

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ГЕНОВ, ИНДУЦИРУЮЩИХ И СУПРЕССИРУЮЩИХ ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКУЮ МУЖСКУЮ СТЕРИЛЬНОСТЬ У РАСТЕНИЙ

© 2020 г. И. Н. Анисимова*

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений
им. Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, 190000 Россия

*e-mail: irina_anisimova@inbox.ru

Поступила в редакцию 04.05.2020 г.

После доработки 14.06.2020 г.

Принята к публикации 17.06.2020 г.

Цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС) присуща всем высшим растениям; она встречается в природных популяциях либо возникает при отдаленной (половой и соматической) гибридизации. Признаки ЦМС и восстановления фертильности – важные факторы видообразования, а также одни из наиболее значимых для гибридной селекции. В обзоре рассмотрены особенности структурно-функциональной организации ассоциированных с ЦМС генов митохондрий у форм с разными типами стерилизующих цитоплазм. Обсуждается природа ядерных *PPR*-генов как наиболее вероятных кандидатов, связанных с признаком восстановления фертильности пыльцы; приведены примеры “нетипичных” генов *Rf*, обнаруженных у некоторых видов. Исследование различных по происхождению генетических систем ЦМС-*Rf* выявило параллелизм в изменчивости генов, ответственных за проявление признаков ЦМС и восстановление фертильности пыльцы у растений.

Ключевые слова: цитоплазмон, митохондрии, ядро, гены, *orf*, *RFL-PPR*, изменчивость.

DOI: 10.31857/S0016675820110028

Цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС) – широко распространенный у растений феномен, заключающийся в наследуемой по материнской линии неспособности растения продуцировать нормальную фертильную пыльцу в результате нарушений микроспорогенеза. Фенотипически ЦМС может проявляться в формировании abortивной (нефункциональной) пыльцы при нормально развитых пыльниках, аномалиях пыльников, а также изменениях морфологии цветка. Единичные описания стерильных форм растений встречались в ботанической литературе еще в начале XX в. Английские генетики У. Бэтсон и А. Гэйднер в 1921 г. первыми описали стерильность у льна [1]. Однако впервые возможность передачи этого признака по материнской линии была доказана в экспериментах на кукурузе американским генетиком Маркусом Роудсом [2]. Необходимо отметить, что независимо от американского исследователя цитоплазматическая мужская стерильность у кукурузы была открыта сотрудником отдела генетики ВИР М.И. Хаджиновым [3].

Первые успехи гибридной селекции были продемонстрированы на кукурузе, начиная с 1950-х гг., впоследствии ЦМС получила широкое использо-

вание в селекции других сельскохозяйственных культур (сорго, риса, подсолнечника, овощных крестоцветных и масличного рапса). Гибридная селекция стала частью “зеленой революции”. Она значительно расширила возможности использования в растениеводстве такого важного биологического явления как гетерозис и стимулировала многочисленные исследования в области генетики, физиологии, цитологии, биотехнологии культурных растений, в том числе и связанные с изучением сопряженных с ЦМС признаков. В настоящем обзоре сделана попытка рассмотреть современные данные о цитоплазматической мужской стерильности у культурных растений в свете выявленных Н.И. Вавиловым закономерностей о параллелизме изменчивости гомологичных признаков у видов и родов растений.

ПРИЗНАК ЦМС У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

ЦМС документирована у представителей различных двудольных и однодольных растений, в том числе у культурных видов, относящихся к семействам Poaceae Barnhart (*Oryza sativa* L., *Secale cereale* L., *Sorghum bicolor* (L.) Moench, *Triticum aestivum* L., *Zea mays* L.), Fabaceae Lindl. (*Glycine max* (L.)

Merr., *Phaseolis vulgaris* L., *Trifolium pratense* L., *Vicia faba* L.), Compositae Giseke (*Helianthus annuus* L.), Apiaceae Lindl. (*Daucus carota* L.), Brassicaceae Burnett (*Brassica napus* L., *B. oleracea* L., *B. juncea* (L.) Czern.), Chenopodiaceae Vent. (*B. vulgaris* L.), Solanaceae Juss. (*Capsicum annuum* L., *Nicotiana tabacum* L., *Petunia* × *hybrida* hort. ex Vilm., *Solanum tuberosum* L.), Liliaceae Juss. (*Allium cepa* L.), Linaceae DC. ex Perleb (*Linum usitatissimum* L.), Malvaceae Juss. (*Gossypium hirsutum* L., *G. barnbadense* L.) и многим другим. В литературе имеются сообщения о растениях с ЦМС у представителей семейства Rosaceae Juss., например у *Fragaria vesca* L., персика, миндаля, абрикоса японского, груши [4]. Точное число видов, у которых обнаружен признак цитоплазматической мужской стерильности, определить сложно; согласно литературным данным, формы с ЦМС встречаются у более 150 видов, относящихся к 46 родам и 20 семействам [5, 6].

Растения с цитоплазматической мужской стерильностью могут появляться в популяциях спонтанно (так называемая гомоплазматическая или аутоплазматическая ЦМС) либо при отдаленной (межвидовой, межродовой) гибридизации (аллоплазматическая ЦМС) [7, 8]. Аллоплазматическая ЦМС может возникать и при внутривидовых скрещиваниях, например в результате гибридизации представителей разных рас (подвидов). Такое происхождение имеют индуцирующие стерильность цитоплазмы у сорго, например ЦМС А1 (milo), возникшая в результате гибридизации сорта майло с кафрским сорго [9]. Число типов (источников) ЦМС у отдельных видов довольно велико. Так, у овощных крестоцветных (Brassicaceae) известно около 30 различных источников ЦМС, у рапса – более 10, у подсолнечника – около 70 [10–12]. В литературе описаны многочисленные источники аллоплазматической ЦМС, которые были получены искусственно на основе половой или соматической (слияния протопластов) гибридизации. Такие эксперименты проводились с целью расширения генетического разнообразия линий для использования при создании гибридов. Так, например, большинство получивших использование в селекции источников ЦМС у подсолнечника, в том числе открытая французским исследователем П. Леклерком ЦМС РЕТ1-типа, а также практически все источники генов восстановления фертильности пыльцы (*Rf*) были получены в результате гибридизации культурного подсолнечника *Helianthus annuus* с многолетними и однолетними видами рода *Helianthus* L. [10, 13, 14]. С помощью соматической гибридизации получены аллоплазматические стерильные формы табака [15], рапса [16, 17] и других растений. Иногда для получения новых источников ЦМС в гибридизацию вовлекались три вида разного геномного состава [18]. Аутоплазматические источники ЦМС описаны как у самоопыляющихся (Вого II и

НЛ риса), так и у перекрестноопыляемых (Папра ржи, Owen сахарной свеклы) растений, а также у факультативных самоопылителей (pap, pol и str рапса). Они возникли спонтанно в популяциях либо были выделены в потомствах внутривидовых скрещиваний (см. табл. 1). ЦМС аутоплазматического типа возникает довольно редко, так как для реализации этого признака необходимо объединение в одном генотипе генов стерильности и нефункционального ядерного гена восстановления фертильности. Ряд источников ЦМС широко используется в селекции (как, например, цитоплазмы Вого II и НЛ риса и Owen сахарной свеклы), другие – послужили моделями для изучения этого признака, некоторые (например, у льна [19]) к настоящему времени уже утрачены.

