

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ГЕНОВ ТРАНСКРИПЦИОННЫХ ФАКТОРОВ *liguleless1* И *liguleless1-like* У ОБРАЗЦОВ ТЕОСИНТЕ И СОВРЕМЕННОЙ КУКУРУЗЫ

© 2022 г. М. А. Филошин¹ *, Э. Б. Хатефов², Е. З. Кочиева¹, А. В. Щенникова¹

¹Федеральный исследовательский центр “Фундаментальные основы биотехнологии”
Российской академии наук, Москва, 119071 Россия

²Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений
им. Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, 190000 Россия

*e-mail: michel7753@mail.ru

Поступила в редакцию 29.06.2021 г.

После доработки 29.07.2021 г.

Принята к публикации 30.09.2021 г.

Наиболее важным морфологическим признаком, определяющим архитектуру растения кукурузы, является угол наклона листа, который зависит от наличия и степени развитости структур язычка и ушка в месте отхождения листа от стебля. В данной работе у образцов двух теосинте (*parviglumis* и *mexicana*) и 37 инбредных линий современной кукурузы проведен анализ последовательностей гена *liguleless1* и его паралога *liguleless1-like*, кодирующих транскрипционные факторы семейства SQUAMOSA PROMOTER-BINDING PROTEIN-LIKE, участвующие в формировании язычка и ушка листа. У теосинте *parviglumis* и линий кукурузы в геноме идентифицировано по два паралога – *ZmLg1* и *ZmLg1-like*, а у теосинте *mexicana* – только *ZmLg1-like*. Белки *ZmLg1* и *ZmLg1-like* имеют высокое структурное сходство (гомология 75–76%). При этом промоторы генов *ZmLg1* и *ZmLg1-like* значительно различаются (сходство 3%), в том числе составом и количеством *cis*-регуляторных элементов. На основе полученных данных сформулировано несколько гипотез происхождения генов *ZmLg1* и *ZmLg1-like* в геноме современной кукурузы.

Ключевые слова: кукуруза, теосинте *parviglumis*, теосинте *mexicana*, *liguleless1*, *liguleless1-like*.

DOI: 10.31857/S0016675822030055

Кукуруза (*Zea mays* ssp. *mays*) – одна из наиболее экономически значимых зерновых культур в мире, с ежегодным валовым сбором зерна более 1.1 млрд т (<http://www.fao.org/>). Повышение урожайности кукурузы является важнейшей задачей, так как она является, помимо пищевого продукта, сырьем для производства масла, этанола, биотоплива и других продуктов, спрос на которые увеличивается с каждым годом [1]. Возникновение кукурузы на юго-западе Мексики считается результатом одомашнивания и последующей селекции ее из равнинного теосинте (дикорастущего малозерного предшественника кукурузы) – однолетнего подвида кукурузы *Z. mays* ssp. *parviglumis* (далее *parviglumis*), в период приблизительно 6–9 тыс. лет назад [2, 3]. Распространение зоны возделывания в высокогорные районы Центральной Мексики сопровождалось интрогрессией в геном кукурузы генетического материала эндемичного высокогорного теосинте подвида *Z. mays* ssp. *mexicana* (далее *mexicana*), что, как считается, способствовало адаптации к температурным условиям

высокогорья [4]. Анализ геномов современных генотипов кукурузы показал, что до 10% их генома происходит от теосинте *mexicana* [5].

Доместикация кукурузы привела к значительным изменениям морфологии растения, в том числе пространственной структуры надземной части растения, которая имеет решающее значение для получения урожая зерна и биомассы [6]. Наиболее важным признаком, определяющим архитектуру побегов, является наклон листа – угол между центральной жилкой листа и стеблем; чем меньше угол наклона, тем ближе лист к стеблю [7, 8]. У фенотипов с малым углом наклона уменьшается степень затенения нижних листовых ярусов и увеличивается урожайность благодаря повышению фотосинтезу и возможности более плотной посадки [8, 9].

Угол наклона листа определяется наличием и степенью развития двух структур – язычка (лигулы, *ligule*) и ушка (*auricle*) [10]. Язычок представляет собой тонкий пленчатый отросток в месте соединения листовой пластины и черешка, а уш-

ко – расширенную нижнюю часть листовой пластины. Данные структуры характерны для большинства *Roaseae*. Генетические исследования представителей Мятликовых показали, что формирование и степень развитости язычка и ушка контролируются целым рядом качественных и количественных генов и локусов [8, 11–17]. Наибольшее количество работ сфокусировано на исследовании данного вопроса у кукурузы. С помощью мутагенеза были выявлены влияющие на формирование язычка и ушка в листе кукурузы гены *liguleless1 (ZmLg1)* [18], *liguleless2 (ZmLg2)* [19], *liguleless3 (ZmLg3)* [20] и *liguleless4 (ZmLg4)* [21].

