

Структурно-функциональная организация митохондриального генома карельской березы

УДК 575.133

Павел Кирьянов,
научный сотрудник лаборатории
геномных исследований и
биоинформатики Института леса
НАН Беларуси; PKirjanov@yandex.ru

Станислав Пантелеев,
заведующий лабораторией геномных
исследований и биоинформатики
Института леса НАН Беларуси, кандидат
биологических наук, доцент

Людмила Можаровская,
ученый секретарь
Института леса
НАН Беларуси, кандидат
биологических наук, доцент

Олег Баранов,
академик-секретарь
Отделения биологических
наук НАН Беларуси,
член-корреспондент

Аннотация. Представлены результаты впервые проведенного секвенирования митохондриального генома карельской березы. Длина полноразмерной молекулы мтДНК составила 581,3 тыс. н.п. Аннотировано 65 структурных генов, 36 из которых кодируют белки, 26 – тРНК и 3 – рРНК. Выявлены генетические особенности структурно-функциональной организации митохондриальной ДНК по отношению к хлоропластному геному карельской березы и митохондриальным геномам других таксономических групп организмов. Идентифицировано 469 микросателлитных локусов для разработки панели высокоинформативных генетических маркеров.

Ключевые слова:

митохондрия, хлоропласт, мтДНК, хпДНК, карельская береза, *Betula ssp.*, геномика, высокопроизводительное секвенирование.

Для цитирования: Кирьянов П., Пантелеев С., Можаровская Л., Баранов О. Структурно-функциональная организация митохондриального генома карельской березы // Наука и инновации. 2025. №10. С. 77–83. <https://doi.org/10.29235/1818-9857-2025-10-77-83>

Митохондрии – один из основных компонентов эукариотической клетки, они обладают собственным геномом и играют важную роль в биоэнергетических процессах [1]. Кроме обеспечения протекания катаболических реакций они также участвуют в поддержании клеточного гомеостаза, нарушение которого может вызывать широкий ряд патологий [2].

Наиболее вероятной считается симбиотическая гипотеза происхождения митохондрий, согласно которой предшественники данных органелл – альфа-протеобактерии, интегрированные в клетки первичных эукариотических организмов около 2 млрд лет назад [3]. Формирование современного строения митохондрий было основано на адаптации бактерий-симбионтов, упрощении их организации, включая редукцию генетического аппарата путем транслокации кодирующих и некодирующих регионов в ядерный геном. Согласно литературным данным, большинство митохондриальных белков в настоящее время кодируются яДНК и после их синтеза транспортируются из цитоплазмы в органеллу. Степень преобразования мтДНК в филогенезе для разных групп организмов неодинакова, что обуславливает низкий уровень ее сходства

между таксономически удаленными группами – простейшими, растениями, животными и грибами. Основные отличия заключаются в размере генома и его кодирующей способности. Наименьший размер мтДНК характерен для животных (≈16 тыс. н.п.) и паразитических простейших (≈6 тыс. н.п.), а наибольший выявлен у растительных организмов (до ≈11 млн н.п.) [4–6]. Еще одна особенность митохондриального генома растений – разнообразие структурных форм мтДНК, одновременное наличие в органелле пула кольцевых и линейных молекул, различающихся размером и составом кодирующих и некодирующих областей [7]. Также в мтДНК выявляются участки хпДНК, что может указывать на транслокацию в ходе онто- и филогенеза фрагментов хлоропластного генома в митохондриальный [8].

Гены, представленные в структуре последнего, характеризуются высокой степенью консервативности, а их число и состав относительно сходны, что в особенности прослеживается при сравнении близкородственных групп организмов. Наиболее общими из них являются кодирующие рибосомные РНК, белки комплекса окислительного фосфорилирования, рибосом, транспортных РНК. Сохранение данных генов в составе мтДНК связано с особенностями кодируемых ими белков, для которых, с функциональной точки зрения, транспортировка из цитоплазмы в матрикс митохондрий затруднительна или невозможна. Кроме того, поддержание относительной автономности предполагает наличие определенного перечня структурных генов и связанных с ними регуляторных элементов. В то же время следует отметить, что для широкого спектра организмов в яДНК выявлены дублирующие элементы митохондриального генома, обозначаемые как NUMT [9].

Наследование митохондриального генома осуществляется, как правило, унипарентально и в основном по материнской линии, что обуславливает генетическое сходство множества молекул мтДНК в пределах одного организма или клетки. Тем не менее явление гетероплазии мтДНК встречается у разных видов животных, растений и грибов, при этом механизмы ее возникновения могут в определенной степени различаться [10].

