Вавиловский журнал генетики и селекции
Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2026;30(7):1119-1130

doi 10.18699/vjgb-26-113

Хемотаксономическое исследование представителей триб Maleae и Amygdaleae (Rosaceae) на основе анализа липофильных метаболитов

А.Р. Васильева [1], Н.М. Слынько [1], С.В. Асбаганов [2], А.В. Локтева [2], Л.Е. Татарова [1], Л.В. Куйбида [3], С.Е. Пельтек [1]

[1] Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
[2] Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
[3] Институт химической кинетики и горения им. В.В. Воеводского Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
asya_sr@mail.ru

Аннотация. Степень соответствия признаков вторичного метаболизма филогенетической структуре и таксономический уровень, на котором эти признаки информативны, остаются открытым вопросом хемотаксономии как вспомогательного метода классификации растений. Современные инструментальные методы анализа создают эмпирическую основу для понимания пространственной и временно́й изменчивости комплексов вторичных метаболитов; накопление таких данных позволит выделять эволюционно информативные хемотаксономические маркеры. В настоящей работе проведено сравнительное хемотаксономическое исследование представителей триб Maleae и Amygdaleae семейства Rosaceae на основе анализа липофильных метаболитов коры. В качестве объектов использованы виды, сорта и гибриды родов *Sorbus*, *Aronia*, *Crataegus*, *Cotoneaster*, *Amelanchier*, *Malus* и *Prunus*, выращенные в сходных условиях коллекции Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. Анализ экстрактов коры выполнен методом двумерной газовой хроматографии с времяпролетной масс-спектрометрией (ГХ×ГХ-МС). Аннотированные соединения, относящиеся к вторичным метаболитам растений, были сгруппированы по алкановому, немевалонатному, шикиматному и цианогенному путям биосинтеза на основе данных KEGG и структурной аналогии. Для статистической обработки использовали PCA-анализ и однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). В работе проанализировано химическое разнообразие коры плодово-ягодных растений семейства Rosaceae с точки зрения применимости вторичных метаболитов в качестве хемотаксономических признаков. Установлены межтрибальные различия по относительным уровням метаболитов шикиматного ($p = 0.0018$) и немевалонатного ($p = 0.0003$) путей. В трибе Amygdaleae кластерная структура отражает субродовой уровень: подрод *Padus* характеризуется цианогенной стратегией, подроды *Cerasus* и *Prunus* s. str. – шикиматной. У внутриродовых гибридов нижнюю границу разрешающей способности используемого подхода устанавливает расщепление вида на два контрастных хемотипа: у *S. aucuparia* – цианогенный и фитостероловый (лупеоловый), различающиеся доминирующим путем; у *S. commixta* – два цианогенных хемотипа, различающихся вкладом алканового пути (цианогенно-алкановый у типовой формы и собственно цианогенный у var. *rufoferruginea*). Профили межродовых гибридов интерпретируются в рамках категорий наследования вторичного метаболизма, описанных для гибридов растений.

Ключевые слова: хемотаксономия; вторичные метаболиты; Rosaceae; трибы Maleae и Amygdaleae; липофильные соединения; метаболические профили; ГХ×ГХ-МС; PCA анализ

Для цитирования: Васильева А.Р., Слынько Н.М., Асбаганов С.В., Локтева А.В., Татарова Л.Е., Куйбида Л.В., Пельтек С.Е. Хемотаксономическое исследование представителей триб Maleae и Amygdaleae (Rosaceae) на основе анализа липофильных метаболитов. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2026;30(7):1119-1130. doi 10.18699/vjgb-26-113

Финансирование. Работа выполнена при поддержке проекта № FWNR-2026-0031. Использован растительный материал коллекции USU_440534, при поддержке проекта ЦСБС СО РАН № 126021217214-9.

Chemotaxonomic study of representatives of the Maleae and Amygdaleae tribes (Rosaceae) based on the analysis of lipophilic metabolites

A.R. Vasilieva [1], N.M. Slynko [1], S.V. Asbaganov [2], A.V. Lokteva [2], L.E. Tatarova [1], L.V. Kuibida [3], S.E. Peltek [1]

[1] Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
[2] Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
[3] Voevodsky Institute of Chemical Kinetics and Combustion of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
asya_sr@mail.ru

© Васильева А.Р., Слынько Н.М., Асбаганов С.В., Локтева А.В., Татарова Л.Е., Куйбида Л.В., Пельтек С.Е., 2026
Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

Abstract. The degree to which secondary metabolite traits correspond to phylogenetic structure, as well as the taxonomic level at which these traits are informative, remain open questions in chemotaxonomy as an auxiliary method of plant classification. Modern instrumental analysis techniques provide an empirical basis for understanding the spatial and temporal variability of secondary metabolite profiles; the accumulation of such data will enable the identification of evolutionarily informative chemotaxonomic markers. This study presents a comparative chemotaxonomic analysis of representatives from the tribes Maleae and Amygdaleae (family Rosaceae) based on the analysis of lipophilic metabolites in the bark. The study utilized species, cultivars, and hybrids from the genera *Sorbus*, *Aronia*, *Crataegus*, *Cotoneaster*, *Amelanchier*, *Malus*, and *Prunus*, all cultivated under similar conditions in the collection of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS. Bark extracts were analyzed using two-dimensional gas chromatography–time-of-flight mass spectrometry (GC×GC-MS). The identified compounds – classified as plant secondary metabolites – were grouped according to the alkane, non-mevalonate, shikimate, and cyanogenic biosynthetic pathways based on KEGG data and structural analogy. Statistical analysis involved principal component analysis (PCA) and one-way analysis of variance (ANOVA). This study analyzes the chemical diversity of the bark of fruit and berry plants in the Rosaceae family, evaluating the potential of secondary metabolites to serve as chemotaxonomic markers. Differences between tribes were identified regarding the relative levels of metabolites derived from the shikimate ($p = 0.0018$) and non-mevalonate ($p = 0.0003$) pathways. Within the tribe Amygdaleae, the cluster structure reflects the subgeneric level: the subgenus *Padus* is characterized by a cyanogenic strategy, whereas the subgenera *Cerasus* and *Prunus* s. str. exhibit a shikimate-based strategy. For interspecific hybrids, the lower limit of the approach's resolution is defined by the species' segregation into two contrasting chemotypes: in *S. aucuparia*, these are cyanogenic and phytosterol (lupeol) types, distinguished by their dominant pathway; in *S. commixta*, there are two cyanogenic chemotypes differing in the contribution of the alkane pathway (a cyanogenic-alkane type in the typical form and a strictly cyanogenic type in var. *rufoferruginea*). Profiles of intergeneric hybrids are interpreted within the framework of secondary metabolism inheritance patterns described for plant hybrids.

Key words: chemotaxonomy; secondary metabolites; Rosaceae; Maleae; Amygdaleae; taxonomic coherence; metabolic profiling; GC×GC-MS; PCA

For citation: Vasilieva A.R., Slynko N.M., Asbaganov S.V., Lokteva A.V., Tatarova L.E., Kuibida L.V., Peltek S.E. Chemotaxonomic study of representatives of the Maleae and Amygdaleae tribes (Rosaceae) based on the analysis of lipophilic metabolites. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov J Genet Breed*. 2026;30(7):1119-1130. doi 10.18699/vjgb-26-113

Введение

Изменчивость состава вторичных метаболитов растений – важный объект хемотаксономии, позволяющий выявлять как внутривидовые различия, так и эволюционные связи между таксонами. В нашей предыдущей работе (Vasilieva et al., 2023) был выполнен анализ метаболического разнообразия внутри одной популяции *Sorbus aucuparia* L., что позволило охарактеризовать уровень внутрипопуляционной изменчивости вторичного метаболизма. Данное исследование представляет собой логическое продолжение вышеупомянутой работы.

К настоящему времени известно много исследований химического состава растений семейства Rosaceae. Как правило, эти исследования проводились на экстрактах и эфирных маслах листьев и органов размножения (семена и цветки), реже использовались древесина, кора и корни (Растительные ресурсы СССР…, 1987; Растительные ресурсы России…, 2010). Общим недостатком этих работ для рассмотрения межвидовых закономерностей являются отсутствие стандартизации отбора проб, их обработки, получение результатов и их интерпретация. При этом многие авторы были сосредоточены на изучении отдельных химических классов соединений, например (Bräunlich et al., 2013). Прямое сопоставление данных по этим работам существенно ограничено различием протоколов отбора и подготовки проб, аналитических методов и подходов к интерпретации.

Исходя из вышеперечисленного актуально сравнивать химические составы вторичных метаболитов растений, принадлежащих к разным, но родственным видам, выращенным в тождественных условиях. В настоящей работе в качестве объекта исследования была выбрана кора деревьев, менее других частей растения подверженная сезонным изменениям (Лархер, 1978) и содержащая наиболее широкий спектр вторичных метаболитов (Vasilieva et al., 2023; Васильева и др., 2026). Этот орган растения редко используется как источник вторичных метаболитов при их изучении.

Трибы Maleae и Amygdaleae семейства Rosaceae представляют близкие эволюционные линии. Их сопоставление интересно для оценки степени согласованности химических и морфологических характеристик при таксономическом анализе. Дополнительным преимуществом выбранных объектов является возможность их исследования в сходных условиях произрастания на территории питомника Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО РАН, что позволяет минимизировать влияние внешних факторов на формирование метаболических профилей.

