

БИОЛОГИЯ**BIOLOGY**

УДК 577.212:575.164:635.649:635.33

<https://doi.org/10.29235/1561-8323-2022-66-4-414-424>

Поступило в редакцию 12.04.2022

Received 12.04.2022

**О. Г. Бабак¹, Н. В. Анисимова¹, Т. В. Никитинская¹, Н. А. Некрашевич¹, К. К. Яцевич¹,
Е. В. Дрозд¹, Д. А. Фатеев², Ф. А. Беренсен², А. М. Артемьева², академик А. В. Кильчевский¹**

¹Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь

²Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова, Санкт-Петербург,
Российская Федерация

**ИЗУЧЕНИЕ ПОЛИМОРФИЗМА ГЕНОВ R2R3 MYB ТРАНСКРИПЦИОННЫХ
ФАКТОРОВ КУЛЬТУР СЕМЕЙСТВА *SOLANACEAE* И ГЕНА *MYB114* РОДА *BRASSICA*
В СВЯЗИ С РЕГУЛЯЦИЕЙ БИОСИНТЕЗА АНТОЦИАНОВ**

Аннотация. На основе сравнения генов R2R3 Myb транскрипционных факторов у овощных пасленовых (*S. lycopersicum*: *Ant1*, *Ant2*, *S. melongena*: *Myb1*, *C. annuum*: *Myb113-like1* и *Myb113-like2*) и капустных культур выполнен поиск ортологичных последовательностей. Выявлены наиболее близкие по нуклеотидной структуре к ранее изученным генам у пасленовых последовательности, кодирующие Myb114 TF у *Brassica oleracea* и *Brassica rapa*. Изучен полиморфизм в промоторной области гена *Myb113-like1 Capsicum annuum*, регулирующего биосинтез антоцианов: дополнительный повтор размером 148 п. н. и вставка 2 (1) п. н. у форм с нарушенным синтезом антоцианов в плодах. Установлена связь между наличием вставки в промоторе (*Myb113-like1pr⁺¹⁴⁸*) с полиморфизмами в экзонных областях генов *Myb113-like1^{delT}* и *Myb113-like2^{CIA}*, связанными с нарушением синтеза антоцианов. Выявлен ряд полиморфизмов гена *Myb114* у овощных культур семейства капустных (*Brassica oleracea*, *Brassica rapa*), тесно коррелирующих с высоким/низким накоплением антоцианов в листьях. У *B. oleracea* выявлены SNP, которые ведут к замене двух аминокислот, расположенных в области ДНК-связывающих доменов, что приводит к изменению эффективности связывания данного транскрипционного фактора с промоторами структурных генов биосинтеза. Белковая последовательность, кодируемая геном *Myb114*, у образцов *B. rapa* разновидности репа листовая с высоким накоплением антоцианов в листьях отличалась от таковой у образцов с отсутствием антоцианов в листьях пятью аминокислотами, при этом области ДНК-связывающих доменов были одинаковыми у форм с различным накоплением антоциана.

Ключевые слова: генетическая регуляция биосинтеза антоцианов, R2R3 Myb-транскрипционные факторы, ДНК-маркеры, *Solanaceae*, *Capsicum*, *Brassica*

Для цитирования. Изучение полиморфизма генов R2R3 Myb транскрипционных факторов культур семейства *Solanaceae* и гена *Myb114* рода *Brassica* в связи с регуляцией биосинтеза антоцианов / О. Г. Бабак [и др.] // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2022. – Т. 66, № 4. – С. 414–424. <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2022-66-4-414-424>

**Olga G. Babak¹, Natalia V. Anisimova¹, Tatiana V. Nikitinskaya¹, Nataliya A. Nekrashevich¹,
Konstanciya K. Yatsevich¹, Lizaveta V. Drozd¹, Dmitry A. Fateev², Fedor A. Berensen²,
Anna M. Artemyeva², Academician Alexander V. Kilchevsky¹**

¹Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Science of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

²N. I. Vavilov Institute of Plant Genetic Resources, Saint Petersburg, Russian Federation

**INVESTIGATING OF THE POLYMORPHISM OF *SOLANACEAE* R2R3 MYB
AND *BRASSICA MYB114* GENES OF TRANSCRIPTION FACTORS IN CONNECTION
WITH THE ANTHOCYANIN BIOSYNTHESIS REGULATION**

Abstract. Based on comparison of R2R3 Myb genes in *Solanaceae* (*S. lycopersicum*: *Ant1*, *Ant2*, *S. melongena*: *Myb1*, *C. annuum*: *Myb113-like1* and *Myb113-like2*) and *Brassicaceae* crops, a search for orthologous sequences was performed. The sequences encoding Myb114 TF in *Brassica oleracea* and *Brassica rapa* was found to be the closest in a nucleotide structure to the previously investigated genes in *Solanaceae*. The polymorphism in the promoter region of the *Capsicum annuum Myb113-like1* gene that regulates anthocyanin biosynthesis: an additional 148 bp repeat and 2(1) bp insertion in the forms with impaired anthocyanin synthesis in fruits was studied. A relationship between the presence of an insert in the promoter (*Myb113-like1pr⁺¹⁴⁸*) and polymorphisms in the exon regions of *Myb113-like1^{delT}* and *Myb113-like2^{CIA}* genes associated with impaired anthocyanin synthesis was established. A number of polymorphisms of the *Myb114* gene in vegetable crops of the

cabbage family (*Brassica oleracea*, *Brassica rapa*), which closely correlate with high/low accumulation of anthocyanins in leaves, were identified. In *B. oleracea*, SNPs that lead to the replacement of two amino acids located in the region of DNA-binding domains were found, which leads to a change in the efficiency of binding of this transcription factor and the promoters of structural biosynthesis genes. A protein sequence encoded by the *Myb114* gene in accessions of the leafy turnip (*B. rapa*) with a high accumulation of anthocyanins in the leaves differed from the accessions without anthocyanin accumulation in the leaves by five amino acids, while the regions of DNA-binding domains were the same in the forms with various anthocyanin accumulation.

