

ГЕНОМНЫЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ КУЛЬТИВИРУЕМЫХ АКТИНИДИЙ (*ACTINIDIA* SPP.)

© 2024 г. М. В. Гладышева-Азгари^{1,2,*}, Н. В. Слободова^{2,3},
С. В. Цыганкова^{1,2}, И. В. Митрофанова¹

¹Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва, Россия

²Национальный исследовательский центр “Курчатовский институт”, Москва, Россия

³Национальный исследовательский университет “Высшая школа экономики”, Москва, Россия

*E-mail: marglader@gmail.com

Поступила в редакцию 07.06.2024 г.

После доработки 07.06.2024 г.

Принята к публикации 13.06.2024 г.

Actinidia Lindl. — род растений, часть видов которого имеет большое экономическое значение. Сорта крупноплодных актинидий, известных как киви (*A. deliciosa* и *A. chinensis*), широко распространены на мировом рынке, однако в последнее время предпринимаются попытки окультуривания мелкоплодных актинидий, в России представленных несколькими дальневосточными видами. Геномика и генетика актинидий развивается в разных направлениях, зачастую в соответствии с запросами селекционеров. В обзоре описаны геномные и генетические исследования, связанные с наиболее важными сельскохозяйственными признаками актинидий: генетическим разнообразием, химическим составом плодов, кодированием пола, реакцией на заморозки, хранением и транспортировкой урожая.

DOI: 10.56304/S199272232460199X

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение

1. Структурная геномика и анализ генетического разнообразия
 2. Кодирование признаков плодов
 3. Генетика пола
 4. Молекулярные пути реакции на холод
 5. Хранение и транспортировка плодов
- Заключение

ВВЕДЕНИЕ

Род *Actinidia* Lindl. — род растений, включающий в себя порядка 55 видов и 76 внутривидовых таксонов, центр происхождения которых находится на территории современного Китая, простирается до Дальнего Востока России, Корейского полуострова и Японии [1]. В Китае произрастают практически все виды *Actinidia*, за исключением четырех видов из других азиатских стран [2]. Плоды киви (*A. deliciosa* C.F. Liang и A.R. Ferguson, *A. chinensis* Planch) широко известны во всем мире и высоко ценятся потребителями из-за вкусовых качеств и полезных для здоровья свойств [3]. За последние десятилетия было проведено много исследований химического состава

растений *Actinidia*, выявивших наличие фенольных соединений [4], терпеноидов, органических кислот [5–7], а также отмечены их ценные фармакологические свойства: противомикробные, антиоксидантные, противодиабетические, противовоспалительные [8–10].

Выращивание киви с коммерческой целью стали осуществлять в начале XX века. В последнее время общий годовой объем производства киви в мире увеличился примерно на 50%, что свидетельствует о возросшем интересе потребителей к плодам *Actinidia* [11]. Наиболее коммерчески успешными представителями рода до сих пор являются киви *A. deliciosa* и *A. chinensis*, но в условиях динамического изменения окружающей среды, сокращений генетических пулов и необходимости в межвидовой гибридизации внимание селекционеров привлекают и другие, более мелкоплодные виды *Actinidia*. В отличие от англоязычной литературы, где в названии мелкоплодных видов *Actinidia* отражается их сходство с киви (например, “hardy kiwi”, “kiwiberry”, “mini-kiwi” для *A. arguta*, “kolomikta kiwi” для *A. kolomikta*), в русскоязычной литературе эти виды называют “актинидиями” с указаниями их латинских названий (например, актинидия аргута (острая), актинидия коломикта, актинидия полигамная), то-

гда как *A. chinensis* и *A. deliciosa* называются “киви” или “актинидия китайская/деликатесная” [12]. Отсутствие схожего с киви коммерческого успеха у остальных актинидий связывают с другими климатическими требованиями к выращиванию, хранению и уходу за побегами, например побеги *A. arguta* требуют более длительного пребывания на холоде, раньше распускают бутоны и дают плоды, которые не хранятся так же хорошо, как плоды *A. chinensis* [13].

Несмотря на недостатки и иные способы культивирования, в последние годы появляются культурные сорта и других видов актинидий со съедобными плодами (*A. arguta*, *A. kolomikta*, *A. polygama*, *A. eriantha* и прочие). Мелкоплодные актинидии, так же как и крупноплодные, богаты ценными питательными веществами, характеризуются высоким содержанием органических кислот, витаминов, содержат мало калорий. В отличие от опушенных крупных плодов плоды *A. arguta* обладают тонкой нежной кожицей без опушения и готовы к употреблению, как только плод созреет. Выращивание мелкоплодных актинидий является новым дополнением к индустрии киви и быстро развивается, особенно в регионах с умеренным климатом. Эти растения устойчивы к холодному стрессу и болезням [14, 15], характеризуются относительно коротким вегетационным периодом, что потенциально делает их альтернативой киви из более теплого климата Новой Зеландии и позволяет стать актинидиями, которые будут коммерчески выращиваться в более холодных странах Северной Европы [16].

В настоящее время в разных странах собраны и активно изучаются коллекции сортов мелкоплодных киви. Широкомасштабные исследования по селекции и геномике видов *Actinidia*, содержания коллекций генотипов и зародышевых плазм проводятся в разных краях света, сосредотачиваясь на родине этих растений, в Китае, а также в Новой Зеландии, Италии, Польше, России, Украине [2, 17].

Основоположником селекции актинидий в России является биолог и селекционер И.В. Мичурин. Одна из крупнейших коллекций актинидий собрана в Московском отделении Всероссийского института растениеводства под руководством Э.И. Колбасиной в 1980–2008 гг.; коллекция содержит экспедиционные образцы произрастающих на территории российского Дальнего Востока *A. kolomikta*, *A. arguta*, *A. polygama* из различных точек ареалов, а также известные сорта селекции других стран [18]. На данный момент коллекция перенесена в ведомство Главного ботанического сада РАН, где продолжают биотехнологические и генетические исследования [19]. Также в современной России коммерче-

ский рынок предоставляет множество сортов на продажу (аргута, коломикта, полигама).

