УДК 633.15:631.527.5

СОЗДАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИ МАРКИРОВАННЫХ ЛИНИЙ КУКУРУЗЫ С НАСЛЕДУЕМЫМ И ИНДУЦИРОВАННЫМ ТИПАМИ ПАРТЕНОГЕНЕЗА

© 2016 О.В. Гуторова, Н.В. Апанасова, О.И. Юдакова

Саратовский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского

Статья поступила в редакцию 26.05.2016

Гаплоидные растения являются ценным исходным материалом для селекции и объектом теоретических исследований в области репродуктивной биологии. Спонтанная частота их образования крайне низка (0,01-0,1%), поэтому создание линий с повышенной частотой матроклинной гаплоидии актуально. Нами были получены новые генетически маркированные линии кукурузы с разными типами гаплоидного партеногенеза. Линии АТТМ с наследуемым типом гаплоидии, маркированные различными сочетаниями генов $(y_1 \text{ u } bm_2, \text{ a также } y_1, bm_2, \text{ u } lg_1)$ характеризуются высокой частотой развития партеногенетических проэмбрио (до 6%). В качестве маркеров использованы рецессивные гены y_1 (желтый эндосперм), bm_2 (коричневая средняя жилка листа), lg_1 (безлигульный лист). Новая линия-гаплоиндуктор ЗМС-П1 с ненаследуемым типом гаплоидии маркирована доминантными генами, контролирующими пурпурную окраску зародыша, эндосперма и вегетативных частей взрослого растения. При ее использовании в качестве опылителя количество гаплоидов в потомстве достигает 10%.

Ключевые слова: гаплоидия, партеногенез, матроклинные гаплоиды, in vivo гаплоиндукция, кукуруза, Zea mays L.

Явление гаплоидии, или образование особей с гаметическим (гаплоидным) набором хромосом, может использоваться для решения различных теоретических и практических задач, в том числе для изучения наследования количественных признаков, ускоренного создания гомозиготных линий, необходимых для производства высокогетерозисных гибридов [1-4]. Однако в норме частота образования гаплоидов является крайне низкой, в среднем 1/1000 [5]. В связи с этим особый интерес представляют растения, у которых партеногенез проявляется стабильно из поколения в поколение с относительно высокой частотой, и, так называемые гаплоиндукторы - растения, использование которых в качестве опылителей стимулирует партеногенетическое развитие зародышей у материнских форм [6]. В обоих случаях развитие зародышей из неоплодотворенной яйцеклетки с редуцированным числом хромосом приводит к образованию гаплоидов материнского типа, т.е. матроклинных гаплоидов [7]. Вследствие того, что матроклинная гаплоидия может определяться разными генетическими причинами, В.С. Тырновым с коллегами [8] была обоснована концепция о наследуемых и ненаследуемых (индуцированных) формах гаплоидии. Наследуемые формы могут служить материалом для создания линий с диплоидным (нередуцированным) апомиксисом, ненаследуемые (индуцированные) формы гаплоидии - для получения амфимиктичных линий, поскольку возникновение у них гаплоидов в поле может значительно снизить урожайность [8].

Несмотря на то, что для целого ряда культурных растений разработаны достаточно эффективные технологии получения гаплоидов [1], частота их образования в потомстве все еще остается лежащей в пределах нескольких процентов. В силу этого отбор гаплоидных растений в потомстве всегда сопряжен с анализом большого количества особей. Для повышения

Гуторова Ольга Валентиновна, ассистент кафедры генетики. E-mail: olga.gutorova@mail.ru

Апанасова Наталия Владимировна, ведущий биолог. E-mail: apanasova.natasha@mail.ru