Keywords: gene regulation of anthocyanin synthesis, R2R3 MYB-transcription factors, DNA markers, *Solanaceae*, *Capsicum*, *Brassica*

For citation. Babak O. G., Anisimova N. V., Nikitinskaya T. V., Nekrashevich N. A., Yatsevich K. K., Drozd L. V., Fateev D. A., Berensen F. A., Artemyeva A. M., Kilchevsky A. V. Investigating of the polymorphism of *Solanaceae* R2R3 Myb and *Brassica Myb114* genes of transcription factors in connection with the anthocyanin biosynthesis regulation. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2022, vol. 66, no. 4, pp. 414–424 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2022-66-4-414-424>

Введение. Антоцианы, являясь одной из форм вторичных метаболитов в различных систематических группах растений, не только придают окраску определенным частям растений, но и обеспечивают один из древнейших механизмов устойчивости к абиотическим и биотическим стрессовым факторам. В связи с этим изучение генетики накопления определенных форм антоцианов и их регуляции является важным для создания новых сортов растений с высокой стрессоустойчивостью. Постоянно растущее внимание, уделяемое изучению особенностей накопления антоцианов, также связано с антиоксидантными и антимикробными свойствами антоцианов, потребляемых человеком с растительной пищей [1].

Механизм биосинтеза и регуляции антоцианов хорошо изучен на таких растениях, как арабидопсис, кукуруза, пшеница, томат, а также на плодовых яблоне, груше, персике [2–4]. Семейство *Solanaceae* является удобным объектом для изучения генетических механизмов регуляции накопления антоцианов в связи с широким меж- и внутривидовым полиморфизмом их накопления в различных частях растений. К настоящему времени в генетических базах данных представлены последовательности генов ряда Myb-транскрипционных факторов (ТФ), детерминирующих накопление различных форм антоцианов. В [5; 6] показан различный уровень их экспрессии у форм с накоплением и отсутствием антоцианов в плодах, при этом генетический полиморфизм данных генов не изучен. Jung с соавт. установлена регуляция накопления антоцианов в плодах перца геном *CaAn2*, кодирующим R2R3 MYB ТФ, путем создания трансгенных растений табака и арабидопсиса, экспрессирующих ген *CaAn2* и дающих антоциановую окраску тканей трансгенных растений [7]. В Институте генетики и цитологии НАН Беларуси (ИГЦ) выполнен на основе секвенирования сравнительный анализ ряда последовательностей генов *R2R3-Myb* ТФ у пасленовых, который позволил выявить наиболее близкие к *Ant1* томата (*Solanum lycopersicum*) по нуклеотидному составу последовательности *Myb113-like 1* (*CaAn2* согласно Jung с соавт.) и *Myb113-like 2* у перца (*Capsicum annuum*), а также *Myb1* у баклажана (*Solanum melongena*) генетического банка NCBI. Были установлены генетические полиморфизмы экзонной области данных генов, приводящие к изменению структуры кодируемого белка и нарушению процесса биосинтеза антоцианов в плодах и вегетативных органах [8; 9].

Анализ исследований генетики накопления антоцианов у представителей рода *Brassica* L., характеризующихся широким спектром антоциановой окраски различных продуктивных органов, в настоящее время в основном связан с идентификацией структурных и регуляторных генов, участвующих в определении этапов биосинтеза, их картировании и оценке уровня экспрессии [10–13].

Целью данного этапа исследований являлся поиск полиморфизма генов овощных пасленовых и капустных культур, связанного с регуляцией биосинтеза антоцианов в растениях. Задачами данного этапа исследований были: анализ генетического полиморфизма промоторной области гена *Myb113-like1* рода *Capsicum* и оценка его связи с ранее выявленными нами изменениями структуры данного гена (для сопоставления результатов, полученных нами и корейскими исследователями) [8; 9]; поиск наиболее близких к изученным ранее последовательностям R2R3MYB транскрипционных факторов пасленовых (основываясь на законе гомологических рядов наследственной изменчивости Н. И. Вавилова) и изучение их полиморфизма у представителей капусты огородной и репы листовой.

Материалы и методы исследования. Для выполнения исследований использовали ДНК образцов *Solanum lycopersicum* и *Capsicum annuum* с различным уровнем накопления антоцианов в плодах и листьях коллекции Института генетики и цитологии НАН Беларуси, ДНК образцов капусты огородной (*B. oleracea*) и репы листовой (*B. rapa*) из коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ВИР) с различным уровнем накопления антоцианов в листьях и других продуктовых органах.

Выделение ДНК проводили при помощи Genomic DNA Purification Kit (Thermo Scientific), а также набора Сорб-ГМО-Б (Синтол) из молодых листьев растений согласно рекомендациям производителя. Количество ДНК в образце определяли на спектрофотометре Ultrospec 3300 pro (Швеция).

Поиск генов-ортологов у капустных культур к генам, кодирующим R2R3MYB TF у пасленовых культур, осуществлялся с помощью программы Blast сайта NCBI. Нуклеотидные последовательности аллелей гена *Myb-114*, а также промоторной области гена *Myb113-like1* определяли путем секвенирования. Для этого фрагменты амплификации, полученные на геномной ДНК с подобранными нами геноспецифическими праймерами (табл. 1) с использованием программы Primer-BLAST [14], разделяли в 1,0 %-ном агарозном геле, затем вырезали и очищали с использованием набора DNA Extraction Kit (Thermo Scientific) согласно методике производителя. Секвенирующие реакции выполняли с применением набора BigDye® Terminator v 3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems) согласно методике производителя. Продукты секвенирующей реакции очищали спиртовым осаждением, растворяли в формамиде, денатурировали и далее проводили капиллярный электрофорез с использованием ДНК-секвенатора Genetic Analyzer 3500 (Applied Biosystems).