Цель данного обзора — обобщение полученных к настоящему времени данных по геномным исследованиям коллекций актинидий с уделением внимания их ценным для коммерческого выращивания характеристикам и проведением параллелей с исследованиями крупноплодных киви.

1. СТРУКТУРНАЯ ГЕНОМИКА И АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

В последние годы на помощь селекции пришла геномика. Геномные исследования не только проливают свет на многие вопросы, мучившие селекционеров, но и помогают в дальнейшей селекционной работе и понимании механизмов отбора и наследования признаков.

Большим подспорьем для геномных исследований стало развитие технологий ПЦР и секвенирования нового поколения (next-generation sequencing, NGS), с помощью которого возможно расшифровывать полные геномы и анализировать геномную информацию на более высоком уровне. Из нескольких десятков видов *Actinidia* собрано еще очень малое количество полных геномов с хорошим покрытием и похромосомной сборкой с применением эталонного метода Hi-C (или telomere-to-telomere, T2T). В настоящее время в базе данных NCBI имеются шесть подтвержденных референсных геномов (*A. chinensis* cv. “Hongyang”, *A. deliciosa*, *A. eriantha*, *A. arguta* var. *hypoleuca*, *A. rufa*, *A. polygama*) [20]. В международных базах данных доминирует информация о частично собранных геномах, об отдельных генах и хлоропластных геномах, так как пластиды являются филогенетически значимыми органеллами [21–24]. Размер пластидного генома в среднем составляет ~156 тысяч пар нуклеотидов, состоит из одной кольцевой хромосомы и относительно консервативен по количеству нуклеотидов и содержанию генов, однако порядок последовательности генов может сильно варьировать даже внутри вида [25]. Было показано, что пластидные геномы всех видов *Actinidia* характеризуются потерей гена *clpP*, что является важной синапоморфной характеристикой эволюции хлоропластных геномов данного вида и, вероятно, может использоваться для филогенетических исследований семейства *Actinidiaceae* [26].

Характер наследования хлоропластов и митохондрий — решающий фактор при изучении филогенетики, биогеографии и гибридизации растений. Так, отмечается возможность наследования хлоропластных геномов актинидий по обоим родительским линиям [27]. Наконец, пластидные геномы являются важным инструментом для вы-

яснения филогенетических отношений между таксонами [24].

Более редка информация о полностью собранных митохондриальных геномах из-за их особенностей у растений. Митохондриальные геномы могут быть представлены множественными хромосомами разных размеров с малоизученной структурой [28, 29].

Описание коллекций актинидий и исследования генетического разнообразия проводятся с помощью различных молекулярно-генетических методов. Ранние работы связаны с использованием молекулярных маркеров для решения задач по генотипированию и филогении [30]. Известны работы по использованию изозимных маркерных систем [31, 32]. Целый ряд исследований посвящен анализу с применением RAPD-маркеров [33–35], сразу нескольких маркерных систем использовалось для определения генотипов киви и обнаружения нежелательных генетических вариаций в растениях, полученных микроклональным размножением [36]. RAPD-маркеры были также использованы для оценки генетического разнообразия видов актинидии природной флоры Дальнего Востока [12]. Помимо ряда других маркерных систем (AFLP [37], RFLP [38], ISSR [39] и прочих) разработаны и опробованы различные микросателлитные маркеры [40–46].

В настоящее время генетические исследования коллекций растений проводят с использованием SNP-маркеров, они обладают высокой разрешающей способностью, обнаруживаются по всему геному и легко поддаются анализу с использованием протоколов высокопроизводительного генотипирования и автоматического анализа данных. Более того, соседние SNP в блоках гаплотипов, которые имеют тенденцию наследоваться вместе, могут быть использованы при генетическом анализе сложных признаков. Методы, основанные на поиске SNP-маркеров, ассоциированных с сайтом рестрикции (Restriction site associated DNA (RAD) markers), набирают все большую популярность. В число этих методов входят как обычные RAD-seq-методы (ddRAD), так и схожие подходы, например генотипирования путем секвенирования (genotyping-by-sequencing, GBS) [47, 48].

2. КОДИРОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ ПЛОДОВ

Одним из важнейших сельскохозяйственных признаков киви и актинидий является характеристика плодов — их цвет, форма, содержание питательных веществ. Преимущество плодов актинидий связано с высоким содержанием в них биологически активных веществ с антиоксидантными свойствами, витаминов, катехинов, пектинов, дубильных и красящих веществ, флавоноидов, алка-

лоидов и других соединений. Кроме того, плоды этой культуры имеют весьма приятный вкус и содержат рекордное количество аскорбиновой кислоты в сочетании с низкой кислотностью [3–7].

Созревшие плоды представителей рода *Actinidia* различаются по цвету как на межвидовом уровне, так и на уровне сортов/вариантов одного вида. В последнее время на помощь стандартным биохимическим методам приходят транскрипционные исследования, дополняющие данные о содержании веществ информацией о побочных генетических процессах. Самый популярный сорт киви “Hayward” обладает зеленой мякотью с высоким содержанием интактного хлорофилла, но существуют сорта киви с другими оттенками мякоти, особенно во внутренней части перикарпия. На примере сортов обыкновенных киви было показано, что в них за окраску мякоти отвечают разные механизмы — красные части мякоти накапливают антоцианы, а желтая мякоть появляется в результате сразу двух разнонаправленных процессов, разложения хлорофилла и накопления β-каротиноидов [49]. Антоцианы и β-каротиноиды — соединения, известные своей пользой для здоровья человека [50, 51]. Тем интереснее, что в случае актинидий с красно-фиолетовой и оранжево-желтой мякотью плоды от высокого содержания пигментов окрашена не только внутренняя часть перикарпия, но и весь плод в целом. Например, *A. arguta* var *purpurea* имеет плоды темно-красного цвета, сорта *A. polygama* имеют плоды от золотисто-желтого до насыщенного оранжевого цвета (рис. 1) [52].

В табл. 1 представлены гены и транскрипционные факторы, ответственные за биосинтез, приводящий к разным оттенкам мякоти плодов. Отметим, что на продукцию антоцианов влияет и свет [63].