Юдакова Ольга Ивановна, доктор биологических наук, доцент, заведующая кафедрой генетики. E-mail: yudakovaoi@info.sgu.ru эффективности данного этапа селекционно-генетических работ необходимы быстрые и простые методы диагностики плоидности, позволяющие в полевых и лабораторных условиях выявлять гаплоиды на разных стадиях развития: среди сухих семян, проростков и взрослых растений. Одним из таких методов является генетическое маркирование, впервые предложенное S.S. Chase в 1949 г. для кукурузы [9]. В основе метода лежит использование в скрещиваниях линий гомозиготных по аллеломорфным генам. Гибридное потомство от таких скрещиваний имеет доминантные признаки, тогда как матроклинные гаплоиды - рецессивные. Все зерновки и проростки с доминантными признаками выбраковываются, как возникшие в результате оплодотворения; немаркированные доминантными признаками - отбираются, как предполагаемые гаплоиды для дальнейших исследований. В последствие метод генетического маркирования был использован для создания у кукурузы целого ряда линий-гаплоиндукторов [10-14]. В результате многолетней работы сотрудниками Саратовского государственного университета были созданы линии, обладающие высокой гаплоиндуцирующей способностью (КМС, ЗМС-8 и др.) и линии, склонные к наследуемому партеногенезу (АТ-1, AT-3) [10, 15, 16].

Цель работы: создание новых универсальных генетически маркированных линий кукурузы (гапло-индуцирующих и партеногенетических) для получения матроклинных гаплоидов с высокими частотами.

Материалы и методы. Для создания новых генетически маркированных линий кукурузы с наследуемой и ненаследуемой (индуцированной) формами матроклинной гаплоидии были использованы линия Тестер Мангельсдорфа [17] и линии, ранее полученные в Саратовском государственном университете: АТ-1, характеризующаяся высокой частотой партеногенеза; ЗМС-8 и КМС, характеризующиеся высокой гаплоиндуцирующей способностью. Растения выращивали в открытом грунте. Женские соцветия изолировали бумажными пакетами до появления первых пестичных нитей. Через 5-6 суток соцветия опыляли собранной с отцовских растений пыльцой.

Тестирование полученных линий на способность к партеногенезу или гаплоиндукцию проводили путем анализа частоты проявления гаплоидов в потомстве.

Гаплоиды выявляли методом генетического маркирования на сухих зерновках и проростках и морфометрическим методом на проростках [18]. Плоидность растений подтверждали, используя метод подсчета хромосом на временных давленых препаратах кончиков корешков, фиксированных в ацетоалкоголе (3:1) и окрашенных ацетокармином [19]. Часть соцветий фиксировали ацетоалкоголем на стадии зрелых зародышевых мешков для дальнейшего цитоэмбриологического анализа. Состояние женской генеративной сферы исследовали на препаратах, приготовленных методом ферментативной мацерации семязачатков с их последующей диссекцией [20]. Анализ препаратов проводили с помощью микроскопа «AxioStar Plus»(C.Zeiss, Германия).

Результаты исследования.

Создание генетически маркированных партеногенетических линий кукурузы. Ранее полученная в Саратовском госуниверситете линия АТ-1 характеризуется высокой частотой гаплоидного партеногенеза (до 82,6%) [16]. Однако растения этой линии не несут ярко выраженных маркерных признаков, контролируемых рецессивными генами, которые могли бы позволить легко идентифицировать гаплоидные растения в потомстве при опылении их пыльцой форм с доминантными аллеломорфными генами. Кроме того, линия трудно размножалась, поскольку при посеве в поле возникали главным образом гаплоиды. Единичные диплоиды имели низкую озерненность из-за сильной задержки опыления, вызванной резко выраженной протогинией [21]. Исследование линии АТ-1 и гибридов с ее участием (прямых и реципрокных) показали, что генетическая система, контролирующая партеногенез, может передаваться как посредством мужских, так и женских гамет, и экспрессироваться в различных генетических средах [15]. Партеногенез проявляется у гибридов F1 линии AT-1 с обычными непартеногенетическими линиями [15, 22]. Выявленная закономерность открыла возможность создания на основе данной линии генетически маркированных линий с наследуемой формой гаплоидии. Так как число известных доноров партеногенеза у кукурузы ограничено, то для проведения селекционно-генетических работ расширение их коллекции представляется довольно важным. Получение новых генетически маркированных партеногенетических линий позволит упростить передачу генов партеногенеза в другие линии, контролировать гомо- и гетерозиготность апомиктов, автономное или половое происхождение эндосперма.