Цель работы – изучение состава вторичных метаболитов в экстрактах коры различных видов триб Maleae и Amygdaleae семейства Rosaceae; группировка идентифицированных метаболитов по метаболическим путям их биосинтеза, проведение статистического анализа полученных данных для установления соответствия преобладающих метаболических путей и видовой принадлежности растений.

В качестве объектов исследования используются виды и гибриды родов *Aronia* Medik., *Amelanchier* Medik., *Cotoneaster* Medik., *Crataegus* L., *Malus* Mill., *Sorbus* L.

Таблица 1. Параметры и настройки системы Pegasus BT 4D, используемые для анализа образцов

Ввод пробы	1 мкл, деление потока 1:10, 250 °C
Газ-носитель, поток	He 1.4 мл/мин, постоянный поток
Первая колонка	Rxi-5MS, 30 м × 0.25 мм × 0.25 мкм (Restek)
Вторая колонка	Rxi-17Sil MS, 2.00 м × 0.25 мм × 0.25 мкм (Restek)
Температурная программа	50 °C (1 мин); 5 °C/мин до 150 °C: 10 °C/мин до 250 °C: 20 °C/мин до 280 °C (40 мин): температура первого нагревателя поддерживается +5 °C относительно второго
Модуляция	12 с с поддержанием температуры +15 °C относительно второго нагревателя
Температура трансферной линии	250 °C
Температура ионного источника	280 °C
Диапазон масс (m/z)	40–800

трибы Maleae в сравнении с представителями рода *Prunus* L. трибы Amygdaleae, что позволяет оценить степень их химической дивергенции в сравнении с филогенетической классификацией.

Материалы и методы

Растительный материал. Образцы выбранных для исследования деревьев семейства Rosaceae отбирали в апреле–мае 2024 г. Все растения находились в конечной стадии распускания почек (развертывание листьев). Ветки диаметром 0.6–0.8 см срезали с дистальных частей нижних скелетных ветвей отдельного дерева, затем с них снимали перидермальный слой. Наименование, таксономия и географическое положение собранных образцов приведены в табл. S1[1]. В работе использовали материалы биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН «Коллекция живых растений в открытом и закрытом грунте», № USU 440534. В колонке «гибрид» под значением «гибрид» учитываются также предполагаемые межродовые гибриды (×*Sorbocotoneaster* Pojark.). Принадлежность к хемотипу указана в колонке «хемотип». Для выбора хемотипов рябины *S. aucuparia* использовали данные предыдущих работ по анализу метаболитов (Vasilieva et al., 2023; Васильева и др., 2026), которые были экспериментально подтверждены в текущей работе.

Реактивы и растворители. В экспериментах применяли реактивы и растворители Sigma-Aldrich, Inc. (Штайнхайм, Германия), чистотой для ГХ-МС. Лупеол, лупенон, бетулин и бетулиновый альдегид (стандарты) предоставлены отделом медицинской химии Новосибирского института органической химии им. Н.Н. Ворожцова СО РАН (Россия). В качестве стандартов были взяты сирингол, эвгенол, ванилин, бензальдегид, бензойная кислота, фенол, 4-аллилсирингол, пруназин, амигдалин (Sigma-Aldrich).

Выделение метаболитов, обнаружение методом ГХ×ГХ-МС, обработка и аннотирование данных. Идентификация экстрактивных соединений: 1.0 г свежесобранного материала экстрагировали 10 мл этилацетата в колбе при комнатной температуре в течение 48 ч (стационарная инкубация с периодическим перемешиванием). Экстракт пропускали через стеклянный фильтр Шотта с пористостью 10–16 мкм. Затем упаривали досуха и растворяли в 1.2 мл этилацетата и вновь фильтровали. 1 мкл приготовленного экстракта каждого образца вводили в инжектор газового хроматографа. Все эксперименты выполняли в трех повторах (от трех растений).

Анализ образцов в двумерном режиме проводили на приборе Pegasus BT 4D (двумерный газовый хроматограф Agilent Technologies 7890B, сопряженный с времяпролетным масс-спектрометром LECO) с настройками, представленными в табл. 1.

Специфичность (селективность) определяли следующим образом: растворитель в качестве холостого контроля анализировали для подтверждения отсутствия ложных пиков в целевом диапазоне времен удерживания. Полученные хроматограммы обрабатывали с помощью программного обеспечения LECO ChromaTOF, которое осуществляет поиск и сравнение выбранных масс-спектров с электронными базами данных NIST (Mass Spectral Search Program for the NIST/EPA/NIH Mass Spectral Library Version 3.0a).

Условия проведения анализа в одномерном режиме: хроматограф Agilent Technologies 6890 с масс-спектрофотометрическим детектором 5973; капиллярная хроматографическая колонка DB-1 J&W с внутренним диаметром 0.25 мм и длиной 30 м; скорость потока газа-носителя (гелия) 1.0 мл/мин; температура нагревателя для ввода пробы 250 °C; температура термостата программировалась от 50 до 250 °C со скоростью 25 °C/мин. Ввод пробы в хроматографическую колонку осуществлялся без разделения потока.

Индексы удерживания (RI) определяли по хроматографическим данным смеси стандартов (гомологичных линейных алканов (C8–C40)) и рассчитывали по временам удерживания пиков в соответствии с рекомендациями (Van Den Dool, Kratz, 1963). Пики интегрировали как в режиме сканирования с измерением суммарного ионного тока в диапазоне масс 10–800 Да, так и в режиме селективного сканирования ионов, соответствующих m/z значению характеристического иона, который, как правило, имеет наибольшую интенсивность (Qm). Углеводы не учитывали, если пики находились в диапазонах: для пентоз – RI = 1426–1515, для метилгексоз, образующихся при экс-

[1] Табл. S1– S4 и рис. S1–S4 Приложения см. по адресу: https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2026-30/appx50.pdf

тракции метанолом, – 1559–1752, для сорбита – 1826–2036. Как продукт возможной термической дегидратации углеводов был также проигнорирован пик, отнесенный к дигидро-3-метилен-5-метил-2-фуранону (RI = 1033), который присутствовал практически на всех хроматограммах. Известно, что на хроматограммах экстрактов сырых плодов *Crataegus pinnatifida* Bunge пик, соответствующий этому соединению, отсутствует, тогда как в экстрактах обжаренных плодов он заметен (Zhong et al., 2015).

В некоторых случаях использовали тривиальные названия, совпадающие с обозначениями, принятыми в библиотеке спектров. Аннотирование соединений для отнесения к тому или иному пути биосинтеза проводили на основе наличия характеристических пиков в масс-спектрах.

Статистические методы. В работе (Vasilieva et al., 2023) для статистической обработки были взяты данные, объединенные по специфическим метаболическим путям. В настоящей работе реализован аналогичный подход, в частности метод главных компонент (PCA). В качестве переменных PCA рассматривали суммарные значения – суммы относительных содержаний (площадей пиков) всех аннотированных компонентов, отнесенных к каждому из четырех биосинтетических путей. Численные значения переменных для каждого образца приведены в табл. S2 и S3. По результатам обработки PCA были рассчитаны собственные значения и вариации (в %) первых главных компонент (PC1 и PC2) для представителей триб Maleae и Amygdaleae. Индексы сходства оценивали по методу Брея–Кертиса.

Однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) выполнен в программе Past 4, версия 4.11 (Hammer et al., 2001).

Результаты и обсуждение

На основе анализа масс-спектров было аннотировано 1269 соединений. Для статистической обработки выбирали соединения, которые по базам данных PubChem (https://pubchem.ncbi.nlm.nih.gov) и Human Metabolome Database v5.0 (https://www.hmdb.ca) имеют растительное происхождение. Соединения, идентифицированные как антропогенные (всего 10), включая синтетические антиокислители, пластификаторы и поверхностно-активные вещества (например, 2,5-ди-*трет*-бутил-*п*-бензохинон (RI = 1468), 3-*трет*-бутил-4-гидроксианизол (RI = 1541), н-додецилакрилат (RI = 1676), дибутилфталат (RI = 1932), бис(2-этилгексил)фумарат (RI = 2207) и ди-(2-этилгексил) фталат (RI = 2511)), были исключены.

Отобранные соединения классифицированы по путям их биосинтеза (алкановый, немевалонатный, шикиматный и цианогенный) в соответствии с данными таблиц KEGG (https://www.kegg.jp/kegg/pathway.html) и по аналогии. Объединение соединений по метаболическим путям позволяет минимизировать влияние артефактов, возникающих при обработке образцов, например, образование бензальдегида из пруназина и самбунигрина при дезинтеграции коры, а также этерификацию карбоновых кислот растворителем. Шикиматный путь был условно разделен на две ветви: собственно шикиматную и цианогенную. Такое разделение обусловлено как различиями в конечных продуктах (например, фенольные соединения против цианогенных гликозидов), так и различиями в регуляции и физиологической роли. Хотя оба пути происходят из общих предшественников, цианогенные соединения, включая пруназин, самбунигрин и бензальдегид, обладают четкой экологической и защитной функцией (химическая защита от фитофагов), тогда как основная масса фенолов шикиматного происхождения выполняет антиоксидантную и сигнальную роль. Такое функциональное различие оправдывает отдельный статистический учет этих путей при сравнении метаболических профилей, особенно в контексте возможного влияния гибридизации и адаптации к стрессовым условиям. Относительные содержания компонентов каждого из путей были просуммированы и сведены в табл. S2 и S3. Таблица S4 иллюстрирует компонентный состав каждого из путей. В нее включен список аннотированных соединений, площадь хроматографического пика которых не ниже $1 \cdot 10^8$ (приблизительно 1 % от суммы площадей аннотированных соединений) хотя бы в одном образце.

