

ОБЩЕЕ СОДЕРЖАНИЕ АНТОЦИАНОВ И ПОЛИМОРФИЗМ ГЕНА *MYB114* У КУЛЬТУР ВИДА РЕПА (*BRASSICA RAPA* L.)

Д. А. Фатеев*, А. М. Артемьева

ORCID

Фатеев Д. А. [0000-0002-1075-6704](https://orcid.org/0000-0002-1075-6704)

Артемьева А. М. [0000-0002-6551-5203](https://orcid.org/0000-0002-6551-5203)

ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова (ВИР),
190031, Россия, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42–44,
*e-mail: fateevdm1@gmail.com

Поступила в редакцию 09.03.2025, принята в печать 24.03.2025

В статье утверждается, что листовые овощные культуры вида *Brassica rapa* L. широко распространены, особенно в странах Азии. Накопление антоцианов улучшает качество и вкус овощных капустных культур, а также оказывает положительное влияние на здоровье человека. Селекция сортов с высоким содержанием антоцианов вызывает значительный исследовательский интерес, что обуславливает необходимость изучения генов и механизмов их накопления. В настоящем исследовании установлено содержание антоцианов в 25 образцах *Brassica rapa* L. из коллекции ВИР. При проведении молекулярно-генетического анализа с использованием ДНК-маркера BrMYB114.3 выявлено два полиморфных фрагмента. У образцов с фиолетовой окраской листьев обнаружен фрагмент длиной 523 пн, а у образцов с зеленой окраской – 482 пн. Некоторые образцы оказались гетерозиготными по данному маркеру, для них характерным было низкое содержание антоцианов. С учетом секвенирования фрагментов, полученных с использованием маркеров BrMYB114.3 и BrMYB114.4, а также при сравнительном анализе последовательностей гена *Myb114* у культур *Brassica rapa* L. наблюдается ряд полиморфизмов, связанных с накоплением антоцианов. Во втором интроне обнаружена делеция размером 41 пн, а в третьем экзоне – семь однонуклеотидных замен (SNP). Выявленные SNP, согласно выводам, приводят к замене нескольких аминокислот, что может снижать уровень экспрессии транскрипционного фактора. Молекулярные маркеры MYB114.3 и MYB114.4 могут быть применены для идентификации листовых форм *Brassica rapa* L. с различным уровнем накопления антоцианов.

Ключевые слова: *Brassica rapa* L., антоцианы, секвенирование, ДНК-маркеры.

ANTHOCYANIN CONTENT AND POLYMORPHISM OF *MYB114* GENE IN LEAFY VEGETABLE CROPS OF *BRASSICA RAPA* L.

D. A. Fateev*, A. M. Artemyeva

Federal Research Center N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR),
Bolshaya Morskaya st., 42, 44, St. Petersburg 190031, Russian Federation
*e-mail: fateevdm1@gmail.com

Leafy vegetable *Brassica rapa* L. crops are widely cultivated, particularly in Asian countries. The accumulation of anthocyanins enhances the quality and flavor of *Brassica* vegetables while also providing health benefits. The breeding of varieties with high anthocyanin content is of significant scientific and economic interest, necessitating the study of genes and mechanisms involved in their accumulation. In this study, the anthocyanin content was assessed in 25 *B. rapa* accessions from the VIR collection. Molecular genetic analysis using the DNA marker BrMYB114.3 identified two polymorphic fragments: a 523 bp fragment in samples with purple-colored leaves and a 482 bp fragment in those with green-colored leaves. Some accessions were found to be heterozygous for this marker and exhibited lower anthocyanin accumulation. Sequencing of the fragments amplified using BrMYB114.3 and BrMYB114.4, along with a comparative analysis of *Myb114* gene sequences in *B. rapa* L., revealed multiple polymorphisms associated with anthocyanin accumulation. A 41-bp deletion was identified in the second intron, while seven single-nucleotide polymorphisms (SNPs) were detected in the third exon. These SNPs led to amino acid substitutions, which may reduce the expression level of the transcription factor in certain plant forms. Thus, the molecular markers MYB114.3 and MYB114.4 can be utilized for the identification of *B. rapa* leafy forms with varying anthocyanin accumulation levels.

Key words: *Brassica rapa* L., anthocyanins, sequencing, DNA markers.

ВВЕДЕНИЕ

Листовые овощные культуры *Brassica rapa* L. широко распространены и служат ценным, доступным источником биологически активных соединений, включая витамины и антиоксиданты, необходимые для сохранения здоровья человека.

