

РЕГУЛЯЦИЯ БИОСИНТЕЗА ФЛАВОНОИДОВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТРИБЫ ФАСОЛИЕВЫЕ Phaseoleae DC

Крылова Е. А.^{1*}, Михайлова А. С.^{1,2}

¹Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, г.Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44;

* ✉ e.krylova@vir.nw.ru

²Санкт-Петербургский государственный университет, 199034 Россия, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 7–9

Флавоноиды играют важную роль в метаболизме растений. Многие из них проявляют антиоксидантную активность и являются пигментами, окрашивающими ткани растений в разнообразные цвета. Продукты питания, богатые флавоноидными соединениями, рассматривают в качестве функциональных компонентов здорового рациона. В настоящее время отмечается повышенный интерес к изучению генетических механизмов, лежащих в основе появления признаков окраски у растений. Пути биосинтеза флавоноидов находятся под контролем двух групп генов. Структурные гены кодируют ферменты биосинтеза, а регуляторные гены – транскрипционные факторы, контролирующие экспрессию структурных генов. Транскрипционные факторы, относящиеся к семействам R2R3-Myb, bHLH-Myb и WDR, образуют комплекс MBW, который вовлечен в регуляцию экспрессии структурных генов биосинтеза флавоноидов. Механизмы регуляции биосинтеза антоцианов и проантоцианидинов комплексом MBW подробно описаны у модельного растительного объекта *Arabidopsis thaliana* L. В настоящем обзоре обобщены данные о регуляции биосинтеза фенольных пигментов и об особенностях их накопления в растительных тканях у основных представителей трибы Phaseoleae DC: сои *Glycine max* (L.) Merr., фасоли обыкновенной *Phaseolus vulgaris* L., адзуки *Vigna angularis* (Willd.) Ohwi & Ohashi и коровьего гороха *V. unguiculata* (L.) Walp. Обсуждаемые в данном обзоре виды являются наиболее важными бобовыми культурами во многих странах мира, играя ключевую роль в рационе питания миллионов людей. Идентификация и характеристика генов, контролирующих пути биосинтеза флавоноидов, являются необходимым условием для успешной селекции современных сортов с повышенной диетической ценностью. Выявление закономерностей накопления флавоноидов необходимо для решения проблемы расширения разнообразия растительной продукции.

Ключевые слова: флавоноиды, антоцианы, регуляторные гены, структурные гены, комплекс MBW, Phaseoleae

Для цитирования:

Крылова Е.А., Михайлова А.С. Регуляция биосинтеза флавоноидов у представителей трибы фасолиевые Phaseoleae DC. *Биотехнология и селекция растений*. 2021;4(3):15-25. DOI: 10.30901/2658-6266-2021-3-01

Прозрачность финансовой деятельности. Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах. **Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.** **Дополнительная информация.** Полные данные этой статьи доступны <https://doi.org/10.30901/2658-6266-2021-3-01> **Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы. Все авторы одобрили рукопись. Конфликт интересов отсутствует.**

Благодарности: Статья подготовлена в рамках государственного задания ВИР согласно тематическому плану НИР по теме № 0481-2019-0001 «Геномные и постгеномные технологии для выявления новых генетических маркеров селекционно-значимых свойств и новых аллельных вариантов хозяйственно ценных генов в генофонде культурных растений и их диких родичей».

REGULATION OF FLAVONOID BIOSYNTHESIS IN REPRESENTATIVES OF THE TRIBE Phaseoleae DC

Krylova E. A.^{1*}, Mikhailova A. S.^{1,2}

¹N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR),
42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia;

* ✉ e.krylova@vir.nw.ru

² St. Petersburg State University,
7/9, University Emb., St. Petersburg 199034, Russia

Flavonoids play a crucial role in plant metabolism. Many of them have antioxidant activity, and they are also pigments that render a variety of colors to plant tissues. Foods rich in flavonoid compounds are considered as functional components of a healthy diet. Currently, there is an increased interest in studying genetic mechanisms underlying the coloration of plants. Flavonoid biosynthesis pathways are controlled by two groups of genes. Structural genes encode enzymes, while regulatory genes are responsible for transcription factors that activate the expression of structural genes. Transcription factors that belong to R2R3-Myb, bHLH-Myc and WDR families form the ternary MBW complex, which is involved in regulating the expression of structural genes of flavonoid biosynthesis. The mechanisms of regulation of the anthocyanins and proanthocyanidin biosynthesis by the MBW complex are described in detail for the model plant *Arabidopsis thaliana* L. This review summarizes data on the regulation of phenolic pigment biosynthesis and the features of phenolic pigment accumulation in plant tissues in the main representatives of the Phaseoleae tribe: soybean *Glycine max* (L.) Merr., common bean *Phaseolus vulgaris* L., adzuki bean *Vigna angularis* (Willd.) Ohwi & Ohashi, and cowpea *V. unguiculata* (L.) Walp. The species discussed in this review are the most important food legumes in many countries of the world and they comprise the staple food in diets of millions of people. Identification and characterization of the genes controlling the flavonoid biosynthesis pathways are necessary for successful breeding of modern varieties with an increased dietary value. Identification of the flavonoid accumulation patterns is essential for solving the problem of broadening the diversity of plant products.

Key words: flavonoids, anthocyanins, regulatory genes, structural genes, MBW regulatory complex, Phaseoleae

For citation:

Krylova E.A., Mikhailova A.S. Regulation of flavonoid biosynthesis in representatives of the tribe Phaseoleae DC. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2021;4(3):15-25. (In Russ.). DOI: 10.30901/2658-6266-2021-3-01

Financial transparency. The authors have no financial interest in the presented materials or methods.

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work. Additional information.

Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2658-6266-2021-3-01> **The journal's opinion is neutral to the presented materials, the author, and his or her employer. All authors approved the manuscript. No conflict of interest.**

ORCID ID:

Krylova E.A. <https://orcid.org/0000-0002-4917-6862>

Mikhailova A.S. <https://orcid.org/0000-0003-4565-1539>

УДК 581.19:581.175.11:577.127.4:577.151.05:577.214.622:582.736

Поступила в редакцию: 8.11.2021

Принята к публикации: 12.12.2021

Acknowledgments: The article was prepared as part of the VIR Government Assignment in accordance with the R&D Thematic Plan Topic No. 0481-2019-0001 “Genomic and post-genomic technologies for identifying new genetic markers of properties of importance for breeding and new allele variants of economically important genes in the gene pool of crops and their wild relatives”.

Введение

Флавоноиды представляют собой наиболее многочисленную группу фенольных соединений растений и грибов (Lepiniec et al., 2006; Kumar et al., 2018). Их основной углеродный скелет содержит 15 атомов углерода. При этом два ароматических кольца связаны тремя углеродными атомами (C₆-C₃-C₆). В зависимости от степени окисления трехуглеродного участка, флавоноиды разделяют на антоцианы (дигидрофлавонолы), флавононы, флавоны, флавонолы и изофлавонолы (Medvedev, 2012; Jiang et al., 2016). Они играют важную роль в защите растений от абиотических и биотических стрессоров, а также составляют большую группу растительных пигментов (Delph, Lively, 1989; Shirley, 1998; Havsteen, 2002; Takahashi, Ohnishi, 2004; Makoi et al., 2010; Pollastri, Tattini, 2011; Panche et al., 2016). Антоцианы (синие, красные, фиолетовые пигменты) являются основными красящими веществами растений и придают им яркую окраску, что позволяет и быть аттрактантами при опылении цветков и распространении плодов (Medvedev, 2012; Jaakola, 2013). Флавоны и флавонолы поглощают свет в более коротковолновой части спектра ($\lambda = 280 - 320$ нм) чем антоцианы (Jiang et al., 2016). Поэтому одной из главных функций флавонов и флавонолов является защита растительных тканей (в первую очередь эпидермальных) от ультрафиолетовой радиации (Agati et al., 2013). Кроме этого флавоноиды защищают растительный организм от таких абиотических факторов, как засуха, повышение концентрации тяжелых металлов в почве и других, а также играют активную роль при защите от вирусных или бактериальных инфекций (Ohnishi et al., 1992; Ryan et al., 2002; Moy et al., 2004; Williams et al., 2004; Berli et al., 2009; Takahashi et al., 2010; Agati et al., 2011; Agati et al., 2013). Эти вещества обладают сильными антиоксидантными свойствами, а при употреблении продуктов, богатых антиоксидантами, значительно уменьшаются риски развития сердечно-сосудистых, онкологических, а также возрастных нейродегенеративных заболеваний, улучшается синтез зрительных пигментов, активируются процессы обмена веществ (Korkina, Afanasev, 1996; Burak et al., 1999; Beninger, Hosfield, 2003; Fritz et al., 2003; Nassourou et al., 2016). В связи с этим антоцианы представляют особый интерес как один из компонентов функционального питания.