Алкановый путь представлен линейными и разветвленными алканами, алкенами, алканолами, насыщенными и ненасыщенными карбоновыми (жирными) кислотами и их эфирами. Пример хроматограммы образца, в котором доминируют соединения алканового пути биосинтеза, приведен на рис. S1. В шикиматный путь включили фенолы и их производные, а также флавоноиды. Флавоноиды включены условно – по общему предшественнику, фенилаланину; их скелет формируется через фенилпропаноидно-поликетидный путь. К цианогенному пути отнесли все соединения, связанные с биосинтезом и метаболизмом пруназина. Примеры хроматограмм образцов с преобладанием шикиматного и цианогенного путей представлены на рис. S2 и S3 соответственно. Немевалонатный путь включает соединения, содержащие элементы регулярной изопреновой структуры и их производные. Пример хроматограммы образца, в котором превалируют соединения немевалонатного пути, приведен на рис. S4.

Статистическую обработку проводили для данных каждой из триб отдельно на плоскости первых двух главных компонент.

Биплот PCA для образцов трибы Maleae, отражающий дисперсию в зависимости от содержания в них соединений, относящихся к конкретному метаболическому пути биосинтеза, представлен на рис. 1.

В зоне отрицательных значений расположена группа образцов (выделена красным), включающая *Aronia mitschurinii* A.K. Skvortsov & Maitul. и ее гибрид, цианогенный хемотип *Sorbus aucuparia* subsp. *sibirica* (Hedl.) Krylov (Vasilieva et al., 2023) и *Sorbus commixta* var. *rufoferruginea* Shirai ex C.K. Schneid., метаболический профиль которых определяет цианогенный путь. При этом в *Aronia* и ее гибриде преобладает бензальдегид, а в остальных представителях этой группы содержание бензальдегида и пруназина сопоставимо, что может свидетельствовать о большем

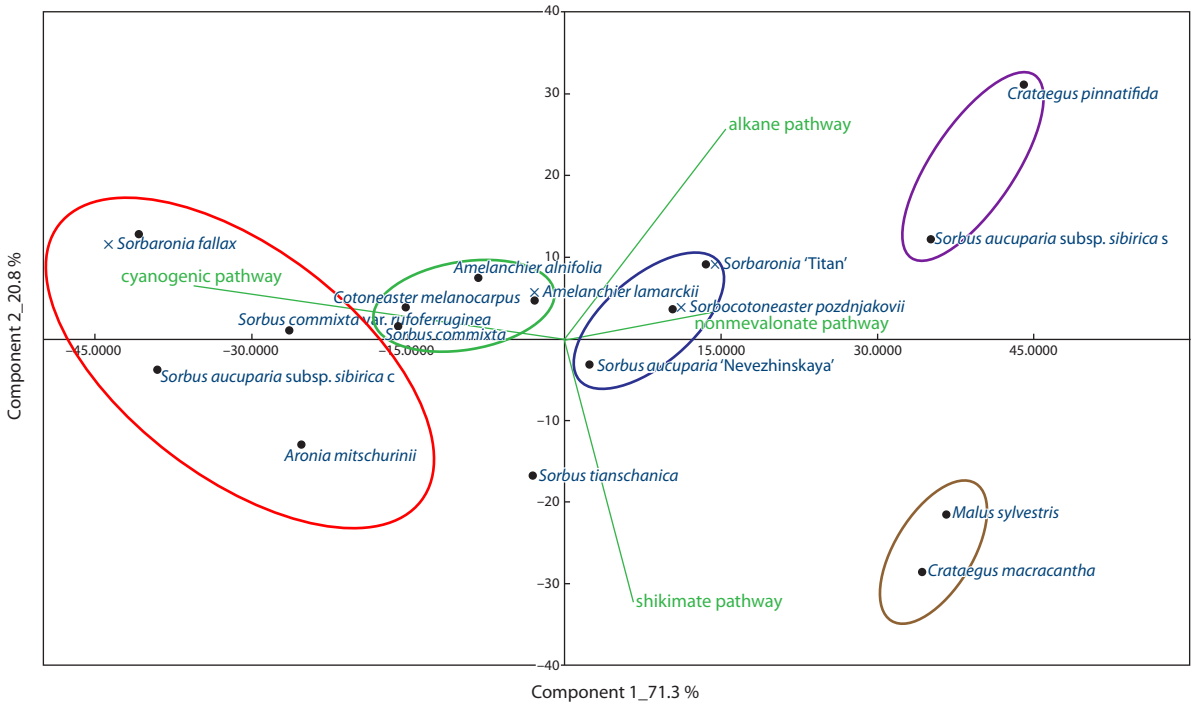


Рис. 1. Биплот PCA для образцов трибы Maleae на плоскости первых двух главных компонент.

содержании или более активной форме β-глюкозидазы, которая катализирует гидролиз пруназина с освобождением бензальдегида.

Ранее полиморфизм по активности β-глюкозидазы был описан для *Eucalyptus nobilis*: при скрининге 135 сеянцев из трех популяций ацианогенными оказались около 36 % (от 20 до 56 % в зависимости от популяции). Детальный анализ потомства одного открыто-опыляемого дерева показал, что среди ацианогенных сеянцев 32 % не имели пруназина, 23 % – специфической β-глюкозидазы и 9 % – обоих компонентов, что подтверждает независимое наследование двух компонентов цианогенеза (Gleadow et al., 2003).

Четыре вида (выделены зеленым) – *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *Amelanchier alnifolia* (Nutt.) Nutt., ×*Amelanchier lamarckii* F.G. Schroed., *Sorbus commixta* Hedl. – отдельно сгруппированы в зоне отрицательных значений. В этих образцах при преобладающем цианогенном пути большой вклад вносит алкановый путь биосинтеза.

Особняком от этой группы располагается *Sorbus tianschanica* Rupr., у которого вклад шикиматного пути почти равен цианогенному. *S. tianschanica* – центральноазиатский горный вид, климатический реликт с ареалом от Тянь-Шаня до Западных Гималаев, произрастающий на высотах до 4000 м (Bushra et al., 2024). Его промежуточное положение между цианогенным и шикиматным кластерами может отражать адаптивное накопление фенольных антиоксидантов, в частности флавоноидов (Yu et al., 2013; Bushra et al., 2024), выполняющих фотопротективную функцию, характерную для высокогорных растений. Примечательно, что даже при переносе на равнинный участок в коллекции ЦСБС СО РАН этот профиль сохраняется, что свидетельствует о конститутивном характере, а не о пластическом ответе на текущие условия.

Для группы (выделена синим), включающей ×*Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pojark., ×*Sorbaronia* C.K. Schneid ('Titan'), *Sorbus aucuparia* L. (сорт Невежинская), все метаболические пути проявляются в сравнимой степени, хотя содержание алканового пути у ×*Sorbaronia* (сорт Титан) несколько повышено.

Особый интерес представляет группа межродовых гибридов рода ×*Sorbaronia* C.K. Schneid. (*Sorbus* × *Aronia*), таксономический статус которой остается дискуссионным. Согласно действующей редакции Международного кодекса номенклатуры водорослей, грибов и растений (International Code…, 2025), рассматриваемые нами образцы отнесены к одному виду – ×*Sorbaronia fallax* (C.K. Schneid.) C.K. Schneid.: культивируемая «арония Мичурина» *Aronia mitschurinii* A.K. Skvortsov & Maitul. была перенесена в род ×*Sorbaronia* (Sennikov, Phipps, 2013), а затем сведена в синонимику ×*S. fallax* как беккросс ×*S. fallax* × *A. melanocarpa* с утратой большей части генома *Sorbus* (Olshanskyi, Shynder, 2021; Stalažs, Bādere, 2023). Для практического разграничения морфологически различающихся растений A. Stalažs и A. Bādere (2023) выделили в составе вида два нотоподвида: ×*S. fallax* nothosubsp. *fallax* и ×*S. fallax* nothosubsp. *mitschurinii* (A.K. Skvortsov & Maitul.) Stalažs (≡ *Aronia mitschurinii*).

Исследованные нами три образца этой группы по нарастанию выраженности признаков, свойственных *Sorbus*, образуют ряд: 1) *A. mitschurinii* – без видимых признаков *Sorbus* (лист цельный, плоды черные, без привкуса *Sorbus*), морфологически наиболее «арониевидный» образец; 2) ×*S. fallax* 'Всеслава' – сеянец сорта 'Бурка' от свобод-

ного опыления (Меженський, 2005), близкий к nothosubsp. *mitschurinii*, но отличающийся рассеченностью листовой пластинки у основания, менее темными плодами с оттенком вкуса *Sorbus*; 3) ×*Sorbaronia* ‘Титан’ – сложный гибрид, производное ‘Бурки’ (×*Sorbaronia alpina* [*Sorbus aria* × *Aronia arbutifolia*] × *Sorbus aucuparia*) (Меженський, 2005; Postman, 2011), максимально уклоняющийся к *Sorbus* (лист сложный, плоды темно-вишневой окраски, с выраженным рябиновым тоном во вкусе).