Т а б л и ц а 1. Праймеры, разработанные для секвенирования последовательностей изучаемых генов

Table 1. Primers designed for sequencing the studied genes

Название праймера Primer name	Нуклеотидная последовательность Nucleotide sequence	<i>T</i> отжига, °C <i>T</i> annealing, °C	ПЦР продукт, п. н. PCR product, bp
Ген <i>Myb114 Brassicacea</i>			
BrMYB114.1F	TCAAGGGAGACCAAGAACC	53,7	679
BrMYB114.1R	CATCGCCTCAAGAGACTGTC		
BrMYB114.2F	TCACTGCCTATGTCCCTCAC	56,6	995
BrMYB114.2R	GCCATCTTAGTCTACAACCTTCC		
BrMYB114.3F	AGGTGTAGGAAGAGTTGTAG	51,3	483
BrMYB114.3R	TGTTGTTGAGTCCAAGGC		
BrMYB114.4F	ACATTCTCTTCTACCACACC	52,2	649
BrMYB114.4R	AAACAGACGCTCTCACC		
Промоторная область гена <i>Myb113-like1</i>			
Myb 113(pr1)-F1	ACCTGTCATCACCAAAAGCA	57,64	825
Myb113(pr1)-R1	GCGGGTCAGCCTCATACTAA		
Myb113(pr2)-F2	TCCGCCCTCGTTAATTT	56,20	700
Myb113(pr2)-R2	AGCAGGAACAAGATGCCACT		

Компьютерную обработку данных, полученных в результате секвенирования, проводили с использованием программы Sequencing Analysis Software v 5.2 (Applied Biosystems). Для выравнивания нуклеотидных и аминокислотных последовательностей использовали программы MEGA4 – Molecular Evolutionary Genetics Analysis [15], Vector NTI [16].

На основе выявленного полиморфизма были подобраны праймеры, с их использованием проведено ДНК-типирование коллекции образцов. ПЦР-реакцию проводили в термоциклере Biometra TProfessional Basic. Реакционная ПЦР-смесь объемом 15 мкл содержала 60–100 нг геномной ДНК; 2,5 мМdNTPMix (ThermoScientific), 1,4 единицы Tornado DNA-полимеразы в инкубационном буфере “F” (Праймтех, Беларусь) и 0,25 пмоль/мл праймеров (Евроген, Россия). Режим ПЦР был следующим: 95 °C – 15 мин, затем следовало 35 циклов, состоящих из инкубаций: 99 °C – 1 с, 52–58 °C – 30 с и 72 °C – 1 мин. Реакцию завершали при 72 °C в течение 7 мин. Продукты ПЦР разделяли методом электрофореза в 2 %-ном агарозном геле в присутствии бромистого этидия и документировали с помощью системы Bio-Rad GelDoc2000 (США). Размеры амплифицирован-

	5030	5040	5050	5060	5070	5080	5090	5100	5110	5120	5130	5140
Хромосома 10 <i>Carpsisum</i> для гена <i>Myb13-like</i> (П/Л)	5030	5040	5050	5060	5070	5080	5090	5100	5110	5120	5130	5140
224	GTCCCTCT	TTTTTAATAATATATA	---CATACCGGCTG	ATTTTTTAGTAGAGGCTG	ACCCGGCTAAATTAATAAATCTTT	TAATTTT	GTCTTTTTT	TGCAATGACAAAAGAAA				
211	GTCCCTCT	TTTTTAATAATATATA	---CATACCGGCTG	ATTTTTTAGTAGAGGCTG	ACCCGGCTAAATTAATAAATCTTT	TAATTTT	GTCTTTTTT	TGCAATGACAAAAGAAA				
226	GTCCCTCT	TTTTTAATAATATATA	---CATACCGGCTG	ATTTTTTAGTAGAGGCTG	ACCCGGCTAAATTAATAAATCTTT	TAATTTT	GTCTTTTTT	TGCAATGACAAAAGAAA				
214	GTCCCTCT	TTTTTAATAATATATA	---CATACCGGCTG	ATTTTTTAGTAGAGGCTG	ACCCGGCTAAATTAATAAATCTTT	TAATTTT	GTCTTTTTT	TGCAATGACAAAAGAAA				
216	GTCCCTCT	TTTTTAATAATATATA	---CATACCGGCTG	ATTTTTTAGTAGAGGCTG	ACCCGGCTAAATTAATAAATCTTT	TAATTTT	GTCTTTTTT	TGCAATGACAAAAGAAA				
225	GTCCCTCT	TTTTTAATAATATATA	---CATACCGGCTG	ATTTTTTAGTAGAGGCTG	ACCCGGCTAAATTAATAAATCTTT	TAATTTT	GTCTTTTTT	TGCAATGACAAAAGAAA				
217	GTCCCTCT	TTTTTAATAATATATA	---CATACCGGCTG	ATTTTTTAGTAGAGGCTG	ACCCGGCTAAATTAATAAATCTTT	TAATTTT	GTCTTTTTT	TGCAATGACAAAAGAAA				
223	GTCCCTCT	TTTTTAATAATATATA	---CATACCGGCTG	ATTTTTTAGTAGAGGCTG	ACCCGGCTAAATTAATAAATCTTT	TAATTTT	GTCTTTTTT	TGCAATGACAAAAGAAA				
250	GTCCCTCT	TTTTTAATAATATATA	---CATACCGGCTG	ATTTTTTAGTAGAGGCTG	ACCCGGCTAAATTAATAAATCTTT	TAATTTT	GTCTTTTTT	TGCAATGACAAAAGAAA				
Хромосома 10 <i>Carpsisum</i> для гена <i>Myb13-like</i> (П/Л)	5140	5150	5160	5170	5180	5190	5200	5210	5220	5230	5240	5250
332	AAATTAGATG	CAATTTT	SAGCCAAAATAAATTAATG	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG
319	AAATTAGATG	CAATTTT	SAGCCAAAATAAATTAATG	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG
334	AAATTAGATG	CAATTTT	SAGCCAAAATAAATTAATG	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG
322	AAATTAGATG	CAATTTT	SAGCCAAAATAAATTAATG	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG
324	AAATTAGATG	CAATTTT	SAGCCAAAATAAATTAATG	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG
333	AAATTAGATG	CAATTTT	SAGCCAAAATAAATTAATG	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG
327	AAATTAGATG	CAATTTT	SAGCCAAAATAAATTAATG	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG
331	AAATTAGATG	CAATTTT	SAGCCAAAATAAATTAATG	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG
358	AAATTAGATG	CAATTTT	SAGCCAAAATAAATTAATG	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG	CAATTTT	AGGCTG
5250	5250	5260	5270	5280	5290	5300	5310	5320	5330	5340	5350	536
Хромосома 10 <i>Carpsisum</i> для гена <i>Myb13-like</i> (П/Л)	5236											
433	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
420	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
435	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
423	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
425	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
443	GCACSTG	CAAAAGTTT	AAAGTTT	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG
437	GCACSTG	CAAAAGTTT	AAAGTTT	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG
441	GGACSTG	CAAAAGTTT	AAAGTTT	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG
468	GGACSTG	CAAAAGTTT	AAAGTTT	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG
Хромосома 10 <i>Carpsisum</i> для гена <i>Myb13-like</i> (П/Л)	5360	5370	5380	5390	5400	5410	5420	5430	5440	5450	5460	547
5236	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
433	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
420	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
435	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
423	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
425	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
443	GCACSTG	CAAAAGTTT	AAAGTTT	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG
437	GCACSTG	CAAAAGTTT	AAAGTTT	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG
441	GGACSTG	CAAAAGTTT	AAAGTTT	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG
468	GGACSTG	CAAAAGTTT	AAAGTTT	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG
5360	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
5236	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
433	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
420	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
435	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
423	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
425	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
443	GCACSTG	CAAAAGTTT	AAAGTTT	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG
437	GCACSTG	CAAAAGTTT	AAAGTTT	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG
441	GGACSTG	CAAAAGTTT	AAAGTTT	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG
468	GGACSTG	CAAAAGTTT	AAAGTTT	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG	ATGATG