Плоды многих сортов актинидий являются лидерами по содержанию витамина С (аскорбиновой кислоты, АК). В плодах *A. arguta* по сравнению с плодами обычного киви показано более высокое содержание АК, фенолов и антиоксидантов, что делает ее многообещающим источником полезных веществ для рациона человека [64]. Доминирующим путем биосинтеза АК у актинидий, по-видимому, является путь L-галактозы [65], при этом биосинтез АК происходит на ранних стадиях развития плодов, а затем снижается. Контроль этого пути заключается в ранней стадии биосинтеза ферментов GDP-галактозофосфорилазы (GGP) и GDP-маннозоэпимеразы (GME) с некоторым вкладом GDP-маннозопирогосфорилазы (GMP). Окисленный аскорбат может быть восстановлен несколькими ферментами, участвующими в контроле концентрации аскорбата, и рядом факторов транскрипции и других регуляторов [66]. Кроме того, располо-



Рис. 1. Плоды разных видов актинидий: а — *A. deliciosa* cv. “Red Passion”, б — *A. arguta* cv. “Ken’s Red”, в — *A. polygama* cv. “Абрикосовая”, г — *A. polygama* cv. “Красна девица”, д — *A. arguta* var. *purpurea*. Эти виды и сорта находятся в коллекции Главного ботанического сада РАН.

женная выше открытая рамка считывания гена *GGP* играет роль в контроле трансляции *GGP* и, следовательно, концентрации аскорбата, образуя петлю управления обратной связью в ответ на повышенный уровень аскорбата [67]. Таким образом, концентрацию аскорбата в растениях контролирует комплекс ферментов и регуляторов, любой из которых может повлиять на конечное содержание АК.

В плодах других видов показано, что концентрация АК растет во время развития плода (например, в томате [68] и клубнике [69]), в то время как виды актинидий демонстрируют максимальный уровень АК на ранних стадиях развития плодов, тенденцию к снижению при созревании плодов, затем содержание АК выходит на плато до стадии полной спелости [70]. Однако исследования сортов *A. arguta* и накопления в их плодах АК показывают, что даже внутри рода *Actinidia* есть различия в биосинтезе аскорбата [71].

Рекордсменами по содержанию витамина С являются *A. eriantha* и *A. latifolia* [2], поэтому были предприняты попытки по генетическому объяснению феномена высокой концентрации АК путем анализа этих двух видов. Помимо основного пути L-галактозы вторичными путями у *A. eriantha* являются путь D-галактуроновой кислоты и

путь рециркуляции АК [72]; дополнительные пути были активированы и в случае *A. latifolia* [73]. В *A. eriantha* был также найден QTL супер-витамина С [74]. При сборке генома *A. latifolia* отмечено, что в случае этого вида и *A. eriantha* произошла дупликация одного из регуляторов пути биосинтеза АК AtERF098 [75].

Представители рода *Actinidia* очень разнообразны по содержанию сахаров — плоды одного и того же вида, но разных вариантов содержат разный уровень сахара. Дикая *A. eriantha* обладает малой концентрацией сахаров, однако был найден более сладкий культивар “Ganlv 1”, при сравнении которого с менее сладким сортом был обнаружен кандидатный ген, ответственный за продукцию сахарозы (*AcSPS5*) [76, 77]. Также улучшенная способность к биосинтезу и более высокая скорость инверсии крахмала в плодах *A. eriantha* cv. “Ganlv 1” были причинами более сильного сладкого вкуса, что положительно сказывалось на качестве фруктов [78].

Отмечено повышенное содержание сахарозы в красномякотных плодах из-за определенного гаплотипа AcSWEET9b [75].

Еще одним важным аспектом характеристики плодов киви и актинидий является опушенность. Хотя плоды этих растений богаты питательными

Таблица 1. Гены, ответственные за определенный цвет плодов у *Actinidia* spp.

Оттенок мякоти или кожуры	Ген/транскрипционный фактор	Исследованный вид или сорт	Литература
Красный/пурпурный	<i>UFGT</i>	<i>A. chinensis</i> cv. “Hongyang”	[49]
	<i>AcMYBF110</i>	<i>A. chinensis</i> cv. “Hongyang”	[49]
	<i>bHLH</i>	<i>A. arguta</i> cv. “Qinziyu”	[53]
	<i>AaF3H</i> , <i>AaF3GT</i> , and <i>AaMYB110</i>	<i>A. arguta</i> cv. “Mini Amethyst”	[54]
	<i>AcF3H</i> , <i>AcF3'H</i> , <i>AcDFR</i> , <i>AcUFGT</i>	<i>A. chinensis</i> cv. “Hongyang”	[54]
	<i>F3'H</i> , <i>F3'5'H</i>	<i>A. melanandra</i> , <i>A. arguta</i> var. <i>purpurea</i> , <i>A. macrosperma</i> × <i>A. melanandra</i>	[55]
	<i>F3GT1</i> , <i>F3GGT1</i>	<i>A. chinensis</i>	[56]
	<i>AaMYBC1</i> , <i>AabHLH42</i> (с участием miR858)	<i>A. arguta</i> cv. “Hongbaoshixing”	[57]
	<i>R2R3 MYB</i>	Во всех растениях + <i>A. chinensis</i> cv. “Hongyang”	[58, 59]
	<i>WRKY44</i> , <i>MYBC1</i>	<i>A. melanandra</i> , <i>A. arguta</i> var. <i>purpurea</i> , <i>A. macrosperma</i> × <i>A. melanandra</i>	[60]
Желтая/оранжевая	<i>AaLDOX</i>	<i>A. arguta</i> cv. “Tianyuanhong”	[61]
	<i>LCY-β</i>	<i>A. chinensis</i> cv. “Jinnong-2”	[49]
	Stay-green (<i>SGR</i>)	<i>A. chinensis</i> cv. “Jinnong-2”	[49]
	<i>DXS</i> , <i>PSY</i> , <i>GGPPS</i> , <i>PDS</i> , <i>ZISO</i> , <i>ZDS</i>	<i>A. valvata</i>	[62]
	<i>SGR</i> , <i>SGR-L</i> , <i>RCCR</i> , <i>NYC1</i>	<i>A. valvata</i>	[62]
Зеленая	Stay-green (<i>SGR</i>)	<i>A. deliciosa</i> cv. “Hayward”	[49]

веществами, волоски на поверхности их кожицы часто отпугивают потребителей от выбора этого продукта. Поэтому производство плодов без волосков является важным аспектом любой программы селекции киви. Так, известно исследование, направленное на разработку специфических праймеров для отбора признаков, связанных с опушенностью плодов на ранних стадиях развития растения [79].