Для создания генетически маркированных линий мы использовали линию AT-1 в качестве материнского родителя, который опыляли пыльцой растений линии Тестер Мангельсдорфа [17], имеющей хорошо выраженные фенотипические признаки, контролируемые рецессивными генами, локализованными во всех десяти хромосомах:

 bm_2 – brown midrib (коричневая средняя жилка листа) – (1 хромосома);

 lg_1 – liguleless leaf (безлигульный лист) – (2 хромосома); a_1 – anthocyaninless (отсутствие антоциановой окраски) – (3 хромосома);

 su_1 – sugary endosperm (сахарный эндосперм) – (4 хромосома);

pr – red allerone (красный алейрон) – (5 хромосома);

 y_1 – yellow endosperm (желтый эндосперм) – (6 хромосома);

 gl_1 – glossy seedling (глянцевые всходы) – (7 хромосома); j₁ – japonica (белая полосатость листьев) – (8 хромосома):

wx – waxy endosperms (восковидный эндосперм) – (9 хромосома);

g₁ – golden (золотистая окраска листьев и стеблей) – (10 хромосома) [17].

Полученные гибриды F1 самоопылили, и в F2 проводили отбор растений, гомозиготных по различным генам, полученным от Тестера Мангельсдорфа. Данные растения тестировали на способность к партеногенезу путем анализа частоты появления гаплоидов и полиэмбрионов в их потомстве. Для обнаружения гаплоидов и полиэмбрионов зерновки проращивали в кюветах на фильтровальной бумаге от 1500 до 3000 зерновок от каждого варианта. В течение нескольких последующих лет проводили отбор форм, с хорошо выявляемыми маркерными признаками, в которых с высокой частотой встречались гаплоиды и полиэмбрионы. В результате были отобраны варианты, имеющие легко выявляемые маркерные признаки (белые зерновки, коричневая средняя жилка листа, листья без лигулы, восковидный эндосперм, сахарный эндосперм и т.д.). Этим вариантам было присвоено обозначение АТТМ с указанием в скобках рецессивных маркерных генов, присутствующих в данном варианте в гомозиготном состоянии, например: ATTM (y_1 , lg_1), АТТМ (y_1, g_1) и т. д. У части вариантов были отмечены полиэмбрионные проростки и гаплоиды. Число гаплоидов в свободноопыленном потомстве этих вариантов варьировало от 0,34 до 1,3%, частота встречаемости полиэмбрионных проростков от 0 до 1,02%. Из полученных вариантов было отобрано два варианта с маркерными генами и наиболее высокой частотой гаплоидов в потомстве: ATTM (y_1, bm_2) и ATTM (y_1, bm_2, lg_1) .

Цитоэмбриологический анализ состояния женской генеративной сферы изолированных соцветий, зафиксированных на 5-6 сутки после появления первых пестичных нитей, подтвердил у них возможность партеногенетического развития зародышей. Проэмбрио при интактных полярных ядрах был зарегистрирован в 6,75 и 1,33% зародышевых мешков, у ATTM (y_1 , bm_2) и ATTM (y_1 , bm_2 , lg_1) соответственно. Кроме того, были выявлены зародышевые мешки со структурными отклонениями, которые характерны для апомиктичных форм и часто рассматриваются как косвенные цитоэмбриологические признаки апомиксиса. Это присутствие в зародышевых мешках более одной яйцеклетки, дополнительных полярных ядер и дополнительных клеток с неопределенной морфологией в яйцевом аппарате.

Создание генетически маркированной линии-гаплоиндуктора. Если для обнаружения гаплоидов в потомстве партеногенетических линий кукурузы целесообразно использовать маркирование рецессивными генами, то в случае с линиями-гаплоиндукторами более эффективным, как правило, является маркирование доминантными генами [23]. Чаще всего это гены, контролирующие антоциановую окраску эндосперма, зародыша, корешков, растения, пыльников и рылец. У кукурузы в качестве доноров маркёрных генов используются линии КМ (коричневый маркер), имеющий гены aBPlR и ПТ (пурпуровый тестер) с генами ABPIR. Ген А контролирует антоциановую окраску, В - усилитель окраски растения, Pl - пурпурное растение, R - окрашенный алейрон и растение. Наилучшими маркерами являются линии, имеющие bplACRNj:cudu pr-pWr. Данные гены контролируют окрашивание алейрона зерновки и зародыша [7].