Растительные пигменты – антоцианы – относятся к вторичным метаболитам фенольной и терпеноидной природы, выполняющим важные сигнальные и защитные функции (Бриттон, 1986; Bouvier et al., 2005; Khlestkina, 2013). Поиск и изучение перспективных природных источников веществ с антирадикальной и антиоксидантной активностью представляют собой актуальную задачу. Антоцианы, являясь водорастворимыми пигментами, синтезируются в ходе фенилпропаноидного пути вторичного метаболизма растений, придавая им яркую окраску и защищая от биотических и абиотических стрессов (Li et al., 2020; Ahammed, Yang, 2022). В продуктах питания антоцианы оказывают бактерицидное действие, способствуют укреплению клеток соединительной ткани и предотвращают повреждение клеточных мембран, снижая риск сердечно-сосудистых, онкологических, нейродегенеративных и эндокринных заболеваний (Middleton et al., 2000; Silva et al., 2005; Mohammadi et al., 2024).

Гены, связанные с накоплением антоцианов, в основном классифицируют на три категории: гены, участвующие в регуляции транскрипции в ядре (комплекс MYB-bHLH-WD40); структурные гены, связанные с биосинтетическим путем (CHS, FLS, DFR и ANS); гены-транспортеры, которые переносят антоцианы из цитоплазмы в вакуоль (Liu et al., 2018; Chen et al., 2023). Среди них важное значение имеют транскрипционные факторы MYB, поскольку они участвуют в прямой активации генов начальных этапов биосинтеза антоцианов (Guo et al., 2014). Роль

этих транскрипционных факторов в регуляторной сети метаболизма антоцианов прослеживается в ряде модельных организмов, таких как арабидопсис, кукуруза, пшеница, представители семейства пасленовых, и у различных плодовых культур (Albert et al., 2014; Хлесткина и др., 2017; Zhou et al., 2020). У овощных культур *Brassica rapa* L. идентифицированы и картированы следующие локусы: у пурпурной капусты (*Brassica rapa* L. ssp. *chinensis* var. *purpurea*) локусы BrbHLH49, BrEGL3.2 и BrMYBL2.1 (Zhang et al., 2020), у китайской капусты (*Brassica rapa* L. ssp. *chinensis*) – BrMYB73 (Wang et al., 2019).

В работе О. Г. Бабак и соавторов изучен аллельный полиморфизм гена *Myb114*, а также исследована его связь с накоплением антоцианов у культур *Brassica oleracea* и культур семейства *Solanaceae* (Бабак и др., 2022). Авторами предложены молекулярные маркеры для идентификации капустных культур с различным содержанием пигментов в листьях растений.

Цель настоящего исследования – изучить вариабельность накопления антоцианов у различных подвидов, разновидностей и сортов культур *Brassica rapa* L., апробировать ранее разработанные маркеры и выявить полиморфизм гена *Myb114*, связанного с накоплением антоцианов в листовой части растения.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования послужили 25 овощных листовых образцов вида репа *Brassica rapa* L. из мировой коллекции ВИР, контрастных по признакам проявления окраски листьев, принадлежащих различным подвидам, разновидностям, сортам: пекинской капусты (шесть), китайской капусты (шесть), розеточной капусты (шесть), пурпурной капусты (один), японской капусты (три) и листовой репы (три). Эти объекты представлены на рисунке 1 и в таблице 1.



Рис. 1. Образцы *Brassica rapa* с различным накоплением антоцианов в листьях:
1 – Scarvita; 2 – Shatu; 3 – Red Tatsoi F1

Таблица 1. Характеристика образцов капусты и репы *Brassica rapa* по признакам накопления антоцианов и каротиноидов (мг 100 г⁻¹)

