

ОБЗОРНЫЕ
И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ СТАТЬИ

УДК 575.1:633.11

ГОМОЛОГИЯ ГЕНОВ, КОНТРОЛИРУЮЩИХ АРХИТЕКТониКУ
ВЕГЕТАТИВНЫХ И ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ ЯЧМЕНЯ И РИСА,
И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДЛЯ РАСШИРЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ
И В СЕЛЕКЦИИ ПШЕНИЦЫ

© 2019 г. К. В. Устьянцев¹, *, Н. П. Гончаров¹

¹Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения
Российской академии наук, Новосибирск, 630090 Россия

*e-mail: ustyantsev@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 09.10.2018 г.

После доработки 01.11.2018 г.

Принята к публикации 19.11.2018 г.

Развиваемые в настоящее время стратегии эффективного расширения разнообразия возделываемых видов растений и создания перспективного селекционного материала основываются на широком использовании ранее не востребуемых признаков и свойств, особенно связанных с изменением “стандартной” архитектоники вегетативных и генеративных органов растений, а также генов, контролирующих их выраженность. Такой подход создания высокоадаптивных, стрессоустойчивых сортов нового поколения за счет использования более широкого генетического разнообразия и диверсификации сортов особенно привлекателен для обеспечения продовольственной безопасности страны. В то же время в селекцию других, более хорошо изученных молекулярно-генетически, чем пшеницы, видов злаков включены иные, чем у пшеницы гены, контролирующие их специфическую архитектуру. В обзоре рассматривается один из перспективных путей – использование информации по архитектонике у хорошо изученных видов злаков, широко возделываемых в Старом Свете, таких как рис, ячмень, и модельных объектов, включая модельный генетический объект арабидопсис, и поиск генов-гомологов у пшениц и возможность их переноса современными молекулярно-биологическими методами. Анализ информации позволил наметить гены-гомологи (ортологи) архитектоники, описанные у ячменя и риса, полезные и перспективные для изменения стандартной архитектоники широко возделываемых видов пшениц.

Ключевые слова: архитектоника растения, гомология генов, рис, ячмень, пшеница.

DOI: 10.1134/S0016675819050151

Задача сохранения биоразнообразия для будущих поколений – одна из ключевых проблем не только прикладных, но и фундаментальных наук современности. Сохранение и расширение биоразнообразия возделываемых растений – основа продовольственной безопасности и селекции будущего. В настоящее время очевидно, что не включенный в генофонд возделываемых видов пул генетической изменчивости (генов) родственных им видов может быть использован для дальнейшего улучшения наиболее продуктивных современных сортов, в том числе основной продовольственной культуры для 30% населения Земли мягкой пшеницы [1–3]. Считается, что такая стратегия селекции, основанная на широком использовании ранее не востребуемых признаков и свойств, особенно связанных с изменением архитектоники вегетативных и генеративных частей широко возделываемых растений, а также

генов, контролирующих их выраженность, будет способствовать дальнейшему прогрессу селекции и развитию высокопродуктивного сельскохозяйственного производства [4]. Такой подход создания высокоадаптивных, стрессоустойчивых сортов нового поколения за счет использования более широкого генетического разнообразия и диверсификации сортов особенно привлекателен для обеспечения продовольственной безопасности страны. Для его научного обеспечения необходимо получение новых знаний. Особенно это касается архитектоники растений будущего и создания модели сортов нового поколения [5].

При этом структура колоса – один из важнейших признаков злаков, связанный с такими хозяйственно ценными их качествами, как продуктивность [5, 6]. Колосья разных видов пшениц отличаются по форме, размерам, плотности, остистости, окраске и т.д. [7]. В последнее время отечественны-

ми селекционерами введены в культуру сорта видов пшениц, столетие уже как выведенные из возделывания, а именно *Triticum sphaerococcum* Pers. [8], *T. spelta* L. [9, 10] и др.

Известно, что процесс одомашнивания кардинально изменил архитектуру и свойства диких видов [11]. Признаки “голозерность”, “отсутствие ломкоколосости” и “яровость” сыграли ключевую роль в процессе доместикации и обеспечили успешное культивирование пшеницы на огромных пространствах [11].

Архитектура растений непосредственно связана с урожайностью [12]. У пшениц число генов, обуславливающих отличия в структуре колоса (его архитектоники), ограничено [13]. Большинство из них используется не только в селекции культуры [12], но и таксономии [14].

Один из возможных путей расширения биоразнообразия возделываемых пшениц — использование информации по архитектуре у хорошо изученных видов злаков, возделываемых в Старом Свете, таких как ячмень, рис, и ряда модельных объектов и поиск их генов-гомологов (ортологов) у пшениц и/или перенос таковых в последние посредством молекулярно-биологических методов.

Данный обзор посвящен анализу такой информации и попытке наметить ее потенциальное использование для расширения биоразнообразия пшениц и их селекции. В обзоре будут рассмотрены особенности генетического контроля архитектуры вегетативных и генеративных органов ячменя и риса, как наиболее изученных видов злаков Старого Света, а также гены, контролируемые архитектуру пшеницы. Отдельно будут описаны гены видов трибы Triticeae L., для которых найдены гены-ортологи у пшеницы.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ МОРФОЛОГИИ КОЛОСА У ЯЧМЕНЯ

Ячмень *Hordeum vulgare* L. — очень хорошо генетически изученный объект [15] с геномом, прочитанным в 2012 г. [16].