К настоящему времени митохондриальные геномы расшифрованы для большого количества живых организмов. В генетических базах данных NCBI GenBank, MitBASE, CODIS и др. полные аннотированные последовательности мтДНК растений

представлены в основном для сельскохозяйственных культур, а также некоторых лесных древесных видов. При этом значительная часть депонированных последовательностей относится к основному типу митохондриального генома растительных видов, включающего полный состав его генов.

Карельская береза (*Betula pendula Roth var. carelica* Merkl.), характеризующаяся наличием узорчатой текстуры древесины, – одна из хозяйственно ценных древесных пород Беларуси. До настоящего времени информация относительно ее мтДНК в генетических базах была представлена фрагментарно. Изучение ее структурно-функциональных особенностей дает возможность оценить участие цитоплазматических генов в формировании признаков узорчатости древесины, разработать генетические маркеры для проведения паспортизации и селекционного отбора клонов и генотипов, уточнить вопросы систематики и филогенеза.

Цель данной работы – установление структурно-функциональной организации митохондриального генома карельской березы на основании данных высокопроизводительного секвенирования, а также выявление в мтДНК повторяющихся последовательностей, перспективных для разработки набора высокоинформативных SSR-маркеров.

Материалы и методы

Растительный материал (фрагменты боковых побегов I порядка длиной 50 см) для получения мтДНК и молекулярно-генетического анализа был собран в коллекционных культурах карельской березы Корневской экспериментальной лесной базы

Института леса НАН Беларуси. Общее количество образцов составило 60 шт. В ходе пробоподготовки у всех из них были отобраны клетки камбиального слоя и примыкающего к нему участка ксилемы. Последующее выделение суммарной ДНК производилось непосредственно из нативного материала.

Суммарную ДНК получали на основе СТАВ-протокола и изопропанольной преципитации [11]. Для высокопроизводительного секвенирования был использован образец дерева КБВ-25/62, относящегося к высокоствольной габитуальной форме. Создание ДНК-библиотек и высокопроизводительное секвенирование осуществляли с помощью системы Ion Torrent™ PGM (Thermo Fisher Scientific Inc., США) в соответствии с протоколом, рекомендованным производителем для фрагментов длиной 200 н.о. Реакцию секвенирования проводили в чипе Ion 316 Chip v2 (Thermo Fisher Scientific Inc., США).

Первичная обработка данных выполнялась на базе программного обеспечения Ion Torrent Suite v.5.8 (Thermo Fisher Scientific Inc., США) с получением набора верифицированных прочтений в формате fastq. *De novo* сборку выполняли в программе SPAdes v.3.15.5 (<https://github.com/ablab/spades>), дополнительную сверку проводили в программе NOVOPlasty v.4.3.3 (<https://github.com/ndierckx/NOVOPlasty>). Для аннотации белоксодержащих последовательностей использовали веб-сервис MITOFY (<https://vcru.wisc.edu/cgi-bin/mitofy/mitofy.cgi>). Локализация генов тРНК устанавливалась с помощью RNAscan-SE v.2.0 (<https://github.com/UCSC-LoweLab/tRNAscan-SE>).

Выравнивание нуклеотидных последовательностей и иденти-

фикацию полиморфизма выполняли на Unipro UGENE v.45 (Unipro, РФ), SnapGene v.3.2.1 (GSL Biotech LLC, США) и CLC Viewer v.6.3 (Qiagen, США). Для сравнительного анализа применяли нуклеотидные последовательности из NCBI GenBank: мтДНК вершинного короеда – *Ips acuminatus* (МК988441.1) и микромицета – *Phoma* sp.1 (OM236666.1), ольхи черной – *Alnus glutinosa* (OY340912.1), бука европейского – *Fagus sylvatica* (NC_050960.1), мтДНК человека – *Homo sapiens* (NC_012920.1) и березы повислой – *Betula pendula* (LT855379.1), а также секвенированная нами ранее хпДНК карельской березы (NC_044852.1).

Результаты и обсуждение

В результате асемблирования 3,46 млн прочтений ($L_R \approx 246$ н.о.) было получено несколько различающихся по длине закольцованных последовательностей (контигов), относящихся к мтДНК. Для дальнейшего анализа была отобрана наибольшая (581,3 тыс.н.о.) по размеру последовательность

с присвоением ей в NCBI GenBank идентификационного номера OR496170.1.

