









doi 10.18699/vjgb-26-20

Исследования генетического разнообразия и геномов мискантуса для оптимизации их биотехнологического потенциала

И.В. Чадаева , Д.И. Каретников , А.Ю. Пронозин , Э.С. Стародубцева , Н.А. Омелянчук ,
А.В. Кочетов , Д.А. Афонников 

Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
 ichadaeva@bionet.nsc.ru




Аннотация. Представленный обзор посвящен интеграции геномных подходов в изучение растений рода *Miscanthus*. Мискантусы представляют собой многолетние травы, перспективные для создания энергетических культур, характеризующихся высокой продуктивностью биомассы, устойчивостью к абиотическим стрессам и низкими требованиями к агротехнологиям. Рассматриваются методы анализа генетического разнообразия, полногеномные сборки, а также современные достижения в расшифровке молекулярно-генетических механизмов, определяющих продуктивность и стрессоустойчивость, с целью применения их в селекции. Приведены данные по полногеномным сборкам ключевых видов – *M. sinensis* (*Msi*), *M. sacchariflorus* (*Msa*), *M. floridulus* (*Mfl*) и *M. lutarioriparius* (*Mlu*) – с использованием различных технологий (Illumina, PacBio, Oxford Nanopore, Hi-C). Геномные исследования выявили сложную эволюцию рода, включающую палеоаллополиплоидию, хромосомные слияния и дубликации, что обуславливает высокое генетическое разнообразие у этих видов. Полные хромосомные сборки геномов их стали основой для сравнительной геномики, установления таксономических отношений (включая признание *Mlu* подвидом *Msa*, а *Mfl* – подтипом *Msi*) и изучения синтении с родственными культурами, такими как сорго. Полученная информация о геноме мискантусов позволяет с высокой полнотой и точностью идентифицировать набор генов, целевых для селекции по наиболее важным биотехнологическим признакам. В то же время коммерческий гибрид *M. × giganteus* (*M×g*) характеризуется крайне низким уровнем генетического полиморфизма, что делает его уязвимым к патогенам и климатическим колебаниям. Совокупность данных о генетическом полиморфизме, филогеографии и функциональной аннотации геномов открывает возможности для создания новых, продуктивных и экологически безопасных сортов мискантуса через межвидовые скрещивания, модификацию плоидности и геновую инженерию. Эти достижения способствуют оптимизации биотехнологического потенциала мискантусов в производстве биотоплива и других биоматериалов, а также восстановлению деградированных земель.


Ключевые слова: мискантус (*Miscanthus*); селекция новой сельскохозяйственной культуры; секвенирование RNAseq; транскриптомы; генетическое разнообразие; устойчивость к факторам стресса; маркеры; базы данных; биотопливо; биотехнологии и промышленность

Для цитирования: Чадаева И.В., Каретников Д.И., Пронозин А.Ю., Стародубцева Э.С., Омелянчук Н.А., Кочетов А.В., Афонников Д.А. Исследования генетического разнообразия и геномов мискантуса для оптимизации их биотехнологического потенциала. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2026;30(4):593-600. doi 10.18699/vjgb-26-20

Финансирование. Работа выполнена при поддержке бюджетного проекта FWRN-2025-0032.

Research on genetic diversity and genomes of *Miscanthus* for optimizing their biotechnological potential

I.V. Chadaeva , D.I. Karetnikov , A.Yu. Pronozin , E.S. Starodubtseva , N.A. Omeljanchuk ,
A.V. Kochetov , D.A. Afonnikov 

Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
 ichadaeva@bionet.nsc.ru

Abstract. Plants of the genus *Miscanthus* are a promising perennial energy crop, combining high biomass productivity, resistance to abiotic stress, and low agricultural technology requirements. This review summarizes recent advances in genomic and transcriptomic studies of the molecular genetic mechanisms underlying the economically valuable traits of *Miscanthus*. Data on whole-genome assemblies of key species – *M. sinensis* (*Msi*), *M. sacchariflorus* (*Msa*), *M. floridulus* (*Mfl*), and *M. lutarioriparius* (*Mlu*) – are presented using various technologies (Illumina, PacBio, Oxford Nanopore, Hi-C). Genomic studies have revealed the complex evolution of the genus, including paleoallopolyploidy, chromosomal fusions, and duplications, which accounts for the high genetic diversity of these species. Their genome assemblies at the complete

chromosome level have become the basis for comparative genomics, establishing taxonomic relationships (including the recognition of *Mlu* as a subspecies of *Msa* and *Mfl* as a subtype of *Msi*), and studying synteny with related crops such as sorghum. The information on the *Miscanthus* genome allows for the complete and accurate identification of a set of genes targeting breeding for the most important biotechnological traits. At the same time, the commercial hybrid *M. × giganteus* (*M×g*) is characterized by extremely low levels of genetic polymorphism, making it vulnerable to pathogens and climate fluctuations. The integration of genetic polymorphism data, phylogeography, and functional annotation of genomes opens up opportunities for the development of new, productive, and environmentally friendly *Miscanthus* varieties through interspecific crossings, ploidy modification, and genetic engineering. These advances contribute to the optimization of the biotechnological potential of *Miscanthus* for the production of biofuels and other biomaterials and the restoration of degraded lands.

Key words: *Miscanthus*; new agricultural crop breeding; RNAseq sequencing; transcriptome; genetic diversity; stress tolerance; markers; databases; biofuels; biotechnology and industry

For citation: Chadaeva I.V., Karetnikov D.I., Pronozin A.Yu., Starodubtseva E.S., Omeljanchuk N.A., Kochetov A.V., Afonnikov D.A. Research on genetic diversity and genomes of *Miscanthus* for optimizing their biotechnological potential. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed.* 2026;30(4):593-600. doi 10.18699/vjgb-26-20

Введение

Miscanthus (Веерник) – это высокие многолетние короткокорневищные и длиннокорневищные травы с жесткой осью кисти, входящие в семейство Мятликовые (Poaceae), так называемая триба Сорго (Andropogoneae). Мискантусы произрастают в умеренном муссонном климате Восточной Азии (российский Дальний Восток) (Dorogina et al., 2025), субтропических и тропических районах Восточной Азии, Юго-Восточной Азии и на островах Тихого океана, а несколько видов распространено вплоть до тропической Африки (Brosse et al., 2012; Wang et al., 2021). Наибольшее видовое разнообразие характерно для Восточной Азии, особенно в Китае и Японии (Hodkinson et al., 2015).