Архитектура генеративных органов ячменя

Тройная меристема колосков является одной из ключевых особенностей архитектуры колоса ячменя, когда вырастают по три колоска (один центральный и два латеральных) на каждом междоузлии рахиса. Фертильность латеральных колосков при тройной колосковой меристеме определяет рядность колоса у ячменя. Шестирядный колос обладает фертильными латеральными колосками и производит больше семян на колос по сравнению с двурядным колосом со стерильными латеральными колосками [17].

Аллели дикого типа генов *Vrs3* (*Six-rowed spike 3*, транскрипционный кофактор, гистон-лизин-деметилаза) [18] и *Vrs4* (*Six-rowed spike 4*, молекулярно описан как гомолог транскрипционного фактора RA2 (RAMOSA2) кукурузы) [17] аналогично гену *Vrs1* [19] подавляют фертильность латеральных колосков у ячменя, что выражается в двурядном фенотипе. Рецессивные мутанты *vrs3* и *vrs4* проявляют шестирядный фенотип (табл. 1).

У ячменя ген в локусе *LAX-A* (*LAXATUM-A*) кодирует транскрипционный кофактор с анкириновыми повторами, который гомологичен последовательностям генов *BOP1/BOP2* (*BLADE-ON-PETIOLE*), описанных у *A. thaliana*. Мутантный ячмень *lax-a* характеризуется выраженным плейотропным эффектом: “расслабленным” колосом из-за удлинения междоузлий в рахисе, расширенным основанием остей колосковых чешуй, узкими открытыми семенами из-за нарушения развития палеи и гомеотической конверсией лодикул в дополнительные тычинки [20].

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ КУЩЕНИЯ И МОРФОЛОГИИ МЕТЕЛКИ У РИСА

Рис *Oryza sativa* L. — объект не только хорошо изученный генетически, но и являющийся модельным при проведении молекулярно-генетических и молекулярно-биологических исследований. Геном риса прочитан еще в 2002 г. [21, 22].

Кущение — важный сельскохозяйственный признак у риса, так как число латеральных побегов на растении определяет впоследствии количество метелок и, соответственно, продукцию семян. Увеличенная продукция семян достигается также при росте числа латеральных ветвей метелки [23].

Архитектура вегетативных и генеративных органов риса

Ген *TAD1* (*TILLERING AND DWARF 1*) кодирует коактиватор комплекса стимуляции анафазы (APC/C) — мультисубъединичной убиквитин лигазы — у риса. Белок TAD1 взаимодействует с белком MOC1, формируя комплекс APC/C^{TAD1} с OsAPC10, работающий как коактиватор APC/C, который направляет белок MOC1 на деградацию на определенных этапах клеточного цикла (табл. 2). Мутант *tad1* характеризуется увеличенным кущением и сниженной высотой растения [24].

Ген *LAX1* (*LAX PANICLE 1*) кодирует возможный транскрипционный фактор, регулирующий начало развития и/или рост аксиллярной меристемы во время развития генеративных органов риса. Растения-мутанты *lax1* характеризуются существенно сниженным числом латеральных ветвей метелки [25].

Таблица 1. Клонированные и молекулярно-охарактеризованные гены архитектуры вегетативных и генеративных органов у ячменя

Обозначение гена	Название гена	Кодируемый белок	Контролируемый признак	Литературная ссылка	Описанный гомолог у пшеницы	Гомолог BLASTp, % идентичности
<i>INT-C</i>	<i>INTERMEDIUM-C</i> (гомолог <i>TEOSINTE BRANCHED 1 (Tb1)</i> у <i>Z. mays</i>)	Тф	Фертильность латеральных колосков	[48]	Да (см. табл. 3)	—
<i>Vrs1</i>	<i>Six-rowed spike 1</i>	Тф	То же	[19]	Да (см. табл. 3)	—
<i>Vrs3</i>	<i>Six-rowed spike 3</i>	Тк	»	[18]	Нет	Да, 39% (CDM85542.1)
<i>Vrs4</i>	<i>Six-rowed spike 4</i>	Тф	»	[17]	Нет	Да, 94% (A1E0V1.1)
<i>BOPI*</i>	Гомолог (<i>BLADE-ON-PETIOLE 1</i>) у <i>A. thaliana</i>	Тк	Длина междоузлий в колосе	[20]	Нет	Да, 58% (CDM86436.1)

Примечание. Тф – транскрипционный фактор; Тк – транскрипционный кофактор.

* Авторские обозначения/названия генов (см. ссылки на статьи), еще не внесенные в базу данных GrainGenes (<https://wheat.pw.usda.gov/GG3/>).

Ген *LAX2 (LAX PANICLE 2)* кодирует ядерный белок, который напрямую взаимодействует с белком *LAX1*, что свидетельствует в пользу совместной роли генов *LAX1* и *LAX2* в формировании и поддержании аксиллярной меристемы у риса. Мутант *lax2* характеризуется практически полным отсутствием латеральных ветвей метелки и даже сниженным кущением вегетативной части [25, 26].

Архитектоника вегетативных частей

Ген *MADS57 (MADS BOX GENE 57)* кодирует транскрипционный фактор с доменом типа MADS-бокс. Белок *MADS57* взаимодействует с белком *FC1*, регулируя экспрессию гена *D14* у риса, контролируя рост аксиллярных почек вегетативных побегов. Мутант *mads57* характеризуется повышенным кущением [27].

Для риса известен целый ряд карликовых (DWARF) мутантов, характеризующихся также увеличенным кущением. Были идентифицированы следующие соответствующие гены: *D3* [28], *D10* [29], *D14* [30], *D17* [31] и *D27* [32], ответственные за наблюдаемый фенотип, находясь в рецессивном состоянии. Гены *D3* и *D14* обеспечивают чувствительность растения к сигнальным молекулам стриголактонам, а гены *D10*, *D17* и *D27* напрямую участвуют в биосинтезе стриголактонов.