Биологически активные вещества, в том числе и фенольные соединения, обнаружены у представителей семейства *Fabaceae* Lindl. (Stanton, Francis, 1966; Ndakidemi, Dakora, 2003; Makoi et al., 2010; Perchuk et al., 2020; Saigo et al., 2020). В состав трибы Phaseoleae DC. входят виды, имеющие экономическое значение, многие из них являются наиболее важными продовольственными бобовыми культурами во многих странах (Boukar et al., 2015). Соя (*Glycine max* (L.) Merr.) – одна из экономически важных зернобобовых культур, которая обеспечивает большую часть растительного белка. Фасоль обыкновен-

ная (*Phaseolus vulgaris* L.) – очень популярная культура в мире, является единственным видом фасоли, имеющим производственные площади в нашей стране (Vishnyakova et al., 2019). Виды рода *Vigna* Savt входят в рацион питания многих людей. Семена одного из видов рода *Vigna* – адзуки (*Vigna angularis* (Willd.) Ohwi & Ohashi) применяются в качестве лекарственного средства. Их используют для лечения различных заболеваний, в том числе при борьбе с ожирением и диабетом (Liu et al., 2017). Коровий горох (*V. unguiculata* (L.) Walp.) – культура многоцелевого использования, играет важную роль в рационе питания для миллионов людей. Интерес к этой культуре в последние годы сильно возрос среди селекционеров (Boukar et al., 2015; Burlyayeva et al., 2019; Vishnyakova et al., 2019).

Окрашенные семена фасоли обыкновенной богаты фенольными соединениями, обладающими антиоксидантным действием за счет способности улавливать свободные радикалы и проявляющими антимуtagenную, антиканцерогенную активности (De Mejía et al., 1999; Beninger, Hosfield 2003; Madhujith et al., 2004; Agati et al., 2012; Agati et al., 2013). Кроме этого, в проростках образцов фасоли *P. vulgaris* были обнаружены антоцианидины (дельфинидин, петунидин и мальвидин) и флавонолы (мирицетин, кверцетин и кемпферол) (Hungria et al., 1991). В гипокотилиях, оболочках семян и в зрелых листьях образцов адзуки *V. angularis* и маша *V. radiata* содержится двенадцать видов флавоноидов, включая производные антоцианов (дельфинидин и цианидин), лейкоантоцианы, гликофлавоны и флавоноловые гликозиды (рутин, кемпферол, изокверцетин) (Ishikura et al., 1981). Из экстракта листьев вида *V. unguiculata* были выделены кверцетин (наибольшая концентрация), кемпферол и изорамнетин (Lattanzio et al., 1996).

Основной задачей современной селекции является создание высокопродуктивных сортов с повышенной диетической ценностью. Сорты с окрашенными семенами, бобами и проростками имеют большой потенциал как продукты, оказывающие положительный эффект на здоровье человека (Cardador-Martínez et al., 2002; Beninger, Hosfield, 2003; Madhujith et al., 2004; Espinosa-Alonso et al., 2006; Chávez-Santoscoy et al., 2013). В последнее время отмечается повышенный интерес к изучению генетических механизмов, лежащих в основе контроля признаков окраски у растений. В настоящем обзоре представлены данные о генетическом контроле биосинтеза фенольных соединений у основных представителей фасолиевых, при этом особое внимание уделено исследованиям антоцианов в качестве функциональных компонентов продуктов питания.

Особенности регуляции биосинтеза флавоноидных пигментов у модельного объекта *Arabidopsis thaliana* L.

Разнообразие флавоноидов образуется в результате

фенилпропаноидного и флавоноидного путей биосинтеза, которые контролируют две группы генов (Cheunier et al., 2013). Структурные гены кодируют ферменты биосин-

теза, а регуляторные гены – транскрипционные факторы (Рисунок), контролирующие экспрессию структурных генов (Adzhieva et al., 2015; Zhang et al., 2017) (Рисунок).

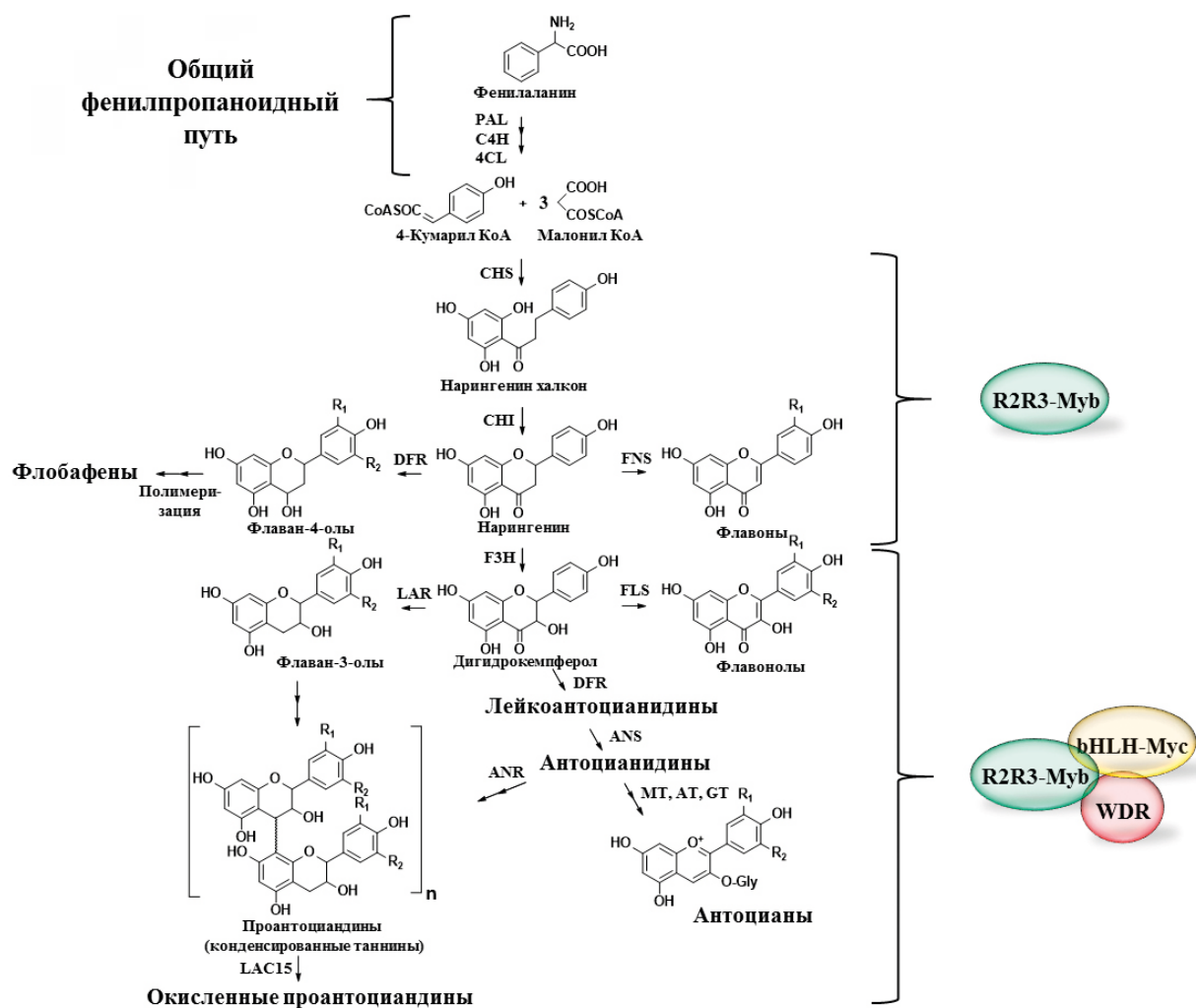


Рисунок. Схема биосинтеза флавоноидов у растений.

Ферменты, кодируемые структурными генами: 4CL – 4-кумарат КоА лигаза; ANR – антоцианидинредуктаза; ANS – антоцианидинсинтаза; AT – ацетилтрансфераза; CHI – халконфлаванонизомераза; C4H – циннамат-4-гидроксилаза; CHS – халконсинтаза; DFR – дигидрофлавонол-4-редуктаза; F3H – флаванон-3-гидроксилаза; FLS – флавонолсинтаза; FNS – флавоносинтаза; GT – гликозилтрансфераза; LAC15 – лакказа 15; LAR – лейкоантоцианидинредуктаза; MT – метилтрансфераза; PAL – фенилаланинаммонийлиаза; Ogly – гликозидная связь; R2R3-Myb, bHLH-Myc, WDR – транскрипционные факторы, кодируемые регуляторными генами. Схема построена с использованием данных Li (2014)

Figure. Flavonoid biosynthesis pathway in plants.

