

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ РАСТЕНИЙ К ФИТОПАТОГЕНАМ

А.П. КРАВЕЦ, Д.А. СОКОЛОВА

Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины, 03143, Киев, ул. Академика Заболотного, 148

E-mail: kaplibra@gmail.com

На двух сортах озимой пшеницы – Подолянка и Фаворитка урожаям 2013–2017 гг. изучена взаимосвязь чувствительности к заражению фитопатогенами и динамики его развития с различием в эпигеноме растений, которое оценивается по профилям метилирования ДНК. Показано, что быстро прорастающие проростки пшеницы сорта Подолянка, в отличие от медленно прорастающих проростков, проявляют высокую болезнеустойчивость. Такой эффект не наблюдается на растениях пшеницы сорта Фаворитка. Оценка изменений эпигенетического расстояния изученных сортов по годам свидетельствует об устойчиво высоких значениях этого показателя у сорта Подолянка и устойчиво низких у сорта Фаворитка. Обсуждаются вопросы о связи эпигенетических различий растений с их индивидуальной чувствительностью к фитопатогенам, а эпигенетического полиморфизма, характерного для сорта – с разнообразием стратегий неспецифической устойчивости и биоразнообразием монопосевов сельскохозяйственных культур.

Ключевые слова: метилирование ДНК, эпигенетический полиморфизм, фитопатогены, иммунитет растений.

Введение. Зараженность фитопатогенами зерна злаков является одной из центральных проблем, как сельского хозяйства, так и продовольственной безопасности [1]. Загрязнение продуктов питания спорами патогенных и условно патогенных грибов представляет значительную угрозу как источник веществ, обладающих генотоксичным действием [1–3]. Явление зараженности зерна изучается с разных позиций, поскольку на формирование его качественных и количественных характеристик влияет множество факторов разной природы, действующих при формировании урожая и хранении [2, 3]. Современные исследования этой проблемы сфокусированы на нескольких направлениях. Они включают как оценки действия на иммунитет растений факторов сре-

ды [4–10], так и механизмов, определяющих конститутивные и индуцируемые механизмы [11–14] защиты и распознавания патогена растением [14–16].

Использование в селекционной практике данных о взаимодействии генов, участвующих в защитных реакциях, подразумевает изучение условий их экспрессии, как у единичного растения, так и в посевах сельскохозяйственных культур, представляющих собой генетически однородные, но физиологически гетерогенные группы растений.

Предыдущими исследованиями была установлена связь асинхронности прорастания семян одного и того же вида, сорта и года получения урожая с эпигенетическим полиморфизмом их проростков, который проявляется в различии профилей метилирования их ДНК. Также показано, что эпигенетические различия растений ассоциированы с различной устойчивостью к абиотическому стрессу, а также адаптивным потенциалом при повторении воздействия стрессового фактора [17, 18].

Использование количественной оценки разницы в профилях метилирования ДНК между крайними по времени прорастания группами семян как «эпигенетического расстояния», выявило существование положительной ранговой корреляции между этим показателем и экологической пластичностью сорта, которая проявляется в толерантности к срокам посева, количеству внесенных минеральных удобрений и предшественникам [18].

Настоящая работа посвящена исследованию связи чувствительности к фитопатогенам с различиями эпигеномов растений пшеницы урожаям разных лет.

Материал и методы. В статье приведены данные, полученные на сортах озимой пшеницы Подолянка и Фаворитка, оригинаторами которых являются Институт физиологии

растений и генетики НАН Украины совместно с Черкасским институтом агропромышленного производства.

Повторность эксперимента — четырехкратная. Эксперименты проводили в течение июня–августа. Семена проращивали в термостате при температуре +23–+24 °С, на увлажненной фильтровальной бумаге, размещая по 10 семян на чашку Петри так, чтобы избежать контакта и их взаимного заражения. Для одного варианта использовано 30 семян. Для исследования различий метилирования ДНК проростков через 12 ч набухания отбирали группу «быстро» прорастающих (БП), через 24 ч — «медленно» прорастающих проростков (МП). Определение вида грибного заражения проводили как под микроскопом, так и путем последовательного фотографирования развития контаминации у прорастающих семян и проростков, с последующим увеличением изображения на компьютере. Установлено, что основной вид грибного заражения — *Mucor Fresen*, сапрофит, принадлежащий к низшим плесневым грибам класса зигомицетов.