Для создания новой генетически маркированной линии-гаплоиндуктора, адаптированной к условиям Нижнего Поволжья, в качестве материнского родителя использовали растения линии ЗМС-8 (Зародышевый маркер Саратовский-8), которые несут маркерные гены, отвечающие за окраску зародыша и эндосперма (ACR-nj:cudu Pr b pl y Pwr), позволяющие выявлять гаплоиды среди сухих зерновок и проростков до 4 дня развития. Однако взрослые растения имеют зеленую окраску листьев и стебля. Эти признаки контролируются рецессивными генами, что затрудняет выявление гаплоидов среди взрослых растений в полевых условиях. В качестве отцовского родителя были использованы нелинейные формы кукурузы с пурпурной окраской стеблей, листьев и метелок (доминантные признаки). Полученные гибриды самоопылили и в течение нескольких последующих поколений проводили отбор растений по нескольким значимым признакам: высокая частота гаплоиндукции, ярко выраженная пурпурная окраска вегетативных частей растения, зародыша и эндосперма. Учитывались также и другие ценные показатели: высота растения, неполегаемость, хорошая метелка и др. Поскольку гаплоиндукторы используют в качестве опылителей, важно, чтобы высота растений была выше места расположения початков на материнских формах, метёлки имели большую продуктивность. Созданной линии было присвоено рабочее название ЗМС-П (Зародышевый маркер Саратовский-Пурпурный).

Традиционно для создания высокоэффективных гаплоиндуцирующих линий проводятся скрещивания различных форм, имеющих данную способность, а также другие ценные признаки. Далее гибридное потомство тестируют на способность к гаплоиндукции путем опыления его пыльцой различных материнских форм, и определения частоты индукции гаплоидов и, параллельно, растения самоопыляют для воспроизводства. Среди гибридного потомства «будущих» гаплоиндукторов отбираются индивидуальные растения или семьи (потомства одного початка) с самой высокой частотой гаплоиндукции. И так проводится несколько циклов отбора. Данным способом были получены известные в настоящее время саратовские высокоэффективные гаплоиндукторы КМС, ЗМС-8 (Завалишина А.Н., Тырнов В.С.), краснодарские – ЗМК 1, ЗМК 1У, ЗМК 3 (Шацкая О.А.) и др. [10, 13]. Основная сложность способа заключается в том, что для отбора на гаплоиндуцирующую способность необходимо проводить опыление большого количества различных материнских форм с последующим анализом полученных гибридов на наличие среди них гаплоидов. При получении новой генетически маркированной линиигаплоиндуктора мы использовали иной подход, который позволил избежать опыления большого количества материнских форм. Нами была протестирована возможность проведения отбора на гаплоиндуцирующую способность по початкам самоопыленного гаплоиндуктора, т.е. гаплоиндуктор в скрещиваниях служил в качестве и материнского, и отцовского растения одновременно. Применение такого подхода возможно только при отсутствии у гаплоиндуцирующих линий предрасположенности к наследуемой форме партеногенеза. Для решения данного вопроса был проведен цитоэмбриологический анализ женских гаметофитов исходной линии ЗМС-8 и полученных от нее гибридов. Каких-либо признаков, указывающих на склонность к наследуемому партеногенезу, у них обнаружено не было [25, 26].

Среди самоопыленного потомства линии ЗМС-П отбирались початки вариантов, в потомстве которых в полевых условиях встречались гаплоиды. В поле высаживалось в среднем около 40 растений с каждого початка, среди которых гаплоидные растения встречались с частотой от 1 до 4. Анализ самоопыленного потомства показал, что на початках среди зерновок может встречаться от 1 до 7 гаплоидов. Нами при отборе на способность к гаплоиндукции также учитывалось наличие дефектных (щуплых, без зародыша) зерновок и череззерницы на початке. Предпочтение отдавалось початкам с большим количеством дефектных зерновок и череззерницей, поскольку было отмечено, что эти признаки положительно коррелируют со способностью к гаплоиндукции. В результате были отобраны растения с высокой частотой гаплоиндукции, имеющие пурпурную окраску всех вегетативных частей взрослого растения, высотой около 155,0±7,9 см, характеризующиеся наименьшей полегаемостью, с хорошо маркированным зародышем и эндоспермом на стадии сухих зерновок. В последующих поколениях при самоопылении эти растения стабильно сохраняли вышеуказанные признаки. Данная линия растений была названа ЗМС-П1. Гаплоиды при опылении пыльцой данной линии возникают с частотой до 10%. Наличие универсальной системы маркирования у этой линии (гены пурпурной окраски зародыша, алейрона, стебля, листьев и метелок) позволяет с высокой точностью отбирать гаплоиды среди гибридов на любой стадии развития от зерновки до взрослого растения.