3. ГЕНЕТИКА ПОЛА

Представители рода *Actinidia* большей частью являются двудомными растениями, у которых система определения пола характеризуется наличием отдельных мужских и женских особей, причем каждое растение имеет исключительно один пол. Мужские растения производят исключительно мужские репродуктивные структуры, а женские растения — исключительно женские. Определение пола у двудомных растений регулируется в первую очередь генетическими факторами. Пол

растений определяется специфическими генами в их геноме.

С сельскохозяйственной точки зрения важно на ранних этапах отличать мужские растения (поллинаторы) от женских (производители плодов). На примере *A. arguta* показано, что оптимальное соотношение женских и мужских растений составляет 8 : 1 для искусственного выращивания. Таким образом, женское растение *A. arguta* имеет более высокую экономическую ценность, чем мужское [80].

Отбор растений осложняется тем, что визуальное мужское растение неотличимо от женского до момента образования цветков. Обычно растению *A. arguta* требуется пять–семь лет, чтобы пройти ювенильную фазу, при этом выживаемость мужских сеянцев часто выше, чем женских [81].

На крупноплодных киви показано, что гены, определяющие пол, локализованы в паре хромосом, которые цитологически неразличимы, но функционируют как система XX/XY с мужской гетерогаметностью [82, 83].

Таблица 2. Маркеры пола, идентифицированные у разных видов актинидий

Маркеры	Вид	Литература
aC36306	<i>A. arguta</i>	[85]
kC72369	<i>A. kolomikta</i>	[85]
A001, A002, A003 (SSR)	<i>A. chinensis</i>	[86]
SmX, SmY (SCAR)	<i>A. chinensis</i>	[87]
RAPD	<i>A. deliciosa</i>	[88]
MADS-box гены	<i>A. arguta</i>	[89]
s_514T, s_514B, s_776T, s_776B	<i>A. deliciosa</i> , <i>A. chinensis</i>	[90]

В актинидиях идентифицированы два гена, определяющие пол, а именно *Shy Girl (SyGI)* и *Friendly Boy (FrBy)*. *SyGI* действует как доминантный супрессор развития плодолистика, тогда как *FrBy* играет решающую роль в поддержании мужской фертильности. Подавление экспрессии первого или приобретение дополнительной функции второго приводит к обоеполюму фенотипу [84]. Механизм регуляции работы этих генов пока остается неизвестным, поэтому продолжаются поиски маркеров пола. В ряде работ осуществлен поиск функционально значимых маркеров, ассоциированных с полом (табл. 2), причем в некоторых исследованиях было показано, что специфические маркеры Y-хромосомы позволяют достоверно предсказать пол растений на стадии каллуса. Это важно для раннего отбора женских и мужских линий каллуса, когда пол исходных эксплантов еще неизвестен, например свежих изолированных эмбрионов и эндоспермы. Подобное исследование может иметь большое значение для программ селекции киви, в которых используются методы культуры тканей [91].

Однако в случае *A. eriantha* молекулярные маркеры из предыдущих исследований не помогли в определении пола растений этого вида – таким образом, полученные маркеры не могут быть универсальными для рода *Actinidia* [92].

Кроме того, важно учитывать плоидность при скрещивании – разница может повлиять на соотношение мужских и женских растений [93] из-за образования диплоидных гамет.

4. МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ПУТИ РЕАКЦИИ НА ХОЛОД

Низкая температура является основным абиотическим стрессом, ограничивающим рост, развитие, урожайность и географическое распространение растений. Однако растения разработали сложные механизмы адаптации к стрессу с соответствующими молекулярными, физиологическими, биохимическими и морфологическими

изменениями. Для такой культуры, как киви, существует основное ограничение – узкий ареал произрастания и теплолюбивость. В отличие от крупноплодных киви, *A. arguta* обладает очень широким ареалом произрастания и является более морозостойкой лианой (семилетальная температура сорта “Kuily” – –30° [94]), поэтому данный вид исследуют с точки зрения реакции на стресс.

CBF/DREB1 представляет собой хорошо изученный путь регуляции ответа на холод, играющий важную роль в адаптации к заморозкам у арабидопсиса (растения проявляют повышенную морозоустойчивость после воздействия низких температур). Показано, что *CBF*-зависимая реакция на холод включает транскрипционные, посттранскрипционные и посттрансляционные изменения, что расширяет знания о путях регуляции стресса от холода [95, 96].

Чтобы выяснить, какие генетические механизмы стоят за морозостойкостью *A. arguta*, был проведен сравнительный метаболомный и транскриптомный анализ холодостойкого и теплолюбивого генотипов. Хотя профиль липидных метаболитов общий для обоих представителей, уровень их различался и был значительно выше у теплолюбивого растения, что могло быть связано с целостностью клеточных мембран и повреждением холодом. У холодостойкого растения при воздействии низких температур специфически активировался метаболизм флавоноидов, что увеличивало его способность удалять активные формы кислорода (АФК). У теплолюбивой формы *A. arguta* в ответ на холод происходила специфическая активация метаболизма фенольных кислот и нуклеотидов, что снижало способность растения переносить низкие температуры [97].

Замедление или даже полная задержка роста растений из-за стресса от обмороживания обычно снижает амплитуду использования энергии, вызывая образование АФК; в случае *A. arguta* флавоноиды играют большую роль в защите растения от АФК, а в случае *A. eriantha* отмечена роль аскорбата [98].