Рис. 1. Выравнивание нуклеотидных последовательностей промоторной области гена *Myb13-like1* у образцов перца с различным накоплением антоцианов относительно участка хромосомы 10 (GenBank NCBI: NC_029986.1)

Fig. 1. Nucleotide sequence alignment of the *Myb13-like1* gene in the pepper accessions with different anthocyanin accumulation relative to the chromosome 10 region (GenBank NCBI: NC_029986.1)

ных фрагментов определяли при использовании в качестве маркера молекулярного веса 100 п. н. Plus DNA ladder.

Результаты и их обсуждение. Выполнено секвенирование промоторной области гена *Myb113-like1* рода *Capsicum* размером около 1500 п. н., расположенной перед старт-кодоном, включающей непосредственно коровый элемент, а также ряд элементов промотора, связанных с регуляцией активности гена в зависимости от внешних факторов. На рис. 1 показана область промотора, где были выявлены полиморфизмы у форм с различным накоплением антоцианов в плодах и вегетативной части.

Так, у форм без накопления антоцианов в плодах (напр., Л 160-10, Златозар, Хабанеро красный, Огненная дева) обнаружен дополнительный повтор размером 148 п. н. Данная вставка находится на расстоянии –308...–160 п. н. от старт-кодона. Кроме того, у сорта Златозар, отличающегося практически полным отсутствием антоциановой окраски плодов и вегетативных органов, обнаружена инсерция размером 2 п. н. на расстоянии –515 п. н. от старт-кодона.

Для идентификации повтора 148 п. н. промоторной области гена *Myb113-like1* на широком материале использованы праймеры *Myb113(pr2)-F2/R2* (табл. 1). В результате ПЦР с данными праймерами у генотипов без вставки в промоторе амплифицируется фрагмент размером 700 п. н. У образцов с мутантным аллелем *Myb113-like1-prom^{Ins148}*, характеризующихся отсутствием накопления антоцианов, образуется фрагмент 848 п. н.

С целью выявления инсерции 2 п. н., обнаруженной у формы Златозар, разработан ДНК-маркер *MYB113-like1-promIns2*, для чего были подобраны праймеры *PromIns2-F (FAM)/R*, один из которых был с флюоресцентной меткой для анализа размера ампликонов на генетическом анализаторе: –TTTТААТАТТАСГТТААТТТGGGAACG/AATTAGCGGGTTAGCCTCA. ДНК-скрининг широкой коллекции образцов с помощью данных праймеров не выявил искомого полиморфизма у других форм, но при этом была обнаружена однонуклеотидная вставка у форм *ZongKao*, Шоколадная красавица.

Для изучения связи выявленных полиморфизмов промоторной области гена *Myb113-like1* с фенотипическим проявлением накопления антоцианов, а также для оценки сопряженности проявления ранее выявленных мутаций в экзонах генов *Myb113-like1* (однонуклеотидная делеция ТТ/–Т) и *Myb113-like2* (однонуклеотидная замена С→А), связанных с отсутствием синтеза антоцианов в плодах [9], выполнено ДНК-типирование материала на наличие вставки 148 п. н. в промоторной области и вышеуказанных мутаций в экзонных областях генов *Myb113-like1* и *Myb113-like2*. Результаты генотипирования образцов перца по генам *Myb113-like* показаны в табл. 2 наряду с проявлением антоциановой окраски плодов на стадии технической спелости.

Согласно представленным данным, большинство образцов, накапливающих антоцианы в плодах на стадии технической спелости, не имеют вставку 148 п. н., а также однонуклеотидную делецию в экзонной области гена *Myb113-like1*. В области SNP C/A гена *Myb113-like2* для данных форм характерен нуклеотид С [8]. Как правило, образцы, имеющие вставку в промоторной области, делецию (выпадение нуклеотида Т) в третьем экзоне *Myb113-like1* и нуклеотид А в области SNP C/A третьего экзона гена *Myb113-like2*, не накапливают антоцианы в плодах. В других сочетаниях, отличных от вышеуказанных, плоды обычно зеленые с проявлением светло-фиолетовой окраски в случае попадания на них избыточного количества солнечной радиации. Согласно результатам ДНК-типирования, мутация в промоторной области тесно связана с однонуклеотидной заменой – наличием нуклеотида А в 3 экзоне гена *Myb113-like2*. Анализ расположения на хромосоме данных двух генов показал, что они находятся на расстоянии около 1,9 млн пар оснований друг от друга, что подтверждает высокую степень сцепленности. По данным NCBI ближе к центромере хромосомы 10 находится *Myb113-like2*, а далее расположен *Myb113-like1*. Данное расположение, как мы полагаем, объясняет более высокое сцепление конца гена *Myb113-like2*, где расположена SNP C/A, с изучаемой областью промотора гена *Myb113-like1*, чем с однонуклеотидной делецией в третьем экзоне этого же гена, который имеет большие размеры интронных областей.