Представители рода *Miscanthus* демонстрируют высокое генетическое разнообразие (Clark et al., 2019) и разнородность структурной организации генома по пloidности, варьирующей от 2 до 6, и числу хромосом (например, у видов *M. sinensis* (*Msi*), *M. sacchariflorus* (*Msa*), *M. floridulus* (*Mfl*) и *M. lutarioriparius* (*Mlu*), рассмотренных в данном обзоре, число хромосом 19, в то время как у азиатских видов *M. fuscus*, *M. nepalensis* и *M. nudipes* и африканских видов *M. ecklonii*, *M. junceus*, *M. sorghum* и *M. violaceus* их может быть 10 или 15) (Hodkinson et al., 2015). *Msi* является генетическим диплоидом ($2n = 2x = 38$) с размером генома $1C = 2.4–2.6$ млрд п. н. (Rayburn et al., 2009); родственный *Msa* встречается как в диплоидной ($2n = 2x = 38$), так и в тетраплоидной ($2n = 4x = 76$) формах (Mitros et al., 2020). Высокое генетическое разнообразие рода *Miscanthus* обусловлено еще и тем, что они могут легко образовывать гибриды, даже между растениями разной пloidности (Clark et al., 2015, 2019).

Мискантусы – одна из наиболее подходящих культур для производства биотоплива, поскольку характеризуются рядом ключевых для промышленных технологий свойств: высокая эффективность фотосинтеза и использования питательных веществ и воды, большой выход биомассы (Wang et al., 2021), а также широкая приспособленность к различным климатическим условиям и типам почв (Clifton-Brown et al., 2017). Все это позволяет использовать мискантусы в качестве важной технической культуры в самых разных областях строительства, промышленности и сельского хозяйства (Mironova et al., 2023) (см. рисунок).

В качестве сырья для получения биоэнергии и биомассы наиболее важными являются виды *Msa* и *Msi*, а также гибрид этих родительских видов *M×g*, классифицируемый как нотовид (Trieu et al., 2022).

В строительстве мискантусы служат источником биоволокна, которое при добавлении в бетон обеспечивает улучшение его механических, звуко- и теплоизолирующих свойств (Chen Y.X., Yu, 2024). Урожайность биомассы мискантусов сравнима с таковой у кукурузы (Sanford et al., 2016), больше, чем у ряда других культур (проса прутьевидного (*Panicum virgatum*), тополя (*Populus* sp.) и ивы (*Salix* sp.)), и меньше только по сравнению с эвкалиптом (*Eucalyptus* sp.) (Li W. et al., 2018).

Биомасса мискантусов включает целлюлозу, гемицеллюлозу, лигнин и связанные с ними различные соединения (Schäfer et al., 2019). Это определяет активное использование мискантусов как сырья для целлюлозно-бумажной промышленности и производства экологичной упаковки (Cappelletto et al., 2000). Кроме того, биомасса мискантусов используется для производства широкого спектра реагентов и полимеров, включая модификации целлюлозы, этанол, 5-гидрометилфурфурол, фурфурол и различные фенольные соединения (Shavyrkina et al., 2023) (см. рисунок).

В сельском хозяйстве мискантусы применяются как источник биоугля для улучшения состояния почвы и повышения ее плодородия (Nagel et al., 2019); солома мискантусов после обработки триходермой может служить заменой торфа при выращивании клубники (Debode et al., 2018), а также используется в качестве субстрата при утилизации коровьего и свиного навоза в ферментере для производства биогаза (Jury et al., 2022) и в качестве подстилки для коров, что снижает затраты на нее (Van Weyenberg et al., 2016).

Одно из важнейших свойств мискантусов – их неприхотливость к условиям выращивания. Это позволяет задействовать культуру для восстановления почв (Grzegórska et al., 2023), загрязненных, например, такими поллютантами, как хлорорганические пестициды (Mamirova et al., 2021), соли тяжелых металлов (Andrić et al., 2025), полициклические ароматические соединения (Técher et al., 2012). Способность мискантусов накапливать в корнях токсины на сегодняшний день находится под пристальным внима-



Мискантусы в хозяйственной деятельности человека и основные темы исследований для реализации его генетического потенциала как новой биотехнологической культуры.

нием исследователей и активно применяется на практике (Nsanganwimana et al., 2021).

Основными задачами в селекции мискантусов можно обозначить следующие: 1) преодоление низкого генетического разнообразия коммерческих гибридов (как, например, у *M×g*); 2) предупреждение инвазивности за счет репродуктивной изоляции (стерильности) и специальных мер для вегетативно размножающихся длиннокорневищных мискантусов, например *Msa*; 3) создание новых гибридов с новыми полезными признаками через межвидовые скрещивания (*Msi* × *Msa*, *Msi* × *Mfl*); 4) использование современных биотехнологий, включая генетическую модификацию и регенерацию *in vitro*.

Эффективность классических методов селекции может быть существенно увеличена за счет применения современных методов генетики и омиксных технологий (Yang et al., 2021). В настоящем обзоре рассмотрено использование геномных технологий для изучения генетического разнообразия мискантуса, реконструкции геномов и поиска целевых генов, в отношении которых может производиться селекция растений.

Изучение генетического разнообразия мискантусов

Изучение разнообразия прежде всего помогает связать генетическую близость между различными таксонами этого рода с их географическим распространением. Основная цель таких исследований – выявление закономерностей

распространения различных видов мискантусов, центров происхождения и генетического разнообразия; определение влияния климатических факторов на эволюционные механизмы видообразования. К основным вопросам также относится установление родства между видами рода *Miscanthus*, поскольку, несмотря на интенсивные исследования, их таксономическое положение и эволюция видов *Msi*, *Mfl*, *Msa* и *Mlu* до конца не ясны (Sun et al., 2010; Sang, Zhu, 2011; Hodkinson et al., 2015).