β-глюкозидаза – фермент, участвующий в гидролизе целлюлоз. Некоторые β-глюкозидазы способны влиять на структуру клеточной стенки, что может играть ключевую роль в адаптации клеток к физическим деформациям, вызванным холодовым стрессом [99]. Также роль в защите от холода играют конверсия крахмала и накопление сахаров [100]. На примере *A. arguta* показано, что как экспрессия, так и активность β-амилазы регулируются низкими температурами и что *A. arguta* может повысить устойчивость к холоду за счет сложного механизма взаимодействия с геном *CBF* – с увеличением экспрессии *EBF* для регуляции гена *CBF* [101].

5. ХРАНЕНИЕ И ТРАНСПОРТИРОВКА ПЛОДОВ

С точки зрения коммерческого производства и глобализации рынков сбыта важны не только вкусовые качества плодов, но и условия их хранения. При этом созревание плодов киви необычное; его иногда классифицируют как климактерический фрукт (созревание, связанное с этиленом), однако большая часть процесса созревания плода происходит независимо от автокаталитического производства этилена [102].

Созревание плодов актинидий контролируется различными факторами развития, гормонами и окружающей средой. Двумя доминирующими факторами являются этилен и температура, причем как этилен, так и охлаждение способствуют созреванию. По окончании развития плода киви он переходит к первой фазе спелости независимо от этилена и включает в себя прогрессирование распада крахмала, изменение цвета и потерю твердости. Когда он полностью размягчается, возникает автокаталитическая этиленовая фаза (вторая фаза спелости), связанная с дальнейшим смягчением и образованием летучих ароматических веществ [103]. Протекание первой фазы созревания плода можно ускорить как с помощью обработки холодом [104], так и воздействием этилена [105].

В традиционных методах обработки собранных плодов используют низкие температуры для замедления метаболизма и снижения скорости гниения. Известная проблема, связанная с киви, — повреждение от холода, феномен, в котором задействованы молекулярные пути созревания и реакции на холод, связанные с упомянутыми выше этиленом и *CBF* [106].

Плоды актинидий, в частности *A. arguta*, обычно собирают в момент коммерческой зрелости. Без каких-либо обработок их срок хранения при 20°C составляет всего 1–2 нед., использование низких температур, например до 1°C, может продлить свежесть продукта до 6 нед. [107]. При этом длительное хранение при чрезмерно низких температурах может привести к повреждению плодов от холода.

Феномен повреждения от холода слабо исследован на мелкоплодных актинидиях. Согласно [108, 109] у плодов *A. arguta* повреждения от холода наступают при температуре 0–1°C, что одновременно является общепринятой температурой хранения и транспортировки — таким образом, время эффективного хранения плодов сильно снижается, и в настоящее время способа решения этой проблемы не существует. Тем не менее в разработке находятся различные методы послеуборочной консервации, включающие в себя обработку мелатонином [110], озоном [111], парами этанола [112] и другие. Эти методы могут помочь

в продлении срока хранения плодов мелкоплодных актинидий, тем самым улучшив их коммерческую представленность. Однако это влечет за собой высокие эксплуатационные расходы и потенциальное воздействие на органолептические качества, поэтому вопросы разработки новых методов послеуборочной обработки не теряют своей актуальности. Дальнейшие молекулярно-генетические исследования в области путей реакции на холод и взаимодействий между молекулярными путями созревания, этиленом и *CBF* способны помочь в решении вопросов получения плодов актинидий высокого качества и сроков хранения.

В случае *A. eriantha* также отмечено, что упаковка плодов может влиять на их качество и экспрессионные профили, связанные с витамином С, заметно их ухудшая [113, 114].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Род *Actinidia* — таксон с разнообразными представителями, многие из которых активно выращиваются в культуре. Генетические и омиксные исследования киви (*A. deliciosa* и *A. chinensis*) обширны, но остальные внедренные в культуру виды *Actinidia* находятся на первичных стадиях исследований в этом ключе. Известно, что очень ценным ресурсом для получения информации о последовательностях, открытии генов, точного картирования, обнаружения вариантов, разработки генетических и селекционных инструментов является полная и точная сборка генома, которой на настоящий момент обладает малое количество видов *Actinidia*. Были приведены примеры по интеграции различных омиксных технологий в процесс открытия генов, контролируемых целевые признаки, выяснения механизмов функционирования генов, генотипирования и фенотипирования, но эти данные почти не используются для ускорения циклов селекции актинидий. Поиски маркеров пола, изучение генетики межвидовых гибридов, трансляция академических работ в селекцию, включая решение проблемы хранения плодов — все это будет способствовать усилиям по выведению новых сортов актинидий с желательными экономическими характеристиками.

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (проект № 22-16-00074).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Huang H. // Kiwifruit. Cambridge: Academic Press, 2016. P. 169.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803066-0.00003-4>
2. Huang H., Wang Y., Zhang Z. et al. // HortScience. 2004. V. 39. № 6. P. 1165.
<https://doi.org/10.21273/HORTSCI.39.6.1165>

