015-2312-8
- Zhang M., Song M., Cheng F., Yang Z., Davoudi M., Chen J. et al. Identification of a putative candidate gene encoding 7-dehydrocholesterol reductase involved in brassinosteroids biosynthesis for compact plant architecture in Cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Theoretical and Applied*

- Genetics*. 2021;134(7):2023-2034. DOI: 10.1007/s00122-021-03802-5
- Zhang M., Song M., Davoudi M., Cheng F., Yin J., Zha G. et al. The mutation of C-24 reductase, a key enzyme involved in brassinolide biosynthesis, confers a novel compact plant architecture phenotype to cucumber. *Theoretical and Applied Genetics*. 2022;135(8):2711-2723. DOI: 10.1007/s00122-022-04144-6
- Zhang T., Liu J., Amanullah S., Ding Z., Cui H., Luan F. et al. Fine mapping of *Cla015407* controlling plant height in watermelon. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 2021;146(3):196-205. DOI: 10.21273/JASHS04934-20
- Zhang X., Hou X., Liu Y., Zheng L., Yi Q., Zhang H. et al. Maize *brachytic2 (br2)* suppresses the elongation of lower internodes for excessive auxin accumulation in the intercalary meristem region. *BMC Plant Biology*. 2019;19(1):589. DOI: 10.1186/s12870-019-2200-5
- Zhao L., Yang X., Du H.L., Li M.M., Ding F.Q., Lv Q.X. et al. Reduced GA biosynthesis in *GmRAV*-transgenic tobacco causes the dwarf phenotype. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2016;63(5):690-694. DOI: 10.1134/S1021443716050198
- Zhu H., Zhang M., Sun S., Yang S., Li J., Li H. et al. A single nucleotide deletion in an ABC transporter gene leads to a dwarf phenotype in watermelon. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:1399. DOI: 10.3389/fpls.2019.01399

Информация об авторах

Анастасия Вадимовна Иноземцева, аспирант, младший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, a.inozemtseva@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0009-0005-8881-8791>

Анна Генриховна Елацкова, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, 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, elatskova.a@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9735-8700>

Елена Константиновна Хлесткина, доктор биологических наук, профессор РАН, директор, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, руководитель направления «Биология и биотехнология растений», Университет «Сириус», Научный центр генетики и наук о жизни, 354340 Россия, Краснодарский край, Сочи, федеральная территория «Сириус», пгт. Сириус, Олимпийский пр., 1, director@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8470-8254>

Наталья Альбертовна Швачко, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, n.shvachko@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1958-5008>

Information about the authors

Anastasiia V. Inozemtseva, Postgraduate Student, Associate Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, a.inozemtseva@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0009-0005-8881-8791>

Anna G. Elatskova, Cand. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Kuban Experiment Station of VIR, 2 Tsentralnaya St., Krasnodar 352183, Russia, elatskova.a@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9735-8700>

Elena K. Khlestkina, Dr. Sci. (Biology), Professor of the RAS, Director, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, Plant Biology and Biotechnology Research Manager, Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, 1 Olimpiyskiy Ave., Sirius Settlement, Sirius Federal Territory, Sochi, Krasnodar Territory 354340, Russia, director@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8470-8254>

Natalia A. Shvachko, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, n.shvachko@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1958-5008>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 29.10.2023; одобрена после рецензирования 30.11.2023; принята к публикации 05.12.2023. The article was submitted on 29.10.2023; approved after reviewing on 30.11.2023; accepted for publication on 05.12.2023.