Таким образом, разработанный нами на основе секвенирования промоторной области гена *Myb113-like1* маркер позволяет выделять формы с отсутствием антоцианов в плодах на стадии технической спелости (образцы с аллелем *Myb113-like1prom^{Ins148}*), что согласуется с результатами,

Т а б л и ц а 2. **Полиморфизм генов *Myb113-like1* и *Myb113-like2* и его связь с накоплением антоцианов в плодах перца**

Т a b l e 2. ***Myb113-like1* and *Myb113-like2* polymorphism and its relationship with the anthocyanin accumulation in pepper fruits**

Образец Sample	<i>Myb113-like1</i>		<i>Myb113-like2</i>	Окраска плода на стадии технической спелости Coloring of the fruit at the stage of technical ripeness
	<i>promIns148</i>	<i>delT</i>	<i>SNP C/A</i>	
Хабанеро красный	848	ТТ	А	Зеленая
Хабанеро оранжевый	848	ТТ	А	Зеленая
ОМ красный	700	ТТ	А	Зеленая
ОМ оранжевый	700	ТТ	А	Зеленая
ОМ желтый	848	ТТ	А	Зеленая
Шоколадная красавица	700	ТТ	А	Коричневая
ЛП60-10	848	Т–	А	Зеленая
Златозар	848	Т–	А	Зеленая
ZongKao	700	ТТ	А	Зеленая
Созвездие	700	ТТ	С	Фиолетовая
Рябинушка	700	ТТ	С	Фиолетовая
Чырвоны магнат	700	Т–	С	Зеленая
Оранжевое наслаждение	848	Т–	А	Зеленая
Желтоплодный	848	Т–	А	Зеленая
Л-24	848	Т–	А	Зеленая
Сиреневый кубик	700	ТТ	С	Сиреневая
Белоснежка	700	Т–	А	Зеленая
Отелло	700	ТТ	А	Светло-фиолетовая
ОГФ-1	700	ТТ	С	Темно-фиолетовая
Блондин	700	ТТ	С	Бледно-зеленая
Тройка	700	ТТ	А	Зеленая со слабым антоцианом
Черный красавец	700	ТТ	С	Фиолетово-черная
Линия 1 из Сиреневый	700	ТТ	С	Насыщенно-сиреневая
Линия 2 из Сиреневый	700	ТТ	А	Светло-сиреневая

полученными в [7]. Однако это лишь одна из мутаций, вызывающих нарушение процесса биосинтеза антоцианов в плодах перца. Выявленная нами однонуклеотидная делеция в третьем экзоне *Myb113-like1*, которая приводит к сдвигу рамки считывания и образованию раннего стоп-кодона и, как следствие, формированию нефункционального белка [8; 9], нарушает процесс биосинтеза антоцианов в плодах независимо от структуры промоторной области.

Проведена работа по поиску ортологов у капустных культур к генам, кодирующим R2R3Myb TF у пасленовых культур. С помощью программы Blast выполнен поиск и сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей ранее изученных генов Myb-факторов семейства пасленовые: томата (MYB R2R3TF: *Ant1*; *Ant2*), перца (MYB R2R3caps TF: *Myb113-like 1*, *Myb113-like 2*) с последовательностями базы данных NCBI у капустных. В результате был найден ген *Myb114* транскрипционного фактора MYB114(XM_013771565), показывающий максимальную идентичность в области перекрытия у капусты огородной. К последовательности гена *Myb114* были подобраны праймеры для секвенирования на геномной ДНК у коллекционных образцов капусты и репы с контрастной антоциановой окраской.

По результатам выравнивания последовательностей гена *Myb114* у образцов капусты огородной с контрастным накоплением антоцианов относительно последовательности LOC106333082 выявлены 5 однонуклеотидных замен в экзонных областях (1 SNP в первом экзоне, 2 SNP во втором экзоне и 2 SNP в третьем экзоне) и делеция размером в 271 п. н. в первом интроне у образцов белокочанной и зеленой листовой капусты. На рис. 2, а показаны выявленные SNP в области второго экзона.

Выявленный аллельный полиморфизм гена *Myb114* при сопоставлении с фенотипами изучаемых форм был тесно связан с накоплением антоциана в листьях (кочанах) (рис. 2, б). При этом

их сравнение с последовательностями третьего экзона у образцов *B. oleracea* с контрастным накоплением антоцианов в листьях.

Наряду с SNP в экзонных областях выявлено большое количество однонуклеотидных замен в интронах. Общей особенностью полиморфизма интронов гена *Myb114* у разновидностей капусты и репы было наличие крупных делеций (270 п. н. и более) у форм с отсутствием антоцианов в листьях по сравнению с формами с активным его накоплением. По результатам секвенирования установлено разное количество АТ повторов во втором интроне у изученных образцов листовой репы. Наименьшее количество повторов было выявлено у линии удвоенных гаплоидов со светло-зеленой окраской листьев, а наибольшее у образцов с антоциановой окраской листьев (рис. 2, d). У разновидностей капусты огородной без накопления антоцианов в листьях выявлена делеция размером 271 п. н. Необходимо отметить, что при изучении нами полиморфизма гена *An2* (*Myb75*) (NM_001279063.2) у образцов *S. lycopersicum* с зелеными и фиолетовыми листьями в результате секвенирования были выявлены, наряду с SNP в экзонных областях, большие делеции в первом и втором интронах у образцов с наименьшим накоплением антоцианов в листьях. Данное сравнение позволяет предположить возможное участие интронных областей генов MYB-факторов в регуляции накопления антоцианов в листьях культур семейств пасленовые и капустные.

Вместе с анализом последовательности гена *Myb114* выполнены выравнивание аминокислотных последовательностей, синтезируемых на основе данного гена у изученных образцов и референсных последовательностей, а также анализ влияния генетических полиморфизмов на структуру синтезируемого белка (рис. 3).