S. Cichorz с коллегами (2014) провели анализ генетического разнообразия образцов четырех видов *Miscanthus* из Польши: *M×g*, *Msi*, *Msa* и *Mfl*. Для анализа применяли маркеры ISSR (inter simple sequence repeats – инвертированные повторы) и RAPD (random amplified polymorphic DNA – произвольно амплифицируемая полиморфная ДНК). Для *M×g* было показано низкое генетическое разнообразие в согласии с его происхождением от одного клона. Для *Msi*, напротив, характерно высокое генетическое разнообразие, что подтверждается при исследовании популяций *Msi* с юго-запада Китая с использованием маркеров SRAP (sequence related amplified polymorphism – амплификация открытых рамок считывания) (Nie et al., 2014).

Масштабное исследование популяций *Msi* в Китае на основе анализа 459 образцов из различных географических регионов страны с помощью SSR-маркеров выявило высокое генетическое разнообразие, свидетельствующее о большом потенциале *Msi* как генетического ресурса для селекции и разведения (Zhao et al., 2013). Интересно, что

ДНК хлоропластов *Msi* демонстрирует сравнительно низкую генетическую вариабельность, что объясняется большей подверженностью случайному дрейфу и меньшим эффективным размером популяций для хлоропластной ДНК по сравнению с ядерной ДНК (Yan et al., 2015).

В работе (Li S.-S. et al., 2019) осуществлено исследование 100 популяций четырех видов мискантусов, *Msi*, *Mlu*, *Mfl* и *Msa*, произрастающих в Китае от северных до южных регионов. Было выделено две генетически однородные группы. К первой принадлежали растения видов *Msa* и *Mlu*, ко второй – *Mfl* и *Msi*. На основе данных о генетическом разнообразии смоделированы предполагаемые процессы эволюции популяций мискантуса. Результаты показали, что виды из первой группы перенесли сокращение ареала в период максимума последнего оледенения (26–19 тыс. лет назад) и затем его постепенное расширение, тогда как у представителей второй группы происходило постепенное расширение ареала с периода межледниковья (129–116 тыс. лет назад) до настоящего времени, с остановкой в районах южного Китая. Исследователи выдвинули гипотезу о происхождении *Mfl*, согласно которой виды *Mfl* произошли от предков *Msi* в юго-восточном Китае (Li S.-S. et al., 2019). Это подтверждается общим географическим расположением данных видов, а также положением на филогенетическом дереве, где кластер популяции *Mfl* находится внутри кластера *Msi*.

Широкомасштабное исследование L.V. Clark с коллегами (2019) посвящено изучению популяции *Msa* и *Mlu*, которая включала 764 образца из России, Китая, Южной Кореи и Японии. Целью работы было изучение разнообразия, происхождения и эволюции представителей мискантусов этих видов. Анализ ДНК был основан на технологии RAD-seq (restriction site-associated DNA sequencing – секвенирование с использованием рестриктаз), а также дополнительно проведен анализ пloidности методом проточной цитометрии. В результате было выделено шесть генетических групп: три группы представлены диплоидными сортами, произрастающими преимущественно на северо-востоке Китая, Кореи и России, и три группы оказались тетраплоидами, произрастающими на севере Китая, в Корее и Японии.

По мнению исследователей, современная популяция *Msa* образовалась в период последнего оледенения от предковой популяции, ареал распространения которой находился в восточном Китае, в области, сейчас покрытой Желтым и Восточно-Китайским морями. Также в данной работе показано, что события полиплоидизации происходили независимо для японской и материковой групп *Msa*. Анализ пластидных гаплотипов обнаружил 56 уникальных вариантов между *Msa* и *Msi*. Девять из них являются промежуточными между наиболее распространенными гаплотипами сравниваемых видов (Clark et al., 2019).

Результаты этого исследования подтвердили предположение, что *Mlu* – подвид *Msa* с происхождением в области бассейна реки Янцзы, а не отдельный вид мискантуса. L.V. Clark с коллегами (2019) продемонстрировали более высокое генетическое разнообразие вида *Msa* по сравне-

нию с *Msi*, что свидетельствует о разнице в популяционной истории двух этих видов.

Z. Chen с коллегами (2022) с использованием технологии SLAF-seq (specific-locus amplified fragment sequencing – секвенирование генома с сокращенным представлением) исследовали генетические различия между растениями, принадлежащими видам *Msi*, *Mlu* и *Msa*. Проанализировав по 50 образцов этих трех видов, они показали, что генетическое расстояние между *Mlu* и *Msi* оказалось меньше, чем генетические различия внутри самой популяции *Mlu*. Результаты этих исследователей согласуются с данными работы L.V. Clark с коллегами (2019).

Масштабный популяционный анализ различных образцов *Miscanthus*, включающий около 2800 образцов из Китая, Кореи, России и Японии, проведен T. Mitros с коллегами (2020) методом GBS (genotyping by sequencing – генотипирование методом секвенирования) вместе со сборкой генома *Msi*. Результаты показали высокое генетическое разнообразие среди представителей этого рода. Анализ позволил также уточнить таксономические отношения внутри него. Согласно этой работе, популяция вида *Msi* распадается на два больших кластера, один из которых включает представителей, произрастающих в Японии, а другой – в Китае и Корее.

Отдельная группа – растения вида *Msa*, демонстрирующие меньшее разнообразие. Растения $M \times g$ заняли промежуточное положение между *Msi* и *Msa*, сочетая в себе генетические компоненты обоих видов. Генетическое разнообразие *Msi* существенно превышает таковое у ряда других видов, *M. transmorrisonensis* и *Mfl*. Это дало возможность сделать заключение, что последние два таксона можно рассматривать как подтипы *Msi*, относящиеся к субпопуляции из Японии (Mitros et al., 2020).

В работе (Zhang et al., 2021), посвященной секвенированию генома *Mfl*, проведен анализ генетического разнообразия у 75 представителей *Mfl*, $M \times g$, *Msa*, *Mlu*, *Msi* и ряда гибридных растений, полученных при скрещивании этих видов. Анализ структуры этих популяций показал, что *Mfl* и *Msi* – это группы, генетически удаленные от других растений рода, а растения *Msa* и *Mlu* формируют отдельный кластер, подтвердив статус *Mlu* как подвида *Msa*.