3. *Ferguson A.R., Ferguson L.R.* // *Acta Hort.* 2003. № 610. P. 131.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2003.610.16>
4. *Waswa E.N., Ding S.-X., Wambua F.M. et al.* // *J. Ethnopharmacol.* 2024. V. 319 P. 117222.
<https://doi.org/10.1016/j.jep.2023.117222>
5. *Kim J.G., Beppu K., Kataoka I.* // *Sci. Hortic (Amsterdam)*. 2009. V. 120. № 4. P. 551.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2008.11.032>
6. *Latocha P., Łata B., Stasiak A.* // *J. Funct. Foods*. 2015. V. 19 P. 155.
<https://doi.org/10.1016/j.jff.2015.09.024>
7. *Nishiyama I.* // *Advances in Food and Nutrition Research*. Cambridge: Academic Press, 2007. P. 293.
[https://doi.org/10.1016/S1043-4526\(06\)52006-6](https://doi.org/10.1016/S1043-4526(06)52006-6)
8. *Stonehouse W., Gammon C.S., Beck K.L. et al.* // *Can. J. Physiol. Pharmacol.* 2013. V. 91. № 6. P. 442.
<https://doi.org/10.1139/cjpp-2012-0303>
9. *López-Sobaler A.M., Aparicio Vizuete A., Ortega Anta R.M.* // *Nutr. Hosp.* 2016.
<https://doi.org/10.20960/nh.340>
10. *Hunter D.C., Skinner M.A., Wolber F.M. et al.* // *Br. J. Nutr.* 2012. V. 108. № 7. P. 1235.
<https://doi.org/10.1017/S0007114511006659>
11. *Drummond L.* *The Composition and Nutritional Value of Kiwifruit*. Cambridge: Academic Press, 2013.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394294-4.00003-1>
12. *Малаева Е.В., Рыжова Н.Н., Молканова О.И. и др.* // *Экологическая генетика*. 2008. Т. 6. № 3. С. 11.
13. *Hanley Z.* // *Advances in Plant Breeding Strategies: Fruits*. Cham: Springer, 2018. P. 377.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-91944-7_10
14. *Sun S., Hu C., Qi X. et al.* // *J. Hortic. Res.* 2021. V. 8. № 1. P. 97.
<https://doi.org/10.1038/s41438-021-00530-1>
15. *Wen X., Qin H., Ai J. et al.* // *Plant Protection*. 2021. V. 2. P. 193.
<https://doi.org/10.16688/j.zwbh.2019722>
16. *Latocha P.* // *Plant Foods Hum. Nutr.* 2017. V. 72. № 4. P. 325.
<https://doi.org/10.1007/s11130-017-0637-y>
17. *Мороз П.А., Гриненко Н.С., Скрипченко Н.В.* // *Інтродукція рослин*. 2002. Т. 2. С. 14.
18. *Колбасина Э.И.* *Генофонд актинидии (Actinidia Lindl.) в России*. М.: Россельхозакадемия, 2008.
19. *Молканова О.И., Козак Н.В., Коновалова Л.Н.* // *Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов*. 2015. С. 442.
20. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/?taxon=3624>
21. *Zhang F., Yan Z., Xu Y. et al.* // *Mitochondrial DNA. B.* 2019. V. 4. № 2. P. 4089.
<https://doi.org/10.1080/23802359.2019.1691949>
22. *Chen Y., Xu Y., Zhang K. et al.* // *Mitochondrial DNA. B.* 2019. V. 4. № 2. P. 4188.
<https://doi.org/10.1080/23802359.2019.1692733>
23. *Xu Y.-S., Zhang C.-G., Chen J.-T. et al.* // *Mitochondrial DNA. B.* 2020. V. 5. № 1. P. 366.
<https://doi.org/10.1080/23802359.2019.1703571>
24. *Gladysheva-Azgari M., Slobodova N., Boulygina E. et al.* // *OBM Genet.* 2023. V. 7. № 4. P. 1.
<https://doi.org/10.21926/obm.genet.2304203>
25. *Gladysheva-Azgari M., Sharko F., Slobodova N. et al.* // *Horticulturae*. 2023. V. 9. № 11. P. 1175.
<https://doi.org/10.3390/horticulturae9111175>
26. *Wang W.C., Chen S.Y., Zhang X.Z.* // *PLoS One*. 2016. V. 11. № 9. P. e0162324.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0162324>
27. *Li D., Qi X., Li X. et al.* // *Mol. Genet. Genomics*. 2013. V. 288. № 3–4. P. 101.
<https://doi.org/10.1007/s00438-012-0732-6>
28. *Ren W., Wang L., Feng G. et al.* // *Genes (Basel)*. 2023. V. 14. № 4. P. 863.
<https://doi.org/10.3390/genes14040863>
29. *Yang J., Ling C., Zhang H. et al.* // *Genes (Basel)*. 2022. V. 13. № 10. P. 1827.
<https://doi.org/10.3390/genes13101827>
30. *Li X.W., Li X., Li J.Q. et al.* // *Acta Hort.* 2011. № 913. P. 71.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2011.913.6>
31. *Messina R., Testolin R., Morgante M.* // *HortScience*. 1991. V. 26. № 7. P. 899.
<https://doi.org/10.21273/HORTSCI.26.7.899>
32. *Testolin R., Ferguson A.R.* // *Syst. Bot.* 1997. V. 22. № 4. P. 685.
33. *Huang H., Li Z., Li J. et al.* // *J. Am. Soc. Hortic Sci.* 2002. V. 127. № 5. P. 759.
<https://doi.org/10.21273/JASHS.127.5.759>
34. *Kokudo K., Beppu K., Kataoka I. et al.* // *Acta Hort.* 2003. № 610. P. 351.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2003.610.46>
35. *Cipriani G., Di Bella R., Testolin R.* // *Euphytica*. 1996. V. 90. № 2. P. 169.
<https://doi.org/10.1007/BF00023855>
36. *Palombi M., Damiano C.* // *Plant Cell Rep.* 2002. V. 20. № 11. P. 1061.
<https://doi.org/10.1007/s00299-001-0430-z>
37. *Testolin R., Huang W.-G., Cipriani G.* // *Acta Hort.* 1999. № 498. P. 79.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.1999.498.8>
38. *Li Z., Huang H., Jiang Z. et al.* // *Acta Hort.* 2003. № 610. P. 387.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2003.610.51>
39. *Chen H.R., Ma X.H., Ye C.J. et al.* // *VIII International Symposium on Kiwifruit*. 2014. P. 165.
40. *Weising K., Fung R.W.M., Keeling D.J. et al.* // *Mol. Breed.* 1996. V. 2. № 2. P. 117.
<https://doi.org/10.1007/BF00441427>
41. *Testolin R., Huang W.G., Lain O. et al.* // *Theor. Appl. Genet.* 2001. V. 103. № 1. P. 30.
<https://doi.org/10.1007/s00122-001-0555-z>
42. *Liu Y., Jiang Z., Li Z. et al.* // *Acta Hort.* 2007. № 753. P. 59.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2007.753.4>
43. *Fraser L.G., McNeilage M.A., Tsang G.K. et al.* // *Acta Hort.* 2007. № 753. P. 169.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2007.753.18>
44. *Liu C., Zhang Q., Yao X. et al.* // *Tree Genet. Genomes*. 2016. V. 12. № 2. P. 21.
<https://doi.org/10.1007/s11295-016-0982-2>