Выделение ДНК проводили с использованием набора реагентов NeoPrep DNA на основе силики («Neogene», Украина).

ПЦР проводили на амплификаторе «Терцик» («ДНК-технология», Москва). Использованы праймеры: RAPD-P6 (GAG-CAA-GTT-CAG-CCT-GG), ISSR 5'-(AC)₈C-3', а также праймеры к транскрибируемым последовательностям ДНК. Праймеры синтезированы фирмой («Metabion», Германия). Для проведения ПЦР использовали набор реагентов GenPak® PCR Core — лиофилизированные сухие смеси, готовые для амплификации ДНК. Реакционная смесь для ISSR-ПЦР объемом 20 мкл содержала: 1 ед. Taq-полимеразы, ингибированной для «горячего старта», 10 мкл буфера, 2,5 ммоль MgCl₂ и по 200 мкмоль М каждого dNTP, 0,1 мкмоль праймера, 200 нг общей геномной ДНК, 6,4 мкл деионизированной воды. Смесь покрывали 20 мкл вазелинового масла. Амплификация с ISSR- и RAPD-P6- праймерами включала следующие этапы: начальная денатурация 5 мин при 94 °С, далее 40 циклов: денатурация при 94 °С — 45 с, температура отжига 52 °С — 45 с, элонгация при 72 °С — 90 с, конечная элонгация продолжалась 7 мин при 72 °С [17, 18].

Рестрикцию ДНК с последующей амплификацией также проводили на амплификаторе «Терцик» («ДНК-технология», Москва). Использовали две рестриктазы: MspI (CCGG) и HpaII (CC*GG) («Fermentas», Германия). Реакция рестрикции с ферментом MspI проходила в объеме 25 мкл, содержала: 0,6 ед. фермента, 2 мкл 10 × Buffer Tango, 500 нг тотальной геномной ДНК, 17,1 мкл деионизированной воды. Смесь покрывали 20 мкл вазелинового масла. Рестрикционная смесь для HpaII, объемом 25 мкл, содержала: 0,2 ед. фермента, 2 мкл 10 × Buffer Tango, 500 нг общей геномной ДНК, 17,7 мкл деионизированной воды. Смесь также покрывали 20 мкл вазелинового масла. Условия проведения реакций рестрикции: 16 ч при 37 °С, остановка реакции — 20 мин при 65 °С (для HpaII) и 20 мин при 80 °С (для MspI).

Полученные продукты рестрикции и ПЦР разделяли в 1,0%-ном агарозном геле с ТБЕ-буфером в присутствии бромистого этидия и визуализировали на UV-транслюминаторе. При постановке электрофореза в слоты геля вносили одинаковый объем продуктов ПЦР — 5 мкл. В качестве маркера молекулярной массы использовали GeneRuler 50 п.н. DNA Ladder («Fermentas», Германия) с фрагментами длиной 1000, 750, 500, 250 и 50 п.н.

Профили метилирования ДНК, выделенной из проростков «быстро» прорастающей части выборки, сравнивали с профилями ДНК, полученными для проростков из «медленно» прорастающей части выборки. Полиморфизм метилирования ДНК двух групп проростков количественно оценивали через показатель D-«эпигенетическое расстояние» (ЭР), который рассчитывали аналогично оценке генетического расстояния по Нею [18].

Результаты и обсуждение. Как следует из полученных графиков (рис. 1, а–в, рис. 2, а–в), сорта Подольнка и Фаворитка урожаях разных лет различаются исходным уровнем, динамикой развития и конечным уровнем зараженности у субпопуляций проростков, имеющих разную скорость прорастания.