У кукурузы наиболее изучен гомолог *Lg1 – ZmLg1* [9, 22–25]. Считается, что именно гену *ZmLg1* принадлежит ключевая роль в формировании язычка и ушка листьев кукурузы. У генотипов кукурузы, гомозиготных по рецессивным аллелям гена *ZmLg1 (lg1/lg1)*, язычок и ушко не формируются, в результате чего образуется острый угол между листом и стеблем [18]. Такой же эффект вызывает выключение гена *ZmLg1* методом геномного редактирования [26]. Ген *ZmLg1 (Zm00001d002005; хромосома 2)* кодирует транскрипционный фактор (ТФ) семейства SQUAMOSA PROMOTER-BINDING PROTEIN-LIKE (SPL) [18]. При аннотации генома кукурузы сорта В73 на хромосоме 10 идентифицирован ген *ZmLg1-like (Zm00001d026491)*, гомологичный *ZmLg1*. Ранее данный ген кукурузы не изучался. Целью работы стала идентификация генов *ZmLg1* и *ZmLg1-like* у теосинте *parviglumis* и их сравнительный анализ с гомологичными последовательностями у образцов современной кукурузы *Z. mays ssp. mays* и теосинте *mexicana*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовали семена образца теосинте *parviglumis*, любезно предоставленные ВИГРР им. Н.И. Вавилова (кат. № 350984; собраны в 1983 г.). Из ткани семян выделяли геномную ДНК (DNeasy Plant Mini Kit, Qiagen, Германия). Полногеномные последовательности генов *ZmLg1* и *ZmLg1-like* амплифицировали с помощью ПЦР с разработанными нами праймерами *ZmLg1F/R (5'-ATCGATCGAGATATCGTGTCA-3'/5'-TGTG-GAGCACTTAAATGGCT-3')* и *ZmLg1-likeF/R (5'-CCGATCGATCCATCGAACAT-3'/5'-TATGTCCACATACAGCAATGG-3')*. ПЦР-продукты ожидаемой длины (~3500 пн) вырезали из агарозного геля, очищали с помощью набора ZymoClean Gel DNA Recovery Kit (Zymo Research, США) и клонировали в плазмидный вектор pAL2-T (Quick-TA kit, Евроген, Россия). Полученные клоны (по 5 для каждого гена) секвенировали на ABI Prism 3700 DNA Analyzer (ЦКП Биоинженерия, ФИЦ Биотехнологии РАН) с использованием стандартных праймеров M13F/M13R и разработанных нами праймеров *ZmLg1in1F/ZmLg1-like_in1F (5'-*

GCTTTCCTCTGGATACGTG-3'/5'-TGACTTTGCTGGTCAGCTG-3'; специфичны для секвенирования экзона II *ZmLg1* и *ZmLg1-like* соответственно).

Для сравнительного анализа проводили поиск полногеномных последовательностей генов *ZmLg1* и *ZmLg1-like* у всех обнаруженных в базе данных NCBI образцов кукурузы (37 инбредных линий) и теосинте *mexicana* (табл. 1). Официальные сведения о наклоне листа и особенностях развития язычка и ушка у данных линий отсутствуют. В качестве референса для поиска использовали кодирующие последовательности генов *ZmLg1* и *ZmLg1-like* инбредной линии В73 (NM_00112073.2 и XM_008665460.2 соответственно). Для каждого анализируемого образца кукурузы, теосинте и видов *Roaseae* извлекали промоторные области *ZmLg1* и *ZmLg1-like* (1000 пн перед старт-кодоном), которые сравнивали между собой (референс – соответствующие последовательности В73) и (только для кукурузы и теосинте) анализировали на присутствие *cis*-активных элементов (PlantCare; <http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plant-care/html/>) и сайтов связывания с ТФ (PlantPan 3.0; <http://plantpan.itps.ncku.edu.tw/>).

Структурный и филогенетический анализ последовательностей проводили в программе MEGA 7.0 (<https://www.megasoftware.net/>). Консервативные домены и мотивы в белках определяли с помощью NCBI-CDD (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/wrpsb.cgi>) и MEME 5.3.3 (<http://meme-suite.org/tools/meme>; параметры поиска: максимальное число мотивов – 15, минимальная длина – 6, максимальная длина – 300).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Структурная характеристика гомологов генов ZmLg1 и ZmLg1-like у образцов кукурузы

В геномах 37 образцов инбредных линий кукурузы, доступных в базе данных NCBI, были определены последовательности, гомологичные генам *ZmLg1 (Zm00001d002005)* и *ZmLg1-like (Zm00001d026491)* (табл. 1). Последовательности *ZmLg1* и *ZmLg1-like* у образцов кукурузы локализовались на хромосомах 2 и 10 соответственно.