Архитектоника генеративных органов риса

Ген риса *WFP (WEALTHY FARMER'S PANICLE)* – гомолог гена *SPL (SQUAMOSA PROMOTER*

BINDING PROTEIN-LIKE) львиного зева, кодирующего транскрипционный фактор с ДНК-связывающим доменом, специфичным для растений. Эктопическая экспрессия *WFP* увеличивает число ветвей на метелке и, соответственно, продукцию семян [33].

Фенотип плотной и вертикально стоящей метелки у риса (*DEP, DENSE AND ERECT PANICLE*) благоприятно влияет не только на эффективность фотосинтеза у риса, ввиду снижения затенения, но и усиливает скорость роста и общую продукцию семян. Было идентифицировано как минимум три гена, мутации в которых связаны с данным фенотипом у риса: *DEP1–3* [34–37].

Ген *APO1 (ABERRANT PANICLE ORGANIZATION 1)* у риса контролирует переход между различными состояниями меристемы генеративных органов риса, кодирует гомолог транскрипционного кофактора гена *UFO (UNUSUAL FLORAL ORGANS)* у *A. thaliana* [38]. Растения-мутанты *apo1* характеризуются короткими соцветиями и уменьшенным числом колосков, что вызвано преждевременным переходом меристемы соцветий в меристему колосков на рахисе и латеральных ветвях метелки [39].

Ген *RFL (FLO-LFY HOMOLOG OF RICE)* кодирует белок, физически взаимодействующий с белком *APO1*, что предполагает совместное участие генов *RFL* и *APO1* в формировании идентичности меристемы генеративных побегов. Мутант *rfl* обладает укороченными по сравнению с диким типом метелками и значительно меньшим числом латеральных ветвей и колосков [40].

Таблица 2. Клонированные и молекулярно-охарактеризованные гены архитектуры вегетативных и генеративных органов у риса

Обозначение гена	Название гена	Кодируемый белок	Контролируемый признак	Литературная ссылка	Описанный гомолог у пшеницы	Гомолог BLASTp, % идентичности
<i>MOC1</i>	<i>MONOCULM 1</i>	Тф	Кущение и ветвление метелки	[44]	Да (см. табл. 3)	—
<i>TAD1</i>	<i>TILLERING AND DWARF 1</i>	Коактиватор комплекса стимуляции анафазы	То же	[24]	Нет	Да, 52% (SPT19769.1)
<i>FZP</i>	<i>FRIZZY PANICLE</i>	Тф	Развитие аксиллярной меристемы метелки	[51]	Да (см. табл. 3)	—
<i>LAX1</i>	<i>LAX PANICLE 1</i>	Тф	Инициация формирования аксиллярной меристемы	[25]	Нет	Да, 53% (CDM82950.1)
<i>LAX2</i>	<i>LAX PANICLE 2</i>	Ядерный белок	Процесс формирования аксиллярной меристемы	[26]	Нет	Да, 52% (SPT18246.1)
<i>FC1</i>	<i>FINE CULM 1</i> , гомолог <i>TEOSINTE BRANCHED 1 (TB1)</i> у <i>Z. mays</i>	Тф	Отсутствие лагерального ветвления	[46]	Да (см. табл. 3)	—
<i>MADS57</i>	<i>MADS BOX GENE 57</i>	Тф	Кущение у риса	[27]	Нет	Да, 83% (CAM59083.1)
<i>D3</i>	<i>DWARF 3</i>	Белок с лейцин-богатými повторами	Рост аксиллярных почек	[28]	Нет	Да, 70% (ASW22782.1)
<i>D10</i>	<i>DWARF 10</i>	Диоксигеназа, расщепляющая каротиноиды	Синтез ингибитора ветвления побега	[29]	Нет	Да, 26% (ANT73647.1)
<i>D14</i>	<i>DWARF 14</i>	α/β -Складчатая гидролаза	Усиление ветвления побега	[30]	Нет	Да, 26% (SPT17233.1)
<i>D17</i>	<i>DWARF 17</i>	Диоксигеназа, расщепляющая каротиноиды	Рост аксиллярных почек	[31]	Нет	Да, 76% (ASW22783.1)

Таблица 2. Окончание

Обозначение гена	Название гена	Кодируемый белок	Контролируемый признак	Литературная ссылка	Описанный гомолог у пшеницы	Гомолог BLASTр, % идентичности
<i>D27</i>	<i>DWARF 27</i>	Железосодержащий белок	Образование почеч латеральных побегов у риса	[32]	Нет	Да, 70% (APW29131.1)
<i>DLT</i>	<i>DWARF AND LOW-TILLERING</i>	Тф	Кущение у риса	[49]	Да (см. табл. 3)	–
<i>WFP</i>	<i>WEALTHY FARMER'S PANICLE</i>	Тф	Ветвление метелки и продукция семян	[33]	Нет	Да, 60% (AHW57562.1)
<i>DEP1</i>	<i>DENSE AND ERECT PANICLE 1</i>	Белок с фосфатидилэтанол-амин-связывающим доменом	Длина междоузлий в соцветиях	[34]	Да, но нет взаимосвязи с признаком [35]	–
<i>DEP2</i>	<i>DENSE AND ERECT PANICLE 2</i>	Новый растениеспецифичный белок	Удлинение рахиса и первичных и вторичных ветвей	[36]	Нет	Да, 72% (SPT16982.1)
<i>DEP3</i>	<i>DENSE AND ERECT PANICLE 3</i>	Ратаине-подобная фосфолиаза	Длина метелки и число семян на метелку	[37]	Нет	Да, 57% (CDM83572.1)
<i>AP01</i>	<i>ABERRANT PANICLE ORGANIZATION 1</i>	Тк	Ветвление соцветий	[38, 39]	Нет	Да, 24% (AEK78079.1)
<i>RFL</i>	<i>FLO-LFY HOMOLOG OF RICE</i>	Тк	Развитие цветков и соцветий	[40]	Нет	Да, 84% (AKL72181.1)
<i>PAP2</i>	<i>PANICLE PHYTOMER 2</i>	Тф	Формирование и ветвление метелки	[54]	Да (см. табл. 3)	–