Для сорта Подольнка различия всех трех перечисленных показателей повторяются из года в год, т.е. имеют устойчивый характер и, соответственно, меньшую зависимость от по-

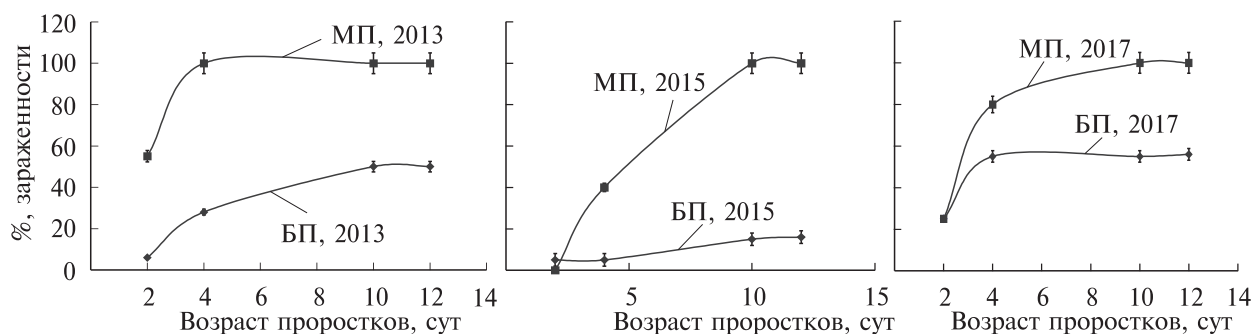


Рис. 1. Динамика зараженности быстро и медленно прорастающих проростков пшеницы сорта Подольянка урожаев разных лет. $\alpha = 5\%$

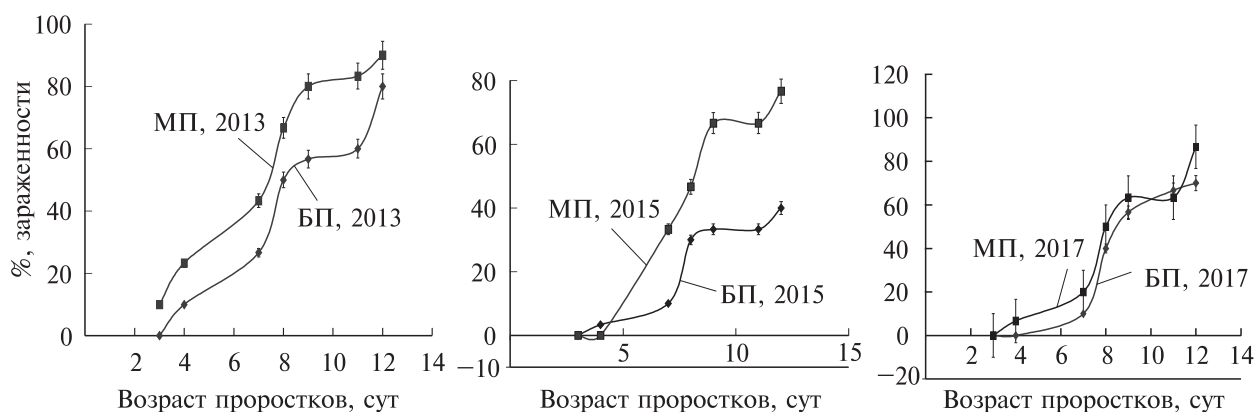


Рис. 2. Динамика зараженности быстро и медленно прорастающих проростков пшеницы сорта Фаворитка урожаев разных лет

годных условий года. У растений сорта Фаворитка эти показатели менее устойчивы, а на растениях из семян урожая 2017 года различия в показателях зараженности не наблюдается вообще. Это отличие можно рассматривать как проявление разного иммунного статуса растений, принадлежащих к разным сортам.

Перейдем к анализу данных метилирования ДНК пшеницы двух сортов, принадлежащих к субпопуляциям быстро (БП) и медленно (МП) прорастающих проростков.

Электрофореграмма контроля выделенной ДНК пшеницы сорта Подольянка свидетельствует о хорошей нативности материала, что позволяет последующее проведение исследований метилирования ДНК с использованием рестрикционного анализа (рис. 3, а).

Электрофореграммы Р6- и ISSR-амплификации нативной ДНК свидетельствует об отсутствии полиморфизма по этим элементам генома (рис. 3, б, в).