№ кат. ВИР	Подвид	Название	Происхождение	Окраска листа	Антоцианы, мг 100 г ⁻¹
683	пекинская	Qing Chun	Китай	зеленая	28,44
вр.1446	пекинская	Без названия	Китай	зеленая	41,26
вр.1465	пекинская	Без названия	Китай	темно-зеленая	36,95
вр.1519	пекинская	Без названия	Киргизия	ярко-зеленая	35,71
вр.1556	пекинская	Капелла	Россия	ярко-зеленая	31,37
вр.1566	пекинская	Scarvita	Германия	темно-фиолетово-зеленая	368,64
470	китайская	F1 Mei Qing Choi	Япония	темно-серо-зеленая, черешок белый	75,47
529	китайская	Зеленая 9	Китай	зеленая, черешок белый	38,04
538	китайская	Green Boy	Китай	зеленая, черешок светло-зеленый	36,79
584	китайская	Xia Lv №2 Pakchoi	Китай	темно-серо-зеленая, черешок светло-зеленый	53,78
585	китайская	Jingguan №1 Pakchoi	Китай	зеленая, черешок светло-зеленый	37,37
вр.1343	китайская	Shatu	Китай	очень темно-зеленая, черешок светло-зеленый	33,47
391	розеточная	Xing Jang	Китай	зеленая, жилки и черешки со слабым антоцианом	30,57
552	розеточная	Зеленая 4	Китай	очень темно-зеленая, черешок светло-зеленый	39,14
вр.1409	розеточная	Red Tatsoi F1	США	темно-фиолетовая	248,14
вр.1413	розеточная	Red Violet Tatsoi F1	США	очень темно-зелено-фиолетовая, почти черная	561,07
вр.1416	розеточная	Choo F1	США	темно-зеленая, черешок светло-зеленый	38,02
вр.1417	розеточная	Misome	США	очень темно-зеленая, черешок светло-зеленый	46,98
вр.1358	пурпурная	Hornmaisai	Нидерланды	светло-фиолетовая	57,99
287	японская	Tokyo Belle F1	Япония	зеленая	32,22
498	японская	Namenia	Германия	зеленая	38,39
вр.1360	японская	Без названия	Нидерланды	фиолетово-зеленая	102,95
330	репа лист.	Toraziroh F1	Япония	темно-зеленая	49,17
435	репа лист	Bansei Komatsuna	Япония	зеленая	32,58
526	репа лист	Сйогацуна	Япония	темно-зеленая	35,28

Растения выращивали на территории научно-производственной базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» в условиях остекленной теплицы, используя торфяной субстрат «Агробалт» с полным минеральным удобрением. Биохимический анализ выполнен в лаборатории биохимии и молекулярной биологии. Экстракция антоцианов проведена с применением раствора соляной кислоты (1%). После этого их содержание определяли спектрофотометрическим методом (на спектрофотометре Ultrospec II) при длине волны 510 нм, в пересчете на цианидин-3,5-дигликозид (453 нм).

Тотальную ДНК выделяли из молодых листьев при помощи набора «Сорб-ГМО-Б» (Синтол) с использованием кремниевго сорбента. ПЦР-реакция

проведена в амплификаторе Bio-Rad C1000 (Bio-Rad, США) с применением реактивов набора для ПЦР с Taq-полимеразой (PK114, Евроген) согласно протоколу производителя. Праймеры синтезированы компанией «Евроген» (Россия). Программа для амплификации, представленная в таблице 2, была следующей: 5 мин при 95°C; 30 с – 95°C, 30 с – 52–58°C, 1 мин – 72°C (36 циклов); 6 мин при 72°C. Результаты амплификации разделены путем электрофореза в трехпроцентном агарозном геле. Гель проанализирован в гель-документирующей системе Bio-Rad GelDoc XR (Bio-Rad, США). Длину амплифицированных фрагментов устанавливали путем сравнения с молекулярным маркером DNA Ladder 100 + bp (Евроген).

Таблица 2. Праймеры, использованные для молекулярно-генетического скрининга и секвенирования гена *Myb114*

Праймер	Нуклеотидная последовательность	Т отжига, °C	Ожидаемый ПЦР продукт <i>B. rapa</i> , пн
BrMYB114.1F	TCAAGGGAGACCAAGAACC	53,7	679
BrMYB114.1R	CATCGCCTCAAGAGACTGTC	56,0	
BrMYB114.2F	TCACTGCCTATGTCCCTCAC	56,6	727
BrMYB114.2R	GCCATCTTAGTCTACAACCTCTTCC	57,8	
BrMYB114.3F	AGGTGTAGGAAGAGTTGTAG	51,3	538
BrMYB114.3R	TGTTGTTGAGTCCAAGGC	52,1	
BrMYB114.4F	ACATTCTCTTCTACCACACC	52,2	649
BrMYB114.4R	AAACAGACGCTCTCACC	53,1	