Примечание. Обозначение и название генов дано согласно Oryzabase (<https://shigen.nig.ac.jp/rice/oryzabase/>). Тф – транскрипционный фактор; Тк – транскрипционный кофактор.

Таблица 3. Клонированные и молекулярно-охарактеризованные гены архитектуры вегетативных и генеративных органов у пшеницы

Обозначение гена	Название гена	Кодируемый белок	Контролируемый признак	Литературная ссылка
<i>Q</i>	<i>FLORAL HOMEOTIC PROTEIN</i>	Тф	Форма, хрупкость сложного колоса, пленчатость зерен	[13, 41]
<i>FZP*</i>	<i>Wheat FRIZZY PANICLE</i> – гомолог гена <i>FZP</i> риса	Тф	Число колосков	[52, 53]
<i>Rht-1</i>	<i>Reduced Height</i> , отдаленный гомолог гена <i>DWARF AND LOW-TILLERING (DLT)</i> у <i>O. sativa</i>	Тк	Высота растения и число зерен	[50]
<i>TaMOC1*</i>	Гомолог <i>MONOCULM 1 (MOC1)</i> у <i>O. sativa</i>	Тф	Число колосков в сложном колосе	[45]
<i>TaTB1*</i>	Гомолог <i>TEOSINTE BRANCHED 1 (TB1)</i> у <i>Z. mays</i>	Тф	Формирование латеральных колосков	[47]
<i>TaTFL1*</i>	Гомолог <i>TFL1</i> у <i>A. thaliana</i>	Тк	То же	[43]
<i>TaVRS1*</i>	Гомолог <i>Six-rowed spike 1 (Vrs1)</i> у <i>H. vulgare</i>	Тф	»	[43]
<i>TaPAP2*</i>	Гомолог <i>PANICALE PHYTOMER 2 (PAP2)</i> у <i>O. sativa</i>	Тф	»	[43]

Примечание. Тф – транскрипционный фактор; Тк – транскрипционный кофактор.

* Авторские обозначения/названия генов (см. ссылки на статьи), еще не внесенные в базу данных GrainGenes (<https://wheat.pw.usda.gov/GG3/>).

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ МОРФОЛОГИИ КОЛОСА У ПШЕНИЦЫ

Архитектоника генеративных органов пшеницы

Ген *Q* (*FLORAL HOMEOTIC PROTEIN*), спельт-фактор, кодирует белок с высокой гомологией к семейству транскрипционных факторов APETALA2/ERF (табл. 3). Ген *Q* является одним из основных генов доместикации пшеницы, оказывает основное влияние на такие важные признаки, как голозерность, пленчатость и ломкоколосость, а также обладает плеiotропным воздействием на высоту растения, форму колоса (нормальный или спельтоидный), время выращивания колоса [13, 41, 42]. Виды пшеницы с рецессивным аллелем *q* (дикий тип) характеризуются спельтоидным ломким колосом с пленчатыми семенами, что значительно затрудняет сбор и обработку семян. Виды с доминантным аллелем *Q* обладают нормальным прочным (не ломким) колосом с оголенными семенами (голозерность).

Ген *TFL1* (*PHOSPHATIDYLETHANOLAMINE-BINDING PROTEIN FAMILY PROTEIN*) *A. thaliana* кодирует транскрипционный кофактор, участвующий в регуляции формирования меристемы генеративных побегов. Эктопическая экспрессия гомолога *TFL1* у пшеницы дозозависимо увеличивает число колосков, цветков и семян на колосе [43].

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ОНТОГЕНЕЗА И МОРФОЛОГИИ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ У ВИДОВ ТРИБЫ TRITICEAE

Архитектоника вегетативных и генеративных органов

Ген *MOC1* (*MONOCULM 1*) кодирует транскрипционный регулятор семейства GRAS, который преимущественно экспрессируется в аксиллярных почках и контролирует начало развития аксиллярной меристемы как в вегетативной, так и в генеративной стадиях развития побегов риса [44]. *MOC1* функционирует в качестве положительного регулятора кушения и ветвления метелки у риса. Рис с мутантным вариантом *mos1* практически полностью теряет способность к кушению, что проявляется в виде характерной единичной соломины (*monoculm*), а также обладает сниженным числом вторичных ветвей рахиса метелки. У пшеницы различные гаплотипы ортолога *MOC1* были ассоциированы с различным числом колосков на сложном колосе [45].

Ген *TB1* (*TEOSINTE BRANCHED 1*) участвует в регуляции латерального ветвления у кукурузы (*Zea mays*) и кодирует белок с ДНК-связывающим доменом типа спираль–петля–спираль, что предполагает его функционирование в качестве транскрипционного фактора. Ортологи *TB1* были также аннотированы у пшеницы, риса (*FC1*, *FINE*

CULM 1) и ячменя (*INT-C*, *INTERMEDIUM-C*) [46–48]. Увеличенная экспрессия гомолога *TB1* у пшеницы приводит к развитию фертильных парных колосков и подавлению кушения [47]. У ячменя разные мутанты *int-c* дают различные обращения из шестирядного фенотипа к двурядному, а также обладают пониженным кушением [48]. У риса кушение и число метелок снижается при эктопической экспрессии *FC1* и возрастает при понижении экспрессии данного гена с помощью РНК-интерференции [46].