Электрофореграммы Р6 – амплификации рестриктома НраII свидетельствует о полиморфизме профилей метилирования за 2013–2017 гг. пар «БП – МП» проростков за счет появления низкомолекулярных ампликонов в образцах, принадлежащих субпопуляциям МП – проростков. Наблюдается сохранение профилей метилирования ДНК за эти годы у БП – проростков. Во всех вариантах, как в группах БП- так МП-проростков по годам в профилях метилирования присутствует низко молекулярный ампликон длиной 240 п.н. (рис. 3, г), что может свидетельствовать о существовании в ДНК последовательности, в которой изменения в метилировании не происходят при формировании адаптивных реакций.

Электрофореграмма ISSR-амплификации рестриктома НраII свидетельствует о наличии полиморфизма в профилях метилирования за 2013–2017 гг. как в парах «БП – МП» проростков, так и в пределах каждой из субпопу-

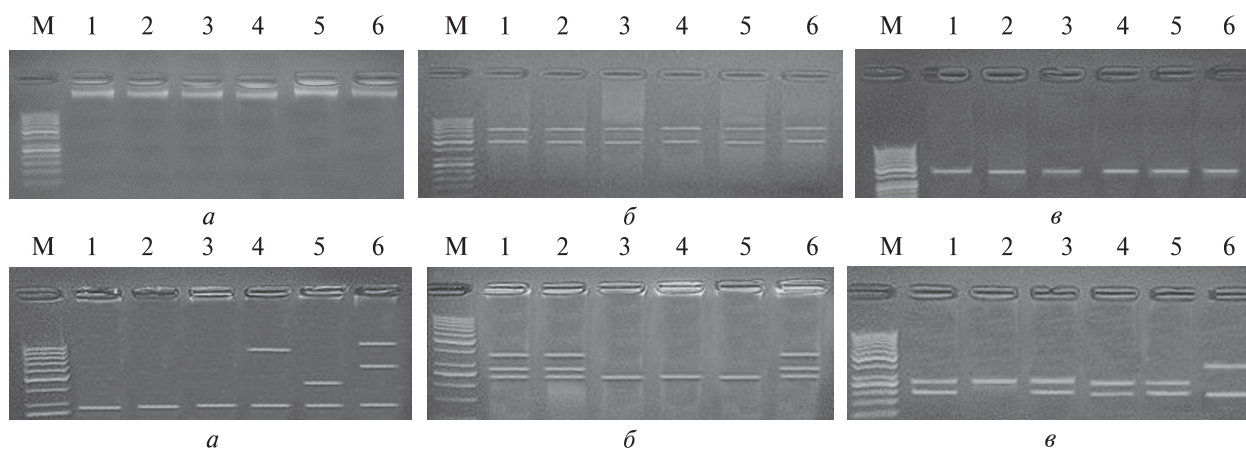


Рис. 3. Сорт Подольнка урожая 2013, 2015 и 2017 гг. *а* – контроль нативности выделенной ДНК, *б* – электрофореграмма ISSR-амплификации нативной ДНК, *в* – электрофореграмма Р6-амплификации нативной ДНК, *г* – электрофореграмма Р6-амплификации рестриктов HpaII, *д* – электрофореграмма ISSR-амплификации рестриктов HpaII, *е* – электрофореграмма ISSR-амплификации рестриктов MspI, М – молекулярный маркер GeneRuler 50 bp, М – молекулярный маркер GeneRuler 50 bp, 1 – БП, 2013; 2 – БП, 2015; 3 – БП-2017; 4 – МП, 2013; 5 – МП, 2015; 6 – МП 2017

ляций с различной скоростью прорастания, в зависимости от года урожая. Как и в случае варьирования профилей метилирования, выявляемых при Р6-амплификации рестриктов HpaII (рис. 3, *д*), во всех вариациях постоянно присутствует низкомолекулярный ампликон длиной 250 п.н.