Проведенный анализ нуклеотидного состава мтДНК карельской березы показал, что встречаемость в нем азотистых оснований определенного типа относительно сходна с незначительным преобладанием А (27,2%) и Т (27,3%). Содержание нуклеотидов С и G при этом составило 22,8% и 22,7% соответственно. В отличие от мтДНК для хпДНК карельской березы преобладание А и Т оснований было более выраженным – их долевое участие равнялось 31,5% и 32,5% соответственно, а значение частоты встречаемости нуклеотидов G и С находилось в пределах 17,7% и 18,3%. При анализе митохондриального генома *Phoma* sp 1. (микромицет) установлено сходное содержание нуклеотидов с хпДНК карельской березы: А (34,5%), Т (35,4%), G (15,5%), С (14,6%).

Также значительное превалирование нуклеотидов А и Т было отмечено для митохондриального генома *Ips acuminatus* (насекомые) – 38,9% и 37,3% соответственно.

При этом частота встречаемости нуклеотида G (9,4%) не сходна со значениями, выявленными для растений, и ниже содержания нуклеотида С (14,4%) в $\approx 1,5$ раза. Данная асимметрия отмечена и для мтДНК человека со значениями содержания А – 30,9%, Т – 24,7%, С – 31,3% и G – 13,1%. Такие особенности могут быть следствием насыщения мтДНК определенными нуклеотидами для повышения энергетической эффективности и стабильности.

Сравнительное изучение распределения А-, Т-, G-, C-, АТ-, GC-насыщенных регионов в мтДНК карельской березы показало, что первичная структура макромолекулы характеризуется определенной однородностью без выраженного доминирования оснований того или иного типа (рис. 1). В то же время распределение нуклеотидных оснований в молекуле хпДНК карельской березы носило выраженный кластерный характер и включало две АТ-насыщенные области длиной 22 тыс. и 120 тыс.н.о. (содержат тРНК- и белок-кодирующие последовательности), разделенные

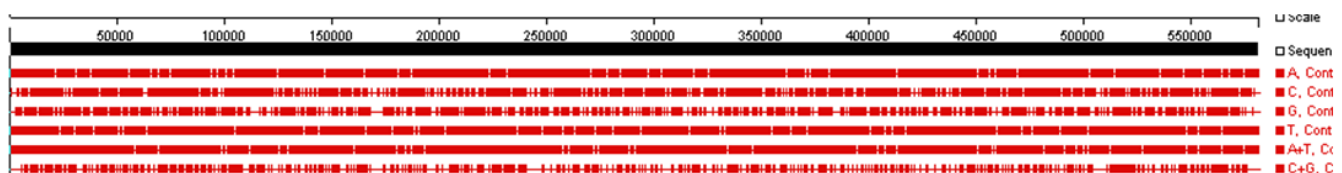


Рис. 1. Распределение содержания нуклеотидов (А, Т, С и G), АТ- и GC- насыщенных последовательностей в митохондриальном геноме карельской березы

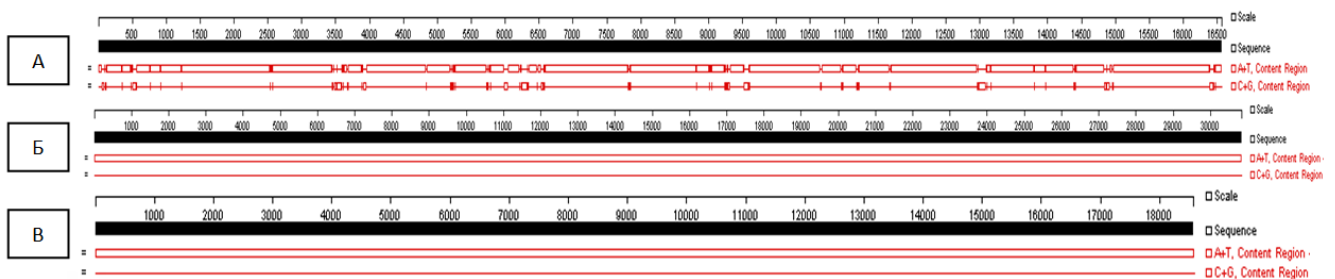


Рис. 2. Распределение содержания АТ- и GC-насыщенных регионов в митохондриальных геномах человека (А), *Phoma* sp.1 (Б) и вершинного короеда (В)

двумя дублированными GC-насыщенными регионами (включают в себя гены рибосомных 4,5S, 5S, 16S и 23S РНК) размером по 10 тыс. н.о. каждый [12].