Таким образом, анализ генетического разнообразия на основе использования полногеномного секвенирования фрагментов ДНК позволил установить популяционную историю видов мискантусов и уточнить таксономические отношения внутри представителей этого рода: классифицировать таксон *Mlu* как подвид *Msa*, а таксоны *M. transmorrisonensis* и *Mfl* – как подтипы *Msi*. Обнаруженная в результате исследований широкая генетическая изменчивость дает возможность ведения направленной селекции для сельскохозяйственных и промышленных целей (Hodkinson et al., 2015; Trieu et al., 2022).

Генетические и географические данные служат основой для создания селекционных программ, направленных на выведение сортов, адаптированных к различным климатическим зонам. В недавней работе (Dorogina et al., 2025) осуществлено исследование возможности культивирова-

ния образцов *Msi* из районов муссонного климата в лесостепи Западной Сибири. В ходе испытаний были отобраны две формы, S1 и S2, образующие жизнеспособные семена в условиях короткого вегетационного периода континентального климата Сибири, из которых получено два поколения, G1 и G2. Эти образцы также характеризовались ускоренными темпами сезонного развития и более компактным габитусом. Они образовывали меньше вегетативной массы и раньше начинали формировать генеративные органы, чем типичные представители *Msi*.

Исследование генетической изменчивости в поколении G1 показало полное единообразие генотипов. В поколении G2, напротив, наблюдается разнообразие с выявлением пяти различных вариантов генотипов. Как утверждают О.В. Dorogina с коллегами (2025), обнаруженная ими фенотипическая и генетическая изменчивость у *Msi* позволит проводить отбор форм с различными хозяйственно ценными признаками для дальнейшего генетического улучшения и развития сорта с желаемыми признаками.

Геномные исследования растений рода *Miscanthus*

На сегодняшний день существует несколько полногеномных сборок четырех видов мискантусов: *Msa* (De Vega et al., 2021), *Mlu* (Miao et al., 2021), *Mfl* (Zhang et al., 2021) и *Msi* (Mitros et al., 2020), отличающихся по качеству и полноте (см. таблицу).

В таблице показаны основные параметры сборок: использованные технологии секвенирования, размер сборки, метрика N50, доля гуанина и цитозина (GC-состав) и оценка качества сборки геномов и транскриптомов методом BUSCO (Benchmarking Universal Single-Copy Orthologs) (Simão et al., 2015), а также доля мобильных элементов. Каждая сборка выполнена с применением различных технологий секвенирования и методов сборки, что отражается на их точности и пригодности для последующего анализа. Далее будут представлены результаты исследований геномов этих четырех видов мискантусов.

Геном *Msa*

Для секвенирования генома *Msa* (De Vega et al., 2021) были взяты образцы диплоидного сорта Robustus 297. Используются библиотеки коротких прочтений, полученные на платформе Illumina HiSeq 2500 с короткой вставкой (~5.86 млрд прочтений, покрытие генома ~50×). Для сборки скаффолдов применяли библиотеку парных прочтений длиной 150 п. н. с длинной вставкой (7 тыс. п. н.), всего 141 млн пар прочтений.

Первичная сборка контигов (“*Msac_v2*”) выполнена с помощью программы ABySS (Simpson et al., 2009), что позволило получить 17 млн контигов общей длиной 3.27 млрд п. н. В результате объединения контигов в скаффолды выявлено ~589 тыс. последовательностей общей длиной 2.54 млрд п. н. с метрикой N50 около 10.2 тыс. п. н. (см. таблицу). С целью повышения качества сборки последовательности короче 2 тыс. п. н. были отфильтрованы, а для оставшихся более длинных скаффолдов была осуществлена дальнейшая сборка с использованием парных библиотек данных *Msi* из работы (Mitros et al., 2020). В итоге сформирована сборка “*Msac_v3*” длиной 2.074 млрд п. н. (см. таблицу), состоящая из 137 916 скаффолдов, при этом N50 увеличилась до 25.6 тыс. п. н.

Окончательная сборка (“*Msac_v3*”) получена расстановкой скаффолдов по хромосомам на основе выравнивания с хромосомами *Msi*. Геномную аннотацию выполнили с помощью программы AUGUSTUS (Stanke et al., 2004). Итоговая аннотация охватывает около 81 тыс. генов для сборки “*Msac_v2*” и около 68 тыс. для сборки “*Msac_v3*”. Доля мобильных элементов для полученной сборки составила 38.81 % (см. таблицу). Для генома *Msa* сборки “*Msac_v3*” полнота на основе анализа BUSCO составила 55.5–59.8 % (De Vega et al., 2021).

Геном *Mlu*

Геном *Mlu* был собран с применением нескольких технологий секвенирования и сборки, что обеспечило высокое качество представленности генома на хромосомном уровне (Miao et al., 2021). Для секвенирования была использована платформа Oxford Nanopore PromethION, позволявшая получить длинные прочтения ДНК общим размером 307.71 млрд п. н. с медианной длиной N50 32.21 тыс. п. н. Дополнительно использовали три библиотеки Illumina с разными размерами вставок, что обеспечило прочтения общей длиной 205.74 млрд п. н., из которых после фильтрации по качеству остались прочтения общим размером 172.52 млрд п. н. Для упорядочивания собранных фрагментов геномных последовательностей в хромосомы была применена технология высокопроизводительной фиксации хроматина (Hi-C).