Сопоставление этого морфологического ряда с положением образцов на биплоте (см. рис. 1) и дендрограмме UPGMA (см. далее) показывает, что химический сигнал не воспроизводит морфологическую градацию: доля цианогенного пути меняется немонотонно – *A. mitschurinii* 52.6 %, ×*S. fallax* ‘Всеслава’ 71.2 % (максимум во всей выборке при минимальном, 1.6 %, шикиматном пути), ×*Sorbaronia* ‘Титан’ 23.7 % (цианогенный путь подавлен, доминирует алкановый, 46.9 %). Наиболее рябиновый по морфологии ‘Титан’ оказывается наименее цианогенным, а близкая к «чистой аронии» ‘Всеслава’ – наиболее цианогенной, превосходя по этому показателю даже беккроссный родитель *A. mitschurinii*. Это согласуется с выявленной в настоящей работе высокой количественной изменчивостью и слабой таксономической привязкой именно цианогенного пути.

Пик цианогенного пути у ‘Всеслава’ логично трактовать как результат конкретной гибридной комбинации и рекомбинации наследственной информации у отдельного сеянца от свободного опыления, а не как промежуточное между родителями значение. Межродовая гибридизация в сочетании с полиплоидией и апомиксисом, характерными для *Sorbus* и ×*Sorbaronia*, способна резко увеличивать изменчивость вторичного метаболизма и формировать комбинации, выходящие за пределы родительского диапазона (Rieseberg, Ellstrand, 1993; Orians, 2000; Kirk et al., 2012; Korić et al., 2025). Высокая изменчивость не исключительна для гибридов: в популяции *S. aucuparia* subsp. *sibirica* с небольшой территории нами ранее выявлены резко различные хемотипы – цианогенный и фитостероловый (Vasilieva et al., 2023). На таком фоне экстремальное значение у гибридной ‘Всеслава’ закономерно.

Таксономически это означает, что под единым названием ×*S. fallax* s. l. объединены хемотаксономически резко различные формы. На дендрограмме UPGMA ‘Всеслава’ группируется не с другими ×*Sorbaronia*, а с цианогенно-доминантными *Prunus padus* × *P. virginiana* и *P. domestica* (трибы Amygdaleae; сходство ≈0.85), тогда как ‘Титан’ уходит в центральный «уравновешенный» кластер. Отнесение ‘Титан’ к синонимике ×*S. fallax* (= *A. melanocarpa* × *S. aucuparia*) хемотаксономически не подтверждается. Этот гибрид логичнее рассматривать как самостоятельную сложногибридную сорбаронию. Накопленные данные аргументируют ревизию внутривидовой структуры ×*Sorbaronia fallax* s. l. с привлечением молекулярных маркеров; для номенклатурных решений интегральные показатели по путям следует дополнять узкоспецифичными маркерами (тритерпеноиды лупанового ряда, видоспецифичные фенилпропаноиды).

Crataegus pinnatifida Bunge и фитостероловый хемотип *S. aucuparia* (Vasilieva et al., 2023) объединяют низкие значения содержания соединений цианогенного и шикиматного путей (группа выделена сиреневым, см. рис. 1). При этом у *C. pinnatifida* превалирует алкановый путь (70.54 %), а у *S. aucuparia* – немевалонатный (52.05 %).

Crataegus macracantha Lodd. ex Loudon и *Malus sylvestris* (L.) Mill. объединяют самые большие значения содержания соединений, синтезированных по шикиматному пути (выделены коричневым, см. рис. 1): 46.26 и 42.56 % соответственно. Продукты цианогенного пути в данных образцах практически отсутствуют.

Результаты текущего исследования подтверждают хемотипическую дихотомию *S. aucuparia* subsp. *sibirica*, описанную ранее (Vasilieva et al., 2023): два образца этого таксона занимают принципиально различные позиции в пространстве главных компонент (см. рис. 1). Цианогенный хемотип (subsp. *sibirica* ‘c’) входит в красный кластер, тогда как фитостероловый хемотип (subsp. *sibirica* ‘s’) кластеризуется с *C. pinnatifida* в сиреневом кластере. На дендрограмме UPGMA оба хемотипа объединяются лишь на уровне корня при коэффициенте сходства по Брею–Кертису около 0.43. Биохимическая основа данного полиморфизма может определяться вариабельностью ключевых ферментов вторичного метаболизма. Для цианогенного пути у Rosaceae двухстадийное превращение L-фенилаланина в манделонитрил катализируется цитохромами P450 семейств CYP79 и CYP71 (на примере *Prunus mume* – CYP79D16 и CYP71AN24; Yamaguchi et al., 2014; Del Cueto et al., 2017). Лупеоловый полиморфизм, по-видимому, контролируется активностью оксидосквален-циклаз (OSC): у *Malus domestica* мультифункциональная циклаза MdOSC5 продуцирует преимущественно лупеол (лупеол : β-амирин = 95 : 5), при этом ее экспрессия коррелирует с накоплением бетулиновой кислоты и ее производных (André et al., 2016). Различия в экспрессии разных OSC-генов могут определять доминирование лупанового, олеананового или урсанового скелетов тритерпенов в коре.

Сорт *S. aucuparia* ‘Невежинская’ – отбор из природной популяции *S. aucuparia* subsp. *aucuparia* Владимирской области, селекционированный по вкусовым качествам плодов, – входит на биплоте не в сиреневый кластер (как лупеоловый хемотип subsp. *sibirica*), а в синюю группу со сбалансированным вкладом всех четырех путей (см. рис. 1). Это свидетельствует о том, что интенсивность тритерпенового биосинтеза контролируется не только присутствием лупеол-синтазы, но и количественными модификаторами, регулирующими распределение углеродного потока.

Типовая форма *S. commixta* и ее вариация var. *rufoferruginea* оказываются в разных кластерах (см. рис. 1): типовая форма – в зеленом (цианогенный + алкановый), var. *rufoferruginea* – в красном (цианогенный без существенного алканового вклада). Из коры *S. commixta* ранее были изолированы как лупановые тритерпены – лупеол и лупенон (Na et al., 2009), так и цианогенные гликозиды – пруназин и амигдалин (Takaishi, Kuwajima, 1976), что подтверждает биохимическую основу наблюдаемой

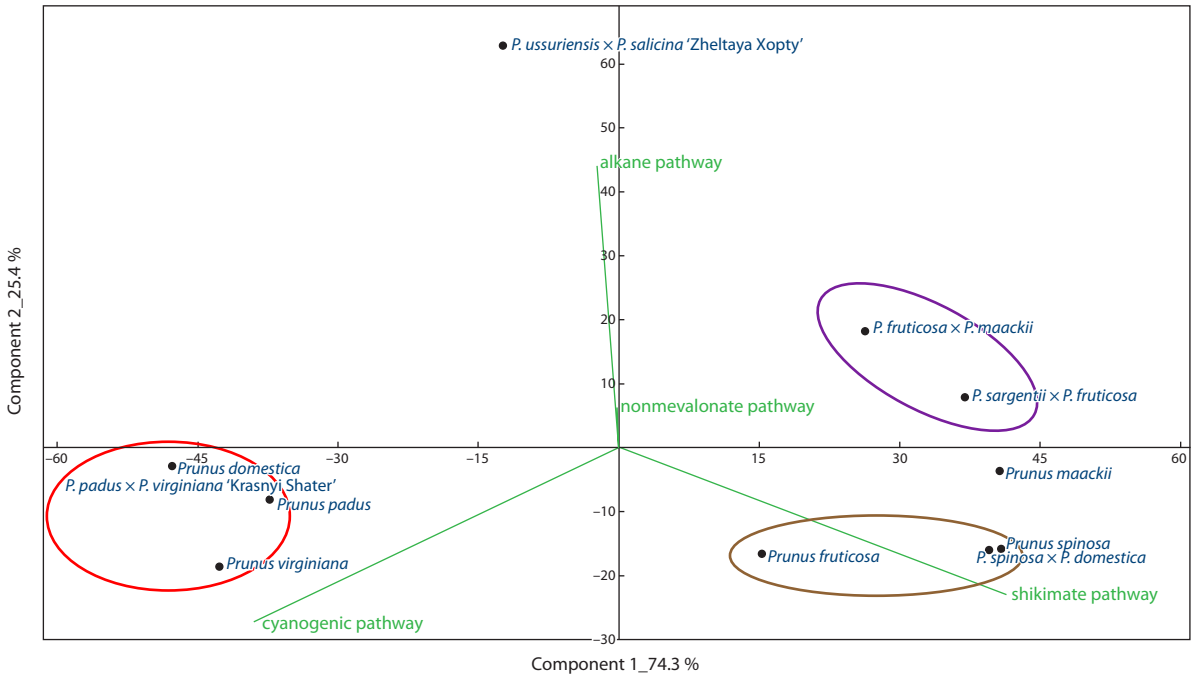


Рис. 2. Биплот PCA для образцов трибы Amygdaleae на плоскости первых двух главных компонент.