Полученные ампликоны секвенировали в Институте генетики и цитологии Национальной академии наук (НАН) Беларуси. Амплифицированные фрагменты разделяли методом электрофореза в агарозном геле (1%), а далее вырезали и очищали с использованием набора DNA Extraction Kit (Thermo Scientific) согласно методике производителя. Секвенирование осуществляли с применением набора реактивов BigDye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems). Полученные продукты очищали методом спиртового осаждения, растворяли в 20 мкл формамида, подвергали денатурации при 95°C в течение 2 мин, затем анализировали с использованием капиллярного электрофореза на ДНК-секвенаторе ABI PRISM™ 310 Genetic Analyzer (Applied Biosystems). Структурный анализ, включая выравнивание последовательностей, поиск полиморфизмов в нуклеотидных и аминокислотных последовательностях, выполнен с помощью программы Unipro UGENE (Okonechnikov et al., 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам биохимического анализа установлено среднее содержание антоцианов у образцов вида с листьями без фиолетовой окраски $39,84 \pm 10,24$ мг 100 г⁻¹, амплитуда варьирования составила 27,0–75,47 мг 100 г⁻¹, коэффициент вариации признака средней величины – 25,7%. В этой группе высокий уровень антоцианов наблюдается у образцов китайской капусты F1 Mei Qing Choi (к-470, Китай) (75,47 мг 100 г⁻¹) и Xia Lv № 2 (к-584, Китай) (53,78 мг 100 г⁻¹), листовой репы Toraziroh F1 (к-330, Япония) (49,17 мг 100 г⁻¹). У образца розеточной капусты Xing Jang (к-391, Китай) прослеживается очень слабая фиолетовая окраска черешков, при этом содержание антоцианов ниже среднего по выборке, в частности 30,57 мг 100 г⁻¹.

Амплитуда варьирования содержания антоцианов у образцов с фиолетовой окраской листа разной интенсивности: 57,99–561,07 мг 100 г⁻¹. Минимальное значение признака обнаружено у пурпурной капусты Norntaisai (вр. к-1358, Китай) со светло-фиолетовой окраской листьев, максимальное – у розеточной капусты Red Violet Tatsoi F1 (вр. к-1413, США) с яркой темно-фиолетовой окраской листьев. Относительно низкое содержание антоцианов определено у сорта японской капусты из Нидерландов (вр. к-1360) с фиолетово-зеленой окраской листьев (102,95 мг 100 г⁻¹), выше – у сорта пекинской капусты Scarvita (вр. к-1566, Германия), в частности 368,64 мг 100 г⁻¹, с темной фиолетово-зеленой окраской листьев. У признака содержания антоцианов в листьях среднее значение в три раза превосходит значение медианы. Коэффициент вариации содержания антоцианов составил 146,9%.

Проведен молекулярно-генетический скрининг образцов коллекции ВИР с использованием молекулярных маркеров, разработанных для *Brassica oleracea*, что отражено в таблице 2. По результатам анализа полиморфные фрагменты, различимые на электрофореграмме, получены только с использованием маркера BrMYB114.3. Всего амплифицировано два полиморфных фрагмента: у 13 образцов с зеленой окраской листьев выявлен фрагмент размером 482 пн, у пяти образцов с фиолетовой окраской – фрагмент 523 пн, а семь образцов оказались гетерозиготными по данному маркеру, при этом все они имели зеленую окраску листьев, как видно на рисунке 2. У образца розеточной капусты Xing Jang, характеризующегося низким содержанием антоцианов, но слабой фиолетовой окраской черешков, обнаружен фрагмент 523 пн, типичный для образцов с фиолетовой окраской.

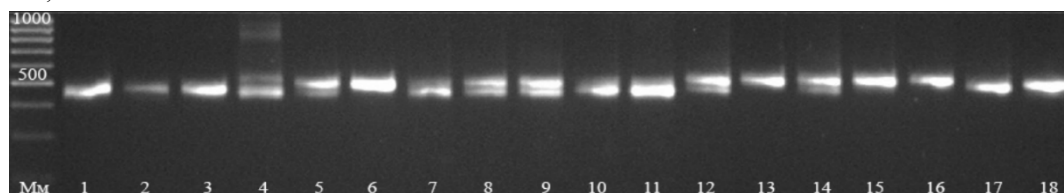


Рис. 2. Результаты ПЦР-анализа с использованием маркера BrMYB114.3 (3% агарозный гель).

Примечание: Мм – маркер молекулярной массы; 1 – Qing Chun (к-683); 2 – б/н (вр.к-1446); 3 – б/н (вр.к-1465); 4 – б/н (вр.к-1519); 5 – Капелла (вр.к-1556); 6 – Scarvita (вр. к-1566); 7 – F1 Mei Qing Choi (к-470); 8 – Зеленая 9 (к-529); 9 – Green Boy (к-538); 10 – Xia Lv №2 Pakchoi (к-584); 11 – Jingguan №1 Pakchoi (к-585); 12 – Shatu (вр.к-1343); 13 – Xing Jang (к-391); 14 – Зеленая 4 (к-552); 15 – Red Tatsoi F1 (вр.к-1409); 16 – Red Violet Tatsoi F1 (вр.к-1413); 17 – Choo F1 (вр.к-1416); 18 – Misome (вр.к-1417)

Для секвенирования полиморфных фрагментов отобрано три образца с разным аллельным составом: темно-фиолетовая розеточная капуста Red Violet Tatsoi F1, зеленая пекинская капуста Qing Chun и темно-зеленая китайская капуста Shatu.