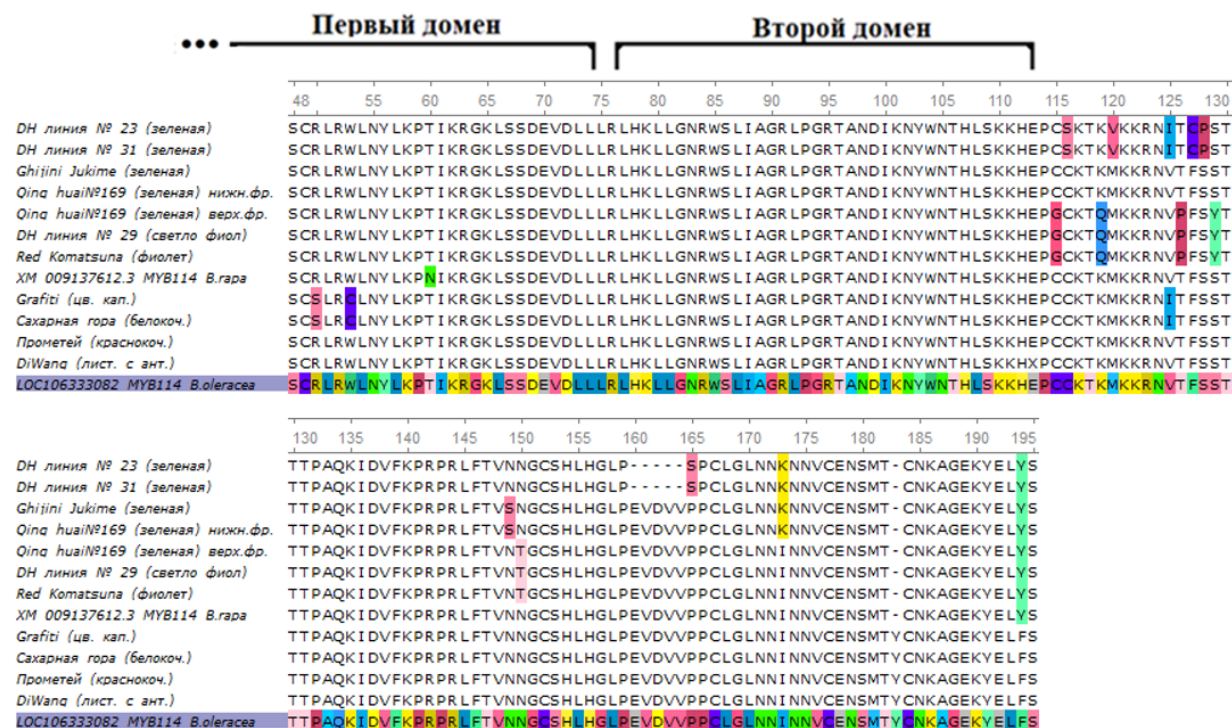


Рис. 3. Выравнивание аминокислотных последовательностей, кодируемых геном *Myb114* у образцов *B. oleracea* и *B. rapa* с различным накоплением антоцианов

Fig. 3. Amino acid sequence alignment encoded by the *Myb114* gene in *B. oleracea* and *B. rapa* accessions with different anthocyanin accumulation

На основании полученных нуклеотидных последовательностей гена *Myb114* у *B. oleracea* выявлены аминокислотные замены у белокочанной капусты: R→S в позиции 50, W→C в позиции 53 и V→I в позиции 125, две из которых ведут к замене аминокислот, расположенных в области ДНК-связывающих доменов. У образцов *B. rapa* разновидности репа листовая с высоким накоплением антоцианов в листьях наблюдались отличия по пяти аминокислотам от референсной

последовательности. Образцы без накопления антоциана в листьях (наряду с пятью общими отличными от форм с антоциановой окраской аминокислотами) характеризовались следующими заменами: G→C в позиции 108, P→T в позиции 119, S→P в позиции 121, Y→S в позиции 122, N→S в позиции 142, T→N в позиции 143, P→S в позиции 158 и I→K в позиции 166. Среди форм репы листовой с зелеными листьями выявлены отличия по аминокислотной структуре. Так, для структуры белка дигаплоидных форм № 23 и № 31 (рис. 3) характерно выпадение пяти аминокислот и 6 SNP.

Закключение. По результатам секвенирования промоторной области гена *Myb113-like1* перца, регулирующего биосинтез антоцианов, показано наличие вставок размером 148 п. н. и 2(1) п. н. у форм без накопления антоцианов в плодах. Разработаны маркеры MYB113-like1promIns2 и MYB113-like1promIns148 для идентификации форм с выявленными полиморфизмами. Установлена связь между наличием вставки в промоторе (*Myb113-like1pr⁺¹⁴⁸*) с полиморфизмами в экзонных областях аллелей *Myb113-like1^{delT}* и *Myb113-like2^{C/A}*, связанных с нарушением синтеза антоцианов.

На основании сравнительного анализа последовательностей ДНК и аминокислотных структур изучен у разновидностей капусты огородной и репы листовой полиморфизм гена *Myb114*, наиболее близкого по структуре к генам R2R3MYB овощных пасленовых культур. Выявлена связь генетических полиморфизмов данного гена с накоплением антоцианов в листьях изучаемых культур. Показан общий характер изменения структуры интронных областей *An2* томата и *Myb114* капустных культур. У *B. oleraceae* выявлены две аминокислотные замены в белке, кодируемом геном *Myb114*, расположенные в области ДНК-связывающих доменов, что приводит к изменению эффективности связывания данного транскрипционного фактора с промоторами структурных генов биосинтеза и уменьшению уровня их экспрессии. У изучаемых образцов *B. rapa* с высоким накоплением антоциана в листьях кодируемые геном *Myb114* белковые последовательности отличались пятью аминокислотами от таковых у образцов без накопления антоциана в листьях, при этом области ДНК-связывающих доменов были одинаковы у форм с различным накоплением антоциана.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке БРФФИ (грант Б20Р-285), а также РФФИ (грант № 20-516-00017Бел_a).

Acknowledgments. The work is supported by the BRFFR (grant No. Б20Р-285), and by the RFBR (grant No. 20-516-00017Бел_a).