Общее количество GC-насыщенных регионов в митохондриальном геноме растений было на порядок выше, чем в мтДНК человека (рис. 1 и 2). При этом у микромицетов и насекомых такие области отсутствовали.

В ходе аннотации митохондриального генома было выявлено 65 кодирующих локусов, представленных 36 белок-кодирующими последовательностями, 26 генами тРНК и 3 рРНК. Общая схема расположения кодирующих последовательностей мтДНК карель-

ской березы показана на рис. 3. Суммарный размер кодирующей части митохондриального генома карельской березы трехкратно превысил аналогичные регионы у микромицетов, насекомых и человека (рис. 4). В то же время отношение кодирующей части к общему размеру мтДНК у карельской березы было самым низким среди сравниваемых организмов и не превысило 9%, тогда как данный показатель для микромицетов, насекомых и человека составил 53%, 79% и 93% соответственно. Увеличение размера кодирующей области в мтДНК карельской березы (растения) в основном было обусловлено большим количеством входящих в геном структурных

генов. Среди них можно выделить *nad7* и *nad9* (кодируют субъединицы НАДН-дегидрогеназы), *atp1*, *atp4* и *atp9* (АТФ-синтазы), *sdh3* и *sdh4* (сукцинатдегидрогеназы), *ccmFn*, *ccmB*, *ccmC* и *ccmFc* (биогенез цитохрома С), *mttB* (транспортный мембранный белок В), *matR* (матураза), *rrn5* (рибосомную РНК 5S), а так же целый ряд генов, выявляемых в хпДНК: *rps1*, *rps3*, *rps4*, *rps7*, *rps11*, *rps12*, *rps14*, *rpl5*, *rpl10*, *rpl16* (рибосомные белки).

Проведенный анализ структурно-функциональной организации генов показал наличие интронных участков для 8 из них (*nad1*, *nad2*, *nad4*, *nad5*, *nad7*, *rps3*, *ccmFc*, *cox2*). При этом у *nad1*, *nad2*, *nad5* экзоны находились на значительном расстоянии друг от друга и разделялись другими генами. В то же время экзоны для *nad4*, *nad7*, *rps3*, *ccmFc*, *cox2* располагались в пределах гена последовательно друг за другом.

Особый интерес с точки зрения молекулярной таксономии представляют гены группы *ccm*, отсутствующие в геномах животных и грибов, но представленные у бактерий и в митохондриях высших растений. Для гена *ccmC* карельской березы были выявлены консервативные участки, сходные с генами альфапротеобактерий, что согласуется с общепринятой теорией эндосимбиотического происхождения митохондрий от бактериальных предков. В то же время для *ccmB* и *ccmFc* гомологичные последовательности с *Bacteria* не обнаружены. Степень идентичности участка (1276–1413 н.о.) гена *ccmFn* карельской березы была наибольшей к гену цитохрома С гемлиазы гамма-протеобактерий и составила 80%. Для альфапротеобактерий данный показатель был ниже и не превысил 78%.