Нуклеотидные последовательности, полученные по результатам секвенирования, выравнивали относительно последовательности AC189483.1 пекинской капусты Chiifu KBrB083F05 с зелеными листьями, и к тому же выявлены однонуклеотидные замены в третьем экзоне, как показано на рисунке 1. Референсная последовательность гена *Myb114* оказалась на 14 нуклеотидов длиннее вследствие множественных повторов АТ во втором интроне, точное количество которых в исследуемых образцах определить затруднительно. В первом и во втором экзонах различий между последовательностями гена *Myb114* разновидностей *Brassica rapa* L. не обнаружено, что свидетельствует о консервативности структуры транскрипционного фактора. В третьем экзоне выявлено девять нуклеотидных замен у образцов с фиолетовой окраской листьев относительно референсной последовательности. Наряду с SNP в

экзонной области, во втором интроне обнаружена делеция размером 41 пн у образцов с зеленой окраской листьев. У гетерозиготного образца китайской капусты Shatu последовательность фрагмента 523 пн совпадала с последовательностью образца Red Violet Tatsoi F1 (фиолетовая окраска листьев), а второй фрагмент – 482 пн – соответствовал образцу пекинской капусты Qing Chun с зеленой окраской, как видно на рисунке 3. Подобные замены в третьем экзоне характерны для образцов семейства *Solanaceae* и капустных культур *Brassica oleracea* (Бабак и др., 2022).

Сравнение аминокислотных последовательностей исследуемых образцов с референсными последовательностями позволило выявить ряд замен аминокислот, специфичных для образцов с антоциановым окрашиванием листьев. Это может свидетельствовать о потенциальных изменениях в активности или стабильности белка: замена $C \rightarrow G$ в позиции 32, $K \rightarrow Q$ в позиции 36 и $P \rightarrow W$ в позиции 43. Определено также, что однонуклеотидные замены $AA \rightarrow TT$ в позициях 539 и 540 не приводят к изменению аминокислотного состава, как показано на рисунке 4.

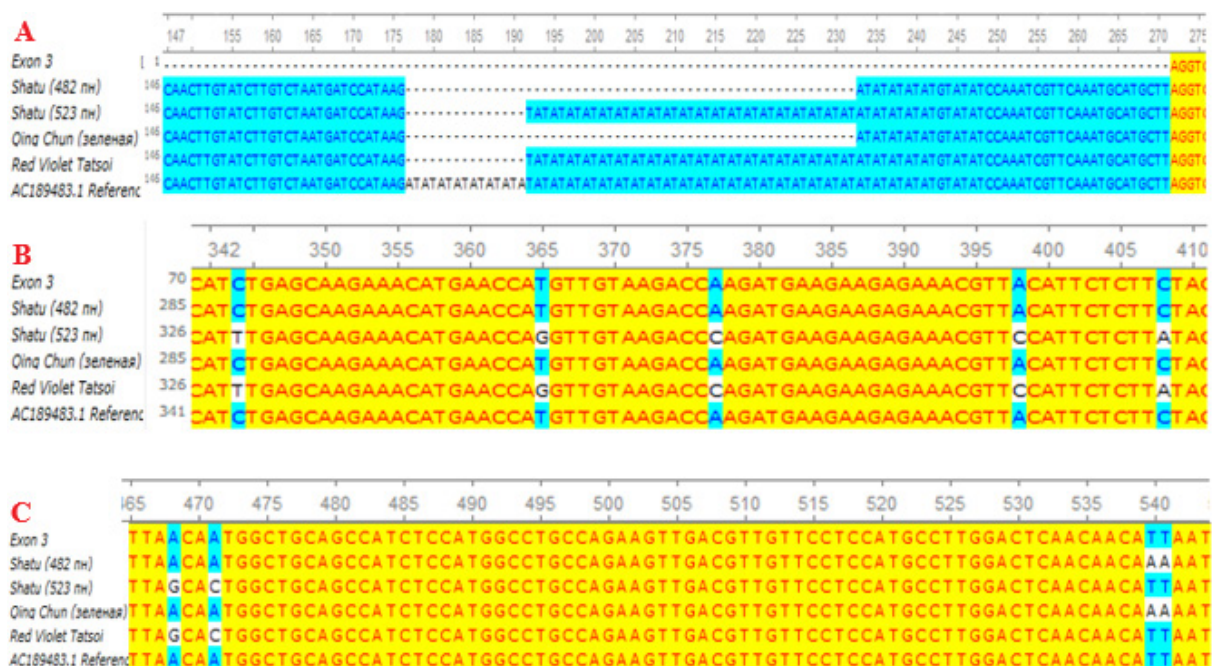


Рис. 3. Полиморфизм аллелей гена *Myb114* *B. rapa* у форм с различным накоплением антоцианов: А – во втором интроне, В – в начале третьего экзона, С – в конце третьего экзона