Список использованных источников

1. Middleton, E. Jr. The effects of plant flavonoids on mammalian cells: Implications for inflammation, heart disease and cancer / E. Jr. Middleton, C. Kandaswami, T. C. Theoharides // *Pharmacol. Rev.* – 2000. – Vol. 52. – P. 673–751.
2. Хлесткина, Е. К. Гены биосинтеза флавоноидов пшеницы / Е. К. Хлесткина, О. Ю. Шоева, Е. И. Гордеева // *Вавиловский журн. генетики и селекции.* – 2014. – Т. 18, № 4/1. – С. 784–796.
3. Anthocyanin biosynthesis and degradation mechanisms in Solanaceous Vegetables: a review / Y. Liu [et al.] // *Frontiers in Chemistry.* – 2018. – Vol. 6. – P. 1–17. <https://doi.org/10.3389/fchem.2018.00052>
4. Naing, A. H. Roles of R2R3-MYB transcription factors in transcriptional regulation of anthocyanin biosynthesis in horticultural plants / A. H. Naing, C. K. Kim // *Plant Mol. Biol.* – 2018. – Vol. 98, N 1–2. – P. 1–18. <https://doi.org/10.1007/s11103-018-0771-4>
5. Stommel, J. R. Coordinated regulation of biosynthetic and regulatory genes coincides with anthocyanin accumulation in developing eggplant fruit / J. R. Stommel, J. M. Dumm // *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.* – 2015. – Vol. 140, N 2. – P. 129–135. <https://doi.org/10.21273/jashs.140.2.129>
6. Lightbourn, G. J. Epistatic interactions influencing anthocyanin gene expression in *Capsicum annuum* / G. J. Lightbourn, J. R. Stommel, R. J. Griesbach // *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.* – 2007. – Vol. 132, N 6. – P. 824–829. <https://doi.org/10.21273/jashs.132.6.824>
7. A non-LTR retrotransposon activates anthocyanin biosynthesis by regulating a MYB transcription factor in *Capsicum annuum* / S. Jung [et al.] // *Plant Science.* – 2019. – Vol. 287. – Art. 110181. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110181>
8. Изучение полиморфизма генов Муб-факторов на основе сравнительной геномики овощных пасленовых культур (томат, перец, баклажан) для поиска ДНК-маркеров, дифференцирующих образцы по накоплению антоцианов / О. Г. Бабак [и др.] // *Докл. Нац. акад. наук Беларуси.* – 2019. – Т. 63, № 6. – С. 721–729. <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2019-63-6-721-729>
9. Identification of DNA Markers of Anthocyanin Biosynthesis Disorders Based on the Polymorphism of Anthocyanin 1 Tomato Ortholog Genes in Pepper and Eggplant / O. Babak [et al.] // *Crop. Breed. Genet. Genom.* – 2020. – Vol. 2, N 3. – Art. e200011. <https://doi.org/10.20900/cbagg20200011>

10. Fine mapping the Bjp11 gene for purple leaf color in B2 of *Brassica juncea* L. through comparative mapping and whole-genome re-sequencing / Z. Zhao [et al.] // *Euphytica*. – 2017. – Vol. 213, N 4. – P. 80–90. <https://doi.org/10.1007/s10681-017-1868-6>
11. Identification and characterization of anthocyanin biosynthesis-related genes in Kohlrabi / M. A. Rahim [et al.] // *Appl. Biochem. Biotechnol.* – 2018. – Vol. 184, N 4. – P. 1120–1141. <https://doi.org/10.1007/s12010-017-2613-2>
12. Wang, J. Molecular characterization of BrMYB73: a candidate gene for the purple-leaf trait in *Brassica rapa* / J. Wang, T. B. Su, Y. J. Yu // *Int. J. Agric. Biol.* – 2019. – Vol. 22. – P. 122–130. <https://doi.org/10.17957/IJAB/15.1041>
13. QTL-Seq and sequence assembly rapidly mapped the gene BrMYBL2.1 for the purple trait in *Brassica rapa* / X. Zhang [et al.] // *Sci. Rep.* – 2020. – Vol. 10, N 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58916-5>
14. Primer-BLAST: A tool to design target-specific primers for polymerase chain reaction / J. Ye [et al.] // *BMC Bioinformatics*. – 2012. – Vol. 13, N 1. – Art. 134. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-13-134>
15. Molecular Evolutionary Genetics Analysis [Electronic resource]. – Mode of access: <https://www.megasoftware.net/>. – Date of access: 12.02.2022.
16. Vector NTI [Electronic resource]. – Mode of access: <https://www.thermofisher.com/by/en/home/life-science/cloning/vector-nti-software.html>. – Date of access: 05.02.2022.