Электрофореграмма ISSR-амплификации рестриктов MspI также свидетельствует о полиморфизме профилей метилирования ДНК как в парах «БП – МП» проростков каждого года, так и в пределах каждой из субпопуляций с различной скоростью прорастания, в зависимости от года урожая. Совпадение в профилях метилирования ДНК наблюдается у субпопуляций МП – проростков 2013 и 2017 гг. урожая, а также МП – проростков 2013, 2015 гг. урожая. Общего ампликона для всех вариантов не наблюдается (рис. 3, *е*).

Электрофореграмма контроля выделенной ДНК пшеницы сорта Фаворитка также свидетельствует о хорошей нативности материала, что позволяет последующее проведение исследований метилирования (рис. 4, *а*). Электрофореграммы Р6- и ISSR-амплификации нативной ДНК свидетельствует об отсутствии полиморфизма по этим элементам генома (рис. 4, *б, в*).

Электрофореграмма ISSR-амплификации рестриктов HpaII свидетельствует о наличии полиморфизма в профилях метилирования ДНК растений пшеницы сорта Фаворитка как в парах «БП – МП» проростков, так и в пределах каждой из субпопуляций с различной скоростью прорастания, в зависимости от года урожая. При этом во всех вариантах присутствует низкомолекулярный ампликон длиной 250 п.н. (рис. 4, *г*).

Электрофореграмма ISSR-амплификации рестриктов MspI свидетельствует о наличии полиморфизма в профилях метилирования ДНК растений пшеницы сорта Фаворитка как в парах «БП – МП» проростков, так и в пределах каждой из субпопуляций с различной скоростью прорастания, в зависимости от года урожая.

Исключением является тождественность профилей метилирования ДНК субпопуляций МП проростков за 2015, 2017 гг. Общий для всех вариантов ампликон отсутствует (рис. 4, *д*).

Сопоставляя результаты визуального наблюдения за развитием заражения у БП- и МП – проростков можно сделать заключение, что более высокая устойчивость к заболеваниям наблюдается у быстро прорастающих проростков. Этот эффект более устойчив у сорта Подольнка. При этом необходимо отметить, что, в зависи-

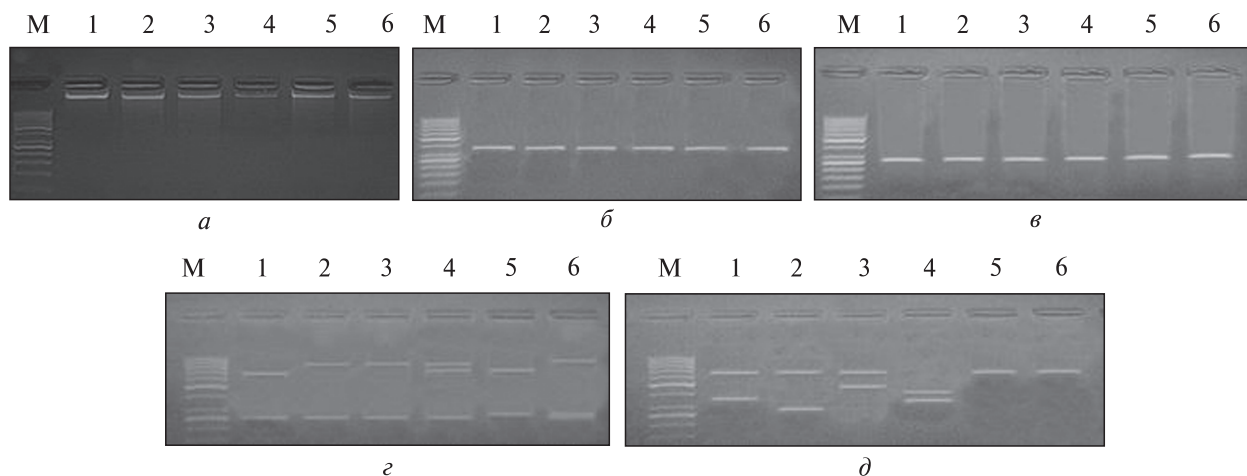


Рис. 4. Сорт Фаворитка урожаяев 2013, 2015 и 2017 гг., *а* – контроль нативности выделенной ДНК, *б* – электрофореграмма ISSR-амплификации нативной ДНК, *в* – электрофореграмма Р6-амплификации нативной ДНК, *г* – электрофореграмма ISSR-амплификации рестриктов HpaII, *д* – электрофореграмма ISSR-амплификации рестриктов MspI. М – молекулярный маркер GeneRuler 50 bp; 1 – БП, 2013; 2 – БП 2015, 3 – БП-2017; 4 – МП, 2013; 5 – МП, 2015; 6 – МП 2017