Первичная сборка генома выполнена с помощью программы SMARTdenovo (Liu et al., 2021) и с использованием только длинных прочтений Nanopore. Размер первичной сборки составил 2.25 млрд п. н. с параметром N50 1.71 млн п. н. На финальном этапе сборки в анализ включили прочтения всех библиотек и данные Hi-C, что позволило получить 919 скаффолдов общим размером

Сравнительные характеристики сборок геномов у четырех видов *Miscanthus*

| Вид | Технология секвенирования | Размер сборки, млрд п. н. | N50, млн п. н. | GC-состав | Количество генов, кодирующих белки | BUSCO, % | Доля мобильных элементов, % |
|---------------------------------|--------------------------------------|---------------------------|----------------|-----------|------------------------------------|----------|-----------------------------|
| <i>Msa</i> (“ <i>Msac_v3</i> ”) | Illumina, Nextera | 2.074 | 0.0256 | 46.0 | 68 578 | 59.8 | 38.81 |
| <i>Mlu</i> | PromethION, Illumina, Hi-C | 2.074 | 113.5 | 45.5 | 68 328 | 97.4 | 64.39 |
| <i>Mfl</i> | PacBio, Illumina, 10x Genomics, Hi-C | 2.700 | 143 | 45.5 | 76 913 | 96.0 | 63.6 |
| <i>Msi</i> | Illumina, Nextera | 2.079 | 88.5 | 45.8 | 67 967 | 97.6 | 72.4 |

около 2.074 млрд п. н. (см. таблицу), из которых 94.3 % (примерно 1.96 млрд п. н.) размещено и ориентировано на 19 псевдохромосомах размером от 61.78 до 150.81 млн п. н.

Сравнение последовательностей контигов с последовательностями ВАС (bacterial artificial chromosome – искусственная хромосома на основе F-плазмиды), полученными методом секвенирования по Сэнгеру, показало очень высокое сходство на уровне 99 %. Выравнивание Illumina прочтений на собранный геном свидетельствовало о его высокой полноте и точности (99.8 %). Доля GC нуклеотидов в геноме составила около 45.5; 64.4 % генома были мобильные элементы (Miao et al., 2021). Общее количество предсказанных генов – 68328. Анализ набора белок-кодирующих генов с помощью BUSCO продемонстрировал полноту 97.4 % (см. таблицу). Эти исследователи провели анализ синтении полученной сборки *Mlu* с геномом сорго, что дало возможность выявить консервативные участки генома.

Геном *Mfl*

Для сборки генома *Mfl* использовали секвенирование с помощью платформ Illumina, PacBio, 10x Genomics; для упорядочения скаффолдов – библиотеку Hi-C (Zhang et al., 2021). В составе итоговой сборки обнаружено 19 псевдохромосом, покрывающих примерно 2.44 млрд п. н. (91 % генома), а общий размер полученного генома был 2.700 млрд п. н. при N50, равном 143 млн п. н. (см. таблицу). Качество финальной сборки подтверждено высокой степенью покрытия короткими чтениями и высокими показателями полноты состава белок-кодирующих генов BUSCO (96 %).

Геном *Mfl* отличается большой долей мобильных элементов (63.6 %, преимущественно LTR-ретротранспозоны). При анализе генома идентифицировано 76913 гена, из которых функционально аннотировано было 71 637 (91.1 %). Сравнение *Mfl* с другими злаковыми культурами, *Zea mays*, *Oryza sativa*, *Sorghum bicolor*, *S. spontaneum*, показало, что набор из более чем 13 тыс. семейств генов был общим для данных геномов злаковых. В свою очередь, 2219 семейств генов были уникальными для *Mfl*.

Геном *Msi*

Сборка генома *Msi* была проведена до уровня хромосом (Mitros et al., 2020). Общий размер генома диплоидного *Msi* составляет примерно 2.4–2.6 млрд п. н. Геномная сборка *Msi* выполнена с использованием комплексного подхода, включающего несколько методов секвенирования. Исходным материалом послужила дигаплоидная (DH1) линия *Msi*, которая является гомозиготной по генетическим маркерам. Для секвенирования применяли технологию Illumina HiSeq 2000, а также парные прочтения с длинной вставкой Nextera и фосмидные библиотеки на основе платформы Illumina MiSeq. Для улучшения сборки генома использовали библиотеки прочтений, полученные по технологии Hi-C и позволяющие установить трехмерные контакты между фрагментами хромосом в ядре. В итоге для ядерного генома получили последовательность размером 2.079 млрд п. н., параметр N50 для сборки составил 88.5 млн п. н. (см. таблицу). Помимо ядерного генома, в

рамках данного исследования производили сборку хлоропластного и митохондриального геномов.

Для предсказания белок-кодирующих генов применяли биоинформатические методы *ab initio* и данные транскриптомных библиотек RNA-seq. В этой работе транскриптомные данные включали 57 временных точек роста трех тканей *Msi* DH1, дополнительно использовали транскриптомные данные для гибрида *M×g*. В общей сложности это позволило предсказать 67967 (94.3 % локализовано на хромосомах) белок-кодирующих генов, из которых более 50000 подтверждено данными РНК-секвенирования. Доля повторенной ДНК для полученной сборки составила 72.4 % (см. таблицу). Оценка полноты аннотации с помощью метода BUSCO (Simão et al., 2015) показала, что 97.6 % генов *Embryophyta* представлено в сборке полностью (см. таблицу), еще 1 % – фрагментированно, 64.3 % из генов продублировано, что согласуется с палеотетраплоидной природой представителей рода *Miscanthus* (Mitros et al., 2020).

Полученные сборки геномов видов растений рода *Miscanthus* открыли возможности для глубокого изучения эволюции структуры геномов этих видов, определения консервативных и уникальных их фрагментов на основе сравнения геномных последовательностей с другими видами и между собой.

Сравнительный анализ секвенированных геномов *Msi* и сорго (Mitros et al., 2020) показал, что каждая хромосома сорго совпадает с парой хромосом *Msi*, за исключением лишь одной хромосомы мискантуса. Как выяснилось, эта хромосома соответствует слиянию двух хромосом сорго. При анализе генома *Msi* выявлена синтения между геномными последовательностями *Miscanthus* и *S. bicolor*. ДНК *Msi*, по-видимому, включает в себя ДНК, сходную с ДНК предка современного сорго, количество которой было удвоено при слиянии хромосом, поэтому род *Miscanthus* состоит из палеоаллополиплоидов (Ma et al., 2012; Mitros et al., 2020; Trieu et al., 2022).

Таким образом, в процессе эволюции до своей диверсификации, но после отделения от близкородственной кланды сахарного тростника, виды рода *Miscanthus* прошли этап тетраплоидизации предкового генома и обратное слияние хромосом (Swaminathan et al., 2012). Из-за диплоидизации у *Miscanthus* spp. есть две гомеологические хромосомы, которые являются высокосинтенными, что может обеспечивать функциональную избыточность между гомеологическими парами генов (Trieu et al., 2022).