References

1. Middleton E. Jr., Kandaswami C., Theoharides T. C. The effects of plant flavonoids on mammalian cells: Implications for inflammation, heart disease, and cancer. *Pharmacological Reviews*, 2000, vol. 52, pp. 673–751.
2. Khlestkina E. K., Shoeva O. Yu., Gordeeva E. I. Flavonoid biosynthesis genes in wheat. *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii* [Vavilov Journal of Genetics and Breeding], 2014, vol. 18, no. 4/1, pp. 784–796 (in Russian).
3. Liu Y., Tikunov Yu., Schouten R. E., Marcelis L. F. M., Visser R. G. F., Bovy A. Anthocyanin biosynthesis and degradation mechanisms in Solanaceous Vegetables: a review. *Frontiers in Chemistry*, 2018, vol. 6, pp. 1–17. <https://doi.org/10.3389/fchem.2018.00052>
4. Naing A. H., Kim C. K. Roles of R2R3-MYB transcription factors in transcriptional regulation of anthocyanin biosynthesis in horticultural plants. *Plant Molecular Biology*, 2018, vol. 98, no. 1–2, pp. 1–18. <https://doi.org/10.1007/s11103-018-0771-4>
5. Stommel J. R., Dumm J. M. Coordinated regulation of biosynthetic and regulatory genes coincides with anthocyanin accumulation in developing eggplant fruit. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2015, vol. 140, no. 2, pp. 129–135. <https://doi.org/10.21273/jashs.140.2.129>
6. Lightbourn G. J., Stommel J. R., Griesbach R. J. Epistatic interactions influencing anthocyanin gene expression in *Capsicum annuum*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2007, vol. 132, no. 6, pp. 824–829. <https://doi.org/10.21273/jashs.132.6.824>
7. Jung S., Venkatesh J., Kang M.-Y., Kwon J.-K., Kang B.-C. A non-LTR retrotransposon activates anthocyanin biosynthesis by regulating a MYB transcription factor in *Capsicum annuum*. *Plant Science*, 2019, vol. 287, art. 110181. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110181>
8. Babak O. G., Nekrashevich N. A., Nikitinskaya T. V., Yatsevich K. K., Kilchevsky A. V. Study of the Myb-factor polymorphism based on comparative genomics of vegetable Solanaceae crops (tomato, pepper, eggplant) to search for DNA markers that differentiate samples by the anthocyanins accumulation. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2019, vol. 63, no. 6, pp. 721–729 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2019-63-6-721-729>
9. Babak O., Nikitinskaya T., Nekrashevich N., Yatsevich K., Kilchevsky A. Identification of DNA Markers of Anthocyanin Biosynthesis Disorders Based on the Polymorphism of Anthocyanin 1 Tomato Ortholog Genes in Pepper and Eggplant. *Crop Breeding, Genetics and Genomics*, 2020, vol. 2, no. 3, art. e200011. <https://doi.org/10.20900/cbagg20200011>
10. Zhao Z., Xiao L., Xu L., Xing X., Tang G., Du D. Fine mapping the Bjp11 gene for purple leaf color in B2 of *Brassica juncea* L. through comparative mapping and whole-genome re-sequencing. *Euphytica*, 2017, vol. 213, no. 4, pp. 80–90. <https://doi.org/10.1007/s10681-017-1868-6>
11. Rahim M. A., Robin A. H. K., Natarajan S., Jung H.-J., Lee J., Kim H., Kim H.-T., Park J.-I., Nou I.-S. Identification and characterization of anthocyanin biosynthesis-related genes in Kohlrabi. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2018, vol. 184, no. 4, pp. 1120–1141. <https://doi.org/10.1007/s12010-017-2613-2>
12. Wang J., Su T. B., Yu Y. J. Molecular characterization of BrMYB73: a candidate gene for the purple-leaf trait in *Brassica rapa*. *International Journal of Agriculture and Biology*, 2019, vol. 22, pp. 122–130. <https://doi.org/10.17957/IJAB/15.1041>
13. Zhang X., Zhang K., Wu J., Guo N., Liang J., Wang X., Cheng F. QTL-Seq and sequence assembly rapidly mapped the gene BrMYBL2.1 for the purple trait in *Brassica rapa*. *Scientific Reports*, 2020, vol. 10, no. 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58916-5>
14. Ye J., Coulouris G., Zaretskaya I., Cutcutache I., Rozen S., Madden T. L. Primer-BLAST: A tool to design target-specific primers for polymerase chain reaction. *BMC Bioinformatics*, 2012, vol. 13, no. 1, art. 134. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-13-134>
15. Molecular Evolutionary Genetics Analysis. Available at: <https://www.megasoftware.net/> (accessed 12 February 2022).
16. Vector NTI. Available at: <https://www.thermofisher.com/by/en/home/life-science/cloning/vector-nti-software.html> (accessed 5 February 2022).

Информация об авторах

Бабак Ольга Геннадьевна – канд. биол. наук, доцент, вед. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: babak_olga@mail.ru.

Анисимова Наталья Владимировна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: n.anisimova@igc.by.

Никитинская Татьяна Владимировна – науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: nikitinskaja@yandex.ru.

Некрасевич Наталья Александровна – науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: n.nekrashevich@igc.by.

Яцевич Констанция Константиновна – науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: yakon-kon@yandex.ru.

Дрозд Елизавета Валерьевна – мл. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: drozd.liza@bk.ru.

Фатеев Дмитрий Андреевич – мл. науч. сотрудник. Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ул. Большая Морская, 42-44, 190000, Санкт-Петербург, Российская Федерация). E-mail: dmtfateev@gmail.com.

Беренсен Федор Алексеевич – науч. сотрудник. Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ул. Большая Морская, 42-44, 190000, Санкт-Петербург, Российская Федерация). E-mail: fberensen@gmail.com.

Артемьева Анна Маевна – канд. с.-х. наук, вед. науч. сотрудник. Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ул. Большая Морская, 42-44, 190000, Санкт-Петербург, Российская Федерация). E-mail: akme11@yandex.ru.

Кильчевский Александр Владимирович – академик, д-р биол. наук, профессор, научный руководитель лаборатории. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: kilchev@presidium.bas-net.by.

Information about the authors

Babak Olga G. – Ph. D. (Biology), Assistant Professor, Leading Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Science of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: babak_olga@mail.ru.

Anisimova Natalia V. – Ph. D. (Biology), Senior Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Science of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: n.anisimova@igc.by.

Nikitinskaya Tatiana V. – Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Science of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: nikitinskaja@yandex.ru.

Nekrashevich Nataliya A. – Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Science of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: n.nekrashevich@igc.by.

Yatsevich Konstanciya K. – Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Science of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: yakon-kon@yandex.ru.

Drozd Lizaveta V. – Junior Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Science of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: drozd.liza@bk.ru.

Fateev Dmitry A. – Junior Researcher. N. I. Vavilov Institute of Plant Genetic Resources (42–44, Bolshaya Morskaya Str., 190000, Saint Petersburg, Russian Federation). E-mail: dmtfateev@gmail.com.

Berensen Fedor A. – Researcher. N. I. Vavilov Institute of Plant Genetic Resources (42–44, Bolshaya Morskaya Str., 190000, Saint Petersburg, Russian Federation). E-mail: fberensen@gmail.com.

Artemyeva Anna M. – Ph. D. (Agrarian), Leading Researcher. N. I. Vavilov Institute of Plant Genetic Resources (42–44, Bolshaya Morskaya Str., 190000, Saint Petersburg, Russian Federation). E-mail: akme11@yandex.ru.

Kilchevsky Alexander V. – Academician, D. Sc. (Biology), Professor, Scientific Director. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Science of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: kilchev@presidium.bas-net.by.