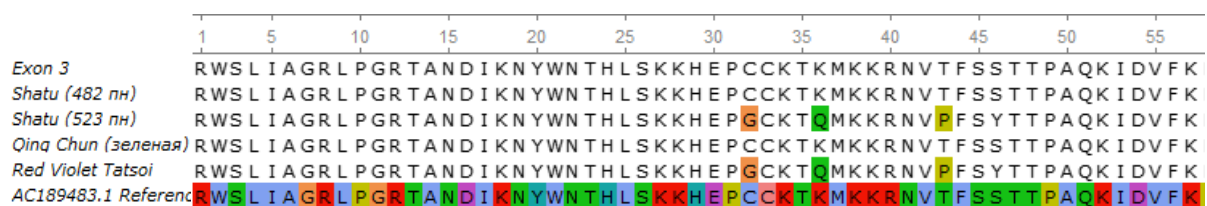


Рис. 4. Выравнивание аминокислотных последовательностей, изученных образцов *B. rapa*

ВЫВОДЫ

По результатам биохимического анализа установлены пределы изменчивости накопления антоцианов у образцов вида репа *Brassica rapa* L. из мировой коллекции ВИР и выделены образцы, отличающиеся высоким их содержанием. Апробированы молекулярные маркеры, разработанные для родственного вида (капуста огородная *Brassica oleracea*), подтверждена их эффективность на широкой выборке образцов *Brassica rapa* L. из коллекции ВИР.

При сравнении нуклеотидных последовательностей транскрипционных факторов листовых форм *Brassica rapa* L. выявлен аллельный полиморфизм гена *Myb114*, связанный с варьированием накопления антоцианов в листьях. Обнаружены однонуклеотидные замены, влияющие на структуру третьего экзона, которые приводят к замене

нескольких аминокислот. Это может быть связано с повышенным содержанием антоцианов в листьях изученных образцов. Используемые молекулярные маркеры MYB114.3 и MYB114.4 помогли установить полиморфные фрагменты у образцов с низким и высоким накоплением антоцианов. Отобранные образцы с различным биохимическим и аллельным составом гена могут быть применены в дальнейшем при изучении механизмов регуляции антоцианов и использованы в селекционном процессе.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания, согласно тематическому плану ВИР, по проекту FGEM-2022-0003 «Мировые ресурсы овощных и бахчевых культур коллекции ВИР: эффективные пути раскрытия эколого-генетических закономерностей формирования разнообразия и использования селекционного потенциала».