Все разнообразие типов ЦМС у большого числа видов и родов цветковых растений М.Л.Н. Kaul [5] предложил классифицировать на три группы, различающиеся по фенотипическому проявлению и механизмам развития: структурную, спорогенную и функциональную. При структурной ЦМС отмечаются отсутствие пыльников или нарушения их развития, а также структурные аномалии, в частности гомеозисные превращения в стигмоидные, петалоидные (ЦМС hau у горчицы сарептской) или карпелоидные (у моркови) структуры, нарушения развития и дифференциации андротеция [11, 20]. У растений наиболее распространена (в 60% случаев) спорогенная ЦМС, причины которой связаны с отсутствием мейоза и аномалиями микроспорогенеза. При спорогенной ЦМС пыльники недоразвиты, пыльца в них отсутствует либо стерильна. У двудольных растений спорогенная ЦМС встречается значительно чаще, чем у однодольных. В ряде случаев (например, у картофеля) на фоне стерильной цитоплазмы наблюдается функциональная стерильность, при которой образуется не способная к прорастанию пыльца [21].

В зависимости от характера наследования и функционирования генов восстановления фертильности выделяют спорофитный и гаметофитный контроль. У большинства видов контроль спорофитный, ген-восстановитель функционирует в тканях пыльника, поэтому все пыльцевые зерна гетерозиготного растения функциональны, независимо от их генотипа (наличия функционального или нефункционального аллеля *Rf*), а в F₂ от скрещивания линии ЦМС с линией-восстановителем, несущей ген *Rf*, наблюдается расщепление на фертильные и стерильные растения. При гаметофитном контроле гены-восстановители функционируют в мужских гаметах, поэтому функциональны лишь пыльцевые зерна, несущие доминантный (функциональный) аллель, а все потомство F₂ и гибридов от анализирующих скрещиваний – фертильно. Спорофитный контроль встречается гораздо чаще, чем гаметофитный, например у ку-

курузы с цитоплазмой S-типа, у сорта индийского риса Chinsurah с цитоплазмой Vого II, у лука и сахарной свеклы. Недавно полученные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что подразделение на спорофитный и гаметофитный контроль в некоторой степени условно. Так, в семьях F₂ и BC₁, полученных от скрещиваний линий сорго на основе ЦМС АЗ с линиями, которые были созданы на основе линии IS1112С, несущей гаметофитные восстановители фертильности *Rf3* и *Rf4*, наблюдали появление стерильных растений. С точки зрения авторов, этот факт весьма интересен, поскольку обычно считается, что гаметофитный и спорофитный контроли осуществляются разными генетическими системами [22].

У форм с аллоплазматической ЦМС, возникшей в результате межвидовой гибридизации (например, подсолнечника), признак проявляется в различных условиях среды, как правило, стабильно [23]. В то же время у форм как с аутоплазматической, так и с аллоплазматической ЦМС возможна нестабильность проявления признака — при изменении температур, влагообеспеченности [24, 25]. С одной стороны, эта особенность материнских линий нежелательна для селекции, поскольку может приводить к завязыванию семян при самоопылении; с другой, — при контролируемых условиях может быть использована для поддержания материнских линий, позволяя вести гибридную селекцию не на трехлинейной, а на двухлинейной основе (без использования линий-закрепителей стерильности).

ГЕНЫ, ИНДУЦИРУЮЩИЕ ЦМС

Согласно M.L.N. Kaul [5], цитоплазматическая мужская стерильность — это одна из трех различающихся по генетической основе форм мужской стерильности (МС): генной МС (обусловлена мутациями только ядерных генов, преимущественно рецессивными), цитоплазматической (обусловлена мутациями генов органелл) и генной цитоплазматической, которая реализуется при определенных сочетаниях химерных митохондриальных генов и аллельных вариантов ядерных генов, называемых генами восстановления фертильности пыльцы (*Rf*). В современной литературе под ЦМС подразумевается именно последний тип мужской стерильности. ЦМС является следствием конфликта между ядерным и органелльным геномами и, следовательно, этот признак может служить эффективной моделью для изучения генетических и молекулярных механизмов ядерно-цитоплазматических взаимоотношений [26–28].

В современной литературе ЦМС рассматривается также и как один из основных факторов видообразования у растений. Химерные митохондриальные гены, обуславливающие мужскую стерильность, а также семейство ядерных

PPR-генов, к которым относятся большинство восстановителей фертильности, являются основными среди идентифицированных на сегодняшний день генов-кандидатов, связанных с признаком видообразования у растений. Именно они обеспечивают репродуктивную изоляцию либо закрепление новых вариантов митохондриальных геномов в популяциях [29].

Число работ, посвященных различным аспектам феномена ЦМС, чрезвычайно велико, о чем свидетельствуют регулярно появляющиеся в литературе обзоры, содержащие новейшую информацию [6, 20, 30, 31 и др.].

К настоящему времени ассоциированные с признаком ЦМС митохондриальные гены выявлены и охарактеризованы у значительного числа видов. В значительной мере эти исследования были обусловлены необходимостью разработки молекулярных маркеров для дифференциации различных источников стерильной цитоплазмы, как, например, у овощных крестоцветных, где в селекции используется большое число источников стерильной цитоплазмы. Традиционный генетический анализ для определения типа цитоплазмы стерильной линии весьма трудоемок, поскольку требует постановки специальных скрещиваний и привлечения большого числа линий-восстановителей [32]. В работах по идентификации генов ЦМС широко использовались методы сравнительного рестрикционного анализа митохондриальной ДНК носителей фертильной и стерильной цитоплазм, а для их идентификации — блот-гибридизация по Саузерну, анализ транскриптов с последующим клонированием и секвенированием дифференциально экспрессирующихся митохондриальных генов. Результаты многочисленных исследований с применением метода рестрикционного анализа, выполненных на большом числе моделей, позволили выявить различия в структурной организации митохондриальной ДНК у носителей стерильных и фертильных цитоплазм — африканского просо [33], сорго [34], бобов [35] и ряда других растений. Кроме того, были предприняты первые и весьма успешные попытки сравнительного анализа митохондриальных ДНК различных по происхождению источников стерильности. Так, в работе [36] продемонстрированы особенности структурных отличий митохондриальных геномов различных источников стерильных цитоплазм у подсолнечника. Авторы проанализировали встречаемость митохондриальных генов *orfH522*, *orfH708* и *orfH873*, а также оценили характер экспрессии ряда митохондриальных белков. В этой работе впервые было показано, что митохондриальные геномы носителей 28 типов стерильных цитоплазм подсолнечника принадлежат к нескольким группам. В частности, линии одной из выделенных групп имели в митохондриальной ДНК инверсию размером 5 тпн, типич-

ную для района, свойственного геному носителей цитоплазмы РЕТ1. Кроме того, у семи источников была обнаружена экспрессия новых белков, свойственных одновременно нескольким типам стерильной цитоплазмы.

В дальнейшем с привлечением методов секвенирования нового поколения были секвенированы митохондриальные геномы ряда растений: кукурузы [37], голубинового гороха [38], сарептской горчицы [39], каучукового дерева [40], хлопчатника [41], подсолнечника [42, 43], перца [44], редиса [45], табака [46], которые позволили идентифицировать весь спектр геномных вариаций у носителей фертильных и стерильных цитоплазм, а также выявить возможных кандидатов на роль ЦМС-индуцирующих генов.