Изучение структуры целевых генов на основе полногеномных сборок геномов

Полногеномная сборка позволяет с высокой полнотой и точностью идентифицировать набор генов, кодирующих белки у мискантуса, в том числе и генов, целевых для селекции, по наиболее важным биотехнологическим признакам.

В работе (Mitros et al., 2020), посвященной полногеномной сборке *Msi*, проведен анализ сезонной динамики экспрессии генов в листьях, стеблях и ризоме растений. Показано, что вариации между уровнями экспрессии генов в разных органах превышают сезонные. Тем не менее для

генов одной ткани сезонные изменения значимо влияли на изменение уровня экспрессии. Экспрессионные данные дали возможность выделить несколько функциональных кластеров генов: метаболизм азота; метаболизм аминокислот; гормональную регуляцию и передачу сигналов; гены, связанные с ответом на патогены; гены, вовлеченные в биосинтез крахмала и сахарозы; среди этих групп генов выделены ключевые на основании экспрессионных данных. Была реконструирована сеть сезонного потребления и утилизации нутриентов.

В работе по сборке генома *Msa* (De Vega et al., 2021) реконструированные последовательности белок-кодирующих генов позволили провести поиск ортологов у вида *Msi*, а также других видов растений (щетинник итальянский *Setaria italica*, сорго *S. bicolor*, кукуруза *Z. mays*, просо *P. virgatum*).

В работе по реконструкции генома *Mfl* (Zhang et al., 2021) большое внимание уделено изучению структуры генов биосинтеза целлюлозы – целлюлозо-синтаз. Внутри группы этих ферментов на основе поиска ортологов с учетом синтении геномов как мискантусов, так и риса, сорго и сахарного тростника было выделено несколько функциональных кластеров, происхождение которых связано с событиями дупликации и экспансии этого семейства у мискантусов.

В работе по сборке генома *Mlu* (Miao et al., 2021) в фокусе исследования белок-кодирующих генов проведен анализ функциональной аннотации, закономерности экспансии и сокращения генных семейств. Доля генных семейств, подверженных экспансии, превысила почти в 3 раза число семейств с потерями генов (9509 против 3228). 211 генных семейств демонстрировали быструю экспансию у *Mlu*. К их числу относились гены устойчивости к патогенам (содержащие NB-ARC домен), связанные с функцией ингибирования ксиланазы, гены ответа на солевой стресс, цитохромы P450, терпен-синтазы и ряд других.

Отдельный анализ посвящен генам пути C4 фотосинтеза, идентифицированным на основе ортологии с генами сорго, число их составило 55. Большинство этих генов у *Mlu* подверглось экспансии за счет проксимальных, тандемных и сегментных геномных дупликаций. В результате число их оказалось почти вдвое больше, чем у сорго.

Заключение

Высокий биотехнологический потенциал для хозяйственной деятельности человека многолетних трав рода *Miscanthus*, их широкие способности к адаптациям и сохранению высокой продуктивности биомассы в условиях неблагоприятного действия абиотических и биотических факторов – все это делает их ценным объектом для селекции и промышленного использования. В основе адаптивного потенциала растений рода *Miscanthus* (*Msi*, *Msa*, *Mlu* и *Mfl*) лежат консервативные и видоспецифические особенности организации геномов. В то же время гибрид $M \times g$, основанный на скрещивании *Msa* и *Msi*, характеризуется стерильностью семян и крайне низким генетическим разнообразием, что делает его уязвимым к болезням. Для преодоления этого ограничения в селекции мискантусов можно рекомендовать работу с различными гибридами.

Современные технологии полногеномного генотипирования, секвенирования, сборки генома, биоинформатики предоставляют возможности для глубокого изучения генетического разнообразия представителей рода *Miscanthus*, структуры геномов и набора генов. Это позволяет обнаружить механизмы генетического контроля признаков, которые являются ключевыми для промышленного потенциала данного растения. Полный набор генов мискантусов дает возможность реконструировать генные сети и метаболические пути, изучать влияние генетической изменчивости на функционирование ключевых молекулярных и физиологических процессов растения. Подобные исследования с использованием более широкого набора секвенированных геномов сформируют основу для целенаправленной селекции мискантусов.