Enzymes coded by structural genes: 4CL – 4-coumarate CoA ligase; ANR – anthocyanidin reductase; ANS – anthocyanidin synthase; AT – acetyltransferase; CHI – chalcone isomerase; C4H – cinnamate 4-hydroxylase; CHS – chalcone synthase; DFR – dihydroflavonol 4-reductase; F3H – flavanone 3-hydroxylase; FLS – flavonol synthase; FNS – flavone synthase; GT – glycosyltransferase; LAC15 – laccase 15; LAR – leucoanthocyanidin reductase; MT – methyltransferase; PAL – phenylalanine ammonia-lyase; Ogly – glycosidic bond; R2R3-Myb, bHLH-Myc, WDR – transcription factors coded by regulatory genes. The scheme is based on the data from Li (2014)

Ключевую роль в биосинтезе вторичных метаболитов растений играют дезаминазы ароматических аминокислот. В частности, реакция дезаминирования фенилаланина до транс-коричной кислоты под действием фенилаланинаммонийлиазы (PAL) предшествует образованию основных фенольных соединений в ходе фенилпропаноидного пути (Saito et al., 2013; Barros, Dixon, 2020; Jun et al., 2018). При этом тканеспецифический паттерн экспрессии генов определяет распределение пигментов (Kleindt et al., 2010). В настоящее время известно, что регуляция экспрессии структурных генов биосинтеза флавоноидов осуществляется комплексом MBW, который образуют транскрипционные факторы, относящиеся к семействам R2R3-Myb, bHLH-Мус и WDR (Buer et al., 2010; Cheynier et al., 2013). Различные факторы окружающей среды, такие как УФ-излучение, засуха, экстремальные температуры, недостаток азота, а также фитогормоны (жасмонаты, цитокинины, абсцизовая кислота) вызывают накопление в тканях пигментов флавоноидной природы посредством активации транскрипционного трёхкомпонентного комплекса MBW (Christie et al., 1994; Lea et al., 2007). Транскрипционные факторы связываются с цис-активными элементами в промоторной области гена-мишени (Katiyar et al., 2012). У семейства Myb выделяют 3 группы транскрипционных факторов: R1R2R3-Myb, R2R3-Myb и R1-Myb, в зависимости от количества мотивов в ДНК-связывающем домене (Dubos et al., 2010). Наиболее многочисленным семейством является R2R3-Myb. Оно, совместно с bHLH и WDR, вовлечено в регуляцию биосинтеза большинства вторичных метаболитов, в частности и флавоноидных пигментов (Nesi et al., 2000; Nesi et al., 2001; Dubos et al., 2010; Xu et al., 2015). Согласно литературным данным, у покрытосеменных растений гены, кодирующие транскрипционные факторы R2R3-Myb, bHLH-Мус и WDR, представлены множественными копиями (Lloyd et al., 2017).

Важно отметить, что структурные гены флавоноидного пути биосинтеза делятся на ранние и поздние, в зависимости от этапа биосинтеза, на котором они задействованы. У представителей класса двудольных экспрессию ранних генов активируют гены, кодирующие белки семейства Myb, в то время как активация поздних осуществляется совместным действием всех компонентов комплекса MBW (Koes et al., 2005; Petroni, Tonelli, 2011; Li, 2014).

Механизмы регуляции биосинтеза антоцианов и проантоцианидинов подробно описаны у модельного растительного объекта *Arabidopsis thaliana* L. (Walker et al., 1999; Kleindt et al., 2010; Jaakola, 2013). У арабидопсиса накопление антоцианов транскрипционно активируется непосредственно комбинаторным действием белков семейства R2R3-Myb (PAP1 / MYB75, PAP2 / MYB90, MYB113 и MYB114), bHLH (GL3 / bHLH001, EGL3 / bHLH002 и TT8 / bHLH042), а также белками семейства WD40 (TTG1) (Walker et al., 1999; Gonzalez et al., 2008; Kleindt et al., 2010; Qi et al., 2011). Транскрип-

ционные факторы GL3 и EGL3, помимо контроля биосинтеза флавоноидов, участвуют в регуляции развития трихом и корневых волосков, взаимодействуя с Myb, тогда как TTG1 в основном выполняет роль стабилизатора общего комплекса MBW как результата взаимодействия транскрипционных факторов Myb и bHLH (Stracke et al., 2007; Qi et al., 2011; Xu et al., 2015).

В регуляцию биосинтеза проантоцианидинов вовлечен комплекс MBW, включающий гены *TTG1* (семейство WD40), *TT2* (семейство R2R3-Myb) и *TT8* (семейство bHLH) (Baudry et al., 2004; Kleindt et al., 2010).

Кроме того, в ходе изучения генов транскрипционных факторов группы R2R3-Myb у арабидопсиса были выявлены гены-репрессоры биосинтеза антоцианов: *AtMYB3*, *AtMYB4*, *AtMYB7*, *AtMYB32* и *AtMYB60* (Jin, 2000; Stracke et al., 2007; Park et al., 2008; Dubos et al., 2010). *CPC*-подобный ген (*CAPRICE*), кодирующий белки, относящиеся к группе R3-Myb, вовлечен в процессы дифференциации корневых волосков и развития трихом у арабидопсиса, а также влияет на накопление антоцианов, уменьшая их концентрацию в растительных тканях (Zhu et al., 2009).

Особенности регуляции биосинтеза флавоноидных пигментов у основных представителей трибы Phaseoleae

Фасоль обыкновенная, коровий горох, адзуки. Геномы многих представителей трибы фасолевых секвенированы (соя *G. max*, виды рода *Vigna* (адзуки *V. angularis*, маш *V. radiata*, коровий горох *V. unguiculata*), голубиный горох (*Cajanus cajan* (L.) Millsp.), фасоль обыкновенная *P. vulgaris*) (Schmutz et al., 2010; 2014; Varshney et al., 2012; Kang et al., 2014; Lonardi et al., 2019). Коровий горох, маш, адзуки, фасоль обыкновенная, каянус являются диплоидами ($2n=22$), соя – палеополиплоид ($2n=40$), хромосомы которого претерпели множество перестроек (Schmutz et al., 2010). Результаты сравнительного картирования свидетельствуют о высокой степени коллинеарности геномов перечисленных видов (Lonardi et al., 2019). Важно отметить, что высокий уровень макросинтезии был обнаружен между геномами описанных видов рода *Vigna*, а также с геномом фасоли обыкновенной (Vasconcelos et al., 2015; Muñoz-Amatriain et al., 2017). Расширение программ селекции этих видов связано с результатами полногеномного секвенирования, которые позволили выделить системы генов биосинтеза флавоноидов.

Семена фасоли обыкновенной *P. vulgaris* отличаются разнообразием по окраске и форме. В окрашенных семенах фасоли обнаружены различные антоцианы, а также флавоны и флавонолы, такие как кверцетин, кемпферол, катехин и другие соединения, проявляющие антиоксидантную активность (Hungria et al., 1991; De Mejía et al., 1999; Beninger, Hosfield, 2003; Aparicio-Fernandez et al., 2005; Aisyah et al., 2016). Цвет семян фасоли определяется природой и концентрацией антоцианов и конден-

сированных танинов (проантоцианидинов) (Beninger, Hosfield, 2003). Проантоцианидины – наиболее распространенная группа флавоноидов в семенах фасоли, в то время как антоцианы были обнаружены только в семенах, имеющих черную и сине-фиолетовую окраску (Beninger, Hosfield, 2003; Guzmán-Maldonado et al., 1996; Romani et al., 2004). Так, из экстракта кожуры черных семян фасоли обыкновенной методом высокоэффективной жидкостной хроматографии с масс-спектрометрическим детектированием, были впервые выделены олигомеры проантоцианидина, содержащие мономерные звенья эпигаллокатехина и гликозид мирицетина (Aparicio-Fernandez et al., 2005). При изучении антоциановой пигментации проростков представителей родов *Phaseolus* (6 видов) и *Vigna* (12 видов) было показано, что мальвидин является основным составляющим у большинства изученных видов фасоли, в то время как дельфинидин и цианидин у трех видов *Vigna*. Для большинства изученных образцов было отмечено накопление антоцианов в субэпидермальном слое стебля и гипокотыля.

В первых работах по изучению наследования окраски семян фасоли обыкновенной стало известно еще в начале прошлого века. С использованием классического генетического анализа было выделено шесть генов, определяющих окраску семян, а также характер рисунка семенной кожуры (Smith, 1939). Ген *P* является основным, необходимым для развития любой окраски семян (Smith, 1939; Prakken, 1970) и кодирует транскрипционный фактор семейства bHLH (McClellan et al., 2018). Ген *P* является гомологом гена *AtTT8* арабидопсиса, и у многих бобовых обнаружены ортологи этого гена, которые контролируют наличие или отсутствие окраски семян. В настоящее время с использованием транскриптомного анализа у фасоли обыкновенной идентифицировано 169 генов белков семейства Myb и 75 генов, кодирующих белки семейства bHLH (Kalavacharla et al., 2011).