Результаты многочисленных исследований показали, что, несмотря на разнообразие стерильных цитоплазм по их происхождению (естественная или индуцированная в результате скрещиваний), а также различное таксономическое положение видов, ассоциированные с ЦМС митохондриальные гены характеризуются рядом сходных особенностей. Они возникают в результате рекомбинаций митохондриального генома, которые приводят к образованию новых химерных последовательностей, частичных или орфанных ORF, а также к нарушениям в ориентации последовательностей генов и промоторов [47]. Часто химерные ЦМС-гены ко-транскрибируются вместе с функциональными генами митохондрий [20]. Например, у рапса митохондриальный ген *orf222*, ассоциированный с ЦМС пар, ко-транскрибируется вместе с экзоном транс-сплайсируемого гена *nad5c* и короткой рамкой считывания *orf139* [48]. Ассоциированный с ЦМС *rol*-типа *Brassica napus* район митохондриального генома *orf224/atp6* содержит химерный ген *orf224*, который ко-транскрибируется вместе с геном *atp6*, кодирующим субъединицы комплекса V АТФ-синтазы [49]. ЦМС-гены различных источников, особенно в пределах таксономически близких видов могут содержать гомологичные участки. Так, митохондриальный ген *orf107*, характерный для носителей стерильной цитоплазмы Вого II риса, содержит небольшой участок гена *atp6* и неизвестную последовательность; его С-концевой участок гомологичен С-концевому району митохондриального гена *orf107* сорго, специфичного для цитоплазмы А3, а N-конец гомологичен митохондриальному гену *cox1* [50]. Ген *atp6-orfH79*, характерный для цитоплазмы HONGLIAN-типа, гомологичен гену *orf79* Вого II, но содержит межцистронный участок из 6 пн между *H-atp6* и *orfH79* [51]. В то же время ген *WA352c*, характерный для цитоплазмы WA риса аллоплазматического типа, уникален и не имеет сходства ни с одним из известных митохондриальных или ядерных белков [52].

Продукты генов ЦМС затрагивают компоненты дыхательной цепи митохондрий: NADH-дегидрогеназного комплекса (I), цитохромоксидазы (комплекс IV), а также комплекса V (субъединицы F₀F₁ АТФ-синтазы) и другие [47]. Опосредованное эффектами ЦМС-генов снижение уровня АТФ-синтазы в клетках может сопровождаться накоплением реактивных форм кислорода, что играет определяющую роль в нарушениях микроспорогенеза [53]. Иной механизм действия стерилизующих генов характерен для митохондриального ЦМС-гена *pcf* (*petunia CMS-associated fused*) петунии, включающего последовательности *atp9*, *coxII*, а также уникальную неидентифицированную рамку считывания *urfS*, которая кодирует белок с молекулярной массой 25 кДа. Этот белок ассоциирован с мембранами митохондрий. Районы, кодируемые участками генов *atp9* и *coxII*, обнаружены у предшественника 43 кДа. Предполагается, что они выполняют определенную сигнальную роль, обеспечивая транспорт белкового продукта к местам локализации [54]. Белок URFT13 – продукт гена *T-urf13*, ответственный за индукцию стерильности у кукурузы с Техасским (Т-) типом ЦМС, также локализован на внутренней мембране митохондрий. Этот белок обуславливает крайнюю чувствительность к возбудителю южного гельминтоспориоза расе Т *Helminthosporium maydis* Y. Nisik. & C. Miyake, действуя как лиганд-зависимый рецептор, взаимодействие которого с Т-токсином, продуцируемым патогеном, приводит к образованию пор в митохондриальной мембране [55]. Генетические механизмы, лежащие в основе феномена цитоплазматической мужской стерильности, пока еще не выяснены и в этом плане, безусловно, наиболее перспективны методы транскриптомики и метаболомики.

Многочисленные исследования позволили идентифицировать гены-кандидаты для признака ЦМС у самых разных видов растений. Однако механизмы возникновения и эволюционные изменения таких генов до сих пор мало изучены. Наиболее интересны в этом плане результаты исследования по реконструкции путей эволюции митохондриального гена *WA352c*, обуславливающего ЦМС WA (Wild Abortive)-типа у риса [56]. Стерильность WA-типа у риса связана с экспрессией гена *WA352c*, продукт которого взаимодействует с высококонсервативным митохондриальным белком-эффектором COX11, что приводит к преждевременной программируемой клеточной смерти в тапетуме пыльника и формированию дефектной пыльцы [52]. Проанализировав 11 митохондриальных рекомбинантных структур у более 800 представителей рода *Oryza*, авторы пришли к выводу, что все они возникли в результате множественных перестроек консервативных последовательностей митохондриального генома дикого вида *Oryza rufipogon* Griff. в сочетании с изменения-

Таблица 1. Примеры идентифицированных на молекулярном уровне генов ЦМС и *Rf*

Вид	Тип ЦМС (происхождение)	Митохондриальный ген	Ядерный ген <i>Rf</i>	Ссылки
<i>Oryza sativa</i> L.	Boro II (аут)	<i>orf79</i>	<i>Rf1a, Rf1b</i>	[58]
	Honglian (алло) цитоплазма <i>O. rufipogon</i> , ядро <i>O. sativa</i> ssp. <i>indica</i>	<i>atp6-orfH79</i>	<i>Rf5, Rf6</i>	[59]
	CMS-WA (алло) цитоплазма <i>O. rufipogon</i> , ядро <i>O. sativa</i> ssp. <i>indica</i>	<i>WA352c</i>	<i>Rf3, Rf4</i>	[56, 60]
<i>Zea mays</i> L.	S (аут)	<i>orf355-orf77</i>	<i>Rf3</i>	[37, 61]
	T (аут)	<i>T-urf13</i>	<i>Rf1, Rf2</i>	[62, 63]
<i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench	A1 (алло)	Не известен	<i>Rf1, Rf2</i>	[64, 65]
<i>Brassica napus</i> L.	pol (аут)	<i>orf224/atp6</i>	<i>Rfp</i>	[49, 66]
	пар (аут)	<i>orf222</i>	<i>Rfn</i>	[11, 48]
	Ogu (алло)	<i>orf138</i>	<i>Rfo</i>	[67, 68]
<i>Beta vulgaris</i> L.	Owen (аут)	<i>Satp6pre</i>	<i>Rf1 (bvORF20)</i>	[69, 70]

Примечание. аут – аутоплазматическая, алло – аллоплазматическая.

ми субстехиометрии и нуклеотидной изменчивостью. Согласно предложенной модели, основными механизмами эволюции генов ЦМС являются “множественные рекомбинации/образование протогена/функционализация” [56]. Данная гипотеза предполагает, что митохондриальные гены-кандидаты, ассоциированные с ЦМС, существуют в популяциях видов растений постоянно, а реализация этого признака имеет место в результате нарушения связи между продуктами их экспрессии и ядерными генами восстановления фертильности за счет мутаций последних (в случае аутоплазматической ЦМС) либо несовместимых сочетаний генов ЦМС и генов восстановления фертильности пыльцы, полученных от донора ядра (при аллоплазматической ЦМС). Это согласуется и с мнением других авторов, исследовавших процессы видообразования и эволюционной изменчивости генов *Rf* [29, 57]. Примеры идентифицированных генов ЦМС и *Rf* приведены в табл. 1.