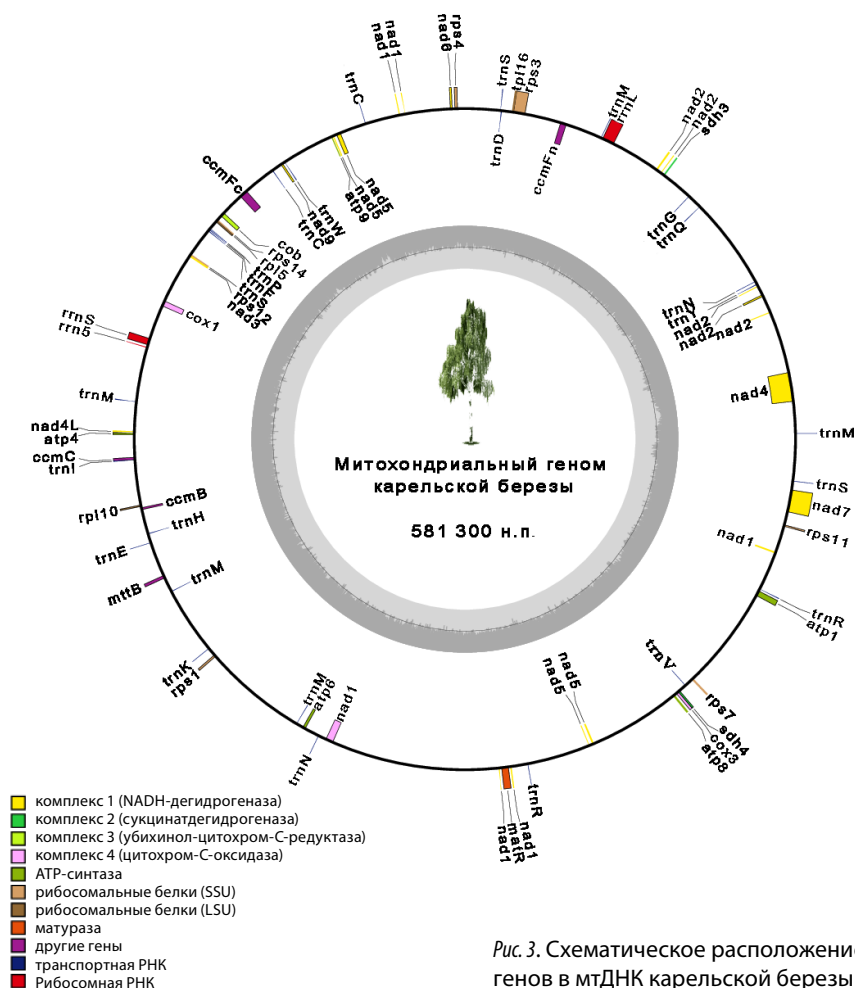


Рис. 3. Схематическое расположение генов в мтДНК карельской березы

Рис. 4. Общий размер митохондриальных геномов и его кодирующей части различных организмов

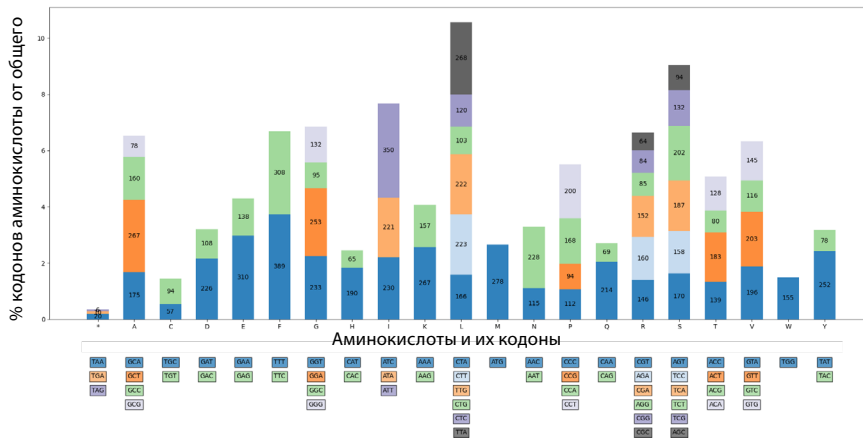
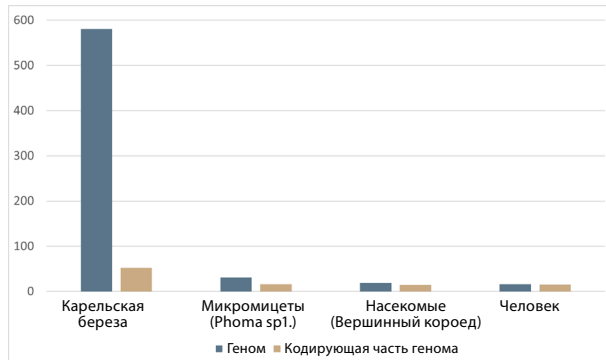


Рис. 5. Распределение частоты встречаемости триплетов в кодирующей части митохондриального генома карельской березы

В результате сравнения нуклеотидных последовательностей ортологичных генов мтДНК карельской березы, ольхи черной (OY340912.1, уровень семейства) и бука европейского (NC_050960.1, уровень порядка) значительных различий выявлено не было. Так, уровень генетической дифференциации между ними не превысил 0,36% и 0,98% соответственно. При этом следует отметить, что все отличия были в основном свя-

заны с нуклеотидными заменами. Исключение – ген *rps4*, в котором у ольхи черной была обнаружена инсерция размером в 30 нуклеотидных оснований. При выравнивании белок-кодирующих последовательностей карельской березы и березы повислой (LT855379.1, уровень вида) различий между ними не выявлено.