Первые работы по изучению наследования окраски семян коровьего гороха были начаты еще в начале XX века с использованием классических методов генетики (Spillman, 1911; Harland, 1919; 1920). Спиллман пытался проанализировать характер наследования окраски семян коровьего гороха. Он выделял два фактора, W и H, определяющих окраску семян (Spillman, 1911). В дальнейшем изучение характера наследования антоциановой окраски цветков, семян, а также бобов коровьего гороха были продолжены Харландом (Harland, 1919; 1920). Он считал, что сочетание четырех факторов (B, N, M и R) определяет окраску семян, а фактор P обуславливает фиолетовый цвет бобов, при этом Харланд отмечал, что, возможно, окраску бобов определяет и большее число факторов.

С использованием комплекса молекулярно-генетических методов у *V. unguiculata* описаны несколько генов-кандидатов, относящихся к регуляторным генам, кодирующим факторы семейства R2R3-Myb. Группа генов, кодирующих белки семейства Myb, расположена на 5 хромосоме, при этом гены имеют раз-

личный паттерн экспрессии. Для гена *Vigun05g039800* самый высокий уровень накопления транскриптов был отмечен в листьях, экспрессия гена *Vigun05g039700* не была детектирована. Для гена *Vigun05g039300* высокий уровень экспрессии зафиксирован в развивающихся бобах, цветках и листьях, а для генов *Vigun05g039400* и *Vigun05g039500* – в семенах. В качестве гена-кандидата, контролирующего черную окраску семян коровьего гороха, предложен ген *Vigun05g039500* (Herniter et al., 2018). При анализе образцов экспериментальной выборки авторами исследования была обнаружена протяженная делеция, захватывающая полностью три гена *Vigun05g039400*, *Vigun05g039500*, *Vigun05g039600*, а также часть генов *Vigun05g039300* и *Vigun05g039700*. В другой работе при изучении регуляции антоциановой окраски бобов коровьего гороха (Li et al., 2020) также были выделены гены-кандидаты *Vigun05g030700*, *Vigun05g039300*, *Vigun05g039400*, *Vigun05g039700* и *Vigun05g039800*. Ген *Vigun05g030700* относится к структурным генам и кодирует антоцианин 5-ароматическую ацилтрансферазу, а другие гены, кодирующие белки семейства Myb, контролируют развитие антоциановой окраски у бобов. Три гена, кодирующих белки семейства R2R3-Myb, а именно *VuMYB90-1*, *VuMYB90-2*, *VuMYB90-3* (*Vigun05g039700*, *Vigun05g039300*, *Vigun05g039800*) имеют высокую степень сходства с регуляторными генами антоцианов *AtPAP2 / AtMYB90* у арабидопсиса (Li Y. et al., 2020). Кроме этого, в настоящее время выделены два гена, ортологичные генам *AtCPC* и *AtMYB4* арабидопсиса, *VuCPC* и *VuMYB4*, которые являются антагонистами биосинтеза антоцианов (*Vigun11g115400*, *Vigun01g142900*) (Jin, 2000; Zhu et al., 2009; Li et al., 2020).

У коровьего гороха идентифицированы и другие регуляторные гены (Herniter et al., 2019). Ген, расположенный на 7 хромосоме (*Vigun07g110700*), кодирует белок семейства bHLH, в то время как ген *Vigun09g139900* кодирует белок из семейства WD40. Авторами исследования была предложена модель взаимодействия белков, в результате чего развивается окраска и контролируется ее распределение по растению. *Vigun09g139900* (WD40) и *Vigun10g163900* (белок U3 убиквитин-лигаза) отвечают за паттерн окраски, в то время как *Vigun07g110700* (bHLH) рассматривается как основной белок, контролирующей интенсивность окраски. Ранее *Vigun07g110700* был предложен как ген-кандидат, отвечающий также за окраску цветков у коровьего гороха (Lo et al., 2018). Гомолог этого гена идентифицирован и у *P. vulgaris* (McClellan et al., 2018).

Помимо молекулярно-генетического анализа группой исследователей проведен подробный анализ транскриптома и метаболома, уточняющий особенности накопления антоцианов и других флавоноидов у образцов вида *V. unguiculata*. В качестве материала исследования были использованы два сорта с зеленой (Chinese light green) и фиолетовой (Chinese red noodle) окраской бобов (Li Y. et al., 2020). По результатам биохимическо-

го анализа бобы коровьего гороха фиолетового цвета содержат производные антоцианов (дельфинидин-3-гликозид и цианидин-3-гликозид) и кверцетин, в то время как в зеленых бобах зафиксировано минимальное содержание вышеперечисленных соединений. В ходе метаболического анализа были обнаружены: антоцианы, халконы, дигидрофлавоны, дигидрофлавонолы, флаванолы, флавоны, флавонолы, изофлавоны и проантоцианидины. Кроме этого в работе выделены структурные гены, вовлеченные в пути биосинтеза антоцианов и ряда флавоноидов (Li Y. et al., 2020). Таким образом, из набора дифференциально экспрессирующихся генов, идентифицированных по результатам транскриптомного анализа *V. unguiculata*, были аннотированы некоторые гены-кандидаты, вовлеченные в регуляцию биосинтеза флавоноидов, но при этом не установлены тканеспецифичные закономерности их экспрессии.

В настоящее время активно ведутся работы по изучению системы генов биосинтеза флавоноидных пигментов у адуки *V. angularis* (Chu et al., 2021a; 2021b). На хромосоме 3 был выделен ген *VaSDCI*, кодирующий белок семейства R2R3-Myb, предположительно определяющий красную или черную окраску семян адуки. *VaSDCI* имеет высокую степень сходства с *AtMYB75/90* арабидопсиса.

Соя. У сои *G. max*, входящей в общую с родом *Vigna* трибу Phaseoleae, был проведен полногеномный анализ генов, кодирующих белки семейства Myb, в ходе которого идентифицировано 244 гена, отвечающих за синтез белков семейства R2R3-Myb, а также 390 генов для белков семейства bHLH (Kalavacharla et al., 2011; Du et al., 2012). Помимо этого, у сои описан ген *GmMYB176*, белковый продукт которого регулирует экспрессию гена халконсинтазы *GmCHS8* и влияет на синтез изофлавоноидов в семенах (Yi et al., 2010a; 2010b). Посредством полногеномного анализа ассоциаций (GWAS) было выявлено 28 однонуклеотидных полиморфизмов (SNP), которые в большей степени связаны с повышенными концентрациями изофлавонов в растительных тканях сои. Из всех генов, содержащих SNP, лишь у одного *GmMYB29*, кодирующего фактор транскрипции Myb типа R2R3, был выявлен полиморфизм в 5'-нетранслируемой области (5'-UTR). Этот ген и был выбран для дальнейшего анализа. Ряд молекулярно-генетических подходов продемонстрировал принадлежность этого гена к кодирующим белки семейства R2R3-Myb и активное участие его белкового продукта в контроле накопления изофлавоноидов в семенах сои (Chu et al., 2017). Позднее было показано, что *GmMYB176*, относящийся к группе R1-Myb, взаимодействуя с транскрипционным фактором семейства лейциновая молния *GmbZIP5* (Basic leucine zipper, bZIP), повышает уровень изофлавоноидов в корнях сои, в то время как подавление экспрессии гена *GmbZIP5* с помощью РНК-интерференции приводило к противоположному эффекту (Dubos et al., 2010; Anguraj Vadivel et al., 2021).

Как известно, флавоноиды синтезируются в цитоплазме, а затем транспортируются в вакуоли, где происходит их накопление и хранение (Kitamura, 2006; Petrusa et al., 2013). Процессы синтеза и транспорта этих вторичных метаболитов регулируют транскрипционные факторы, некоторые из которых были идентифицированы у сои (Yang et al., 2021). Так, описан транскрипционный фактор, кодируемый геном *GL3* и входящий в состав семейства bHLH. Компоненты последнего участвуют в формировании комплекса MBW (Myb-bHLH-WD40), контролирующего биосинтез флавоноидов, включая антоцианы (Xu et al., 2015). Более того, у сои идентифицировано два *GST* гена, *GSTT1* и *GSTL3*, кодирующих белок глутатион S-трансферазу, которая, в свою очередь, катализирует связывание флавоноидов с глутатионом. Образовавшийся комплекс транспортируется ABC-переносчиком в вакуоли клетки (Braidot et al., 2008; Petrusa et al., 2013).