хемотипической изменчивости: вид обладает биосинтетической способностью к лупановым тритерпенам и к цианогенным гликозидам. Присутствие двух пар внутривидовых хемотипов – у *S. aucuparia* и *S. commixta* – устанавливает нижнюю границу разрешающей способности использованного подхода.

Триба Amygdaleae представлена растениями из рода *Prunus* L. Биплот PCA для образцов трибы Amygdaleae (рис. 2) отражает дисперсию в зависимости от содержания в них соединений, относящихся к конкретному метаболическому пути биосинтеза.

В левом нижнем квадранте биплота PCA (см. рис. 2) расположена группа образцов (выделена красным), включающая *Prunus padus* L., *Prunus virginiana* L., гибрид *P. padus* × *P. virginiana* ('Красный Шатёр'), *Prunus domestica* L. Группу характеризует высокое содержание соединений цианогенного пути. Этот путь наиболее представлен вторичным метаболитом 2-гидрокси-2-фенилацетонитрилом во всех образцах группы, кроме *P. domestica*, в котором превалирует бензальдегид. Два вида, традиционно относимые к подроду *Padus*, – *P. padus*, *P. virginiana* и их гибрид – формируют компактную группу с безусловным доминированием цианогенного пути. Филогенетический анализ подтверждает тесное родство *P. padus* и *P. virginiana*, представляющих восточноазиатско-восточноамериканскую дизъюнкцию внутри подрода *Padus* (Bortiri et al., 2006; Liu et al., 2013; Shi et al., 2013).

Для большинства включенных в анализ видов подродов *Cerasus* и *Prunus* характерно высокое содержание соединений шикиматного пути. Генетические данные тоже подтверждают обособленность подрода *Padus*, тогда как *Cerasus* и *Prunus* дифференцируются в рамках общей клады (Shi et al., 2013; Su et al., 2023). Группа образцов в правом нижнем квадранте рис. 2 (выделена коричневым), включающая *Prunus fruticosa* Pall., *P. spinosa* L. и гибрид *P. spinosa* × *P. domestica*, иллюстрирует высокую значимость шикиматного пути на фоне низкого вклада алканового. Аналогично выраженная значимость шикиматного пути наблюдается у гибридов *P. fruticosa* × *P. maackii* Rupr. и *P. sargentii* Rehder × *P. fruticosa* при сохранении весомого вклада алканового пути (выделены сиреневым). *P. maackii* расположен на биплоте PCA между этими группами и имеет максимальное значение шикиматного пути при среднем значении алканового. Значение шикиматного пути у *P. maackii* (73.34 %) в наибольшей степени определяется высоким содержанием 2′,4′-диметокси-3′-метилпропиофенона (46.62 %).

Систематическое положение *P. maackii* (= *Padus maackii* (Rupr.) Kom.; = *Laurocerasus maackii* (Rupr.) C.K. Schneid.; = *Cerasus maackii* (Rupr.) Eremin & Simagin) остается предметом дискуссии, особенно в отношении его принадлежности к подроду *Padus*. В классических морфологических системах вид относят к подроду *Padus* на основании кистевидного соцветия, которое считается основным диагностическим признаком этой группы (Rehder, 1940; Yü et al., 1986; Gu et al., 2003). Следует, однако, отметить, что по данным реконструкции предковых состояний кистевидное соцветие является плезиоморфным признаком всего рода *Prunus*, а не синапоморфией подрода *Padus* (Bortiri et al., 2006; Su et al., 2023), что ослабляет морфологическую аргументацию.

Молекулярно-филогенетические работы конца 1990–2010-х годов, основанные на ITS, хлоропластных маркерах и расширенных мультилокусных матрицах, последовательно выводили *P. maackii* из *Padus* s. str. и сближали его с подродом *Cerasus*, отчасти на основании естественной

гибридизации с *P. maximowiczii* (Lee, Wen, 2001; Bortiri et al., 2006; Wen et al., 2008; Liu et al., 2013; Shi et al., 2013; Chin et al., 2014; Zhao et al., 2016). При этом X.-L. Liu с коллегами (2013) показали, что и сам подрод *Padus* в традиционном объеме полифилетичен и сильно перемешан с подродом *Laurocerasus*, а S. Shi с соавторами (2013) на основании 12 пластидных и 3 ядерных маркеров предложили систему с тремя основными кладами внутри *Prunus* (*Prunus*, *Cerasus*, *Padus*).

Эта молекулярная гипотеза согласуется с данными о репродуктивной совместимости: экспериментально установлена межвидовая совместимость *P. maackii* с *C. vulgaris* и *C. fruticosa* при полной несовместимости с *P. padus* и *P. virginiana* (Еремин, Симагин, 1986; Интродукция…, 2013). На этом основании Г.В. Еремин и В.С. Симагин (1986) формализовали комбинацию *Cerasus maackii* (Rupr.) Eremin & Simagin.

Новейшее филогеномное исследование N. Su с коллегами (2023), основанное на данных RAD-seq и анализе пластидного генома, показало, что *P. maackii* входит в состав рацемозной группы (racemose group) и формирует кладу с видами *Padus*. Авторы отмечают сходство этого вида с *Padus* по морфологическим признакам, но подчеркивают, что обширные следы древней гибридизации в роде *Prunus* (более 4000 значимых результатов из 13485 протестированных троек таксонов по методу HyDe) и расхождения между ядерной и пластидной филогениями не позволяют однозначно интерпретировать эволюционную историю *P. maackii*.

В таком контексте полученные нами хемотаксономические данные приобретают самостоятельное значение. Преобладание 2′,4′-диметокси-3′-метилпропиофенона (46.62 %) в коре *P. maackii* сближает вид с представителями подрода *Cerasus*, а не с *Padus* s. str., и согласуется с молекулярно-филогенетическими и репродуктивно-биологическими свидетельствами 1986–2016 гг. (Еремин, Симагин, 1986; Lee, Wen, 2001; Bortiri et al., 2006; Wen et al., 2008; Liu et al., 2013; Shi et al., 2013; Chin et al., 2014; Zhao et al., 2016). Таким образом, хемотаксономическая группировка *P. maackii* согласуется с топологией, ранее полученной по ядерным и хлоропластным маркерам, и противоречит результатам N. Su (Su et al., 2023). Это подтверждает целесообразность интеграции данных о вторичных метаболитах в систематические построения для *Prunus* s. l. и аргументирует необходимость дальнейшего пересмотра инфрародового положения *P. maackii*.

Расположенный обособленно гибрид *Prunus ussuriensis* Kovalev & Kostina × *Prunus salicina* Lindl. отличается от всех остальных высоким вкладом алканового пути (70.88 %).

Совокупный анализ биплотов обеих триб выявляет общую структурную закономерность: PC1, объясняющая доминирующую долю дисперсии (71.3 % у Maleae, 74.3 % у Amygdaleae), в обоих случаях интерпретируется как противопоставление цианогенной и шикиматной стратегий. Угол между векторами этих путей близок к 180°, что указывает на их сильную отрицательную сопряженность. При интерпретации следует учитывать композиционную (замкнутую на 100 %) природу данных, частично навязывающую такую корреляцию. Оба пути используют L-фенилаланин в качестве общего субстрата: цианогенный путь направляет его к оксимам через CYP79/CYP71 (Yamaguchi et al., 2014), а шикиматный – к фенилпропаноидам через фенилаланин-аммиак-лиазу (PAL). Отрицательная корреляция может отражать конкуренцию за общий субстрат, определяемую соотношением экспрессии CYP79 и PAL. Это «переключение», вероятно, представляет фундаментальный бинарный выбор метаболической стратегии коры у Rosaceae.

Таблица 2. Результаты однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) для двух независимых выборок по относительным уровням метаболитов, отражающих основные биосинтетические пути, с группировкой образцов по трибам (Amygdaleae и Maleae)

Путь	F-значения	*p*
Алкановый	1.659	0.3637
Шикиматный	6.198	0.0018
Немевалонатный	12.147	0.0003
Цианогенный	1.653	0.3670

Для оценки значимости различий между образцами двух триб был применен метод однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) по относительным суммарным уровням метаболитов, соответствующих основным биосинтетическим путям: шикиматному, немевалонатному, алкановому и цианогенному. Полученные F-значения представлены в табл. 2.

Проведенный анализ позволил выявить, что различия между представителями триб Maleae и Amygdaleae семейства Rosaceae в химическом составе экстрактов коры статистически достоверны для шикиматного и немевалонатного путей. Таким образом, данные именно по этим путям можно использовать в качестве хемотаксономических маркеров.

На рис. 3 представлена дендрограмма, отображающая результат кластерного анализа исследованных образцов родов семейства Rosaceae на основании вклада в состав вторичных метаболитов выделенных биосинтетических путей. Дендрограмма построена методом невзвешенного парного среднего (UPGMA) на основе индекса сходства Брея–Кертиса.