Выводы: в результате проведенной селекционно-генетической работы нами были получены новые генетически маркированные линии кукурузы с наследуемым и ненаследуемым типами гаплоидии. Партеногенетические генетически маркированные линии ATTM (y_1, bm_2, lg_1) и ATTM (y_1, bm_2) , характеризуются высокой частотой развития партеногенетического проэмбрио (1,33 и 6,75%, соответственно) и высокой частотой полигаметии (в среднем около 2%), что является дополнительным признаком предрасположенности к партеногенезу. Эти линии могут быть использованы для проведения генетического анализа, контроля чистоты материала, гомо- и гетерозиготности апомиктов и других целей. Линия ЗМС-П1, адаптированная к условиям Нижнего Поволжья, может быть рекомендована к использованию в качестве нового гаплоиндуктора. Кроме того, разработанный при ее создании метод отбора на гаплоиндуцирующую способность, может быть рекомендован как более быстрый метод получения новых линий-гаплоиндукторов, по сравнению с применяемыми сегодня в мировой практике.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Минобрнауки России в рамках базовой части государственного задания в сфере научной деятельности по заданию №2014/203, код проекта: 1287.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

- . Swivedi, S.I. Haploid: constraints and opportunities in plant breeding / S.I. Dwivedi, A.B. Britt, L. Tripathi et al. // Biotechnology Advances. 2015. V. 33. P. 812-829.
- Dunwell, J.M. Haploids in flowering plant: origins and exploitation // Plant Biotechnol. J. 2010. V. 8. P. 377-424.
- Prasanna, B.M. Dounled haploid technology in maize breeding: Theory and practice / B.M. Prasanna, V. Chaikam, G. Mahuku. Mexico, CIMMYT, DF, 2012. P. 312-320.
- Чалык, С.Т. Методы гаплоидии в генетике и селекции кукурузы. - Кишинев, 2003. 179 с.
- 5. *Chase, S.S.* Monoploids and monopoid derivatives of maize (Zea mays L.)// Bot. Rew. 1969. V. 35, № 2. P. 117-168.

- Coe, E.H. A line of maize with high haploid frequency // Am. Nat. 1959. V. 93. P. 381-382.
- 7. *Хохлов, С.С.* Гаплоидия и селекция / *С.С. Хохлов, В.С. Тыр- нов, Е.В. Гришина, Н.И. Давоян.* М.: «Наука», 1976 . 221 с.
- 8. *Тырнов, В.С.* Гаплоидия и апомиксис // Репродуктивная биология, генетика и селекция. Саратов: изд-во Сарат. ун-та, 2002. С. 32-46.
- Chase, S.S. Monoploid frequencies in a commercial double cross hybrid maize and in its component single cross ybrids and inbred lines // Genetics. 1949. V. 34. P. 328-332.
- Тырнов, В.С. Индукция высокой частоты возникновения матроклинных гаплоидов у кукурузы / В.С. Тырнов, А.Н. Завалишина // Докл. АН СССР. 1984. Т. 276, №3. С. 735-738
- Lasharmes, P. Genetic control of maternal haploidy in maize (Zea mays L.) and selection of haploid inducing lines / P. Lasharmes, M. Bekert // Theor. Appl. Genet. 1988. V. 76. P. 404-410.
- Rober, F.K. Fortpflanzungsbiologische und genetische Untersuchungen mit RLFP-makern zur in vivo – Haploideninduktion bei Mais. – Verlag Grauer. Stutgart, Germany, 1999. 324 p.
- Шацкая, О.А. Создание гаплоиндукторов кукурузы: три цикла отбора на высокую частоту индукции матроклинных гаплоидов // Сельскохозяйственная биология. 2010. № 5. С.79-86.
- Rotarenco, V. New inducer of maternal haploids in maize / V. Rotarenco, G. Dicu, D. State, S. Fuia // Maize Genet. Coop. Newsletter. 2010. V. 84. P. 31-38.
- Enaleeva, N.Kh. Cytological manifestation of apomixis in AT-1 plants of corn / N. Kh. Enaleeva, V.S. Tyrnov // Maize Genet. Coop. Newsletter. 1997. V. 71. P.74.
- Тырнов, В.С. Автономное развитие зародыша и эндосперма у кукурузы / В.С. Тырнов, Н.Х. Еналеева // Докл. АН СССР. 1983. Т. 272. № 3. С.722-725.