Список литературы / References

- Andrić S., Knežević G., Maletić S., Rončević S., Isakovski M.K., Zermanski T., Beljin J. An experimental assessment of *Miscanthus* × *giganteus* for landfill leachate treatment: a case study of the grebača landfill in obrenovac. *Processes*. 2025;13(3):768. doi 10.3390/pr13030768
- Brosse N., Dufour A., Meng X.Z., Sun Q.N., Ragauskas A. *Miscanthus*: a fast-growing crop for biofuels and chemicals production. *Biofuels Bioprod Biorefin*. 2012;6(5):580-598. doi 10.1002/bbb.1353
- Cappelletto P., Mongardini F., Barberi B., Sannibale M., Brizzi M., Pignatelli V. Papermaking pulps from the fibrous fraction of *Miscanthus* × *giganteus*. *Ind Crop Prod*. 2000;11(2-3):205-210. doi 10.1016/S0926-6690(99)00051-5
- Chen Y.X., Yu Q. Surface modification of miscanthus fiber with hydrophobic silica aerogel for high performance bio-lightweight concrete. *Constr Build Mater*. 2024;411:134478. doi 10.1016/j.conbuildmat.2023.134478
- Chen Z., He Y., Iqbal Y., Shi Y., Huang H., Yi Z. Investigation of genetic relationships within three *Miscanthus* species using SNP markers identified with SLAF-seq. *BMC Genomics*. 2022;23(1):43. doi 10.1186/s12864-021-08277-8
- Cichorz S., Goška M., Litwiniec A. *Miscanthus*: genetic diversity and genotype identification using ISSR and RAPD markers. *Mol Biotechnol*. 2014;56(10):911-924. doi 10.1007/s12033-014-9770-0
- Clark L.V., Stewart J.R., Nishiwaki A., Toma Y., Kjeldsen J.B., Jørgensen U., Zhao H., Peng J., Yoo J.H., Heo K., Yu C.Y., Yamada T., Sacks E.J. Genetic structure of *Miscanthus sinensis* and *Miscanthus sacchariflorus* in Japan indicates a gradient of bidirectional but asymmetric introgression. *J Exp Bot*. 2015;66(14):4213-4225. doi 10.1093/jxb/eru511
- Clark L.V., Jin X., Petersen K.K., Anzoua K.G., Bagmet L., Chebukin P., Deuter M., ... Yamada T., Yoo J.H., Yu C.Y., Long S.P., Sacks E.J. Population structure of *Miscanthus sacchariflorus* reveals two major polyploidization events, tetraploid-mediated unidirectional introgression from diploid *M. sinensis*, and diversity centred around the Yellow Sea. *Ann Bot*. 2019;124(4):731-748. doi 10.1093/aob/mcy161
- Clifton-Brown J., Hastings A., Mos M., McCalmont J.P., Ashman C., Awtycarroll D., Flavell R. Progress in upscaling *Miscanthus* biomass production for the European bio-economy with seed-based hybrids. *Glob Change Biol Bioenergy*. 2017;9(1):6-17. doi 10.1111/gcbb.12357
- Debode J., De Tender C., Cremelie P., Lee A.S., Kyndt T., Muylle H., De Swaef T., Vandecasteele B. Trichoderma-inoculated miscanthus straw can replace peat in strawberry cultivation, with beneficial effects on disease control. *Front Plant Sci*. 2018;9:213. doi 10.3389/fpls.2018.00213
- De Vega J., Donnison I., Dyer S., Farrar K. Draft genome assembly of the biofuel grass crop *Miscanthus sacchariflorus* [version 1; peer review: 2 approved]. *F1000Res*. 2021;10:29. doi 10.12688/f1000research.44714.1