ГЕНЫ, СУПРЕССИРУЮЩИЕ ФЕНОТИП ЦМС

Признак ЦМС может быть супрессирован при введении в генотип функциональных аллелей генов восстановления фертильности пыльцы (*Rf*). Генетический контроль признака восстановления фертильности пыльцы для отдельных источников достаточно хорошо изучен, а гены *Rf* локализованы на генетической карте. Во многих системах ЦМС этот признак контролируется одним или двумя генами: например, у подсолнечника с цитоплазмой PET1 [10], у *Brassica napus* с цитоплазмами

пар и pol [48, 66], ржи с цитоплазмой G (Gulsow) [71], кукурузы с цитоплазмами S и T [62, 72], риса с цитоплазмой Boro II [58]. Методом классического генетического анализа показано, что локусы *Rf* могут характеризоваться множественным аллелизмом и, очевидно, имеют сложную структуру [72].

В большинстве случаев гены восстановления фертильности для форм с аутоплазматическими и с аллоплазматическими ЦМС, полученными на основе близких видов, распространены в генофонде довольно широко. В случае аллоплазматических ЦМС, полученных в результате межвидовых скрещиваний, поиск надежных источников генов *Rf* представляет непростую задачу. В работе [60] методом гибринологического анализа проведен поиск генов восстановления фертильности для ЦМС Honglian и WA-типов среди 37 образцов восьми А-геномных видов рода *Oryza*. Авторы обнаружили широкое распространение генов *Rf* среди А-геномных видов рода и вероятное происхождение из комплекса *Oryza rufipogon/Oryza nivara*.

На молекулярном уровне идентифицировано лишь небольшое число генов, супрессирующих фенотип ЦМС. Так, с использованием метода позиционного клонирования изолированы гены *Rf* отдельных однодольных и двудольных растений: петунии, риса, кукурузы, рапса [48, 58, 66, 73]. Их продукты относятся к обширному классу PPR-белков, характеризующихся присутствием канонических тандемных повторов из 35 вырожденных аминокислотных остатков. В геномах высших растений обнаружены сотни копий PPR-генов, тогда

как у животных и грибов их число невелико (как правило, не более 10) [74–76]. Продукты *PPR*-генов относятся к нескольким типам, главными у цветковых растений являются белки *P* и *PLS*, различающиеся структурой *PPR*-мотивов и функциями. *PPR*-белки *P*-типа содержат только канонические *P*-мотивы, тогда как белки, относящиеся к классу *PLS*, содержат характерные триплеты из мотивов *P*, *L* (35 или 36 аминокислот) и *S* (31 аминокислота), изредка перемежающихся с дополнительными *S*-мотивами. Большинство *PPR*-белков *PLS*-типа обладают *C*-концевыми доменами *E* или *DYW*. *PPR*-белки участвуют в процессинге, сплайсинге, редактировании и деградации оргanelльных РНК, обеспечивают их стабильность. Они также регулируют процессы трансляции и могут изменять профиль экспрессии ассоциированных с ЦМС митохондриальных генов [77, 78]. *PPR*-гены, продукты которых обладают функцией восстановления фертильности, выделены в отдельное подсемейство *RFL-PPR* (*Restoration of Fertility Like-PPR*) [79]. Отличительными чертами этой группы генов являются исключительно высокая изменчивость, преобладание несинонимических замен над синонимическими, а также кластерная организация в геномах. Большинство охарактеризованных к настоящему времени продуктов *RFL-PPR*-генов относятся к белкам *P*-типа. В процессе эволюции *RFL-PPR*-генов наиболее часто действию положительного отбора подвергаются аминокислоты, расположенные в 1-й, 3-й и 6-й позициях *PPR*-мотива [79]. Эти остатки значимы для формирования связывающейся с лигандом (РНК) структуры белка и играют важную роль в функции восстановления фертильности. *RFL-PPR*-гены известны у различных видов, однако механизмы их действия до сих пор остаются неизученными. Кодируемые *RFL-PPR*-генами белки имеют *N*-концевые сигнальные последовательности, обеспечивающие их транспорт в митохондрии. В отличие от высококонсервативных *PPR*-генов, не обладающих функцией восстановления фертильности, подсемейство *RFL-PPR* характеризуется высокой мобильностью (способностью к перемещению из одной позиции генома в другую). Полагают, что отдельные аминокислотные остатки продуктов *RFL-PPR*-генов подвергаются быстрым изменениям под давлением отбора, обеспечивая устойчивость системы восстановления фертильности к вновь возникающим в популяциях изменениям геномов митохондрий [80].

При сравнении последовательностей *PPR*-генов одного организма отмечают существенные различия между предполагаемыми *RFL-PPR* и генами, не имеющими функции восстановления фертильности. В то же время *RFL-PPR*-последовательности представителей разных родов одного семейства (например, у пасленовых) демонстрируют значительное сходство [81]. Для видов с се-

квенированным геномом возможна идентификация последовательностей предполагаемых генов *Rf* путем полногеномного поиска последовательностей, гомологичных уже охарактеризованному геному восстановления фертильности близких таксонов либо ортологов в геноме арабидопсиса. С использованием данного подхода идентифицированы гомологи *RFL-PPR*-генов хлопчатника [82], ячменя [83], картофеля [81].

Поскольку у большинства растений продуктами генов *Rf*, вероятнее всего, являются *PPR*-белки, наиболее оптимальный путь поиска генов-кандидатов – это идентификация в геноме последовательностей *RFL-PPR*-генов. Однако помимо типичных *PPR-Rf* генов у некоторых видов были идентифицированы необычные продукты локусов *Rf*: глицин-богатый белок риса (ген *Rf2* [84]), митохондриальный фактор терминации транскрипции *mTERF* (ген *msm1* ячменя [85] и *Rfp3* ржи [86]), протеиназа *OMA1*, свойственная дрожжевым клеткам (ген *bvORF20* сахарной свеклы [70]), альдегиддегидрогеназа (ген *Rf2* кукурузы [63]), транскрипционный фактор *bHLH* (ген *Rf4* кукурузы [87]) и ацилпереносящий белок (ген *Rf17* риса [88]).

Необычный механизм действия характерен для генов-восстановителей фертильности пыльцы фасоли. В гетероплазматической популяции митохондрий ЦМС-форм фасоли обыкновенной *Phaseolus vulgaris* присутствует уникальная автономная транскрипционно активная последовательность *pvc-orf239*. Она может утрачиваться спонтанно (реверсия к фертильности) либо в результате эффектов ядерного гена *Fr*, который вызывает селективную элиминацию митохондрий *pvc⁺* из развивающихся мегаспор и обуславливает стабильное восстановление фертильности в последующих поколениях. Еще один ядерный ген, *Fr2*, супрессирует экспрессию последовательности *pvc-orf239*, а также подавляет работу гена *Fr*: в его присутствии элиминация последовательности *pvc-orf239* не происходит [89–91].