Отдельным аспектом было изучение кодонной структуры транслируемых последователь-

ностей. Несмотря на наличие в геноме всего 26 генов тРНК, кодирующих 18 видов тРНК, анализ разнообразия используемых кодонов в белок-кодирующих последовательностях показал наличие 61 варианта триплетов (рис. 5). Согласно литературным данным, такое несоответствие может быть компенсировано либо за счет транспорта дополнительных видов тРНК из цитоплазмы [13], либо за счет особенностей трансляции полипептидов в митохондриальных рибосомах, где используется динуклеотидное распознавание изоакцепторных тРНК [14].

Исследование повторяющихся мотивов в структурных генах мтДНК карельской березы позволило выявить прямые и инвертированные повторы, палиндромы и последовательности с диадной симметрией. Наиболее крупными по размеру мотивами были прямые повторы в генах *nad4* (21, 29, 35 и 42 н.о.), *rrn1* (27 н.о.), *rps1* (34 н.о.). Расстояние между мотивами могло варьировать от нескольких десятков до нескольких тысяч нуклеотидных оснований. Последовательности с диадной симметрией имели меньший размер по сравнению с прямыми повторами (12–23 н.о.) и были обнаружены в генах *nad4*, *nad3*, *rps1*. Расстояние между последовательностями также варьировало

Мотив	Количество повторов мотива микросателлитов												Всего
	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
A	*	*	102	47	19	13	5	4	1	-	1	1	193
C	*	*	32	6	2	1	-	-	-	-	-	-	41
G	*	*	34	4	4	1	-	-	-	-	-	-	43
T	*	*	83	39	29	14	3	1	-	2	-	-	171
AG/CT	*	2	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	4
AT/AT	*	7	2	1	-	-	-	2	1	1	-	-	14
AAG/CTT	*	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
AGG/CCT	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
AGAT/ATCT	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1

Таблица. Микросателлитные локусы в митохондриальном геноме карельской березы. Примечание: «*» – не учитывались, «-» – отсутствовали

от нескольких десятков до полутора тысяч нуклеотидных оснований. Размеры повторов с диадной симметрией в других структурных генах составляли менее 14 н.о.

Палиндромные мотивы и инвертированные повторы в большинстве белок-кодирующих и рРНК генах характеризовались относительно сходными размерами (≈ 11 н.о.). Последовательности длиной ≥ 12 н.о. встречались в единичных случаях. Расстояние между повторами также могло варьировать от нескольких десятков до нескольких тысяч нуклеотидов оснований.

Проведенный сравнительный анализ размеров повторяющихся последовательностей в мтДНК изученных нами организмов показал, что наиболее крупные по величине мотивы выявлены в некодирующих областях карельской березы: прямой повтор – 199 н.о., с диадной симметрией – 28 н.о., инвертированный повтор – 474 н.о., палиндром – 38 н.о. Наименьшие размеры отмечены для мтДНК человека: прямой повтор – 15 н.о., с диадной симметрией – 16 н.о., инвертированные повторы – 13 н.о., палиндром – 16 н.о. С одной стороны, превалирование длины повторов и их числа в мтДНК карельской березы по сравнению с человеком может быть объяснено более значительным размером ее митохондриального генома. В то же время произведенные расчеты вероятности формирования указанных повторяющихся мотивов в мтДНК *V. pendula* var. *carelica* не позволяют отнести данную особенность исключительно к стохастическим процессам. Как следует из опубликованных работ, повторяющиеся последовательности ДНК могут выступать в качестве дистальных регионов мигрирующих генетических элементов, уча-

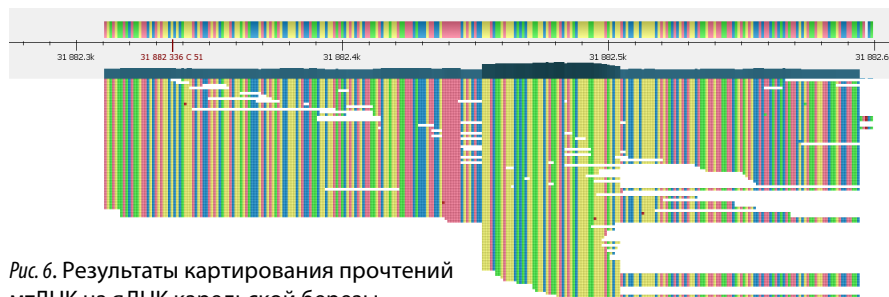


Рис. 6. Результаты картирования прочтений мтДНК на яДНК карельской березы

ствовать в образовании различных вторичных структур нуклеиновых кислот и таким образом вносить вклад в формирование многообразия вариантов макромолекул митохондриальной ДНК растений [15].