Таким образом, в настоящее время активно ведутся работы по исследованию генетического контроля биосинтеза флавоноидных пигментов у зернобобовых, а также и у ряда других важнейших культур сельскохозяйственного назначения. Ранее результаты фундаментальных исследований системы генов биосинтеза флавоноидных пигментов у пшеницы позволили разработать научно обоснованную ускоренную и экономически эффективную схему маркер-ориентированной селекции сортов с повышенным содержанием флавоноидов, а также успешно применить ее на практике (Gordeeva et al., 2015; 2020).

Заключение

Здоровый образ жизни – один из главных трендов развития современного общества. Системный анализ и маркирование генов, влияющих на диетическую ценность и уровень биологически активных соединений, имеют не только важное фундаментальное значение, но и высокую практическую ценность.

В обзоре представлены особенности регуляции биосинтеза фенольных соединений у основных представителей трибы Phaseoleae, которые являются наиболее важными продовольственными бобовыми культурами во многих странах мира и составляют 27% от мирового производства сельскохозяйственных культур, при этом обеспечивая 33% белка, потребляемого человеком. Корреляция окраски растительных тканей и содержания флавоноидов достаточно подробно исследованы у сои, однако у других представителей фасолиевых информации об этом недостаточно. В настоящее время интенсифицируются работы по изучению генетической регуляции биосинтеза фенольных соединений у этих видов.

Понимание механизмов, лежащих в основе биосинтеза флавоноидов, необходимо для повышения эффективности селекции сортов с повышенной диетической ценностью. Выявление закономерностей накопления флавоноидов необходимо и для решения проблемы расшире-

ния разнообразия продукции растениеводства. Разработка новых молекулярных маркеров позволит перейти к более эффективному и быстрому созданию новых сортов посредством маркер-ориентированной селекции.

Литература/References

- Adzhieva V.F., Babak O.G., Shoeva O.Y., Kilchevsky A.V., Khlestkina E.K. Molecular-genetic mechanisms underlying fruit and seed coloration in plants. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2015;19(5):561-573. [In Russian] (Аджиева В.Ф., Бабак О.Г., Шоева О.Ю., Кильчевский А.В., Хлесткина Е.К. Молекулярно-генетические механизмы формирования окраски плодов и семян растений. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2015;19(5):561-573). DOI: 10.18699/VJ15.073
- Agati G., Biricolti S., Guidi L., Ferrini F., Fini A., Tattini M. The biosynthesis of flavonoids is enhanced similarly by UV radiation and root zone salinity in *L. vulgare* leaves. *Journal of Plant Physiology*. 2011;168(3):204-212. DOI: 10.1016/j.jplph.2010.07.016
- Agati G., Azzarello E., Pollastri S., Tattini M. Flavonoids as antioxidants in plants: location and functional significance. *Plant Science*. 2012;196:67-76. DOI: 10.1016/j.plantsci.2012.07.014
- Agati G., Brunetti C., Di Ferdinando M., Ferrini F., Pollastri S., Tattini M. Functional roles of flavonoids in photoprotection: new evidence, lessons from the past. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2013;72:35-45. DOI: 10.1016/j.plaphy.2013.03.014
- Aisyah S., Gruppen H., Andini S., Bettonvil M., Severing E., Vincken J.-P. Variation in accumulation of isoflavonoids in Phaseoleae seedlings elicited by Rhizopus. *Food Chemistry*. 2016;196:694-701. DOI: 10.1016/j.foodchem.2015.09.110
- Anguraj Vadivel A.K., McDowell T., Renaud J.B., Dhaubhadel S. A combinatorial action of GmMYB176 and GmZIP5 controls isoflavonoid biosynthesis in soybean (*Glycine max*). *Communications Biology*. 2021;4(1):356. DOI: 10.1038/s42003-021-01889-6
- Aparicio-Fernandez X., Yousef G.G., Loarca-Pina G., De Mejia E., Lila M.A.. Characterization of polyphenolics in the seed coat of black Jamapa bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2005;53(11):4615-4622. DOI: 10.1021/jf047802o
- Barros J., Dixon R.A. Plant phenylalanine/tyrosine ammonia-lyases. *Trends in Plant Science*. 2020;25(1):66-79. DOI: 10.1016/j.tplants.2019.09.011
- Baudry A., Heim M.A., Dubreucq B., Caboche M., Weisshaar B., Lepiniec L. TT2, TT8, and TTG1 synergistically specify the expression of *BANYULS* and proanthocyanidin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*. 2004;39(3):366-380. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2004.02138.x
- Beninger C.W., Hosfield G.L. Antioxidant activity of extracts, condensed tannin fractions, and pure flavonoids from *Phaseolus vulgaris* L. seed coat color genotypes. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2003;51(27):7879-7883. DOI: 10.1021/jf0304324
- Berli F.J., Moreno D., Piccoli P., Hespagnol-Viana L., Silva M.F., Bressan-Smith R., Cavagnaro J.B., Bottini R. Abscisic acid is involved in the response of grape (*Vitis vinifera* L.) Cv. Malbec leaf tissues to ultraviolet-B radiation by enhancing ultraviolet-absorbing compounds, antioxidant enzymes and membrane sterols. *Plant, Cell & Environment*. 2009;33(1):1-10. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2009.02044.x
- Boukar O., Fatokun C.A., Roberts P.A., Abberton M., Huynh B.L., Close T.J., Kyei-Boahen S., Higgins T.J.V., Ehlers J.D. Cowpea. In: *Grain Legumes*. Antonio M. De Ron (ed.). New York: Springer; 2015. p.219-250. (HBPB; vol. 10). DOI: 10.1007/978-1-4939-2797-5
- Braidot E., Zancani M., Petrusa E., Peresson C., Bertolini A., Patui S., Francesco M., Vianello A. Transport and accumulation of flavonoids in grapevine (*Vitis vinifera* L.). *Plant Signaling & Behavior*. 2008;3(9):626-632. DOI: 10.4161/psb.3.9.6686
- Buer C.S., Imin N., Djordjevic M.A. Flavonoids: new roles for old molecules. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2010;52(1):98-111. DOI: 10.1111/j.1744-7909.2010.00905.x
- Burak M., Imen Y. Flavonoids and their antioxidant properties. *Turkiye Klin Tip Bil Derg*. 1999;19:296-304.
- Burlyayeva M.O., Gurkina M.V., Chebukin P.A., Perchuk I.N., Miroshnichenko E.V. New varieties of vegetable cowpea (*Vigna unguiculata* subsp. *sesquipedalis* (L.) Verdc.) and prospects of their cultivation in southern Russia. *Vegetable crops of Russia*. 2019;(5):33-37. [In Russian] (Бурляева М.О., Гуркина М.В., Чебукин П.А., Перчук И.Н., Мирошниченко Е.В. Новые сорта вигны (*Vigna unguiculata* subsp. *sesquipedalis* (L.) Verdc.) овощного использования, перспективные для возделывания в южных регионах России. *Овощи России*. 2019;(5):33-37). DOI: 10.18619/2072-9146-2019-5-33-37
- Cardador-Martínez A., Loarca-Piña G., Oomah B.D. Antioxidant activity in common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2002;50(24):6975-6980. DOI: 10.1021/jf020296n
- Chávez-Santoscoy R.A., Gutiérrez-Urbe J.A., Serna-Saldívar S.O. Effect of flavonoids and saponins extracted from black bean (*Phaseolus vulgaris* L.) seed coats as cholesterol micelle disruptors. *Plant Foods for Human Nutrition*. 2013;68(4):416-423. DOI: 10.1007/s11130-013-0384-7
- Cheyrier V., Comte G., Davies K.M., Lattanzio V., Martens S. Plant phenolics: Recent advances on their biosynthesis, genetics, and ecophysiology. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2013;72:1-20. DOI: 10.1016/j.plaphy.2013.05.009
- Christie P.J., Alfenito M.R., Walbot V. Impact of low-temperature stress on general phenylpropanoid and anthocyanin pathways: enhancement of transcript abundance and anthocyanin pigmentation in maize seedlings. *Planta*. 1994;194(4):541-549. DOI: 10.1007/BF00714468
- Chu S., Wang J., Zhu Y., Liu S., Zhou X., Zhang H., Wang C.E., Yang W., Tian Z., Cheng H., Yu D. An R2R3-Type MYB transcription factor, GmMYB29, regulates isoflavone biosynthesis in soybean. *PLOS Genetics*. 2017;13(5):e1006770. DOI: 10.1371/journal.pgen.1006770
- Chu L., Zhao P., Huang X., Zhao B., Li Y., Yang K., Wan P. Genetic analysis of seed coat colour in adzuki bean (*Vigna angularis* L.). *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization*. 2021a;19(1):67-73. DOI: 10.1017/S1479262121000101
- Chu L., Zhao P., Wang K., Zhao B., Li Y., Yang K., Wan P. *VaSDCI* is involved in modulation of flavonoid metabolic pathways in black and red seed coats in adzuki bean (*Vigna angularis* L.). *Frontiers in Plant Science*. 2021b;12(July). DOI: 10.3389/fpls.2021.679892
- De Mejia E.G., Castaño-Tostado E., Loarca-Piña G. Antimutagenic effects of natural phenolic compounds in beans. *Mutation Research/Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis*. 1999;441(1):1-9. DOI: 10.1016/S1383-5718(99)00040-6
- Delph L.F., Lively C.M. The evolution of floral color change: pollinator attraction versus physiological constraints in fuchsia excorticata. *Evolution*. 1989;43(6):1252. DOI: 10.2307/2409360
- Du H., Yang S.S., Liang Z., Feng B.R., Liu L., Huang Y.B., Tang Y.X. Genome-wide analysis of the MYB transcription factor superfamily in soybean. *BMC Plant Biology*. 2012;12(1):106. DOI: 10.1186/1471-2229-12-106
- Dubos C., Stracke R., Grotewold E., Weisshaar B., Martin C., Lepiniec L. MYB transcription factors in *Arabidopsis*. 2010;15(10):573-581. DOI: 10.1016/j.tplants.2010.06.005
- Espinosa-Alonso L.G., Lygin A., Widholm J.M., Valverde M.E., Paredes-Lopez O. Polyphenols in wild and weedy Mexican common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2006;54(12):4436-4444. DOI: 10.1021/jf060185e
- Fritz K.L., Seppanen C.M., Kurzer M.S., Csallany A.S. The *in vivo* antioxidant activity of soybean isoflavones in human subjects. *Nutrition Research*. 2003;23(4):479-487. DOI: 10.1016/S0271-5317(03)00005-8
- Gonzalez A., Zhao M., Leavitt J.M., Lloyd A.M. Regulation of the anthocyanin biosynthetic pathway by the TTG1/BHLH/Myb transcriptional complex in *Arabidopsis* seedlings. *The Plant Journal*. 2008;53(5):814-827. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2007.03373.x
- Gordeeva E., Shamanin V., Shoeva O., Kukoeva T., Morgounov A., Khlestkina E. The strategy for marker-assisted breeding of anthocyanin-rich spring bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars in Western Siberia *Agronomy* 2020; 10(10):1603. DOI: 10.3390/agronomy10101603
- Gordeeva E.I., Shoeva O.Y., Khlestkina E.K. Marker-assisted devel-