Ген *DLT* (*DWARF AND LOW-TILLERING*) кодирует транскрипционный фактор семейства GRAS, ответственный за регуляцию чувствительности растения к фитогормонам брассиностероидам. Мутанты *dlt* характеризуются карликовостью и сниженным кушением за счет пониженной чувствительности к брассиностероидам [49]. Паралоги *Rht-1* (*Reduced height*) у пшеницы – отдаленные гомологи гена *DLT* риса. Они также кодируют транскрипционные факторы семейства GRAS, но уже отвечают за регуляцию чувствительности растения к фитогормонам гиббереллинам, а не брассиностероидам. Доминантные мутанты *Rht-1* обладают сниженной длиной стебля (карликовый фенотип) через частичное снижение чувствительности к гиббереллинам [50].

Архитектоника генеративных органов

Механизм развития сложного колоса у ячменя *H. vulgare*, при котором на междоузлии рахиса развивается от одного до трех колосков, является общим и для других видов трибы Triticeae.

Ген *Vrs1* (*Six-rowed spike 1*), кодирующий транскрипционный фактор с ДНК-связывающим доменом типа гомеодомен и лейциновая застежка, впервые описан у ячменя. Растения с аллелем дикого типа *Vrs1* обладают двурядным фенотипом, а мутанты *vrs1* проявляют шестирядный фенотип [19]. У пшеницы эктопическая экспрессия гомолога *Vrs1* дозозависимо приводит к уменьшению числа колосков, цветков и семян на колосе [43].

Ген *FZP* (*FRIZZY PANICLE*), который кодирует транскрипционный фактор семейства AP2/ERF, у риса контролирует число вторичных ветвей на метелке и число семян, а также влияет на высоту растения и ширину флагового листа [51]. Гомолог гена *FZP* у пшеницы (авторское название гена *WFZP* – wheat *FRIZZY PANICLE*) в норме ингибирует развитие дополнительных колосков на сложном колосе. Мутанты *wfzp* характеризуются развитием множественных колосков на междоузлии рахиса [13, 52, 53].

Ген *PAP2* (*PANICLE PHYTOMER 2*), описанный у риса, кодирует транскрипционный фактор семейства MADS и регулирует развитие меристемы колосков на метелке. Мутанты *pap2* характе-

ризуются меньшим по сравнению с диким типом размером метелок из-за подавления элонгации узлов метелки, хотя содержат больше ветвей на метелку [54]. У пшеницы эктопическая экспрессия гомолога *PAP2* приводит к дозозависимому уменьшению числа колосков, цветков и семян на колосе [43].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Новая сборка последовательности генома мягкой пшеницы [55] и одного из доноров ее элементарных геномов [56, 57] открывает перспективу для целенаправленного поиска и исследования новых хозяйственно значимых признаков с помощью современных технологий редактирования генома (таких как CRISPR/Cas9), успешно опробованных ранее на пшенице [58–60]. Возможность создавать целенаправленные мутации в конкретных генах позволяет использовать информацию о гомологии генов с другими видами злаков для получения желаемых признаков без проведения “слепого” мутационного скрининга. Консервативные гены с высокой гомологией (см. табл. 2 и 3) с большой вероятностью будут контролировать развитие сходных признаков, что позволяет предсказывать признак при внесении сходных мутаций в гомологичные гены. Например, у риса фенотип плотной и вертикально стоящей метелки (*DEP*, описано выше), вызванный мутацией в гене *DEP1*, проявляется за счет делеции участка в 637 пн в середине пятого экзона [34]. Исследование гомолога *DEP1* на пшенице с нормальными или компактными колосьями показало, что изученные сорта обладают интактной последовательностью *DEP1* [35], в то же время другие гены, ответственные за компактный фенотип у пшеницы, еще не были клонированы и молекулярно охарактеризованы. С помощью технологии CRISPR/Cas9 было бы возможно воспроизвести хозяйственно значимый фенотип *DEP* риса у пшеницы, произведя аналогичную делецию в пятом экзоне гомолога *DEP1*.

Оценка характеристик колоса выполняется экспертом на основании визуального анализа колоса и в настоящий момент требует существенных затрат времени. Эффективность фенотипирования колосьев можно повысить за счет внедрения компьютерных технологий, организации хранения информации в базах данных, использования алгоритмов машинного обучения для анализа полученной информации [61].