Функция классических представителей генов *Rf* связана с процессингом транскриптов генов ЦМС, снижением уровня их трансляции, деградацией токсических белков. В то же время роль “нетипичных” генов *Rf*, пока описанных лишь у единичных растений, во многом остается непонятной. Согласно [92], эти гены, по всей видимости, не являются исключением: их можно рассматривать как вероятных участников еще неизвестных процессов, вовлеченных во взаимодействие продуктов ядерных и митохондриальных геномов. В этой связи следует обратить внимание на до сих пор невыясненную роль гена-кандидата *Rf2* кукурузы, кодирующего митохондриальную альдегиддегидрогеназу [63]. Его эффект проявляется в присутствии другого гена – *Rf1*, кодирующего *PPR*-белок и, возможно, заключается в детокси-

кации токсического альдегида, накапливающегося в результате активности гена ЦМС и губительно влияющего на развитие мужского гаметофита. Гены *Rf1* и *Rf2* локализованы соответственно на хромосомах 3 и 9 генома кукурузы и их продукты вызывают деградацию токсического белка, кодируемого митохондриальным геном *T-urf13* [62]. Интересно, что в работе [93] последовательность гена альдегиддегидрогеназы была выявлена в кластере последовательностей сложного локуса *Rf1* подсолнечника. Методом GWAS-анализа авторы идентифицировали в обширном районе хромосомы 13 подсолнечника (7.72 млн пн) 21 ген-кандидат, из которых 20 генов принадлежали семейству PPR и один был аннотирован как ген альдегиддегидрогеназы. Сложная структура локуса *Rf1* подсолнечника, включающего несколько генов-кандидатов, продемонстрирована также в недавно опубликованных работах [94, 95]. Как показали эти первые исследования, небольшое число идентифицированных генов-кандидатов *Rf* объясняется сложной структурой их локусов. По-видимому, по этой причине попытки позиционного клонирования отдельных генов *Rf* у различных растений были безуспешными. Следует также отметить, что такие локусы могут включать гены *Rf* для разных типов ЦМС, т.е. имеющие в митохондриальном геноме разные мишени, как в случае с генами *Rfn* и *Rfp*, восстанавливающими фертильность при ЦМС пар- и rol-типов у рапса [66]. По результатам гибридологического анализа гены *Rfn* и *Rfp* наследуются как аллельные варианты, но фактически представляют разные гаплотипы, каждый со своей функцией: ген *Rfn* не восстанавливает фертильность при ЦМС rol, а ген *Rfp* соответственно ЦМС пар. Идентификация таких генов возможна только на основе тонкого генетического картирования и ресеквенирования районов генов, в которых они локализованы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Цитоплазматическая мужская стерильность — один из ключевых факторов, связанных с эволюцией растений и видообразованием — присуща всем высшим растениям. В селекции используется лишь ограниченное число носителей этого признака; они были обнаружены в популяциях или при внутривидовых скрещиваниях, а также искусственно получены на основе половой и соматической отдаленной гибридизации. Число форм, обладающих стерилизующей цитоплазмой, варьирует у разных видов культурных растений и в большей степени определяется целесообразностью их использования в практических целях, а также наличием носителей эффективных генов восстановления фертильности, нежели лишь единственно естественными вариациями. Тем не менее данные изучения ограниченного числа генетических моделей,

включающих линии со стерильной и фертильной цитоплазмами и линии, несущие в своих генотипах ядерные гены *Rf*, свидетельствуют о существовании определенного параллелизма в изменчивости ассоциированных с ЦМС митохондриальных генов. За небольшими исключениями, гены ЦМС и ядерные гены *Rf* сходны по структуре и гомологичны у представителей одного или родственных видов. Исследование этих эффективных моделей методами постгеномного анализа позволит раскрыть особенности эволюции ядерно-цитоплазматических взаимодействий у высших растений.

Исследование выполнено в рамках государственного задания ВИР (бюджетный проект № 0662-2019-0006).

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Bateson W., Gairdner A.E. Male-sterility in flax, subject to two types of segregation // J. Genet. 1921. V. 11. P. 269–275.
<https://doi.org/10.1007/BF02983063>
2. Rhoades M.M. Cytoplasmic inheritance of male sterility in *Zea mays* // Science. 1931. V. 73. № 1891. P. 340–341.
<https://doi.org/10.1126/science.73.1891.340>
3. Ригин Б.В. Н.И. Вавилов и основные направления и результаты исследований в отделе генетики ВНИИ растениеводства // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 3/4. С. 525–536.
4. Donoso J.M., Eduardo I., Pican R. et al. High-density mapping suggests cytoplasmic male sterility with two restorer genes in almond × peach progenies // Hort. Res. 2015. V. 2: 15016.
<https://doi.org/10.1038/hortres.2015.16>
5. Kaul M.L.H. Male sterility in higher plants // Monographs on Theoretical and Applied Genetics. Berlin; Heidelberg; N.Y.: Springer, 1988. V. 10. 1005 p.
6. Иванов М.К., Дымищ Г.М. Цитоплазматическая мужская стерильность и восстановление фертильности пыльцы у высших растений // Генетика. 2007. Т. 43. № 4. С. 451–468.
7. Li P., Kang L., Wang A. et al. Development of a fertility restorer for inap CMS (*Isatis indigotica*) *Brassica napus* through genetic introgression of one alien addition // Front. Plant Sci. 2019. V. 10: 257.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00257>
8. Sang S.-F., Mei D.S., Liu J. et al. Organelle genome composition and candidate gene identification for *Nsa* cytoplasmic male sterility in *Brassica napus* // BMC Genomics. 2019. V. 20: 813.
<https://doi.org/10.1186/s12864-019-6187-y>