- Мику, В.Е. Генетические исследования кукурузы. Кишинев: ШТИИНЦА, 1981. 232 с.
- Тырнов, В.С. Методы диагностики гаплоидов у покрытосеменных растений: учеб.-метод. пособие для студентов и аспирантов биол. фак. – Саратов: изд-во Сарат. ун-та, 2003. 28 с.
- Юдакова, О.И. Методы исследования репродуктивных структур и органов растений: учеб.-метод. пособие для студентов биол. фак. / О.И. Юдакова, О.В. Гуторова, Ю.А. Беляченко. – Саратов: изд-во Сарат. ун-та, 2012. 44 с.
- Еналеева, Н.Х. Выделение зародышевых мешков покрытосеменных растений путем мацерации тканей / Н.Х. Еналеева, В.С. Тырнов, С.С. Хохлов // Цитология и генетика. 1972. Т. 6, № 5. С.439-441.
- Шишкинская, Н.А. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков / Н.А. Шишкинская, О.И. Юдакова, В.С. Тырнов. Саратов: изд-во Сарат. ун-та, 2004. 148 с.
- 22. Титовец, В.В. Цитоэмбриологическое проявление элементов апомиксиса у линии кукурузы АТ-3 / В.В. Титовец, Н.Х. Еналеева, В.С. Тырнов // Репродуктивная биология, генетика и селекция. Сб. научн. трудов, посвящ. 90-летию со дня рожд. проф. С.С. Хохлова. Саратов: издво Сарат. ун-та. 2002. С. 69-74.
- Gallais, A. The use of doubled haploids in recurrent selection and hybrid development in maize / A. Gallais, J. Bordes // Crop Sci. 2007. V.1. P. 190-201.
- Гуторова, О.В. Особенности женского гаметофита линии-гаплоиндуктора кукурузы ЗМС-П // Бюлл. Ботсада Сарат. гос. ун-та. Мат-лы Всеросс. науч. конф. Саратов: Изд-во «Научная книга», 2006. Вып. 5. С. 304-307.
- Колесова, А.Ю. Цитоэмбриологическое исследование гаплоиндуцирующей линии кукурузы ЗМС-8 / А.Ю. Колесова, О.В. Гуторова // Бюлл. Ботсада Сарат. гос. ун-та. – Саратов: «Научная книга», 2008. Вып. 7. С. 202-205.

CREATION THE GENETIC MARKED CORN LINES WITH HERITABLE AND NONHERITABLE TYPES OF HAPLOID PARTHENOGENESIS

© 2016 O.V. Gutorova, N.V. Apanasova, O.I. Yudakova

Saratov State University named after N.G. Chernyshevskiy

Haploid plants are a valuable starting material for breeding and the object of theoretical research in the field of reproductive biology. The spontaneous frequency of haploid development is very low (0.01-0.1%), therefore the creation of lines with increased matroclinal haploidy frequency is important. A new genetic marked corn lines with different types of haploid parthenogenesis were obtained. ATTM lines with heritable type of haploidy, marked by different genes combinations (y_1 and bm_2 as well as y_1 , bm_2 and lg_1) are characterized by a high frequency of parthenogenetic proembryo development (up to 6%). The recessive genes y_1 (yellow endosperm), bm_2 (brown midrib) lg_1 (liguleless leaf) are used as markers. The new haploid induced line ZMS-P with nonheritable type of haploidy is marked by dominant genes, controlling the purple color of embryo, endosperm and vegetative organs of the adult plant. Its usage as the pollinator gives haploids frequency in progeny up to 10%.

Key words: haploidy, parthenogenesis, matroclinal haploids, in vivo haploid induction, corn, Zea mays L.

Olga Gutorova, Assistant at the Genetics Department. E-mail: olga.gutorova@mail.ru
Nataliya Apanasova, Leading Biologist. E-mail: apanasova.natasha@mail.ru
Olga Udakova, Doctor of Biology, Associate Professor, Head of the Genetics Department. E-mail: yudakovaoi@info.sgu.ru