Дендрограмма демонстрирует выраженную межтрибальную конвергенцию. На верхнем разветвлении корня три образца – *P. ussuriensis* × *P. salicina* (Amygdaleae), *C. pinnatifida* и *S. aucuparia* ‘s’ (Maleae) – объединяются при коэффициенте сходства ~0.43 на основе высокого вклада алканового пути. В нижней части дерева *C. macracantha* и *M. sylvestris* (Maleae) кластеризуются с *P. fruticosa*, *P. fruticosa* × *P. maackii*, *P. spinosa* (Amygdaleae) благодаря шикиматной стратегии. Таким образом, в результате шикиматной и алкановой конвергенции формируются межтрибальные хемотипы, не соответствующие филогенетическим границам.

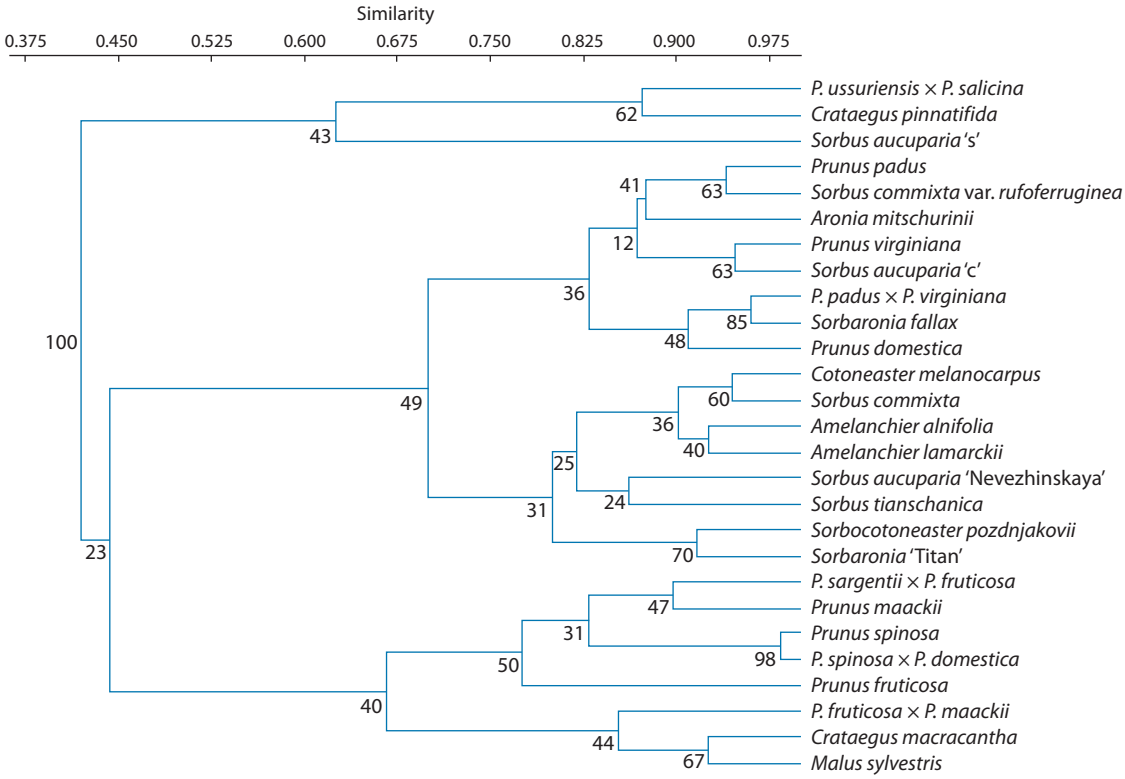


Рис. 3. Дендрограмма (UPGMA) иерархического кластерного анализа для исследованных образцов родов семейства Rosaceae.

По оси абсцисс указано значение коэффициента сходства Брея–Кертиса, по оси ординат – наименования исследованных групп растений.

На дендрограмме отражены три разных сценария наследования метаболических профилей у гибридов Amygdaleae: I – метаболическое «поглощение»: гибрид *P. spinosa* × *P. domestica* имеет коэффициент сходства ~0.98 с *P. spinosa*. *P. domestica* рассматривается как аллогексаплоид с участием *P. spinosa* (Zhebentyayeva et al., 2019). Это может объяснять наблюдаемое поглощение, которое отражает численное преобладание субгенома *P. spinosa*; II – трансгрессивный сдвиг: гибрид *P. ussuriensis* × *P. salicina* показывает максимальный вклад алканового пути (70.88 %) среди всех образцов *Prunus*, что не характерно ни для одного родительского вида. Трансгрессивная сегрегация ранее была документирована для вторичных метаболитов у межвидовых гибридов (Orians, 2000; Kirk et al., 2012); III – хемотаксономическое «перемещение»: гибриды *P. fruticosa* × *P. maackii* и *P. sargentii* × *P. fruticosa* на дендрограмме кластеризуются не с родительскими видами, а с представителями трибы Maleae (*C. macracantha*, *M. sylvestris*).

Те же сценарии прослеживаются и у межродовых гибридов трибы Maleae. ×*S. fallax* 'Всеслава' воспроизводит сценарий II (трансгрессивный сдвиг): ее цианогенный путь (71.2 %) превышает значения обоих родительских ориентиров – *A. mitschurinii* (52.6 %) и *S. aucuparia* (~32 %); при этом, в отличие от *P. ussuriensis* × *P. salicina* (трансгрессия по «балластному» алкановому пути), у 'Всеслава' трансгрессия затрагивает экологически значимый защитный (цианогенный) путь. ×*Sorbaronia* 'Титан' соответствует сценарию III (перемещение), но в пределах своей трибы: он кластеризуется не с арониевидными нотовидами, а с алкано-доминантной «уравновешенной» группой Maleae.

Гибрид ×*Sorbocotoneaster pozdnjakovii* (*Sorbus sibirica* × *Cotoneaster melanocarpus*) представляет вариант, не сводящийся ни к одному из трех перечисленных: его профиль занимает промежуточное, наиболее уравновешенное положение из всех образцов трибы, где все четыре пути выражены сопоставимо (алкановый 38.6 %, цианогенный 25.9 %, шикиматный 18.7 %, немевалонатный 16.8 %). Цианогенный путь родителя *C. melanocarpus* (47.8 %) у гибрида не наследуется аддитивно по верхней границе, а «разбавляется» до промежуточного значения между *Cotoneaster* и хемотипами *Sorbus* (7–67 %). В терминологии наследования вторичного метаболизма это соответствует аддитивно-промежуточному типу, наиболее частому для гибридов F_1 (Rieseberg, Ellstrand, 1993; Cheng et al., 2011). Реализации этого типа метаболизма способствует сбалансированность аллотетраплоидного генома с равными долями родительских геномов (Asbaganov et al., 2015).

Следует подчеркнуть, что выделенные сценарии являются упрощением, справедливым при описании гибрида по одному доминирующему пути. При покомпонентном анализе (отдельно по каждому из четырех путей) почти все рассматриваемые гибриды обнаруживают мозаичный

характер наследования. Подобная мозаичность родительских, промежуточных и трансгрессивных признаков ранее описана как типичная для гибридов растений (Rieseberg, Ellstrand, 1993; Rieseberg et al., 1999) и доминирует над строгой промежуточностью; биохимической причиной служит нелинейная связь между активностью ферментов и метаболическим потоком (Kacser, Burns, 1981). Таким образом, наблюдаемые у гибридов Maleae профили укладываются в общепринятую типологию наследования метаболома, а единственным не зафиксированным в нашем материале (и теоретически возможным) остается *de novo* вариант – появление доминирующего соединения, отсутствующего у обоих родителей.

Сопоставление данных дендрограммы демонстрирует низкий коэффициент сходства как для родственных видов (*Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt и *Crataegus macracantha* Lodd. ex Loudon), так и для хемотипов одного вида (*S. aucuparia* subsp. *sibirica*).

Метаболический профиль изученных таксонов следует рассматривать как результат дифференциальной экспрессии общего для семейства Rosaceae генетического фонда. Наблюдаемую неконгруэнтность нашей дендрограммы с приведенными в работах (Shi et al., 2013; Xiang et al., 2017; Wang et al., 2024) можно объяснить тем, что системы вторичного метаболизма обладают более высокой эволюционной пластичностью по сравнению с консервативными маркерами ядерного генома.

Примером контекст-зависимой природы метаболических признаков в настоящем исследовании служат цианогенные гликозиды, выявленные в коре представителей Rosaceae. В полученных данных именно показатели, связанные с цианогенным путем, демонстрируют наибольшую вариабельность и наименьшую привязку к филогенетической классификации. Такое поведение цианогенных соединений становится понятным при рассмотрении их многофункциональности. Наряду с хорошо известной токсической функцией, реализуемой при повреждении тканей и играющей важную роль в защите коры от грызунов, цианогенные гликозиды в интактной ткани могут выступать как динамический компонент, участвующий в регуляции и буферизации потоков углерода и азота (Piršelová, Jakubčinová, 2025).

Внутривидовой полиморфизм по цианогенным соединениям является одним из наиболее изученных примеров химической экологии. Классические исследования *Trifolium repens* и *Lotus corniculatus* показали, что внутри одной популяции стабильно сосуществуют цианогенные и ацианогенные особи, частота которых определяется балансом давления фитофагов и абиотических стрессоров (Jones, 1962; Foulds, Grime, 1972). Обнаруженная хемотипическая дихотомия у *S. aucuparia* subsp. *sibirica* стоит в том же ряду явлений.