- opment of bread wheat near-isogenic lines carrying various combinations of purple pericarp (*Pp*) alleles. *Euphytica*. 2015;203(2):469-476. DOI: 10.1007/s10681-014-1317-8
- Guzmán-Maldonado H., Castellanos J., De Mejía E.G. Relationship between theoretical and experimentally detected tannin content of common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Food Chemistry*. 1996;55(4):333-335. DOI: 10.1016/0308-8146(95)00106-9
- Harland S.C. Inheritance of certain characters in the cowpea (*Vigna sinensis*). *Journal of Genetics*. 1919;8(2):101-132. DOI: 10.1007/BF02983490
- Harland S.C. Inheritance of certain characters in the cowpea (*Vigna sinensis*). II. *Journal of Genetics*. 1920;10(3):193-205. DOI: 10.1007/BF03007981
- Havsteen B.H. The biochemistry and medical significance of the flavonoids. *Pharmacology & Therapeutics*. 2002;96(2-3):67-202. DOI: 10.1016/S0163-7258(02)00298-X
- Herniter I.A., Muñoz-Amatriain M., Lo S., Guo Y-N., Close T.J. Identification of candidate genes controlling black seed coat and pod tip color in cowpea (*Vigna unguiculata* [L.] Walp.). *G3: Genes, Genomes, Genetics*. 2018;8(10):3347-3355. DOI: 10.1534/g3.118.200521
- Herniter I.A., Lo R., Muñoz-Amatriain M., Lo S., Guo Y-N., Huynh B-L., Lucas M., Roberts P.A., Lonardi S., Close T.J. Seed coat pattern QTL and development in cowpea (*Vigna unguiculata* [L.] Walp.). *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:1-12. DOI: 10.3389/fpls.2019.01346
- Hungria M., Joseph C.M., Phillips D.A. Anthocyanidins and flavonols, major Nod gene inducers from seeds of a black-seeded common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Physiology*. 1991;97(2):751-758. DOI: 10.1104/pp.97.2.751
- Ishikura N., Iwata M., Miyazaki S. Flavonoids of some *Vigna*-plants in leguminosae. *The Botanical Magazine Tokyo*. 1981;94(3):197-205. DOI: 10.1007/BF02488610
- Jin H. Transcriptional repression by AtMYB4 controls production of UV-protecting sunscreens in *Arabidopsis*. *The EMBO Journal*. 2000;19(22):6150-6161. DOI: 10.1093/emboj/19.22.6150
- Jaakola L. New insights into the regulation of anthocyanin biosynthesis in fruits. *Trends in Plant Science*. 2013;18(9):477-483. DOI: 10.1016/j.tplants.2013.06.003
- Jiang N., Doseff A., Grotewold E. Flavones: from biosynthesis to health benefits. *Plants*. 2016;5(2):27. DOI: 10.3390/plants5020027
- Jun S.-Y., Sattler S.A., Cortez G.S., Vermerris W., Sattler S.E., Kang C. Biochemical and structural analysis of substrate specificity of a phenylalanine ammonia-lyase. *Plant Physiology*. 2018;176(2):1452-1468. DOI: 10.1104/pp.17.01608
- Kalavacharla V., Liu Z., Meyers B.C., Thimmapuram J., Melmaiee K. Identification and analysis of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) transcriptomes by massively parallel pyrosequencing. *BMC Plant Biology*. 2011;11(1):135. DOI: 10.1186/1471-2229-11-135
- Kang Y.J., Kim S.K., Kim M.Y., Lestari P., Kim K.H., Ha B.K., Jun T.H., Hwang W.J., Lee T., Lee J., Shim S., Yoon M.Y., Jang Y.E., Han K.S., Taepayoon P., Yoon N., Somta P., Tanya P., Kim K.S., Gwag J.G., Moon J.K., Lee Y.H., Park B.S., Bombarely A., Doyle J.J., Jackson S.A., Schaffleitner R., Srinives P., Varshney R.K., Lee S.H. Genome sequence of mungbean and insights into evolution within *Vigna* species. *Nature Communications*. 2014;11(5):5443. DOI: 10.1038/ncomms6443
- Katiyar A., Smita S., Lenka S., Rajwanshi R., Chinnusamy V., Bansal K. Genome-wide classification and expression analysis of MYB transcription factor families in rice and *Arabidopsis*. *BMC Genomics*. 2012;13(1):544. DOI: 10.1186/1471-2164-13-544
- Kitamura S. Transport of flavonoids: from cytosolic synthesis to vacuolar accumulation. In: *The Science of Flavonoids*. New York: Springer; 2006. p.123-146. DOI: 10.1007/978-0-387-28822-2_5
- Kleindt C.K., Stracke R., Mehrtens F., Weisshaar B. Expression analysis of flavonoid biosynthesis genes during *Arabidopsis thaliana* silique and seed development with a primary focus on the proanthocyanidin biosynthetic pathway. *BMC Research Notes*. 2010;3(1):255. DOI: 10.1186/1756-0500-3-255
- Koes R., Verweij W., Quattrocchio F. Flavonoids: a colorful model for the regulation and evolution of biochemical pathways. *Trends in Plant Science*. 2005;10(5):236-242. DOI: 10.1016/j.tplants.2005.03.002
- Korkina L.G., Afanas'Ev I.B. Antioxidant and chelating properties of flavonoids. 1996;38:151-163. DOI: 10.1016/S1054-3589(08)60983-7
- Kumar V., Suman U., Rubal, Kumar S.Y. Flavonoid secondary metabolite: biosynthesis and role in growth and development in plants. In: *Recent Trends and Techniques in Plant Metabolic Engineering*. Singapore: Springer Singapore; 2018 p.19-45. DOI: 10.1007/978-981-13-2251-8_2
- Lattanzio V., Cardinali A., Linsalata V., Perrino P., Ng N.Q. A chemosystematic study of the flavonoids of *Vigna*. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 1996;43(6):493-504. DOI: 10.1007/BF00138826
- Lea U.S., Slimestad R., Smedvig P., Lillo C. Nitrogen deficiency enhances expression of specific MYB and BHLH transcription factors and accumulation of end products in the flavonoid pathway. *Planta*. 2007;225(5):1245-1253. DOI: 10.1007/s00425-006-0414-x
- Lepiniec L., Debeaujon I., Routaboul J-M., Baudry A., Pourcel L., Nesi N., Caboche M. Genetics and biochemistry of seed flavonoids. *Annual Review of Plant Biology*. 2006;57(1):405-430. DOI: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105252
- Li S. Transcriptional control of flavonoid biosynthesis. *Plant Signaling & Behavior*. 2014;9(1):e27522. DOI: 10.4161/psb.27522
- Li S., Bashline L., Lei L., Gu Y. Cellulose synthesis and its regulation. *The Arabidopsis Book*. 2014;12:e0169. DOI: 10.1199/tab.0169
- Li Y., Chen Q., Xie X., Cai Y., Li J., Feng Y., Zhang Y. Integrated metabolomics and transcriptomics analyses reveal the molecular mechanisms underlying the accumulation of anthocyanins and other flavonoids in cowpea pod (*Vigna unguiculata* L.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2020;68(34):9260-9275. DOI: 10.1021/acs.jafc.0c01851
- Li Z., Su Q., Xu M., You J., Khan A.Q., Li J., Zhang X., Tu L., You C. Phenylpropanoid metabolism and pigmentation show divergent patterns between brown color and green color cottons as revealed by metabolic and gene expression analyses. *Journal of Cotton Research*. 2020;3(1):27. DOI: 10.1186/s42397-020-00069-x
- Liu R., Zheng Y., Cai Z., Xu B. Saponins and flavonoids from adzuki bean (*Vigna angularis* L.) ameliorate high-fat diet-induced obesity in ICR mice. *Frontiers in Pharmacology*. 2017;8:1-8. DOI: 10.3389/fphar.2017.00687
- Lloyd A., Brockman A., Aguirre L., Campbell A., Bean A., Cantero A., Gonzalez A. Advances in the MYB-bHLH-WD repeat (MBW) pigment regulatory model: addition of a WRKY factor and co-option of an anthocyanin MYB for betalain regulation. *Plant and Cell Physiology*. 2017;58(9):1431-1441. DOI: 10.1093/pcp/pcx075
- Lo S., Muñoz-Amatriain M., Boukar O., Herniter I., Cisse N., Guo Y-N., Roberts P.A., Xu S., Fatokun C., Close T.J. Identification of QTL controlling domestication-related traits in cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.). *Scientific Reports*. 2018;8(1):6261. DOI: 10.1038/s41598-018-24349-4
- Lonardi S., Muñoz-Amatriain M., Liang Q., Shu S., Wanamaker S.I., Lo S., Tanskanen J., Schulman A.H., Zhu T., Luo M.C., Alhakami H., Ounit R., Hasan A.M., Verdier J., Roberts P.A., Santos J.R.P., Ndeve A., Dolezel J., Vrana J., Hokin S.A., Farmer A.D., Cannon S.B., Close T.J. The genome of cowpea (*Vigna unguiculata* [L.] Walp.). *The Plant Journal*. 2019;98(5):767-782. DOI: 10.1111/tj.14349
- Madhujith T., Naczki M., Shahidi F. Antioxidant activity of common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Journal of Food Lipids*. 2004;11(3):220-233. DOI: 10.1111/j.1745-4522.2004.01134.x
- Makoi J.H.J.R., Belane A.K., Chimphango S.B.M., Dakora F.D. Seed flavonoids and anthocyanins as markers of enhanced plant defence in nodulated cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.). *Field Crops Research*. 2010;118(1):21-27. DOI: 10.1016/j.fcr.2010.03.012
- McClellan P.E., Bett K.E., Stonehouse R., Lee R., Pflieger S., Moghaddam S.M., Geffroy V., Miklas P., Mamidi S. White seed color in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) results from convergent evolution in the *P (Pigment)* gene. *New Phytologist*. 2018;219(3):1112-1123. DOI: 10.1111/nph.15259
- Medvedev S.S. Physiology of plants. St. Petersburg: BHV-Peterburg; 2012. [in Russian] (Медведев С.С. Физиология растений. Санкт-Петербург: БХВ-Петербург; 2012).
- Moy P., Qutob D., Chapman B.P., Atkinson I., Gijzen M. Patterns of gene expression upon infection of soybean plants by *Phytophthora sojae*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 2004;17(10):1051-1062. DOI: 10.1094/MPMI.2004.17.10.1051
- Muñoz-Amatriain M., Mirebrahim H., Xu P., Wanamaker S.I.,