- Dorogina O.V., Kuban I.N., Zueva G.A., Zhmud E.V., Vasilyeva O.Yu. Morphological variability and genetic structure of *Miscanthus sinensis* (Poaceae) cultivated in the forest-steppe of Western Siberia. *Vavilov J Genet Breed.* 2025;29(2):210-218. doi 10.18699/vjgb-25-24
- Grzegórska A., Czaplicka N., Antonkiewicz J., Rybarczyk P., Baran A., Dobrzyński K., Zabrocki D., Rogala A. Remediation of soils on municipal rendering plant territories using *Miscanthus × giganteus*. *Environ Sci Pollut Res Int.* 2023;30(9):22305-22318. doi 10.1007/s11356-022-23724-z
- Hodkinson T.R., Klaas M., Jones M.B., Prickett R., Barth S. *Miscanthus*: a case study for the utilization of natural genetic variation. *Plant Genet Resour.* 2015;13(3):219-237. doi 10.1017/S147926211400094X
- Jury C., Thomas H.L., Carrère H. Life cycle assessment of two alkaline pretreatments of sorghum and miscanthus and of their batch co-digestion with cow manure. *BioEnergy Res.* 2022;15:810-833. doi 10.1007/s12155-021-10369-y
- Li S.-S., Zhou H.-F., Chen W.-L., Yan J., Cai Z., Wei R.-X., Chen C.-H., Han B., Li J.-Q., Sang T., Ge S. Population genetics and evolutionary history of *Miscanthus* species in China. *J Syst Evol.* 2019;57(5):530-542. doi 10.1111/jse.12497
- Li W., Ciais P., Makowski D., Peng S. A global yield dataset for major lignocellulosic bioenergy crops based on field measurements. *Sci Data.* 2018;5:180169. doi 10.1038/sdata.2018.169
- Liu H., Wu S., Li A., Ruan J. SMARTdenovo: a de novo assembler using long noisy reads. *GigaByte.* 2021;2021:gigabyte15. doi 10.46471/gigabyte.15
- Ma X.-F., Jensen E., Alexandrov N., Troukhan M., Zhang L., Thomas-Jones S., Farrar K., Clifton-Brown J., Donnison I., Swaller T., Flavell R. High resolution genetic mapping by genome sequencing reveals genome duplication and tetraploid genetic structure of the diploid *Miscanthus sinensis*. *PLoS One.* 2012;7(3):e33821. doi 10.1371/journal.pone.0033821
- Mamirova A., Pidlisnyuk V., Amirbekov A., Ševců A., Nurzhanova A. Phytoremediation potential of *Miscanthus sinensis* And. in organochlorine pesticides contaminated soil amended by Tween 20 and Activated carbon. *Environ Sci Pollut Res Int.* 2021;28(13):16092-16106. doi 10.1007/s11356-020-11609-y
- Miao J., Feng Q., Li Y., Zhao Q., Zhou C., Lu H., Fan D., ... Huang T., Li L., Huang X., Sang T., Han B. Chromosome-scale assembly and analysis of biomass crop *Miscanthus lutarioriparius* genome. *Nat Commun.* 2021;12(1):2458. doi 10.1038/s41467-021-22738-4
- Mironova G.F., Budaeva V.V., Skiba E.A., Gismatulina Y.A., Kashcheyeva E.I., Sakovich G.V. Recent advances in *Miscanthus* macromolecule conversion: a brief overview. *Int J Mol Sci.* 2023;24(16):13001. doi 10.3390/ijms241613001
- Mitros T., Session A.M., James B.T., Wu G.A., Belaffif M.B., Clark L.V., Shu S., ... Hudson M.E., Sacks E.J., Moose S.P., Swaminathan K., Rokhsar D.S. Genome biology of the paleotetraploid perennial biomass crop *Miscanthus*. *Nat Commun.* 2020;11(1):5442. doi 10.1038/s41467-020-18923-6
- Nagel K., Hoilett N.O., Mottaleb M.A., Meziani M.J., Wistrom J., Belamy M. Physicochemical characteristics of biochars derived from corn, hardwood, miscanthus, and horse manure biomasses. *Commun Soil Sci Plant Anal.* 2019;50(8):987-1002. doi 10.1080/00103624.2019.1594881
- Nie G., Zhang X.Q., Huang L.K., Xu W.Z., Wang J.P., Zhang Y.W., Ma X., Yan Y.H., Yan H.D. Genetic variability and population structure of the potential bioenergy crop *Miscanthus sinensis* (Poaceae) in southwest china based on SRAP markers. *Molecules.* 2014;19(8):12881-12897. doi 10.3390/molecules190812881
- Nsanganwimana F., Al Souki K.S., Waterlot C., Douay F., Pelfrène A., Ridošková A., Louvel B., Pourrut B. Potentials of *Miscanthus × giganteus* for phytostabilization of trace element-contaminated soils: ex situ experiment. *Ecotoxicol Environ Saf.* 2021;214:112125. doi 10.1016/j.ecoenv.2021.112125
- Rayburn A.L., Crawford J., Rayburn C.M., Juvik J.A. Genome size of three *Miscanthus* species. *Plant Mol Biol Rep.* 2009;27:184-188. doi 10.1007/s11105-008-0070-3
- Sanford G.R., Oates L.G., Jasrotia P., Thelen K.D., Robertson G.P., Jackson R.D. Comparative productivity of alternative cellulosic energy cropping systems in the North Central USA. *Agric Ecosyst Environ.* 2016;216:344-355. doi 10.1016/j.agee.2015.10.018
- Sang T., Zhu W. China's bioenergy potential. *Glob Change Biol Bioenergy.* 2011;3(2):79-90. doi 10.1111/j.1757-1707.2010.01064.x
- Schäfer J., Sattler M., Iqbal Y., Lewandowski I., Bunzel M. Characterization of *Miscanthus* cell wall polymers. *Glob Change Biol Bioenergy.* 2019;11(1):191-205. doi 10.1111/gcbb.12538
- Shavyrkina N.A., Budaeva V.V., Skiba E.A., Gismatulina Y.A., Sakovich G.V. Review of current prospects for using miscanthus-based polymers. *Polymers.* 2023;15(14):3097. doi 10.3390/polym15143097
- Simão F.A., Waterhouse R.M., Ioannidis P., Kriventseva E.V., Zdobnov E.M. BUSCO: assessing genome assembly and annotation completeness with single-copy orthologs. *Bioinformatics.* 2015;31(19):3210-3212. doi 10.1093/bioinformatics/btv351
- Simpson J.T., Wong K., Jackman S.D., Schein J.E., Jones S.J.M., Birol I. ABySS: a parallel assembler for short read sequence data. *Genome Res.* 2009;19(6):1117-1123. doi 10.1101/gr.089532.108
- Stanke M., Steinkamp R., Waack S., Morgenstern B. AUGUSTUS: a web server for gene finding in eukaryotes. *Nucleic Acids Res.* 2004;32:W309-W312. doi 10.1093/nar/gkh379
- Sun Q., Lin Q., Yi Z.L., Yang Z.R., Zhou F.S. A taxonomic revision of *Miscanthus* s.l. (Poaceae) from China. *Bot J Linn Soc.* 2010;164(2):178-220. doi 10.1111/j.1095-8339.2010.01082.x
- Swaminathan K., Chae W.B., Mitros T., Varala K., Xie L., Barling A., Glowacka K., Hall M., Jezowski S., Ming R., Hudson M., Juvik J.A., Rokhsar D.S., Moose S.P. A framework genetic map for *Miscanthus sinensis* from RNAseq-based markers shows recent tetraploidy. *BMC Genomics.* 2012;13:142. doi 10.1186/1471-2164-13-142
- Técher D., Martinez-Chois C., Laval-Gilly P., Henry S., Bennisroune A., D'Innocenzo M., Falla J. Assessment of *Miscanthus × giganteus* for rhizoremediation of long term PAH contaminated soils. *Appl Soil Ecol.* 2012;62:42-49. doi 10.1016/j.apsoil.2012.07.009
- Trieu A., Belaffif M.B., Hirannaiah P., Manjunatha S., Wood R., Bathula Y., Billingsley R.L., Arpan A., Sacks E.J., Clemente T.E., Moose S.P., Reichert N.A., Swaminathan K. Transformation and gene editing in the bioenergy grass *Miscanthus*. *Biotechnol Biofuels Bioprod.* 2022;15:148. doi 10.1186/s13068-022-02241-8
- Van Weyenberg S., Ulens T., de Reu K., Zwervaegher I., Demeyer P., Plum Y. Feasibility of *Miscanthus* as alternative bedding for dairy cows. *Vet Med.* 2016;60(3):121-132. doi 10.17221/8059-VETMED
- Wang C., Kong Y., Hu R., Zhou G. *Miscanthus*: a fast-growing crop for environmental remediation and biofuel production. *Glob Change Biol Bioenergy.* 2021;13(1):58-69. doi 10.1111/gcbb.12761
- Yan H., Zhang X., Fu C., Huang L., Yin G., Nie G., Liu W., Chen T., Lee S., Ma X., Peng Y., Yan Y., Ling Y., Liu W. Chloroplast DNA variation and genetic structure of *Miscanthus sinensis* in southwest China. *Biochem Syst Ecol.* 2015;58:132-138. doi 10.1016/j.bse.2014.11.007
- Yang Y., Saand M.A., Huang L., Abdelaal W.B., Zhang J., Wu Y., Li J., Sirohi M.H., Wang F. Applications of multi-omics technologies for crop improvement. *Front Plant Sci.* 2021;12:563953. doi 10.3389/fpls.2021.563953
- Zhang G., Ge C., Xu P., Wang S., Cheng S., Han Y., Wang Y., ... Ming R., Dong S., Ma J., Zhang X., Chen C. The reference genome of *Miscanthus floridulus* illuminates the evolution of Saccharinae. *Nat Plants.* 2021;7(5):608-618. doi 10.1038/s41477-021-00908-y
- Zhao H., Wang B., He J., Yang J., Pan L., Sun D., Peng J. Genetic diversity and population structure of *Miscanthus sinensis* germplasm in China. *PLoS One.* 2013;8(10):e75672. doi 10.1371/journal.pone.0075672

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 17.11.2025. После доработки 15.01.2026. Принята к публикации 16.02.2026.