45. Guo R., Landis J.B., Moore M.J. et al. // Front. Plant Sci. 2017. V. 8 P. 1383.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01383>
46. Korkovelos A.E., Goulas C.K., Vasilakakis M.D. // Acta Hort. 2003. № 610. P. 357.
<https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2003.610.47>
47. Oh S., Lee M., Kim K. et al. // Hortic. Environ. Biotechnol. 2019. V. 60. № 1. P. 105.
<https://doi.org/10.1007/s13580-018-0106-z>
48. Melo A.T.O., Guthrie R.S., Hale I. // PLoS One. 2017. V. 12. № 1. P. e0170580.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170580>
49. Liu Y., Zhou B., Qi Y. et al. // Front Plant Sci. 2017. V. 8.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01507>
50. Ali M.Y., Sina A.A.I., Khandker S.S. et al. // Foods. 2020. V. 10. № 1.
<https://doi.org/10.3390/foods10010045>
51. Gopalan A., Reuben S.C., Ahmed S. et al. // Food Funct. 2012. V. 3. № 8. P. 795.
<https://doi.org/10.1039/c2fo30058c>
52. Козак Н.В., Имамкулова З.А., Куликов И.М. и др. Редкие ягодные культуры: морфология, биохимия, экология. М.: ФГБНУ ВСТИСП, 2020.
53. Jia Y., Zhang Y., Zhang L. et al. // Agronomy. 2023. V. 13. № 1. P. 143.
<https://doi.org/10.3390/agronomy13010143>
54. Yu M., Man Y., Lei R. et al. // Plant Mol. Biol. Report. 2020. V. 38. № 3. P. 353.
<https://doi.org/10.1007/s11105-020-01200-7>
55. Peng Y., Lin-Wang K., Cooney J.M. et al. // Hortic Res. 2019. V. 6. № 1. P. 3.
<https://doi.org/10.1038/s41438-018-0076-4>
56. Montefiori M., Espley R.V., Stevenson D. et al. // Plant J. 2011. V. 65. № 1. P. 106.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04409.x>
57. Li Y., Cui W., Qi X. et al. // Plant Sci. 2020. V. 296. P. 110476.
<https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110476>
58. Li W., Ding Z., Ruan M. et al. // Sci Rep. 2017. V. 7. № 1. P. 16861.
<https://doi.org/10.1038/s41598-017-16905-1>
59. Xu W., Dubos C., Lepiniec L. // Trends Plant Sci. 2015. V. 20. № 3. P. 176.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.12.001>
60. Peng Y., Thrimawithana A.H., Cooney J.M. et al. // Sci Rep. 2020. V. 10. № 1. P. 14161.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-70977-0>
61. Li Y., Fang J., Qi X. et al. // Gene. 2018. V. 648 P. 31.
<https://doi.org/10.1016/j.gene.2018.01.022>
62. Bhargava N., Ampomah-Dwamena C., Voogd C. et al. // Front Plant Sci. 2023. V. 14.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1213086>
63. Huang H., Abid M., Lin M. et al. // Biology. 2021. V. 10. № 7. P. 648.
<https://doi.org/10.3390/biology10070648>
64. Lin Y., Zhao B., Tang H. et al. // Sci Hortic. 2022. V. 297. P. 110940.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2022.110940>
65. Bulley S.M., Rassam M., Hoser D. et al. // J. Exp. Bot. 2009. V. 60. № 3. P. 765.
<https://doi.org/10.1093/jxb/ern327>
66. Bulley S., Laing W. // Curr. Opin. Plant Biol. 2016. V. 33 P. 15.
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.04.010>
67. Laing W.A., Martínez-Sánchez M., Wright M.A. et al. // Plant Cell. 2015. V. 27. № 3. P. 772.
<https://doi.org/10.1105/tpc.114.133777>
68. Badejo A.A., Wada K., Gao Y. et al. // J. Exp. Bot. 2012. V. 63. № 1. P. 229.
<https://doi.org/10.1093/jxb/err275>
69. Cruz-Rus E., Amaya I., Sánchez-Sevilla J.F. et al. // J. Exp. Bot. 2011. V. 62. № 12. P. 4191.
<https://doi.org/10.1093/jxb/err122>
70. Zhang J.-Y., Pan D.-L., Jia Z.-H. et al. // PLoS One. 2018. V. 13. № 3. P. e0194835.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194835>
71. Lin Y., Zhao B., Tang H. et al. // Sci Hortic. 2022. V. 297 P. 110940.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2022.110940>
72. Liao G., Chen L., He Y. et al. // BMC Genomics. 2021. V. 22. № 1. P. 13.
<https://doi.org/10.1186/s12864-020-07311-5>
73. Deng H., Xia H., Guo Y. et al. // Int. J. Mol. Sci. 2022. V. 23. № 10. P. 5808.
<https://doi.org/10.3390/ijms23105808>
74. McCallum J., Laing W., Bulley S. et al. // Plants. 2019. V. 8. № 7. P. 237.
<https://doi.org/10.3390/plants8070237>
75. Han X., Zhang Y., Zhang Q. et al. // Mol. Plant. 2023. V. 16. № 2. P. 452.
<https://doi.org/10.1016/j.molp.2022.12.022>
76. Xu X., Liao G., Huang C. et al. // Sci Rep. 2020. V. 10. № 1. P. 20474.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-77464-6>
77. Liao G., Li Y., Wang H. et al. // BMC Plant Biol. 2022. V. 22. № 1. P. 215.
<https://doi.org/10.1186/s12870-022-03603-y>
78. Li Y.-Q., Gao H., Jia D.-F. et al. // Sci Hortic. 2024. V. 329. P. 113004.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2024.113004>
79. Kim S.-C., Jung Y.-H., Kim M. et al. // J. Plant Biol. 2004. V. 47. № 3. P. 210.
<https://doi.org/10.1007/BF03030510>
80. Zhao C., Wang Y., Li J. et al. // Sci Hortic. 2018. V. 233. P. 256.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.01.054>
81. Khukhunaishvili R.G., Dzhokhadze D.I. // Appl. Biochem. Microbiol. 2006. V. 42. № 1. P. 107.
<https://doi.org/10.1134/S0003683806010170>
82. Testolin R., Cipriani G., Costa G. // Sex Plant Reprod. 1995. V. 8. № 3.
<https://doi.org/10.1007/BF00242255>
83. Harvey C.F., Gill G.P., Fraser L.G. et al. // Sex Plant Reprod. 1997. V. 10. № 3. P. 149.
<https://doi.org/10.1007/s004970050082>
84. Akagi T., Pilkington S.M., Varkonyi-Gasic E. et al. // Nat. Plants. 2019. V. 5. № 8. P. 801.
<https://doi.org/10.1038/s41477-019-0489-6>
85. Hale I., Melo A.T.O., Gustafson H. // Eur. J. Hortic Sci. 2018. V. 83. № 4. P. 236.
<https://doi.org/10.17660/eJHS.2018/83.4.4>