9. *Stephens J.C., Holland P.F.* Cytoplasmic male sterility for hybrid sorghum seed production // *Agron. J.* 1954. V. 46. P. 20–23.
10. *Гаврилова В.А., Анисимова И.Н.* Генетика культурных растений. Подсолнечник. СПб.: ВИР, 2003. 186 с.
11. *Yamagishi H., Bhat S.R.* Cytoplasmic male sterility in Brassicaceae crops // *Breed. Sci.* 2014. V. 64. P. 38–47. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.64.38>
12. *Seiler G.J., Qi L.L., Marek L.F.* Utilization of sunflower crop wild relatives for cultivated sunflower improvement // *Crop Sci.* 2017. V. 57. № 3. P. 1083–1101. <https://doi.org/10.2135/cropsci2016.10.0856>
13. *Leclercq P.* Une stérilité male cytoplasmic chez le tournesol // *Ann. Amélior. Plant.* 1969. V. 19. № 2. P. 99–106.
14. *Christov M.* Ways of production of new CMS sources in sunflower // *Biotechnol. Biotec. Eq.* 2014. V. 13. № 1. P. 25–32. <https://doi.org/10.1080/13102818.1999.10819013>
15. *Zubko M.K., Zubko E.I., Gleba Yu.Yu.* Self-fertile cybrids *Nicotiana tabacum* (+*Hyoscyamus aureus*) with a nucleo-plastome incompatibility // *Theor. Appl. Genet.* 2002. V. 105. № 6–7. P. 822–828. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-1037-7>
16. *Hu Q., Andersen S., Dixelius C., Hansen L.* Production of fertile intergeneric somatic hybrids between *Brassica napus* and *Sinapis arvensis* for the enrichment of the rapeseed gene pool // *Plant Cell Rep.* 2002. V. 21. № 2. P. 147–152. <https://doi.org/10.1007/s00299-002-0491-7>
17. *Kang L., Li P., Wang A. et al.* A novel cytoplasmic male sterility in *Brassica napus* (inap CMS) with carpelloid stamens via protoplast fusion with Chinese woad // *Front. Plant Sci.* 2017. V. 8: 529. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00529>
18. *Prakash S., Ahuja I., Upreti H.C.* Expression of male sterility in alloplasmic *Brassica juncea* with *Erucastrum canariense* cytoplasm and the development of a fertility restoration system // *Plant Breed.* 2008. V. 120. № 6. P. 479–482. https://doi.org/10.1046/j.1439-0523.2001.00627_x
19. *Пороховинова Е.А.* Генетический контроль восстановления фертильности пыльцы у линий льна (*Linum usitatissimum* L.) с цитоплазматической мужской стерильностью // *Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции.* 2017. Т. 178. Вып. 1. С. 68–81. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2017-1-68-81>
20. *Hanson M.R., Bentolila S.* Interactions of mitochondrial and nuclear genes that affect male gametophyte development // *Plant Cell.* 2004. V. 16. S154–S169. <https://doi.org/10.1105/tpc.015966>
21. *Sanetomo R., Gebhardt C.* Cytoplasmic genome types of European potatoes and their effects on complex agronomic traits // *BMC Plant Biol.* 2015. V. 15: 162. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0545-y>
22. *Эльконин Л.А., Кожемякин В.В., Цветова М.И.* Спорофитный тип восстановления фертильности в ЦМС-индуцирующей цитоплазме сорго типа АЗ и его модификация условиями влагообеспеченности растений // *Вавиловский журн. генетики и селекции.* 2019. V. 23. № 4. P. 412–421. <https://doi.org/10.18699/VJ19.510>
23. *Анисимова И.Н., Алпатьева Н.В., Рожкова В.Т. и др.* Полиморфизм гомологов *RFL-PPR*-генов у линий подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) с различной способностью к супрессии фенотипа цитоплазматической мужской стерильности // *Генетика.* 2014. Т. 50. № 7. С. 814–824. <https://doi.org/10.7868/S0016675814070029>
24. *Fan Z., Tai W., Stefansson B.R.* Influence of temperature on sterility of two cytoplasmic male sterility systems in rape (*Brassica napus* L.) // *Canadian J. Plant Sci.* 1986. V. 66. P. 221–227.
25. *Kozhemyakin V.V., Elkonin L.A., Dahlberg J.A.* Effect of drought stress on male fertility restoration in A3 CMS-inducing cytoplasm of sorghum // *Crop J.* 2017. V. 5. № 4. P. 282–289. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2017.02.003>
26. *Даниленко Н.Г., Давыденко О.Г.* Миры геномов органелл. Минск: Тэхналогія, 2003. 494 с.
27. *Chase C.D.* Cytoplasmic male sterility: A window to the world of plant mitochondrial-nuclear interactions // *Trends Genet.* 2007. V. 23. P. 81–90. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2006.12.004>
28. *Юрина Н.П., Одинцова М.С.* Сигнальные системы митохондрий растений: ретроградная регуляция // *Физиол. растений.* 2010. V. 57. № 1. P. 9–22.
29. *Rieseberg L.H., Blackman B.K.* Speciation genes in plants // *Ann. Bot.* 2010. V. 106. № 3. P. 439–455. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq126>
30. *Schnable P.S., Wise R.P.* The molecular basis of cytoplasmic male sterility and fertility restoration // *Trends Plant Sci.* 1998. V. 3. P. 175–180. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(98\)01235-7](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(98)01235-7)
31. *Saxena K.B., Hingane A.J.* Male sterility systems in major field crops and their potential role in crop improvement // *Plant Biology and Biotechnology* / Eds Bahadur B., Venkat Rajam M., Sahijram L., Krishnamurthy K. New Delhi: Springer, 2015. P. 639–656.
32. *Домблидес Е.А., Домблидес А.С., Заячковская Т.В., Бондарева Л.Л.* Определение типа цитоплазмы у растений семейства Капустные (Brassicaceae Burnett) с помощью ДНК маркеров // *Вавиловский журн. генетики и селекции.* 2015. Т. 19. № 5. С. 529–537. <https://doi.org/10.18699/VJ15.069>
33. *Rajeshwari R., Sivaramkrishnan S., Smith R.L., Subrahmanyam N.C.* RFLP analysis of mitochondrial DNA from cytoplasmic male-sterile lines of pearl millet // *Theor. Appl. Genet.* 1994. V. 88. P. 441–448. <https://doi.org/10.1007/BF00223658>
34. *Sane A.P., Nath P., Sane P.V.* Cytoplasmic male sterility in sorghum: organization and expression of mitochondrial genes in Indian CMS cytoplasm // *J. Genet.* 1996. V. 75. № 2. P. 151–159.
35. *Grill L.K., Garger S.J.* Identification and characterization of double-stranded RNA associated with cytoplasmic male sterility in *Vicia faba* // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 1981. V. 78. № 11. P. 7043–7046.
36. *Horn R., Friedt W.* CMS sources in sunflower: different origin but same mechanism? // *Theor. Appl. Genet.* 1999. V. 98. P. 195–201. <https://doi.org/10.1007/s001220051058>
37. *Allen J.O., Fauron C.M., Minx P. et al.* Comparisons among two fertile and three male-sterile mitochondrial genomes of maize // *Genetics.* 2007. V. 177. P. 1173–1192. <https://doi.org/10.1534/genetics.107.073312>