- Cheng L.M., Alhakami H., Alpert M., Atokple I., Batiemo B.J., Boukar O., Bozdag S., Cisse N., Drabo I., Ehlers J.D., Farmer A., Fatokun C., Gu Y.Q., Guo Y.N., Huynh B.L., Jackson S.A., Kusi F., Lawley C.T., Lucas M.R., Ma Y., Timko M.P., Wu J., You F., Barkley N.A., Roberts P.A., Lonardi S., Close T.J. Genome resources for climate-resilient cowpea, an essential crop for food security. *The Plant Journal*. 2017;89(5):1042-1054. DOI: 10.1111/tpj.13404
- Nassourou M.A., Njintang Y.N., Noubissié T.J.-B., Nguimbou R.M., Bell J.M. Genetics of seed flavonoid content and antioxidant activity in cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.). *The Crop Journal*. 2016;4(5):391-397. DOI: 10.1016/j.cj.2016.05.011
- Nesi N., Debeaujon I., Jond C., Pelletier G., Caboche M., Lepiniec L. The *TT8* gene encodes a basic helix-loop-helix domain protein required for expression of *DFR* and *BAN* genes in *Arabidopsis* siliques. *The Plant Cell*. 2000;12(10):1863-1878. DOI: 10.1105/tpc.12.10.1863
- Nesi N., Jond C., Debeaujon I., Caboche M., Lepiniec L. The *Arabidopsis* *TT2* gene encodes and R2R3 MYB domain protein that acts as a key determinant for proanthocyanidin accumulation in developing seed. *The Plant Cell*. 2001;13(9):2099. DOI: 10.2307/3871430
- Ndakidem P.A., Dakora F.D. Legume seed flavonoids and nitrogenous metabolites as signals and protectants in early seedling development. *Functional Plant Biology*. 2003;30(7):729. DOI: 10.1071/FP03042
- Ohnishi T., Takahashi A., Takeda K. Light-induced anthocyanin reduces the extent of damage to DNA in UV-irradiated *Centaurea cyanus* cells in culture. *Mutation Research/Environmental Mutagenesis and Related Subjects*. 1992;272(3):277. DOI: 10.1016/0165-1161(92)91606-R
- Panche A.N., Diwan A.D., Chandra S.R. Flavonoids: an overview. *Journal of Nutritional Science*. 2016;(5):e47. DOI: 10.1017/jns.2016.41
- Perchuk I., Shelenga T., Gurkina M., Miroshnichenko E., Burlyayeva M. Composition of primary and secondary metabolite compounds in seeds and pods of asparagus bean (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) from China. *Molecules* 2020;25(17):3778. DOI: 10.3390/molecules25173778
- Park J.-S., Kim J.-B., Cho K.-J., Cheon C.-I., Sung M.-K., Choung M.-G., Roh K.-H. *Arabidopsis* R2R3-MYB transcription factor AtMYB60 functions as a transcriptional repressor of anthocyanin biosynthesis in lettuce (*Lactuca sativa*). *Plant Cell Reports*. 2008;27(6):985-994. DOI: 10.1007/s00299-008-0521-1
- Petroni K., Tonelli C. Recent advances on the regulation of anthocyanin synthesis in reproductive organs. *Plant Science*. 2011;181(3):219-229. DOI: 10.1016/j.plantsci.2011.05.009
- Petrussa E., Braidot E., Zancani M., Peresson C., Bertolini A., Patui S., Vianello A. Plant flavonoids – biosynthesis, transport and involvement in stress responses. *International Journal of Molecular Sciences*. 2013;14(7):14950-14973. DOI: 10.3390/ijms140714950
- Pollastri S., Tattini M. Flavonols: old compounds for old roles. *Annals of Botany*. 2011;108(7):1225-1233. DOI: 10.1093/aob/mcr234
- Prakken R. Inheritance of colour in *Phaseolus vulgaris* L. II. A critical review. *Wageningen Mededelingen van de Landbouwhogeschool te Wageningen*. 1970;70:1-38.
- Qi T., Song S., Ren Q., Wu D., Huang H., Chen Y., Fan M., Peng W., Ren C., Xie D. The jasmonate-ZIM-domain proteins interact with the WD-Repeat/bHLH/MYB complexes to regulate jasmonate-mediated anthocyanin accumulation and trichome initiation in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Cell*. 2011;23(5):1795-1814. DOI: 10.1105/tpc.111.083261
- Romani A., Vignolini P., Galardi C., Mulinacci N., Benedettelli S., Heimler D. Germplasm characterization of Zolfino landraces (*Phaseolus vulgaris* L.) by flavonoid content. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2004;52(12):3838-3842. DOI: 10.1021/jf0307402
- Ryan K.G., Swinny E.E., Markham K.R., Winefield C. Flavonoid gene expression and UV photoprotection in transgenic and mutant *Petunia* leaves. *Phytochemistry*. 2002;59(1):23-32. DOI: 10.1016/S0031-9422(01)00404-6
- Saigo T., Wang T., Watanabe M., Tohge T. Diversity of anthocyanin and proanthocyanin biosynthesis in land plants. *Current Opinion in Plant Biology*. 2020;55:93-99. DOI: 10.1016/j.pbi.2020.04.001
- Saito K., Yonekura-Sakakibara K., Nakabayashi R., Higashi Y., Yamazaki M., Tohge T., Fernie A.R. The flavonoid biosynthetic pathway in *Arabidopsis*: structural and genetic diversity. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2013;72:21-34. DOI: 10.1016/j.plaphy.2013.02.001
- Schmutz J., Cannon S.B., Schlueter J., Ma J., Mitros T., Nelson W., Hyten D.L., Song Q., Thelen J.J., Cheng J., Xu D., Hellsten U., May G.D., Yu Y., Sakurai T., Umezawa T., Bhattacharyya M. K., Sandhu D., Valliyodan B., Lindquist E., Peto M., Grant D., Shu S., Goodstein D., Barry K., Futrell-Griggs M., Abernathy B., Du J., Tian Z., Zhu L., Gill N., Joshi T., Libault M., Sethuraman A., Zhang X.-C., Shinozaki K., Nguyen H.T., Wing R.A., Cregan P., Specht J., Grimwood J., Rokhsar D., Stacey G., Shoemaker R.C., Jackson S.A. Genome sequence of the palaeopolyploid soybean. *Nature*. 2010;463(7278):178-183. DOI: 10.1038/nature08670
- Schmutz J., McClean P.E., Mamidi S., Wu G.A., Cannon S.B., Grimwood J., Jenkins J., Shu S., Song Q., Chavarro C., Torres-Torres M., Geffroy V., Moghaddam S.M., Gao D., Abernathy B., Barry K., Blair M., Brick M.A., Chovatia M., Gepts P., Goodstein D. M., Gonzales M., Hellsten U., Hyten D.L., Jia G., Kelly J.D., Kudrna D., Lee R., Richard M. M.S., Miklas P.N., Osorno J.N., Rodrigues J., Thareau V., Urrea C.A., Wang M., Yu Y., Zhang M., Wing R.A., Cregan P.B., Rokhsar D.S., Jackson S.A. A reference genome for common bean and genome-wide analysis of dual domestications. *Nature Genetics*. 2014;46(7):707-713. DOI: 10.1038/ng.3008
- Shirley B.W. Flavonoids in seeds and grains: physiological function, agronomic importance and the genetics of biosynthesis. *Seed Science Research*. 1998;8(4):415-422. DOI: 10.1017/S0960258500004372
- Smith F.L. A genetic analysis of red seed-coat color in *Phaseolus vulgaris*. *Hilgardia*. 1939;12(9):551-621. DOI: 10.3733/hilg.v12n09p551
- Spillman W.J. Inheritance of the 'Eye' in *Vigna*. *American naturalist*. 1911;45(537):513-523
- Stanton W.R., Francis B.J. Ecological significance of anthocyanins in the seed coats of the Phaseoleae. *Nature*. 1966;211(5052):970-971. DOI: 10.1038/211970a0
- Stracke R., Ishihara H., Hupf G., Barsch A., Mehrtens F., Niehaus K., Weisshaar B. Differential regulation of closely related R2R3-MYB transcription factors controls flavonol accumulation in different parts of the *Arabidopsis thaliana* seedling. *The Plant Journal*. 2007;50(4):660-677. DOI: 10.1111/j.1365-3113.2007.03078.x
- Takahashi A., Ohnishi T. The significance of the study about the biological effects of solar ultraviolet radiation using the exposed facility on the international space station. *Biological Sciences in Space*. 2004;18(4):255-260. DOI: 10.2187/bss.18.255
- Takahashi A., Ichihara Y., Isagi Y., Shimada T. Effects of acorn tannin content on infection by the fungus *Ciboria batschiana*. *Forest Pathology*. 2010;40(2):96-99. DOI: 10.1111/j.1439-0329.2009.00612.x
- Varshney R.K., Chen W., Li Y., Bharti A.K., Saxena R.K., Schlueter J.A., Donoghue M.T., Azam S., Fan G., Whaley A.M., Farmer A.D., Sheridan J., Iwata A., Tuteja R., Pennmetts R.V., Wu W., Upadhyaya H.D., Yang S.-P., Shah T., Saxena K.B., Michael T., McCombie W.R., Yang B., Zhang G., Yang H., Wang J., Spillane C., Cook D.R., May G.D., Xu X., Jackson S.A. Draft genome sequence of pigeonpea (*Cajanus cajan*), an orphan legume crop of resource-poor farmers. *Nature Biotechnology*. 2012;30(1):83-89. DOI: 10.1038/nbt.2022
- Vasconcelos E.V., de Andrade Fonsêca A.F., Pedrosa-Harand A., de Andrade Bortoleti K.C., Benko-Iseppon A.M., da Costa A.F., Brasileiro-Vidal A.C. Intra- and interchromosomal rearrangements between cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.] and common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) revealed by BAC-FISH. *Chromosome Research*. 2015;23(2):253-266. DOI: 10.1007/s10577-014-9464-2
- Vishnyakova M.A., Aleksandrova T.G., Buravtseva T.V., Burlyayeva M.O., Egorova G.P., Semenova E.V., Seferova I.V., Suvorova G.N. Species diversity of the VIR collection of grain legume genetic resources and its use in domestic breeding. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(2):109-123. [In Russian] (Вишнякова М.А., Александрова Т.Г., Буравцева Т.В., Бурляева М.О., Егорова Г.П., Семенова Е.В.,