86. Zhang Q., Liu C., Liu Y. et al. // DNA Res. 2015. V. 22. № 5. P. 367.
<https://doi.org/10.1093/dnares/dsv019>
87. Gill G.P., Harvey C.F., Gardner R.C. et al. // Theor. Appl. Genet. 1998. V. 97. № 3. P. 439.
<https://doi.org/10.1007/s001220050914>
88. Shirkot P., Sharma D.R., Mohapatra T. // Sci Hortic. 2002. V. 94. № 1–2. P. 33.
[https://doi.org/10.1016/S0304-4238\(01\)00357-0](https://doi.org/10.1016/S0304-4238(01)00357-0)
89. Oh S., Kim J., Kim Y. et al. // Horticulturae. 2023. V. 9. № 12. P. 1310.
<https://doi.org/10.3390/horticulturae9121310>
90. Scaglione D., Fornasiero A., Pinto C. et al. // Tree Genet. Genomes. 2015. V. 11. № 6. P. 115.
<https://doi.org/10.1007/s11295-015-0941-3>
91. Chłosta I., Kwolek D., Sliwinska E. et al. // Plants. 2021. V. 10. № 3. P. 526.
<https://doi.org/10.3390/plants10030526>
92. Lyu Z., Liu Q., Liao G. et al. // Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis. 2021. V. 2. P. 261.
<https://doi.org/10.13836/j.ijau.2021030>
93. Seal A.G., Ferguson A.R., de Silva H.N. et al. // Sex Plant Reprod. 2012. V. 25. № 3. P. 197.
<https://doi.org/10.1007/s00497-012-0191-6>
94. Sun S., Qi X., Wang R. et al. // Hortic. Environ. Biotechnol. 2020. V. 61. № 4. P. 755.
<https://doi.org/10.1007/s13580-020-00272-4>
95. An J.P., Li R., Qu F.J. et al. // J. Plant Physiol. 2018. V. 221. P. 74.
<https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.12.009>
96. Akhtar M., Jaiswal A., Taj G. et al. // J. Genet. 2012. V. 91. № 3. P. 385.
<https://doi.org/10.1007/s12041-012-0201-3>
97. Sun S., Fang J., Lin M. et al. // Front. Plant Sci. 2021. V. 12.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2021.628969>
98. Liu X., Bulley S.M., Varkonyi-Gasic et al. // Plant Physiol. 2023. V. 192. № 2. P. 982.
<https://doi.org/10.1093/plphys/kiad121>
99. Sun S., Lin M., Qi X. et al. // BMC Plant Biol. 2021. V. 21. № 1. P. 365.
<https://doi.org/10.1186/s12870-021-03152-w>
100. Sun S., Hu C., Qi X. et al. // Hortic Res. 2021. V. 8. № 1. P. 97.
<https://doi.org/10.1038/s41438-021-00530-1>
101. Lin M., Sun S., Fang J. et al. // BMC Genomics. 2021. V. 22. № 1. P. 72.
<https://doi.org/10.1186/s12864-021-07369-9>
102. Richardson A.C., Boldingh H.L., McAtee P.A. et al. // BMC Plant Biol. 2011. V. 11. № 1. P. 182.
<https://doi.org/10.1186/1471-2229-11-182>
103. Atkinson R.G., Gunaseelan K., Wang M.Y. et al. // J. Exp. Bot. 2011. V. 62. № 11. P. 3821.
<https://doi.org/10.1093/jxb/err063>
104. Burdon J., Pidakala P., Martin P. et al. // Sci Hortic. 2017. V. 220. P. 176.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.04.004>
105. McAtee P.A., Richardson A.C., Nieuwenhuizen N.J. et al. // BMC Plant Biol. 2015. V. 15. № 1. P. 304.
<https://doi.org/10.1186/s12870-015-0697-9>
106. Gunaseelan K., McAtee P.A., Nardozza S. et al. // PLoS One. 2019. V. 14. № 5. P. e0216120.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216120>
107. Krupa T., Latocha P., Liwińska A. // Sci Hortic. 2011. V. 130. № 2. P. 410.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2011.06.044>
108. Huang W.-J., Ran X.-Y., Wang Zh.-Q. et al. // Plant Sci. J. 2022. V. 40. № 5. P. 695.
<https://doi.org/10.11913/PSJ.2095-0837.2022.50695>
109. Zhang L., Wu C., Yang P. et al. // J. Food Biochem. 2021. V. 45. № 9.
<https://doi.org/10.1111/jfbc.13897>
110. Zhang Y., Tang H., Lei D. et al. // LWT. 2023. V. 174. P. 114385.
<https://doi.org/10.1016/j.lwt.2022.114385>
111. Piechowiak T., Grzelak-Błaszczuk K., Sójka M. et al. // Phytochemistry. 2022. V. 203. P. 113393.
<https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2022.113393>
112. Xiong S., Zhou F., Jiang A. et al. // Sci. Hortic. 2024. V. 327. P. 112796.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112796>
113. Liu Q., Li Y., Liao G. et al. // Sci. Hortic. 2022. V. 302. P. 111184.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2022.111184>
114. Liao G., He Y., Li X. et al. // Sci Hortic. 2019. V. 256. P. 108511.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.05.038>