мости от года урожая, профили метилирования изменялись у обоих сортов как в субпопуляциях быстро прорастающих, так и медленно прорастающих проростков, иными словами, связь между устойчивостью к фитопатогенам с определенной структурой профилей метилирования отсутствует. Однако оценка изменения эпигенетического расстояния свидетельствует, что при варьировании профилей метилирования по годам, сохраняется основная тенденция для выбранных сортов: эпигенетическое расстояние у растений сорта Подольянка значительно выше этого показателя у растений сорта Фаворитка.

Различия устойчивости к фитопатогенам растений одного вида, сорта и урожая как проблема индивидуальной болезнеустойчивости стали предметом наблюдений сравнительно давно. И.В. Мичуриным было выявлено различие в устойчивости к фитопатогенам семян хлопка из коробочек верхушки главного стебля, которые созревают раньше. Установлено, что иммунологическое значение имеет и положение початков на растении, и положение семян на початке кукурузы. Эти явления связывают с разной степенью созревания семени к моменту уборки [19].

Изложенные результаты указывают на связь индивидуальной болезнеустойчивости растений

с характеристиками метилирования ДНК, т.е. индивидуальными эпигенетическими особенностями. Оценка факторов, определяющих эпигенетический полиморфизм в популяции генетически однородных растений, проведенная в работе [20], свидетельствует, что он определяется не только разной степенью созревания зерна и влияющими на этот процесс факторами, но и действующими еще ранее, на разных стадиях роста и развития родительского организма, включая гаметогенез. Многократное переключение метилирования на режим *de novo* зависит от разнообразия условий, в которых происходит развитие растения, и сформированный к моменту созревания семени нового урожая, паттерн метилирования ДНК несет информацию обо всей истории родительского организма.

Известно, что распределение метилированного цитозина влияет на «жесткость» молекулы

Таблица 1. Изменение эпигенетического расстояния у сортов Подольянка и Фаворитка по годам

Сорт	D, эпигенетическое расстояние по годам		
	2013	2015	2017
Подольянка	0,23	0,28	0,12
Фаворитка	0,02	0,051	0,024

ДНК и, в конечном счете, на конформацию хроматина. Поэтому связь различий профилей метилирования ДНК и индивидуальной радиочувствительности растений, выявленная ранее, допускает возможность, хотя бы частичного, объяснения этого явления различной защищенности конформацией ДНК и хроматина [17]. Связь уровня эпигенетического полиморфизма сорта с его неспецифической экологической пластичностью указывает на значимость метилирования именно как фактора эпигенетической регуляции, влияющего на различия паттернов экспрессии генов и метаболизма [18].

Результаты, приведенные в данном сообщении, также являются подтверждением роли метилирования ДНК как фактора эпигенетической регуляции, приводящего к формированию различных паттернов экспрессии генов в пределах однородного в генетическом отношении растительного материала.

Установленная связь устойчивости к фитопатогенам с полиморфизмом профилей метилирования ДНК как маркером эпигенетических и, в конечном счете, метаболических различий не дают указаний на возможные механизмы, влияющие на это процесс. Известно, что растения обладают как активными, индуцируемыми, так и конститутивными, пассивными или структурными механизмами иммунитета, связанными с морфологией и биохимическим составом биологических структур [14–16], включая и оболочки зерновки. Развитие на поверхности зерновки, а потом и корней проростков именно сапрофитного заражения косвенным образом свидетельствует об эпигенетических различиях в структурной, пассивной форме иммунитета.

Таким образом, полученные данные дают дополнительное указание на значимость эпигенетических механизмов в определении индивидуальной чувствительности растений к фитопатогенам, а эпигенетического полиморфизма как фактора, дающего вклад в биологическое разнообразие монополевых сельскохозяйственных культур.