Работа по биоразнообразию поддержана бюджетным проектом 0324-2018-0018, по архитектонике – грантом РФФ 16-16-10021.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Cox T.S., Wu J., Wang S. et al. Comparing two approaches for introgression of germplasm from *Aegilops tauschii* into common wheat // *Crop J.* 2017. V. 5. № 5. P. 355–362. doi 10.1016/J.CJ.2017.05.006
2. Шаманин В.П., Потоцкая И.В., Моргунов А.И. и др. Оценка селекционного материала, созданного с использованием диких злаков, для повышения урожайности пшеницы, устойчивости к болезням и абиотическим стрессам // *Электрон. научн.-методич. журн. Омского ГАУ.* 2015. № 2(2). С. 30–35.
3. Li A., Liu D., Yang W. et al. Synthetic hexaploid wheat: Yesterday, today, and tomorrow // *Engineering.* 2018. V. 4. № 4. P. 552–558. doi 10.1016/J.ENG.2018.07.001
4. Гончаров Н.П., Кондратенко Е.Я., Вавилова В.Ю. Генетика адаптивности и архитектоника пшениц // Тез. Всерос. конф. “Механизмы устойчивости растений и микроорганизмов к неблагоприятным условиям среды”. Иркутск, 2018. С. 13–16.
5. Гончаров Н.П., Гончаров П.Л. Скороспелость, диверсификация сортов и селекция будущего // Селекция с.-х. растений в аридных территориях Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 2015. С. 74–82.
6. Guo Z., Zhao Y., Röder M.S. et al. Manipulation and prediction of spike morphology traits for the improvement of grain yield in wheat // *Sci. Reports.* 2018. V. 8. № 1. P. 14435. doi 10.1038/s41598-018-31977-3
7. Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А., Мигушова Э.Ф. и др. Пшеница. Т. 1. Культурная флора. Л.: Колос, 1979. 348 с.
8. Беспалова Л.А., Боровик А.Н., Колесников Ф.А., Мирошниченко Т.Ю. Этапы и результаты селекции шарозерной пшеницы (*T. sphaerococcum* Pers.) в Краснодарском НИИСХ им. П.П. Лукьяненко (Часть 1) // *Зерновое хозяйство России.* 2015. С. 85–93.
9. Темирбекова С.К., Ионов Э.Ф., Ионова Н.Э., Афанасьева Ю.В. Использование древних видов пшеницы для укрепления иммунной системы детского организма // *Аграрный вестник Юго-Востока.* 2014. № 1–2. С. 46–48.
10. Зверев С.В., Политуха О.В., Стариченков А.А., Абрамов П.С. Полба и Спельта – возвращение к истокам // *Хранение и переработка зерна.* 2015. № 6–7. С. 48–50.
11. Dubcovsky J., Dvorak J. Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication // *Science.* 2007. V. 316. № 5833. P. 1862–1866. doi 10.1126/science.1143986
12. Martinek P., Bednar J. Changes of spike morphology (multirow spike – MRS, long glumes – LG) in wheat (*Triticum aestivum* L.) and their importance for breeding // *Proc. Intern. Conf. “Genetic collections, isogenic and alloplasmic lines”.* Novosibirsk, 2001. P. 192–194.
13. Konopatskaia I., Vavilova V., Blinov A., Goncharov N.P. Spike morphology genes in wheat species (*Triticum* L.) // *Proc. Latv. Acad. Sci. Sect. B Nat. Exact. Appl. Sci.* 2016. V. 70. № 6. P. 345–355. doi 10.1515/prolas-2016-0053
14. Goncharov N.P. Genus *Triticum* L. taxonomy: the present and the future // *Plant Syst. Evol.* 2011. V. 295. № 1–4. P. 1–11. doi 10.1007/s00606-011-0480-9
15. Søgaard B., von Wettstein-Knowles P. Barley: Genes and chromosomes // *Carlsberg Res. Commun.* 1987. V. 52. № 2. P. 123–196. doi 10.1007/BF02907531
16. International Barley Genome Sequencing Consortium, Mayer K.F.X., Waugh R. et al. A physical, genetic and functional sequence assembly of the barley genome // *Nature.* 2012. V. 491. № 7426. P. 711–716. doi 10.1038/nature11543
17. Koppolu R., Anwar N., Sakuma S. et al. Six-rowed spike4 (*Vrs4*) controls spikelet determinacy and row-type in barley // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2013. V. 110. № 32. P. 13198–13203. doi 10.1073/pnas.1221950110
18. Bull H., Casao M.C., Zwirek M. et al. Barley *SIX-ROWED SPIKE3* encodes a putative Jumonji C-type H3K9me2/me3 demethylase that represses lateral spikelet fertility // *Nat. Commun.* 2017. V. 8. № 1. P. 1–9. doi 10.1038/s41467-017-00940-7
19. Komatsuda T., Pourkheirandish M., He C. et al. Six-rowed barley originated from a mutation in a homeodomain-leucine zipper I-class homeobox gene // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2007. V. 104. № 4. P. 1424–1429. doi 10.1073/pnas.0608580104
20. Jost M., Taketa S., Mascher M. et al. A homolog of Blade-On-Petiole 1 and 2 (BOP1/2) controls internode length and homeotic changes of the barley inflorescence // *Plant Physiol.* 2016. V. 171. June. P. pp.00124.2016. doi 10.1104/pp.16.00124
21. Yu J., Hu S., Wang J. et al. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*) // *Science.* 2002. V. 296. № 5565. P. 79–92. doi 10.1126/SCIENCE.1068037
22. Goff S.A., Ricke D., Lan T.-H. et al. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*) // *Science.* 2002. V. 296. № 5565. P. 92–100. doi 10.1126/science.1068275
23. Liang W., Shang F., Lin Q. et al. Tillering and panicle branching genes in rice // *Gene.* 2014. V. 537. № 1. P. 1–5. doi 10.1016/j.gene.2013.11.058
24. Xu C., Wang Y., Yu Y. et al. Degradation of *MONOCULM 1* by *APC/C TAD1* regulates rice tillering // *Nat. Commun.* 2012. V. 3. P. 750–759. doi 10.1038/ncomms1743
25. Komatsu K., Maekawa M., Ujiie S. et al. *LAX* and *SPA*: Major regulators of shoot branching in rice // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2003. V. 100. № 20. P. 11765–11770. doi 10.1073/pnas.1932414100
26. Tabuchi H., Zhang Y., Hattori S. et al. *LAX PANICLE2* of rice encodes a novel nuclear protein and regulates the formation of axillary meristems // *Plant Cell Online.* 2011. V. 23. № 9. P. 3276–3287. doi 10.1105/tpc.111.088765
27. Guo S., Xu Y., Liu H. et al. The interaction between *OsMADS57* and *OsTBI* modulates rice tillering via *DWARF14* // *Nat. Commun.* 2013. V. 4. P. 1512–1566. doi 10.1038/ncomms2542
28. Ishikawa S., Maekawa M., Arite T. et al. Suppression of tiller bud activity in tillering dwarf mutants of rice // *Plant Cell Physiol.* 2005. V. 46. № 1. P. 79–86. doi 10.1093/pcp/pci022