Проведенный анализ тандемных повторов позволил идентифицировать в митохондриальном геноме карельской березы 469 микросателлитных локусов, содержащих моно-, ди-, три- и тетрануклеотидные мотивы (таблица). Превалирующими повторами явились гомополимерные последовательности, в основном (A)_n- и (T)_n-типов. Примечательно, что, несмотря на то, что митохондриальный геном карельской березы по размеру превышает хлоропластный ($\approx 3,5$ раза), общее количество выявленных микросателлитных последовательностей оказалось больше только на $\approx 20\%$.

Для изучения процессов переноса генетической информации между мтДНК и хпДНК проводили картирование прочтений каждого из геномов на ассемблированную последовательность другого. В результате были детектированы химерные прочтения, содержащие фрагменты обоих геномов, включая только некодирующие области, некодирующий участок хпДНК и кодирующий регион мтДНК (фрагменты генов *matR*, *nad4*), кодирующие последовательности обоих гено-

мов (фрагменты генов *rpoC2/nad2*, *rps3/rpoC1*), некодирующий регион мтДНК и кодирующую область хпДНК (фрагменты генов *ndhF*, *ccsA*, *ndhD*, *ndhI*, *ndhA*, *ndhH*, *ycf1*, *matK*, *atpA*, *atpI*, *rpoC2*, *rpoC1*, *rpoB*, *petN*, *psbA*, *ycf3*, *rps4*, *atpB*, *rbcL*, *accD*, *ycf4*, *petA*, *rpl20*, *clpP*, *rps3*, *rpl22*). Все описанные области располагались равномерно по геному как хпДНК, так и мтДНК, не образуя выраженных кластеров. Наибольший уровень экспансии был отмечен для хпДНК, что подтверждает результаты, полученные другими авторами относительно однонаправленного процесса переноса генов в митохондриальный геном [16]. В ходе детального изучения химерных последовательностей было установлено, что перенос фрагментов хпДНК носил произвольный характер и не был ассоциирован со структурно-функциональными особенностями локусов.

Одним из наиболее крупных транслоцированных регионов хпДНК явилась последовательность (координаты 114021–115112 н.о., ID NC_044852.1), содержащая гены *psbJ*, *psbL*, *psbF*, *psbE*. При картировании данного участка на мтДНК карельской березы было идентифицировано несколько гомологичных областей. Так, гену *psbJ* хпДНК соответствовала последовательность мтДНК с неустановленными функциями, потенциально представляющая собой открытую рамку счи-

тывания (ОРС). Уровень сходства транскрибируемых последовательностей данных локусов составил 83% (при 100%-й степени покрытия). Последовательности мтДНК, гомологичные генам *psbL*, *psbF* хпДНК, не имели ОРС вследствие мутаций в старт-кодонах данных локусов. Последовательность гена *psbE* хпДНК характеризовалась частичным перекрытием с ОРС мтДНК, достигая по отдельным доменам уровень сходства в 87%. Суммируя полученные данные, можно сделать вывод, что изученный интегрированный регион хпДНК в ходе филогенеза претерпел значительные структурные изменения (включая удлинение на 1092 н.о.) с утратой функциональности входящих в его состав локусов. В то же время митохондриальные гомологи других генов хпДНК (*rps7*, *trnD-GUC*, *trnM-CAU*, *trnW-CCA*) претерпели несущественные изменения своей структуры и, как следствие, нарушение функциональных свойств в условиях *in silico* для них выявлено не было.

С целью идентификации NUMT-региона в яДНК карельской березы проведено картирование прочтений мтДНК на ассемблированные последовательности геномов *Betula* spp., представленные в базе данных NCBI GenBank. В результате в ядерном геноме были отмечены фрагменты ряда генов, имеющие митохондриальное происхождение.

На рис. 6 представлены результаты картирования прочтений митохондриального гена *cox1* на ядерный геном карельской березы.