Соответствие этическим стандартам. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Финансирование. Исследование проведено по проекту №: П-10-17 «Разработка методов предупреждения снижения продуктивности растений на основе оценки и прогнозирования влияния климатических изменений на их метаболические реакции и адаптивный потенциал», государственный регистрационный номер работы 0117U004310; целевая программа исследований ООБ НАН Украины «Фундаментальные основы прогнозирования и предупреждения негативного влияния изменений климатических условий на биотические системы Украины»

ЕPIGENETIC FACTORS INDICATING INDIVIDUAL PLANT SENSITIVITY TO PHYTOPATHOGENS

A.P. Kravets, D.A. Sokolova

Institute of Cell Biology and Genetic Engineering of NAS of Ukraine, 03143, Kyiv Zabolotnogo str., 148
E-mail: kaplibra@gmail.com

Two varieties of winter wheat – Podolyanka and Favorytka of 2013–2017 harvests – were studied for the connection of sensitivity to the phytopathogens and the dynamics of its development, considering the difference in the epigenome of plants, which is estimated by the DNA methylation profiles. It was demonstrated that rapidly germinating seedlings of the Podolyanka variety, in contrast to slowly germinating seedlings, had high disease resistance. The plants of Favorytka wheat did not demonstrate this difference. The estimation of changes in the «epigenetic distance» of the investigated varieties in terms of years demonstrated steadily high values of this index for Podolyanka variety and steadily low ones for Favorytka. The connection between epigenetic differences of plants and their individual sensitivity to phytopathogens, as well as the connection between epigenetic polymorphism, notable for the variety, and the diversity of strategies of non-specific stability and biodiversity of monofields of agricultural crops were discussed.

ЕPIГЕНЕТИЧНІ ЧИННИКИ ІНДИВІДУАЛЬНОЇ ЧУТЛИВОСТІ РОСЛИН ДО ФІТОПАТОГЕНІВ

О.П. Кравець, Д.О. Соколова.

На двох озимих сортах пшениці – Подолянка і Фаворитка врожаїв 2013–2017 рр. вивчено зв'язок чутливості до зараження фітопатогенами і динаміки його розвитку із різницею епігеному рос-

лин. Показано, що проростки пшениці сорту Подольнка, що проростають швидко, проявляють значно вищу стійкість у порівнянні з проростками, що проростають повільно. Таку різну чутливість до зараження фітопатогенами не проявляють рослини пшениці сорту Фаворитка. Оцінка змін епігенетичної відстані вивчених сортів по роках свідчить про стійко високі значення цього показника у сорту Подольнка і стійко низькі у сорту Фаворитка. Обговорюється роль епігеному рослин у визначенні індивідуальної чутливості до зараження та зв'язок епігенетичного поліморфізму в межах сорту з різноманітним стратегіям неспецифічної стійкості і формування біорізноманіття у моно посівах .