38. Tuteja R., Saxena R.K., Davila J. et al. Cytoplasmic male sterility-associated chimeric open reading frames identified by mitochondrial genome sequencing of four *Cajanus* genotypes // DNA Res. 2013. V. 20. P. 485–495.
<https://doi.org/10.1093/dnares/dst025>
39. Heng S., Wei C., Jing B. et al. Comparative analysis of mitochondrial genomes between the *hau* cytoplasmic male sterility (CMS) line and its iso-nuclear maintainer line in *Brassica juncea* to reveal the origin of the CMS-associated gene *orf288* // BMC Genomics. 2014. V. 15: 322.
<https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-322>
40. Shearman J.R., Sangsrakru D., Ruang-Areerate P. et al. Assembly and analysis of a male sterile rubber tree mitochondrial genome reveals DNA rearrangement events and a novel transcript // BMC Plant Biol. 2014. V. 14: 45.
<https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-45>
41. Li S., Chen Z., Zhao N. et al. The comparison of four mitochondrial genomes reveals cytoplasmic male sterility candidate genes in cotton // BMC Genomics. 2018. V. 19: 775.
<https://doi.org/10.1186/s12864-018-5122-y>
42. Makarenko M.S., Kornienko I.V., Azarin K. V. et al. Mitochondrial genomes organization in alloplasmic lines of sunflower (*Helianthus annuus* L.) with various types of cytoplasmic male sterility // Peer J. 2018. 6:e5266.
<https://doi.org/10.7717/peerj.5266>
43. Makarenko M.S., Usatov A.V., Tatarinova T.V. et al. Organization features of the mitochondrial genome of sunflower (*Helianthus annuus* L.) with ANN2-type male-sterile cytoplasm // Plants. 2019. V. 8. № 11: 439.
<https://doi.org/10.3390/plants8110439>
44. Wang P., Lu Q., Ai Y. et al. Candidate gene selection for cytoplasmic male sterility in pepper (*Capsicum annuum* L.) through whole mitochondrial genome sequencing // Int. J. Mol. Sci. 2019. V. 20: 578.
<https://doi.org/10.3390/ijms20030578>
45. Wang Y., Wang Q., Hao W. et al. Mitochondrial genome sequencing reveals *orf463a* may induce male sterility in NWB cytoplasm of radish // Genes. 2020. V. 11: 74.
<https://doi.org/10.3390/genes11010074>
46. Wang R., Cai X., Hu S. et al. Comparative analysis of the mitochondrial genomes of *Nicotiana tabacum*: hints toward the key factors closely related to the cytoplasmic male sterility mechanism // Front. Genet. 2020. V. 11: 257.
<https://doi.org/10.3389/fgene.2020.00257>
47. Chen Z., Nan Zhao N., Li S. et al. Plant mitochondrial genome evolution and cytoplasmic male sterility // Crit. Rev. Plant Sci. 2017. V. 36. № 1. P. 55–69.
<https://doi.org/10.1080/07352689.2017.1327762>
48. Liu Z., Dong F., Wang X. et al. A pentatricopeptide repeat protein restores *nap* cytoplasmic male sterility in *Brassica napus* // J. Exp. Bot. 2017. V. 68. P. 4115–4123.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erx239>
49. Singh M., Brown G.G. Characterization of expression of a mitochondrial gene region associated with the *Brassica* 'Polima' CMS: development influences // Curr. Genet. 1993. V. 24. P. 316–322.
<https://doi.org/10.1007/bf00336783>
50. Tang H.V., Pring D.R., Shaw L.C. et al. Transcript processing internal to a mitochondrial open reading frame is correlation with fertility restoration in male-sterile sorghum // Plant J. 1996. V. 10. P. 123–133.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.1996.10010123.x>
51. Zhang H., Li S., Yi P. et al. A Honglian CMS line of rice displays aberrant F0 of F0F1-ATPase // Plant Cell Rep. 2007. V. 26. P. 1065–1071.
<https://doi.org/10.1007/s00299-006-0293-4>
52. Luo D., Xu H., Liu Z. et al. A detrimental mitochondrial-nuclear interaction causes cytoplasmic male sterility in rice // Nat. Genet. 2013. V. 45. P. 573–577.
<https://doi.org/10.1038/ng.2570>
53. Horn R., Gupta K.J., Colombo N. Mitochondrion role in molecular basis of cytoplasmic male sterility // Mitochondrion. 2014. Pt B. P. 198–205.
<https://doi.org/10.1016/j.mito.2014.04.004>
54. Nivison H.T., Sutton C.A., Wilson R.K., Hanson M.R. Sequencing, processing, and localization of the petunia CMS-associated mitochondrial protein // Plant J. 1994. V. 5. № 5. P. 613–623.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-313x.1994.00613.x>
55. Rhoads D.M., Levings C.S., Siedow J.N. URF13, a ligand-gated, pore-forming receptor for T-toxin in the inner membrane of cms-T mitochondria // J. Bioenerg. Biomembr. 1995. V. 27. № 4. P. 437–445.
<https://doi.org/10.1007/BF02110006>
56. Tang H., Zheng X., Li C. Multi-step formation, evolution, and functionalization of new cytoplasmic male sterility genes in the plant mitochondrial genomes // Cell Res. 2017. V. 27. P. 130–146.
<https://doi.org/10.1038/cr.2016.115>
57. Gaborieau L., Brown G.G., Mireau H. The propensity of pentatricopeptide repeat genes to evolve into restorers of cytoplasmic male sterility // Front. Plant Sci. 2016. V. 7: 1816.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01816>
58. Wang Z., Zo Y., Li X. Cytoplasmic male sterility of rice with Boro II cytoplasm is caused by a cytotoxic peptide and is restored by two related PPR motif genes via distinct modes of mRNA silencing // Plant Cell. 2006. V. 18. P. 676–687.
<https://doi.org/10.1105/tpc.105.038240>
59. Huang W., Hu J., Yu C. et al. Two non-allelic nuclear genes restore fertility in a gametophytic pattern and enhance abiotic stress tolerance in the hybrid rice plant // Theor. Appl. Genet. 2012. V. 124. № 5. P. 799–807.
<https://doi.org/10.1007/s00122-011-1755-9>
60. Li S., Yang G., Li S. et al. Distribution of fertility-restorer genes for Wild-abortive and Honglian CMS lines of rice in the AA genome species of genus *Oryza* // Ann. Bot. 2005. V. 96. P. 461–466.
<https://doi.org/10.1093/aob/mci197>
61. Zabala G., Gabay-Laughnan S., Laughnan J.R. The nuclear gene *Rf3* affects the expression of the mitochondrial chimeric sequence R implicated in S-type male sterility in maize // Genetics. 1997. V. 147. № 2. P. 847–860.
62. Wise R.P., Schnable S. Mapping complementary genes in maize: Positioning the *rf1* and *rf2* nuclear-fertility restorer loci of Texas (T) cytoplasm relative to RFLP and visible markers // Theor. Appl. Genet. 1994. V. 88.