- Сеферова И.В., Суворова Г.Н. Видовое разнообразие коллекции генетических ресурсов зернобобовых ВИР и его использование в отечественной селекции. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(2):109-123. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-2-109-123
- Walker A.R., Davison P.A., Bolognesi-Winfield A.C., James C.M., Srinivasan N., Blundell T.L., Esch J.J., Marks M.D., Gray J.C. The *TRANSPARENT TESTA GLABRA1* locus, which regulates trichome differentiation and anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis*, encodes a WD40 repeat protein. *The Plant Cell*. 1999;11(7):1337-1349. DOI: 10.1105/tpc.11.7.1337
- Williams R.J., Spencer J.P.E., Rice-Evans C. Flavonoids: antioxidants or signalling molecules? *Free Radical Biology and Medicine*. 2004;36(7):838-849. DOI: 10.1016/j.freeradbiomed.2004.01.001
- Xu W., Dubos C., Lepiniec L. Transcriptional control of flavonoid biosynthesis by MYB–bHLH–WDR complexes. *Trends in Plant Science*. 2015;20(3):176-185. DOI: 10.1016/j.tplants.2014.12.001
- Yang C., Yan J., Jiang S., Li X., Min H., Wang X., Hao D. Resequencing 250 soybean accessions: new insights into genes associated with agronomic traits and genetic networks. *Genomics, Proteomics & Bioinformatics*. 2021; 24:S1672-0229(21)00160-1. DOI: 10.1016/j.gpb.2021.02.009
- Yi J., Derynck M.R., Chen L., Dhaubhadel S. Differential expression of *CHS7* and *CHS8* genes in soybean. *Planta*. 2010a;231(3):741-753. DOI: 10.1007/s00425-009-1079-z
- Yi J., Derynck M.R., Li X., Telmer P., Marsolais F., Dhaubhadel S. A single-repeat MYB transcription factor, GmMYB176, regulates *CHS8* gene expression and affects isoflavonoid biosynthesis in soybean. *The Plant Journal*. 2010b;62(6):1019-1034. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2010.04214.x
- Zhang L., Xu B., Wu T., Yang Y., Fan L., Wen M., Sui J. Transcriptomic profiling of two Pak Choi varieties with contrasting anthocyanin contents provides an insight into structural and regulatory genes in anthocyanin biosynthetic pathway. *BMC Genomics*. 2017;18(1):288. DOI: 10.1186/s12864-017-3677-7
- Zhu H-F., Fitzsimmons K., Khandelwal A., Kranz R.G. CPC, a single-repeat R3 MYB, is a negative regulator of anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis*. *Molecular Plant*. 2009;2(4):790-802. DOI: 10.1093/mp/ssp030