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Savary, S., Ficke, S., Aubertot, A., and Hollier, C., Crop losses due to diseases and their implications for global food production losses and food security. *Food Security*. 2012, vol. 4, pp. 519–37, doi: 10.1007/s12571-012-0200-5.
- Wheeler, T., von Braun, J., Climate change impacts on global food security. *Science*. 2013, vol. 341, pp. 508–13. doi: 10.1126/science.1239402.
- Powell, J.J., Carere, J., Fitzgerald, T.L., Stiller, J., Covarelli, L., Xu, Q., Gubler, F., Colgrave, M.L., Gardiner, D.M., Manners, J.M., Henry, R.J., and Kazan, K., The Fusarium crown rot pathogen *Fusarium pseudograminearum* triggers a suite of transcriptional and metabolic changes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Annals of Botany*. 2017, vol. 119, no. 5, pp. 853–67. doi: 10.1093/aob/mcw207.
- Cheng, Ch., Gao, X., Feng, B., Sheen, J., Shan, L., and He, P., Plant immune response to pathogens differs with changing temperatures. *Nat. Commun.* 2013, vol. 4, pp. 30–5. doi: 10.1038/ncomms3530.
- Hua, J., Modulation of plant immunity by light, circadian rhythm, and temperature. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2013, vol. 16, pp. 406–13. doi: 10.1016/j.pbi.2013.06.017.
- Velásquez, A., Castoverde, C., Danve, C., Velásquez, A.C., Castoverde, M., and Yang He, Sh., Plant-Pathogen Warfare under Changing Climate Conditions. *Current biology*. 2018, vol. 28, no. 10, pp. 350–70. doi: 10.1016/j.cub.2018.03.054.
- Chakraborty, S., Migrate or evolve: options for plant pathogens under climate change. *Glob. Chang. Biol.* 2013, vol. 19, pp. 1985–2000. doi: 10.1111/gcb.12205.
- Granke, L.L., Hausbeck, M.K., Effects of temperature, humidity, and wounding on development of Phytophthora rot of cucumber fruit. *Plant Dis.* 2010, vol. 94, pp. 1417–424. doi: 10.1094/PDIS-04-10-0258.
- Juroszek, P., von Tiedemann, A., Potential strategies and future requirements for plant disease management under a changing climate. *Plant Pathol.* 2011, vol. 60, pp. 100–12. doi: 10.1094/PDIS-04-10-0258.
- Wang, Y., Bao, Z., Zhu, Y., and Hua, J., Analysis of temperature modulation of plant defense against biotrophic microbes. *Mol. Plant Microbe Interact.* 2009, vol. 22, pp. 498–506. doi: 10.1094/MPMI-22-5-0498.
- Jones, J.D.G., Dangl, J.L., The plant immune system. *Nature*. 2006, vol. 444, pp. 323–9. doi: 10.1094/MPMI-22-5-0498.
- Katagiri, F., Tsuda, K., Understanding the Plant Immune System. *Mol. Plant-Microbe Inter.* 2010, vol. 23, no. 12, pp. 1531–6. doi: 10.1094/MPMI-04-10-0099.
- Doughari, J.H., An Overview of Plant Immunity. *Plant Pathol. Microbiol.* 2015, vol. 6, no. 11, pp. 312–23. doi.org/10.4172/2157-7471.1000322.
- Dodds, P.N., Rathjen, J.P., Plant immunity: towards an integrated view of plant–pathogen interactions. *Nat. Rev. Genet.* 2010, vol. 11, pp. 539–48.
- Neil, R., Miller, G., Sergio, G., and Van Sluys, M.-A., Plant immunity: unraveling the complexity of plant responses to biotic stresses. *Ann. Bot.* 2017, vol. 119, no. 5, pp. 681–7. doi: 10.1093/aob/mcw284.
- Kushalappa, A.C., Yogendra, K.N., and Karre, S., Plant Innate Immune Response: Qualitative and Quantitative Resistance. *Critical Rev. Plant Sci.* 2016, vol. 35, no. 1, pp. 38–57. https://doi.org/10.1080/07352689.2016.1148980.
- Sokolova, D.A., Vengzhen, G.S., and Kravets A.P., The Effect of DNA Modification Polymorphism of Corn Seeds on Their Germination Rate, Seedling Resistance and Adaptive Capacity under UV-C Exposure. *Am. J. Plant Biol.* 2014, vol. 1, no. 1, pp. 1–14.
- Kravets, O.P., Sokolova, D.O., Berestyana, A.M., Shnurenko, O.R., Bannikova, M.O., Morgun, B.V., Kuchuk, M.V., Grodzinsky, D.M., Correlation between ecological plasticity of elite winter wheat varieties and DNA methylation pattern polymorphism within variety. *Sci. Innov.* 2016, vol. 12, no. 2, pp. 50–9. https://doi.org/10.15407/scine12.02.050.
- Koshkin, E.I., Agricultural plants' physiology of re-sistance. MoscDROFA Published House, 2010, 638 p. (in Russian).
- Kravets, A.P., Sokolova, D.A., Evaluation of Factors Indicating Epigenetic Polymorphism through Population of Maize Seedlings. *Cytol. Genet.* 2018, vol. 52, no. 3, pp. 174–8. https://doi.org/10.3103/s0095452718030088.

Поступила в редакцию 19.09.18
После доработки 14.03.19
Принята к публикации 18.05.20