Список литературы

- Бабак О. Г., Анисимова Н. В., Никитинская Т. В., Некрашевич Н. А., Яцевич К. К., Дрозд Е. В., Фатеев Д. А., Беренсен Ф. А., Артемьева А. М., Кильчевский А. В. Изучение полиморфизма генов R2R3 *Myb* транскрипционных факторов культур семейства *Solanaceae* и гена *Myb114* рода *Brassica* в связи с регуляцией биосинтеза антоцианов // Доклады Национальной академии наук Беларуси. 2022. Т. 66. № 4. С. 414–424. DOI: 10.29235/1561-8323-2022-66-4-414-424
- Бриттон Н. А. Биохимия природных пигментов. М.: Мир, 1986. 385 с.
- Хлесткина Е. К., Шоева О. Ю., Гордеева Е. И. Гены биосинтеза флавоноидов пшеницы // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. Т. 18. № 4/1. С. 784–796.
- Ahamed G.J., Yang Y. Anthocyanin-mediated arsenic tolerance in plants // Environ Pollut. 2022 Jan 1;292(Pt B):118475. DOI: 10.1016/j.envpol.2021.118475
- Albert N.W., Davies K.M., Lewis D.H., Zhang H., Montefiori M., Brendolise C., Boase M.R., Ngo H., Jameson P.E., Schwinn K.E. A conserved network of transcriptional activators and repressors regulates anthocyanin pigmentation in eudicots // Plant Cell. 2014. V.26. P. 962–980. DOI: 10.1105/tpc.113.122069
- Bouvier F.I., Isner J.C., Dogbo O., Camara B. Oxidative tailoring of carotenoids: a prospect towards novel functions in plants // Trends Plant Sci. 2005 Apr;10(4):187-94.
- Chen, L., Cui, Y., Yao, Y., An, L., Bai, Y., Li, X., Yao, X., Wu, K. Genome-wide identification of WD40 transcription factors and their regulation of the MYB-bHLH-WD40 (MBW) complex related to anthocyanin synthesis in Qingke (*Hordeum vulgare* L. var. *nudum* Hook. f.) // BMC Genom. 2023, 24, 166. DOI: 10.1186/s12864-023-09240-5
- Guo N, Cheng F, Wu J, Liu B, Zheng S, Liang J, Wang X. Anthocyanin biosynthetic genes in *Brassica rapa* // BMC Genomics. 2014. V. 15. P. 71–81. DOI: 10.1186/1471-2164-15-426
- Khlestkina E.K. The adaptive role of flavonoids: emphasis on cereals // Cereal Res Commun. 2013. V. 41. P. 185–198. DOI: 10.1556/CRC.2013.0004
- Li H., Li Y., Yu J., Li H., Li Y., Yu J., Wu T., Zhang J., Tian J., Yao Y. MdMYB8 is associated with flavonol biosynthesis via the activation of the MdFLS promoter in the fruits of *Malus crabapple* // Hortic. Res. 2020. № 7. (2020). DOI: 10.1038/s41438-020-0238-z
- Liu, Y., Tikunov, Y., Schouten, R.E., Marcelis, L.F.M., Visser, R.G.F., Bovy, A. Anthocyanin Biosynthesis and Degradation Mechanisms in Solanaceous Vegetables: A Review // Front. Chem. 2018, 6, 52. DOI: 10.3389/fchem.2018.00052
- Middleton E. Jr., Kandaswami C., Theoharides T.C. The effects of plant flavonoids on mammalian cells: Implications for inflammation, heart disease, and cancer // Pharmacol. Rev. 2000. V. 52. P. 673–751
- Mohammadi N., Farrell M., O'Sullivan L., Langan A., Franchin M., Azevedo L., Granato D. Effectiveness of anthocyanin-containing foods and nutraceuticals in mitigating oxidative stress, inflammation, and cardiovascular health-related biomarkers: a systematic review of animal and human interventions // Food Funct. 2024 Apr 2;15(7):3274-3299. DOI: 10.1039/d3fo04579j
- Okonechnikov K., Golosova O., Golosova, Fursov M. Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit // Bioinformatics. 2012. V. 28. P. 1166–1167. DOI: 10.1093/bioinformatics/bts091
- Silva B.A., Ferreres F., Malva J.O., Dias A.C. Phytochemical and antioxidant characterization of *Hypericum perforatum* alcoholic extracts // Food Chem. 2005. V. 90. №.1. P. 157–167.
- Wang J., Su T.B., Yu Y.J. Molecular characterization of BrMYB73: a candidate gene for the purple-leaf trait in *Brassica rapa* // Int. J. Agric. Biol. 2019. V. 22. P. 122–130. DOI: 10.17957/IJAB/15.1041
- 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* // Sci. Rep. 2020. V. 10. DOI: 10.1038/s41598-020-58916-5

Zhou, L., He, Y.J., Li, J., Liu, Y., Chen, H.Y. CBFs Function in Anthocyanin Biosynthesis by Interacting with MYB113 in Eggplant (*Solanum melongena* L.) // *Plant Cell Physiol.* 2020, 61, 416–426.