Для целей хемотаксономии полученные результаты подтверждают необходимость использования узкоспецифичных маркеров с низкой экологической пластичностью – отдельных тритерпеноидов или видоспецифичных фенилпропаноидов, таких как 2′,4′-диметокси-3′-метилпропиофенон у *P. maackii*, – а не интегральных показателей по путям, которые чувствительны к внутривидовому полиморфизму и конвергентной адаптации (Cárdenas et al., 2019).

Заключение

Хемотаксономические различия между представителями триб Maleae и Amygdaleae семейства Rosaceae в химическом составе экстрактов коры статистически достоверны для шикиматного и немевалонатного путей.

В трибе Amygdaleae кластерная структура отражает также субродовой уровень: подрод *Padus* характеризуется цианогенной стратегией, подроды *Cerasus* и *Prunus* s. str. – шикиматной. Положение *P. maackii* в шикиматном полюсе косвенно поддерживает его перемещение из подрода *Padus* в *Cerasus*.

Внутривидовая хемотипическая дихотомия (*S. aucuparia*, *S. commixta*) и сценарии метаболического наследования у гибридов устанавливают нижнюю границу разрешающей способности подхода и подчеркивают необходимость предварительного контроля хемотипической принадлежности образцов.

Профили межродовых гибридов обеих триб укладываются в общепринятую типологию наследования вторичного метаболизма (Rieseberg, Ellstrand, 1993; Cheng et al., 2011): в нашем материале реализованы поглощение (*P. spinosa* × *P. domestica*), трансгрессия (*P. ussuriensis* × *P. salicina* по алкановому пути; ×*S. fallax* ‘Всеслава’ по цианогенному), перемещение (*P. fruticosa* × *P. maackii*, *P. sargentii* × *P. fruticosa*; ×*S. fallax* ‘Титан’) и аддитивно-промежуточное наследование (×*Sorbocotoneaster*), тогда как на уровне отдельных путей преобладает мозаичное сочетание родительских, промежуточных и трансгрессивных признаков, а *de novo* вариант не зафиксирован.

Полученные данные подтверждают необходимость использования для целей хемотаксономии узкоспецифичных маркеров с низкой экологической пластичностью – отдельных тритерпеноидов или видоспецифичных фенилпропаноидов (таких как 2′,4′-диметокси-3′-метилпропиофенон у *P. maackii*), поскольку интегральные показатели по путям чувствительны к внутривидовой изменчивости и конвергентной адаптации.

Исследованные образцы в трибах Maleae и Amygdaleae по вкладу биосинтетических путей вторичных метаболитов дают явное поликластерное распределение на группы, не совпадающие с их положением в общепринятой молекулярно-филогенетической системе Rosaceae (трибы Maleae и Amygdaleae; Xiang et al., 2017; Wang et al., 2024) и с инфрародовой системой *Prunus* (Shi et al., 2013; Su et al., 2023).

Список литературы / References

Васильева А.Р., Слынько Н.М., Асбаганов С.В., Татарова Л.Е., Куйбида Л.В., Пельтек С.Е. Анализ вторичных метаболитов в листьях и плодах *Sorbus aucuparia* subsp. *sibirica* с использованием метода ГХ-МС: хемотаксономические аспекты. *Химия растительного сырья*. 2026;1:208-216. doi 10.14258/jcprm.20260116860 [Vasilieva A.R., Slynko N.M., Asbaganov S.V., Tatarova L.E., Kuibida L.V., Peltek S.E. Analysis of secondary metabolites in leaves and fruits of *Sorbus aucuparia* subsp. *sibirica* using GC-MS: chemo-

taxonomic aspects. *Khimia Rastitel'nogo Syr'ya*. 2026;1:208-216. doi 10.14258/jcprm.20260116860 (in Russian)]

Еремин Г.В., Симагин В.С. Исследование систематического положения черемухи Маака *Padus maackii* (Rupr.) Kom. в связи с ее селекционным использованием. *Научно-технический бюллетень ВНИИР*. 1986;166:44-49
[Eremin G.V., Simagin V.S. Study of systematic position of *Padus maackii* (Rupr.) Kom. in the context of its use in breeding. *VIR Bull*. 1986;166:44-49 (in Russian)]

Интродукция нетрадиционных плодовых, ягодных и овощных растений в Западной Сибири. Новосибирск, 2013
[Introduction of Non-Traditional Fruit, Berry and Vegetable Plants in West Siberia. Novosibirsk, 2013 (in Russian)]

Лархер В. Экология растений. М., 1978
[Larcher W. Plant Ecology. Moscow, 1978 (in Russian)]

Меженський В.М. Склад і використання колекції нетрадиційних плодових культур. 2. Горобина (*Sorbus* L.) та її міжродові гібриди. *Генетичні ресурси рослин.* 2005;2:135-142
[Mezhenskyj V.M. Structure and usage non-traditional fruit crops collections. 2. Rowan (*Sorbus* L.) and its intergeneric hybrids. *Genetichny Resursy Roslin.* 2005;2:135-142 (in Ukrainian)]

Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 2. Семейства Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae. М., 2010
[Plant Resources of Russia: Wild Flowering Plants, their Component Composition and Biological Activity: Vol. 2. Families Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae. Moscow, 2010 (in Russian)]

Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Т. 3. Семейства Hydrangeaceae – Haloragaceae. Л., 1987
[Plant Resources of the USSR: Flowering Plants, their Chemical Composition, Utilization. Vol. 3. Families Hydrangeaceae – Haloragaceae. Leningrad, 1987 (in Russian)]

André C.M., Legay S., Deleruelle A., Nieuwenhuizen N., Punter M., Brendolise C., Cooney J.M., Lateur M., Hausman J.F., Larondelle Y., Laing W.A. Multifunctional oxidosqualene cyclases and cytochrome P450 involved in the biosynthesis of apple fruit triterpenic acids. *New Phytol.* 2016;211(4):1279-1294. doi 10.1111/nph.13996

Asbaganov S.V., Kobozeva E.V., Agafonov A.V. Application of the electrophoresis of cotyledon storage protein and ISSR-markers to the identification of hybrids between *Sorbus sibirica* Hedl. and *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pojark. *Russ J Genet Appl Res*. 2015; 5(1):33-40. doi 10.1134/S2079059715010013]

Bortiri E., Heuvel B.V., Potter D. Phylogenetic analysis of morphology in *Prunus* reveals extensive homoplasy. *Plant Syst Evol.* 2006;259: 53-71. doi 10.1007/s00606-006-0427-8

Bräunlich M., Slimestad R., Wangensteen H., Brede C., Malterud K.E., Barsett H. Extracts, anthocyanins and procyanidins from *Aronia melanocarpa* as radical scavengers and enzyme inhibitors. *Nutrients.* 2013;5(3):663-678. doi 10.3390/nu5030663

Bushra A., Stanzin J., Kumar A., Talukdar G., Padalia H., Rawat G.S. On the occurrence of *Sorbus tianschanica* Rupr. (Rosaceae), a climate relict from Ladakh, Indian Trans Himalaya. *Int J Environ Stud.* 2024;81(6):2777-2789. doi 10.1080/00207233.2024.2412478

Cárdenas P.D., Almeida A., Bak S. Evolution of structural diversity of triterpenoids. *Front Plant Sci*. 2019;10:1523. doi 10.3389/fpls.2019.01523

Cheng D., Vrieling K., Klinkhamer P.G.L. The effect of hybridization on secondary metabolites and herbivore resistance: implications for the evolution of chemical diversity in plants. *Phytochem Rev.* 2011; 10:107-117. doi 10.1007/s11101-010-9194-9

Chin S.-W., Shaw J., Haberle R., Wen J., Potter D. Diversification of almonds, peaches, plums and cherries – molecular systematics and biogeographic history of *Prunus* (Rosaceae). *Mol Phylogenet Evol.* 2014;76:34-48. doi 10.1016/j.ympev.2014.02.024

Del Cueto J., Ionescu I.A., Pičmanová M., Gericke O., Motawia M.S., Olsen C.E., Campoy J.A., Dicenta F., Møller B.L., Sánchez-Pérez R. Cyanogenic glucosides and derivatives in almond and sweet cherry flower buds from dormancy to flowering. *Front Plant Sci.* 2017;8: 800. doi 10.3389/fpls.2017.00800

Foulds W., Grime J.P. The influence of soil moisture on the frequency of cyanogenic plants in populations of *Trifolium repens* and *Lotus corniculatus*. *Heredity.* 1972;28:143-146. doi 10.1038/hdy.1972.14

Gleadow R.M., Vecchies A.C., Woodrow I.E. Cyanogenic *Eucalyptus nobilis* is polymorphic for both prunasin and specific β-glucosidases. *Phytochemistry.* 2003;63(6):699-704. doi 10.1016/S0031-9422(03)00245-0

Gu C.Z., Li C.L., Lu L.D., Jiang S.Y., Alexander C., Bartholomew B., Brach A.R., Boufford D.E., Ikeda H., Ohba H., Robertson K.R., Spongberg S.A. Rosaceae. In: Flora of China. Vol. 9. Beijing, 2003

Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: PAleontological STatistics software package for education and data analysis. *Palaeontol Electronica.* 2001;4(1):1-9

International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Madrid Code). Regnum Vegetabile, 2025

Jones D.A. Selective eating of the acyanogenic form of *Lotus corniculatus* L. by various animals. *Nature.* 1962;193:1109-1110. doi 10.1038/1931109a0

Kacser H., Burns J.A. The molecular basis of dominance. *Genetics.* 1981;97(3-4):639-666. doi 10.1093/genetics/97.3-4.639

Kirk H., Cheng D., Choi Y.H., Vrieling K., Klinkhamer P.G. Transgressive segregation of primary and secondary metabolites in F_2 hybrids between *Jacobaea aquatica* and *J. vulgaris*. *Metabolomics.* 2012; 8(2):211-219. doi 10.1007/s11306-011-0301-8

Korić E., Milutinović V., Hajrudinović-Bogunić A., Bogunić F., Kundaković-Vasović T., Gušić I., Radović Selgrad J., Durić K., Nikšić H. Phytochemical characterisation of *Sorbus* species: unveiling flavonoid profiles related to ploidy and hybrid origin. *Plants* (*Basel*). 2025;14(1):119. doi 10.3390/plants14010119

Lee S., Wen J. A phylogenetic analysis of *Prunus* and the Amygdaloideae (Rosaceae) using ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. *Am J Bot*. 2001;88(1):150-160. doi 10.2307/2657135

Liu X.-L., Wen J., Nie Z.-L., Johnson G., Liang Z.-S., Chang Z.-Y. Polyphyly of the *Padus* group of *Prunus* (Rosaceae) and the evolution of biogeographic disjunctions between eastern Asia and eastern North America. *J Plant Res.* 2013;126(3):351-361. doi 10.1007/s10265-012-0535-1

Na M., Kim B.Y., Osada H., Ahn J.S. Inhibition of protein tyrosine phosphatase 1B by lupeol and lupenone isolated from *Sorbus commixta*. *J Enzyme Inhib Med Chem.* 2009;24(4):1056-1059. doi 10.1080/14756360802693312

Olshanskyi I.G., Shynder O.I. Nothospecies × *Sorbaronia fallax* (Rosaceae) in the flora of Ukraine. *Chornomorski Bot J.* 2021;17(2):119-133. doi 10.32999/ksu1990-553X/2021-17-2-3 (in Ukrainian)

Orians C.M. The effects of hybridization in plants on secondary chemistry: implications for the ecology and evolution of plant-herbivore interactions. *Am J Bot.* 2000;87(12):1749-1756. doi 10.2307/2656824

Piršelová B., Jakubčinová J. Plant cyanogenic glycosides: from structure to properties and potential applications. *Front Plant Sci*. 2025; 16:1612132. doi 10.3389/fpls.2025.1612132

Postman J.D. Intergeneric hybrids in *Pyrinae* (= *Maloideae*) subtribe of *Pyreae* in family *Rosaceae* at USDA genebank. *Acta Hortic.* 2011;918:937-943. doi 10.17660/ActaHortic.2011.918.123

Rehder A. Manual of Cultivated Trees and Shrubs Hardy in North America Exclusive of the Subtropical and Warmer Temperate Regions. New York, 1940

Rieseberg L.H., Ellstrand N.C. What can morphological and molecular markers tell us about plant hybridization? *Crit Rev Plant Sci.* 1993; 12(3):213-241. doi 10.1080/07352689309701902

Rieseberg L.H., Archer M.A., Wayne R.K. Transgressive segregation, adaptation and speciation. *Heredity* (*Edinb*). 1999;83(Pt.4):363-372. doi 10.1038/sj.hdy.6886170

Sennikov A.N., Phipps J.B. Atlas Florae Europaeae notes, 19–22. Nomenclatural changes and taxonomic adjustments in some native and introduced species of *Malinae* (Rosaceae) in Europe. *Willdenowia.* 2013;43(1):33-44. doi 10.3372/wi.43.43104

Shi S., Li J., Sun J., Yu J., Zhou S. Phylogeny and classification of *Prunus sensu lato* (Rosaceae). *J Integr Plant Biol.* 2013;55(11):1069-1079. doi 10.1111/jipb.12095

Stalažs A., Bādere A. ×*Sorbaronia fallax* (C.K. Schneid.) C.K. Schneid. nothosubsp. *mitschurinii* (A.K. Skvortsov & Maitul.) *nothosubsp. nov*., with taxonomical notes on *Aronia* ×*prunifolia* 'Floribunda' *sensu* Cinovskis (Maleae, Amygdaloideae, Rosaceae). *Phytotaxa.* 2023;630(3):171-182. doi 10.11646/phytotaxa.630.3.1

Su N., Hodel R.G.J., Wang X., Wang J.-R., Xie S.-Y., Gui C.-X., Zhang L., Chang Z.-Y., Zhao L., Potter D., Wen J. Molecular phylogeny and inflorescence evolution of *Prunus* (Rosaceae) based on RAD-seq and genome skimming analyses. *Plant Divers.* 2023; 45(4):397-408. doi 10.1016/j.pld.2023.03.013

Takaishi K., Kuwajima H. Prunasin and amygdalin from *Sorbus commixta*. *Phytochemistry*. 1976;15(12):1984. doi 10.1016/S0031-9422(00)88863-9

Van Den Dool H., Kratz P.D. A generalization of the retention index system including linear temperature programmed gas–liquid partition chromatography. *J Chromatogr A.* 1963;11:463-471. doi 10.1016/S0021-9673(01)80947-X

Vasilieva A.R., Slynko N.M., Tatarova L.E., Efimov V.M., Kuibida L.V., Asbaganov S.V., Peltek S.E. A GC-MS chemotaxonomic study on lipophilic compounds in the bark of *S. aucuparia* subsp. *sibirica* trees from the population growing in Akademgorodok, Novosibirsk (Russia). *Metabolites.* 2023;13(6):768-787. doi 10.3390/metabo13060768

Wang H., Li X.-Y., Jiang Y., Jin Z.-T., Ma D.-K., Liu B., Xu C., Ge B.-J., Wang T., Fan Q., Jin S.-H., Liu G.-N., Liu B.-B. Refining the phylogeny and taxonomy of the apple tribe Maleae (Rosaceae): insights from phylogenomic analyses of 563 plastomes and a taxonomic synopsis of *Photinia* and its allies in the Old World. *PhytoKeys.* 2024;242:161-227. doi 10.3897/phytokeys.242.117481

Wen J., Berggren S.T., Lee C.-H., Ickert-Bond S., Yi T.-S., Yoo K.-O., Xie L., Shaw J., Potter D. Phylogenetic inferences in *Prunus* (Rosaceae) using chloroplast *ndh*F and nuclear ribosomal ITS sequences. *J Syst Evol.* 2008;46(3):322-332. doi 10.3724/SP.J.1002.2008.08065

Xiang Y., Huang C.-H., Hu Y., Wen J., Li S., Yi T., Chen H., Xiang J., Ma H. Evolution of Rosaceae fruit types based on nuclear phylogeny in the context of geological times and genome duplication. *Mol Biol Evol.* 2017;34(2):262-281. doi 10.1093/molbev/msw242

Yamaguchi T., Yamamoto K., Asano Y. Identification and characterization of CYP79D16 and CYP71AN24 catalyzing the first and second steps in L-phenylalanine-derived cyanogenic glycoside biosynthesis in the Japanese apricot, *Prunus mume* Sieb. et Zucc. *Plant Mol Biol.* 2014;86(1-2):215-223. doi 10.1007/s11103-014-0225-6

Yu C., Tang H., Zheng Y., Li L., Zhang Q. Flavonoids from the leaves of *Sorbus tianschanica*. *Chem Nat Compd.* 2013;49(1):115-116. doi 10.1007/s10600-013-0524-1

Yü T.T., Lu L.T., Ku T.C., Li C.L., Chen S.X. Rosaceae. Amygdaloideae. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Vol. 38. Beijing, 1986;1-133

Zhao L., Jiang X.-W., Zuo Y.-J., Liu X.-L., Chin S.-W., Haberle R., Potter D., Chang Z.-Y., Wen J. Multiple events of allopolyploidy in the evolution of the racemose lineages in *Prunus* (Rosaceae) based on integrated evidence from nuclear and plastid data. *PLoS One*. 2016;11(6):e0157123. doi 10.1371/journal.pone.0157123

Zhebentyayeva T., Shankar V., Scorza R., Callahan A., Ravelonandro M., Castro S., DeJong T., Saski C.A., Dardick C. Genetic characterization of worldwide *Prunus domestica* (Plum) germplasm using sequence-based genotyping. *Hortic Res.* 2019;6:12. doi 10.1038/s41438-018-0090-6

Zhong L., Wang Y., Peng W., Liu Y., Wan J., Yang S., Li L., Wu C., Zhou X. Headspace solid-phase microextraction coupled with gas chromatography–mass spectrometric analysis of volatile components of raw and stir-fried fruit of *C. pinnatifida* (FCP). *Trop J Pharm Res.* 2015;14(5):891-897. doi 10.4314/tjpr.v14i5.20

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 28.01.2026. После доработки 14.07.2026. Принята к публикации 14.07.2026.