29. Arite T., Iwata H., Ohshima K. et al. *DWARF10*, an *RMS1/MAX4/DAD1* ortholog, controls lateral bud outgrowth in rice // *Plant J.* 2007. V. 51. № 6. P. 1019–1029. doi 10.1111/j.1365-313X.2007.03210.x
30. Arite T., Umehara M., Ishikawa S. et al. *D14*, a strigolactone-Insensitive mutant of rice, shows an accelerated outgrowth of tillers // *Plant Cell Physiol.* 2009. V. 50. № 8. P. 1416–1424. doi 10.1093/pcp/pcp091
31. Zou J., Zhang S., Zhang W. et al. The rice *HIGH-TILLERING DWARF1* encoding an ortholog of Arabidopsis *MAX3* is required for negative regulation of the outgrowth of axillary buds // *Plant J.* 2006. V. 48. № 5. P. 687–696. doi 10.1111/j.1365-313X.2006.02916.x
32. Lin H., Wang R., Qian Q. et al. *DWARF27*, an iron-containing protein required for the biosynthesis of strigolactones, regulates rice tiller bud outgrowth // *Plant Cell Online.* 2009. V. 21. № 5. P. 1512–1525. doi 10.1105/tpc.109.065987
33. Miura K., Ikeda M., Matsubara A. et al. *OsSPL14* promotes panicle branching and higher grain productivity in rice // *Nat. Genet.* 2010. V. 42. № 6. P. 545–549. doi 10.1038/ng.592
34. Huang X., Qian Q., Liu Z. et al. Natural variation at the *DEPI* locus enhances grain yield in rice // *Nat. Genet.* 2009. V. 41. № 4. P. 494–497. doi 10.1038/ng.352
35. Vavilova V., Konopatskaia I., Kuznetsova A.E. et al. *DEPI* gene in wheat species with normal, compactoid and compact spikes // *BMC Genet.* 2017. V. 18. Suppl. 1. doi 10.1186/s12863-017-0583-6
36. Zhu K., Tang D., Yan C. et al. *ERECT PANICLE2* encodes a novel protein that regulates panicle erectness in Indica rice // *Genetics.* 2010. V. 184. № 2. P. 343–350. doi 10.1534/genetics.109.112045
37. Piao R., Jiang W., Ham T.H. et al. Map-based cloning of the *ERECT PANICLE 3* gene in rice // *Theor. Appl. Genet.* 2009. V. 119. № 8. P. 1497–1506. doi 10.1007/s00122-009-1151-x
38. Ikeda K., Ito M., Nagasawa N. et al. Rice *ABERRANT PANICLE ORGANIZATION 1*, encoding an F-box protein, regulates meristem fate // *Plant J.* 2007. V. 51. № 6. P. 1030–1040. doi 10.1111/j.1365-313X.2007.03200.x
39. Ikeda K., Nagasawa N., Nagato Y. *Aberrant panicle organization 1* temporally regulates meristem identity in rice // *Dev. Biol.* 2005. V. 282. № 2. P. 349–360. doi 10.1016/j.ydbio.2005.03.016
40. Ikeda-Kawakatsu K., Maekawa M., Izawa T. et al. *ABERRANT PANICLE ORGANIZATION 2/RFL*, the rice ortholog of Arabidopsis *LEAFY*, suppresses the transition from inflorescence meristem to floral meristem through interaction with *APO1* // *Plant J.* 2012. V. 69. № 1. P. 168–180. doi 10.1111/j.1365-313X.2011.04781.x
41. Sormacheva I., Golovnina K., Vavilova V. et al. *Q* gene variability in wheat species with different spike morphology // *Genet. Res. Crop Evol.* 2015. V. 62. № 6. P. 837–852. doi 10.1007/s10722-014-0195-1
42. Xie Q., Li N., Yang Y. et al. Pleiotropic effects of the wheat domestication gene *Q* on yield and grain morphology // *Planta.* 2018. V. 247. № 5. P. 1089–1098. doi 10.1007/s00425-018-2847-4
43. Wang Y., Yu H., Tian C. et al. Transcriptome association identifies regulators of wheat spike architecture // *Plant Physiol.* 2017. V. 175. October. P. pp.00694.2017. doi 10.1104/pp.17.00694
44. Li X., Qian Q., Fu Z. et al. Control of tillering in rice // *Nature.* 2003. V. 422. № 6932. P. 618–621. doi 10.1038/nature01518
45. Zhang B., Liu X., Xu W. et al. Novel function of a putative *MOC1* ortholog associated with spikelet number per spike in common wheat // *Sci. Rep.* 2015. V. 5. February. P. 1–13. doi 10.1038/srep12211
46. Takeda T., Suwa Y., Suzuki M. et al. The *OsTBI* gene negatively regulates lateral branching in rice // *Plant J.* 2003. V. 33. № 3. P. 513–520. doi 10.1046/j.1365-313X.2003.01648.x
47. Dixon L.E., Greenwood J.R., Bencivenga S. et al. *TEOSINTE BRANCHED1* regulates inflorescence architecture and development in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Plant Cell.* 2018. V. 30. March. P. tpc.00961.2017. doi 10.1105/tpc.17.00961
48. Ramsay L., Comadran J., Druka A. et al. *INTERMEDIUM-C*, a modifier of lateral spikelet fertility in barley, is an ortholog of the maize domestication gene *TEOSINTE BRANCHED 1* // *Nat. Genet.* 2011. V. 43. № 2. P. 169–172. doi 10.1038/ng.745
49. Tong H., Jin Y., Liu W. et al. *DWARF* and *LOW-TILLERING*, a new member of the GRAS family, plays positive roles in brassinosteroid signaling in rice // *Plant J.* 2009. V. 58. № 5. P. 803–816. doi 10.1111/j.1365-313X.2009.03825.x
50. Thomas S.G. Novel *Rht-1* dwarfing genes: Tools for wheat breeding and dissecting the function of della proteins // *J. Exp. Bot.* 2017. V. 68. № 3. P. 354–358. doi 10.1093/jxb/erw509
51. Huang Y., Zhao S., Fu Y. et al. Variation in the regulatory region of *FZP* causes increases in secondary inflorescence branching and grain yield in rice domestication // *Plant J.* 2018. doi 10.1111/tpj.14062
52. Dobrovolskaya O., Pont C., Sibout R. et al. *FRIZZY PANICLE* drives supernumerary spikelets in bread wheat // *Plant Physiol.* 2015. V. 167. № 1. P. 189–199. doi 10.1104/pp.114.250043
53. Dobrovolskaya O.B., Amagai Y., Popova K.I. et al. Genes *WHEAT FRIZZY PANICLE* and *SHAM RAMIFICATION 2* independently regulate differentiation of floral meristems in wheat // *BMC Plant Biol.* 2017. V. 17. Suppl. 2. P. 252. doi 10.1186/s12870-017-1191-3
54. Kobayashi K., Maekawa M., Miyao A. et al. *PANICLE PHYTOMER2 (PAP2)*, encoding a SEPALLATA subfamily MADS-box protein, positively controls spikelet meristem identity in rice // *Plant Cell Physiol.* 2010. V. 51. № 1. P. 47–57. doi 10.1093/pcp/pcp166
55. Appels R., Eversole K., Feuillet C. et al. Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome // *Science.* 2018. V. 361. № 6403. P. eaar7191. doi 10.1126/science.aar7191
56. Jia J., Zhao S., Kong X. et al. *Aegilops tauschii* draft genome sequence reveals a gene repertoire for wheat adaptation // *Nature.* 2013. V. 496. № 7443. P. 91–95. doi 10.1038/nature12028
57. Marino R., Volante A., Brandolini A., Heun M. A high-resolution einkorn (*Triticum monococcum* L.) linkage map involving wild, domesticated and feral einkorn