References

- Babak O. G., Anisimova N. V., Nikitinskaja T. V., Nekrashevich N. A., Jacevich K. K., Drozd E. V., Fateev D. A., Berensen F. A., Artem'eva A. M., Kil'chevskij A. V. Izuchenie polimorfizma genov R2R3 Myb transkripcionnyh faktorov kul'tur semejstva Solanaceae i gena *Myb114* roda Brassica v svjazi s regulacijej biosinteza antocianov [Investigating of the polymorphism of *Solanaceae* R2R3 myb and *Brassica MYB114* genes of transcription factors in connection with the anthocyanin biosynthesis regulation] // *Doklady Nacional'noj akademii nauk Belarusi*, 2022, vol. 66, no. 4, pp. 414–424. DOI: 10.29235/1561-8323-2022-66-4-414-424
- Britton N. A. *Biohimija prirodnyh pigmentov* [Biochemistry of natural pigments]. M.: Mir, 1986. 385 s.
- Khlestkina E. K., Shoeva O. Yu., Gordeeva E. I. Geny biosinteza flavonoidov pshenicy [Flavonoid biosynthesis genes in wheat] // *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii*, 2017, vol. 18, no. 4/1, pp. 784–796.
- Ahammed G.J., Yang Y. Anthocyanin-mediated arsenic tolerance in plants // *Environ Pollut.* 2022 Jan 1;292(Pt B):118475. DOI: 10.1016/j.envpol.2021.118475
- Albert N.W., Davies K.M., Lewis D.H., Zhang H., Montefiori M., Brendolise C., Boase M.R., Ngo H., Jameson P.E., Schwinn K.E. A conserved network of transcriptional activators and repressors regulates anthocyanin pigmentation in eudicots // *Plant Cell.* 2014. V. 26. P. 962–980. DOI: 10.1105/tpc.113.122069
- Bouvier F.I., Isner J.C., Dogbo O., Camara B. Oxidative tailoring of carotenoids: a prospect towards novel functions in plants // *Trends Plant Sci.* 2005 Apr;10(4):187-94.
- Chen, L., Cui, Y., Yao, Y., An, L., Bai, Y., Li, X., Yao, X., Wu, K. Genome-wide identification of WD40 transcription factors and their regulation of the MYB-bHLH-WD40 (MBW) complex related to anthocyanin synthesis in Qingke (*Hordeum vulgare* L. var. *nudum* Hook. f.) // *BMC Genom.* 2023, 24, 166. DOI: 10.1186/s12864-023-09240-5
- Guo N, Cheng F, Wu J, Liu B, Zheng S, Liang J, Wang X. Anthocyanin biosynthetic genes in Brassica rapa // *BMC Genomics.* 2014. V. 15. P. 71–81. DOI: 10.1186/1471-2164-15-426
- Khlestkina E.K. The adaptive role of flavonoids: emphasis on cereals // *Cereal Res Commun.* 2013. V. 41. P. 185–198. DOI: 10.1556/CRC.2013.0004
- Li H., Li Y., Yu J., Li H., Li Y., Yu J., Wu T., Zhang J., Tian J., Yao Y. MdMYB8 is associated with flavonol biosynthesis via the activation of the MdFLS promoter in the fruits of Malus crabapple // *Hortic. Res.* 2020. № 7. (2020). DOI: 10.1038/s41438-020-0238-z
- Liu, Y., Tikunov, Y., Schouten, R.E., Marcelis, L.F.M., Visser, R.G.F., Bovy, A. Anthocyanin Biosynthesis and Degradation Mechanisms in Solanaceous Vegetables: A Review // *Front. Chem.* 2018, 6, 52. DOI: 10.3389/fchem.2018.00052
- Middleton E. Jr., Kandaswami C., Theoharides T.C. The effects of plant flavonoids on mammalian cells: Implications for inflammation, heart disease, and cancer // *Pharmacol. Rev.* 2000. V. 52. P. 673–751
- Mohammadi N., Farrell M., O'Sullivan L., Langan A., Franchin M., Azevedo L., Granato D. Effectiveness of anthocyanin-containing foods and nutraceuticals in mitigating oxidative stress, inflammation, and cardiovascular health-related biomarkers: a systematic review of animal and human interventions // *Food Funct.* 2024 Apr 2;15(7):3274-3299. DOI: 10.1039/d3fo04579j
- Okonechnikov K., Golosova O., Golosova, Fursov M. Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit // *Bioinformatics.* 2012. V. 28. P. 1166–116. DOI: 10.1093/bioinformatics/bts091
- Silva B.A., Ferreres F., Malva J.O., Dias A.C. Phytochemical and antioxidant characterization of Hypericum perforatum alcoholic extracts // *Food Chem.* 2005. V. 90. No 1. P. 157–167.
- Wang J., Su T.B., Yu Y.J. Molecular characterization of BrMYB73: a candidate gene for the purple-leaf trait in Brassica rapa // *Int. J. Agric. Biol.* 2019. V. 22. P. 122–130. DOI: 10.17957/IJAB/15.1041
- Zhang X., Zhang K., Wu J., Guo N., Liang J., Wang X., Chengl F. QTL-Seq and sequence assembly rapidly mapped the gene BrMYBL2.1 for the purple trait in Brassica rapa // *Sci. Rep.* 2020. V. 10. DOI: 10.1038/s41598-020-58916-5
- Zhou, L., He, Y.J., Li, J., Liu, Y., Chen, H.Y. CBFs Function in Anthocyanin Biosynthesis by Interacting with MYB113 in Eggplant (*Solanum melongena* L.) // *Plant Cell Physiol.* 2020, 61, 416–426.