Выводы

Митохондриальный геном карельской березы имеет типичную структурно-функциональную организацию, характерную для других высших растений, что подтверждает ядерную локализацию генов, ассоциированных с узорчатостью древесины. Значимые генетические отличия в структурно-функциональной организации мтДНК данной породы от березы повислой отсутствуют, что указывает на внутривидовой таксономический статус. Выявленные молекулярно-филогенетические особенности по ряду локусов говорят о вероятном полифилиетическом происхождении митохондрий высших растений, что требует дальнейшего изучения и уточнений в гипотезе симбиогенеза. Отмеченные в мтДНК и яДНК карельской березы химерные последовательности различного типа могут быть использованы в качестве информативных молекулярных маркеров для изучения процессов транслокации генетического материала в ходе онто- и филогенеза. ■

Статья поступила в редакцию 30.05.2025 г.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Møller I.M. Plant mitochondria – past, present and future / I.M. Møller, A. G. Rasmusson, O. Van Aken // *The Plant Journal*. 2021. Vol. 108, №4. P. 912–959.
2. Даниленко Н.Г. Миры геномов органелл / Н. Г. Даниленко, О.Г. Давыденко. – Минск, 2003.
3. Zimorski V. Endosymbiotic theory for organelle origins / V. Zimorski, C. Ku, W.F. Martin, S.B. Gould // *Current Opinion in Microbiology*. 2014. Vol. 22 – P. 38–48.
4. Boore J.L. Animal mitochondrial genomes / J.L. Boore // *Nucleic Acids Research*. 1999. Vol. 27, №8. P. 1767–1780.
5. Specific role of mitochondrial electron transport in blood-stage *Plasmodium falciparum* / H.J. Painter, J.M. Morrissey, M.W. Mather, A.B. Vaidya // *Nature*. 2007. Vol. 446. P. 88–91.
6. Chromosome-Level Genome Assembly for the Angiosperm *Silene conica* / P.D. Fields, M.M. Weber, G. Waneka [et al.] // *Genome Biology and Evolution*. 2023. Vol. 15, №11. Art. №192.
7. Sloan D.B. One ring to rule them all? Genome sequencing provides new insights into the «master circle» model of plant mitochondrial DNA structure / D.B. Sloan // *New Phytologist*. 2013. Vol. 200, №4. P. 978–985.
8. Transfer of chloroplast genomic DNA to mitochondrial genome occurred at least 300 MYA / D. Wang, Y.-W. Wu, A.C.-C. Shih [et al.] // *Molecular Biology and Evolution*. 2007. Vol. 24, №9. P. 2040–2048.
9. The Mighty NUMT: mitochondrial DNA flexing its code in the nuclear genome / L. Xue, J.D. Moreira, K.K. Smith [et al.] // *Biomolecules*. 2023. Vol. 13, №5. P. 753.
10. Parakatselaki M.-E. mtDNA Heteroplasmy: origin, detection, significance, and evolutionary consequences / M.-E. Parakatselaki, E.D. Ladoukakis // *Life*. 2021. Vol. 11, №7. Art. №633.
11. Падутов В.Е. Методы молекулярно-генетического анализа / В.Е. Падутов, О.Ю. Баранов, Е. В. Воронаев. – Минск, 2007.
12. Structure and phylogeny of the curly birch chloroplast genome / K.A. Shestibratov, O.Y. Baranov, E.N. Mescherova [et al.] // *Frontiers in Genetics*. 2021. Vol. 12. Art. №625764.
13. Schneider A. Import of RNA into mitochondria / A. Schneider // *Trends in Cell Biology*. 1994. Vol. 4, №8. P. 282–286.
14. Codon recognition rules in yeast mitochondria / S.G. Bonitz, R. Berlani, G. Coruzzi [et al.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1980. Vol. 77, №6. P. 3167–3170.
15. Secondary structure of the human mitochondrial genome affects formation of deletions / V. Shamskiy, A.A. Mikhailova, E.O. Tretiakov [et al.] // *BMC Biology*. 2023. Vol. 21, №1. P. 103.
16. Hao W. Fine-scale mergers of chloroplast and mitochondrial genes create functional, trans-compartmentally chimeric mitochondrial genes / W. Hao, J.D. Palmer // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2009. Vol. 106, №39. P. 16728–16733.

■ **Summary.** For the first time, the mitochondrial genome of the curly birch has been sequenced. The length of the full-length mtDNA molecule was 581.3 thousand base pairs. A total of 65 structural genes were annotated, including 36 protein-coding genes, 26 tRNA genes, and 3 rRNA genes. Genetic features of the structural and functional organization of the mitochondrion were identified in comparison to the chloroplast genome of the curly birch and mitochondrial genomes of other taxonomic groups. A total of 469 microsatellite loci were identified for the development of a panel of highly informative genetic markers.

■ **Keywords:** mitochondrion, chloroplast, mtDNA, cpDNA, curly birch, *Betula* spp., genomics, high-throughput sequencing

■ <https://doi.org/10.29235/1818-9857-2025-10-77-83>