- genotypes // *Plant Breed.* 2018. V. 137. № 5. P. 682–690. doi 10.1111/pbr.12637
58. *Gil-Humanes J., Wang Y., Liang Z. et al.* High-efficiency gene targeting in hexaploid wheat using DNA replicons and CRISPR/Cas9 // *Plant J.* 2017. V. 89. № 6. P. 1251–1262. doi 10.1111/tpj.13446
59. *Liang Z., Chen K., Li T. et al.* Efficient DNA-free genome editing of bread wheat using CRISPR/Cas9 ribonucleoprotein complexes // *Nat. Commun.* 2017. V. 8. P. 14261. doi 10.1038/ncomms14261
60. *Sánchez-León S., Gil-Humanes J., Ozuna C. V. et al.* Low-gluten, nontransgenic wheat engineered with CRISPR/Cas9 // *Plant Biotechnol. J.* 2018. V. 16. № 4. P. 902–910. doi 10.1111/pbi.12837
61. *Генаев М.А., Комышев Е.Г., Фу Хао и др.* SpikeDroidDB – информационная система для аннотации морфометрических характеристик колоса пшеницы // *Вавилов. журн. генет и селек.* 2018. Т. 22. № 1. С. 132–140.

Homology of Genes Controlling Vegetative and Generative Organs Architectonics in Barley and Rice, and Their Application for Wheat Biodiversity Expansion and Breeding

K. V. Ustyantsev^{a, *} and N. P. Goncharov^a

^a*Federal Research Center, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630090 Russia*

**e-mail: ustyantsev@bionet.nsc.ru*

Currently developing strategies for effectively expanding the diversity of cultivated plant species and production of a promising breeding material are based on extensive use of previously unclaimed traits and properties. Especially, this applies for traits connected with variation in “standard” architecture of vegetative and generative plant organs as well as genes underlying penetrance of the phenotype. Such an approach to produce high-adaptive and stress-resistant new generation of commercial cultivars utilizing broader genetic variability and diversification of cultivars is especially attractive for ensuring food security of the country. At the same time, in prebreeding of more molecularly and genetically well-studied cereals than wheat other genes controlling their specific architecture are used. In this review, as one of the promising ways, application of information on architecture of well-studied cereals widely cultivated in the Old World such as rice, barley and other model objects, including model genetic object *Arabidopsis*, and search for homologous genes in wheat species with potential of their transfer by modern molecular biological methods is being considered. The analysis of this information allowed to identify homologous (orthologous) architecture genes described in barley and rice which are valuable and promising to change the standard plant architectonics of widely cultivated wheat species.

Keywords: plant architectonics, gene homology, rice, barley, wheat.