- № 6–7. P. 785–795.
<https://doi.org/10.1007/BF01253987>
63. Cui X., Wise R.P., Schnable P.S. The *rf2* nuclear restorer gene of male-sterile T-cytoplasm maize // *Science*. 1996. V. 272. P. 1334–1336.
<https://doi.org/10.1126/science.272.5266.1334>
64. Klein R.R., Klein P.E., Mullet J.E. et al. Fertility restorer locus *Rf1* of sorghum (*Sorghum bicolor* L.) encodes a pentatricopeptide repeat protein not present in the collinear region of rice chromosome 12 // *Theor. Appl. Genet.* 2005. V. 111. № 6. P. 994–1012.
<https://doi.org/10.1007/s00122-005-2011-y>
65. Madugula P., Uttam A.G., Tonapi V.A., Ragimasalawa M. Fine mapping of *Rf2*, a major locus controlling pollen fertility restoration in sorghum A1 cytoplasm, encodes a *PPR* gene and its validation through expression analysis // *Plant Breed.* 2018. V. 137. P. 148–161.
<https://doi.org/10.1111/pbr.12569>
66. Liu Z., Yang Z., Wang X. et al. A mitochondria-targeted PPR protein restores pol cytoplasmic male sterility by reducing *orf224* transcript levels in oilseed rape // *Mol. Plant.* 2016. V. 9. P. 1082–1084.
<https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.04.004>
67. Brown G.G., Formanová N., Jin H. et al. The radish *Rfo* restorer gene of Ogura cytoplasmic male sterility encodes a protein with multiple pentatricopeptide repeats // *Plant J.* 2003. V. 35. № 2. P. 262–272.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2003.01799.x>
68. Tanaka Y., Tsuda M., Yasumoto K. et al. A complete mitochondrial genome sequence of Ogura-type male-sterile cytoplasm and its comparative analysis with that of normal cytoplasm in radish (*Raphanus sativus* L.) // *BMC Genomics*. 2012. V. 13: 352. <http://www.biomedcentral.com/1471-2164/13/352>
69. Satoh M., Kubo T., Nishizawa S. et al. The cytoplasmic male-sterile type and normal type mitochondrial genomes of sugar beet share the same complement of genes of known function but differ in the content of expressed ORFs // *Mol. Gen. Genomics*. 2004. V. 272. P. 247–256.
<https://doi.org/10.1007/s00438-004-1058-9>
70. Matsuhira H., Kagami H., Kurata M. et al. Unusual and typical features of a novel restorer-of-fertility gene of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) // *Genetics*. 2012. V. 192. P. 1347–1358.
<https://doi.org/10.1534/genetics.112.145409>
71. Steinborn R., Schwabe W., Weihe A. et al. A new type of cytoplasmic male sterility in rye (*Secale cereale* L.): analysis of mitochondrial DNA // *Theor. Appl. Genet.* 1993. V. 85. № 6–7. P. 822–824.
<https://doi.org/10.1007/BF00225024>
72. Gabay-Laughnan S., Chase C.D., Ortega V.M. Molecular-genetic characterization of CMS-S restorer-of-fertility alleles identified in Mexican maize and teosinte // *Genetics*. 2004. V. 166. P. 959–970.
<https://doi.org/10.1534/genetics.166.2.959>
73. Bentolila S., Alfonso A.A., Hanson M.R. A pentatricopeptide repeat-containing gene restores fertility to cytoplasmic male-sterile plants // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2002. V. 99. P. 10887–10892.
<https://doi.org/10.1073/pnas.102301599>
74. Lurin C., Andres C., Aubourg S. et al. Genome-wide analysis of Arabidopsis pentatricopeptide repeat proteins reveals their essential role in organelle biogenesis // *Plant Cell*. 2004. V. 16. P. 2089–2103.
<https://doi.org/10.1105/tpc.104.022236>
75. Cheng S., Gutmann B., Zhong X. et al. Redefining the structural motifs that determine RNA binding and RNA editing by pentatricopeptide repeat proteins in land plants // *Plant J.* 2016. V. 85. P. 532–547.
<https://doi.org/10.1111/tpj.13121>
76. Xing H., Fu X., Yang C. et al. Genome-wide investigation of pentatricopeptide repeat gene family in poplar and their expression analysis in response to biotic and abiotic stresses // *Sci. Rep.* 2018. V. 8: 2817.
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-21269-1>
77. Schmitz-Linneweber C., Smal I. Pentatricopeptide repeat proteins: a socket set for organelle gene expression // *Trends Plant Sci.* 2008. V. 13. № 12. P. 663–670.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.10.001>
78. Barkan A., Small I. Pentatricopeptide repeat proteins in plants // *Annu. Rev. Plant Biol.* 2014. V. 65: e415–e442.
<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040159>
79. Fujii S., Bond Ch.S., Small I.D. Selection patterns on restorer-like genes reveals a conflict between nuclear and mitochondrial genomes throughout angiosperm evolution // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2011. V. 108. P. 1723–1728.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1007667108>
80. Dahan J., Mireau H. The *Rf* and *Rf*-like PPR in higher plants, a fast-evolving subclass of PPR genes // *RNA Biol.* 2013. V. 10. № 9. P. 1469–1476.
<https://doi.org/10.4161/rna.25568>
81. Anisimova I.N., Alpatieva N.V., Karabitsina Y.I., Gavrilenko T.A. Nucleotide sequence polymorphism in the *RFL-PPR* genes of potato // *J. Genet.* 2019. V. 98: 87.
<https://doi.org/10.1007/s12041-019-1130-1>
82. Zhao N., Wang Y., Hua J. Genomewide identification of *PPR* gene family and prediction analysis on restorer gene in *Gossypium* // *J. Genet.* 2018. V. 97. № 5. P. 1083–1095.
<https://doi.org/10.1007/s12041-018-0993-x>
83. Melonek J., Zhou R., Bayer P.E. et al. High intraspecific diversity of Restorer-of-fertility-like genes in barley // *Plant J.* 2019. V. 97. № 2. P. 281–295.
<https://doi.org/10.1111/tpj.14115>
84. Itabashi E., Iwata N., Fujii S. et al. The fertility restorer gene, *Rf2*, for Lead rice-type cytoplasmic male sterility of rice encodes a mitochondrial glycine-rich protein // *Plant J.* 2011. V. 65. P. 359–367.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-313x.2010.04427.x>
85. Bernhard T., Koch M., Snowdon R.J. et al. Undesired fertility restoration in *msm1* barley associates with two mTERF genes // *Theor. Appl. Genet.* 2019. V. 132. P. 1335–1350.
<https://doi.org/10.1007/s00122-019-03281-9>
86. Hackauf B., Bauer E., Korzun V., Miedaner T. Fine mapping of the restorer gene *Rfp3* from an Iranian primitive rye (*Secale cereale* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 2017. V. 130. P. 1179–1189.
<https://doi.org/10.1007/s00122-017-2879-3>

87. *Jaqueth J.S., Hou Z., Zheng P. et al.* Fertility restoration of maize CMS-C altered by a single amino acid substitution within the *Rf4* bHLH transcription factor // *Plant J.* 2020. V. 101. P. 101–111. <https://doi.org/10.1111/tbj.14521>
88. *Fujii S., Toriyama K.* Suppressed expression of RETROGRADE-REGULATED MALE STERILITY restores pollen fertility in cytoplasmic male sterile rice plants // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2009. V. 106. P. 9513–9518. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901860106>
89. *Janska H., Mackenzie S.* Unusual mitochondrial genome organization in cytoplasmic male sterile common bean and the nature of cytoplasmic reversion to fertility // *Genetics.* 1993. V. 135. № 3. P. 869–879.
90. *He S., Yu Z., Vallejos C.E., Mackenzie S.A.* Pollen fertility restoration by nuclear gene *Fr* in CMS common bean: an *Fr* linkage map and the mode of *Fr* action // *Theor. Appl. Genet.* 1995. V. 90. P. 1056–1062. <https://doi.org/10.1007/BF00222921>
91. *Arrieta-Montiel M., Lyznik A., Woloszynska M. et al.* Tracing evolutionary and developmental implications of mitochondrial stoichiometric shifting in the common bean // *Genetics.* 2001. V. 158. № 2. P. 851–864.
92. *Kubo T., Arakawa T., Honma Y., Kitazaki K.* What does the molecular genetics of different types of restorer-of-fertility genes imply? // *Plants.* 2020. V. 9. № 361. <https://doi.org/10.3390/plants9030361>
93. *Goryunov D.V., Anisimova I.N., Gavrilova V.A. et al.* Association mapping of fertility restorer gene for CMS PET1 in sunflower // *Agronomy.* 2019. V. 9. № 2: 49. <https://doi.org/10.3390/agronomy9020049>
94. *Talukder Z., Ma G., Hulke B. et al.* Linkage mapping and genome-wide association studies of the *Rf* gene cluster in sunflower (*Helianthus annuus* L.) and their distribution in world sunflower collections // *Front Genet.* 2019. V. 10: 216. <https://doi.org/10.3389/fgene.2019.00216>
95. *Horn R., Radanovic A., Fuhrmann L. et al.* Development and validation of markers for the fertility restorer gene *Rf1* in sunflower // *Int. J. Mol. Sci.* 2019. V. 20. № 6: 1260. <https://doi.org/10.3390/ijms20061260>

Structural and Functional Organization of Genes That Induce and Suppress Cytoplasmic Male Sterility in Plants

I. N. Anisimova*

Federal Research Center N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, 190000 Russia

*e-mail: irina_anisimova@inbox.ru

Cytoplasmic male sterility is peculiar to all higher plants; it occurs in natural populations or arises under distant (sexual or somatic) hybridization. CMS and fertility restoration are important speciation characters, and also the most valuable for breeding. The main features of structural and functional organization of CMS-associated mitochondrial genes in forms with different sterilizing cytoplasm are considered. The origin of nuclear *PPR* genes as the most probable candidates associated with pollen fertility restoration trait is discussed; the examples of “non-typical” *Rf* genes of some species are given. Based on data on studies of diverse CMS-*Rf* genetic systems a possibility of parallelism in variability pattern of genes responsible for sterility and male fertility restoration in plants is shown.

Keywords: cytoplasm, mitochondria, nucleus, *orf*, *RFL-PPR*, variability.