В геноме теосинте *mexicana* нами был идентифицирован только гомолог гена *ZmLg1-like*, также расположенный на хромосоме 10. В отличие от теосинте *mexicana* у теосинте *parviglumis* удалось амплифицировать, клонировать и секвенировать кодирующие последовательности обоих генов *ZmLg1* и *ZmLg1-like* (табл. 1). Поскольку 10% генома современной кукурузы является результатом интрогрессии генетического материала теосинте *mexicana* [4, 5], можно предположить, что хотя инбредные линии кукурузы унаследовали ген *ZmLg1* однозначно от теосинте *parviglumis*, происхождение *ZmLg1-like* может быть связано

Таблица 1. Характеристика последовательностей гомологов генов *ZmLgI* и *ZmLgI-like* у различных генотипов кукурузы *Z. mays*

Образец кукурузы	Гомологи <i>ZmLgI</i> (Zm00001d002005)						Гомологи <i>ZmLgI-like</i> (Zm00001d026491)					
	локализация в геноме	длина гена, пн	CDS, пн	белок, ао	MW, кДа	pI	локализация в геноме	длина гена, пн	CDS, пн	белок, ао	MW, кДа	pI
<i>parviglutinis</i>	Н/д*	Н/д*	1206	401	43.57	7.46	Н/д*	Н/д*	1203	400	43.82	7.79
<i>mexicana</i>	Ген не найден						chr10:34597319–34601159	3841	1212	403	44.04	7.80
B73	chr2:4493647–4496920	3274	1200	399	43.35	7.45	chr10:148507874–148511109	3236	1191	396	43.27	7.81
B73-Ab10	chr2:4249889–4253162	3274	1200	399	43.35	7.45	chr10:164907841–164911259	3419	1206	401	43.86	7.49
B97	chr2:4213309–4216617	3309	1200	399	43.37	7.44	chr10:147024826–147028111	3286	1209	402	43.95	7.80
CML52	chr2:3980668–3983983	3316	1209	402	43.75	7.47	chr10:148829300–148832749	3450	1200	399	43.65	7.80
CML69	chr2:4079294–4082620	3327	1209	402	43.49	7.45	chr10:148729500–148732816	3317	1197	398	43.53	7.80
CML103	chr2:4366280–4369577	3298	1206	401	43.48	7.44	chr10:147075013–147078334	3322	1197	398	43.53	7.80
CML228	chr2:4454729–4457904	3176	1212	403	43.73	7.46	chr10:147382245–147385590	3346	1221	406	44.32	7.79
CML247	chr2:4582220–4585535	3316	1209	402	43.50	7.45	chr10:151772499–151776255	3757	1200	399	43.68	7.80
CML277	chr2:4177735–4181035	3301	1212	403	43.75	7.45	chr10:147396760–147400045	3286	1206	401	43.78	7.80
CML322	chr2:4563046–4566403	3358	1209	402	43.60	7.46	chr10:147548375–147551697	3323	1197	398	43.53	7.80
CML333	chr2:4387804–4391195	3392	1209	402	43.74	7.47	chr10:147901197–147904529	3333	1200	399	43.68	7.80
DK105	chr2:4643039–4646353	3315	1200	399	43.37	7.44	chr10:150411177–150414478	3302	1209	402	43.93	7.80
EP1	chr2:4959714–4963054	3341	1209	402	43.74	7.46	chr10:163552267–163555847	3581	1206	401	43.80	7.80
F7	chr2:4704491–4707761	3271	1200	399	43.36	7.45	chr10:156425981–156429296	3316	1209	402	43.93	7.80
Hp301	chr2:4356128–4359426	3299	1206	401	43.60	7.47	chr10:146490517–146493776	3260	1200	399	43.64	7.80
Ia453-sh2	chr2:4394324–4397606	3283	1209	402	43.62	7.76	chr10:146739469–146742803	3335	1209	402	43.94	7.80
II14H	chr2:4097534–4100848	3315	1209	402	43.67	7.47	chr10:147833571–147836901	3331	1209	402	43.94	7.80
K0326Y	chr2:4189752–4193022	3271	1200	399	43.36	7.45	chr10:145991404–145994721	3318	1209	402	43.93	7.80

Таблица 1. Окончание

Образец кукурузы	Гомологи <i>ZmLgI</i> (Zm00001d002005)						Гомологи <i>ZmLgI-like</i> (Zm00001d026491)					
	локализация в геноме	длина гена, пн	CDS, пн	белок, ао	MW, кДа	pI	локализация в геноме	длина гена, пн	CDS, пн	белок, ао	MW, кДа	pI
Ki3	chr2:4350050–4353377	3328	1212	403	43.79	7.46	chr10:146914251–146917574	3324	1197	398	43.53	7.80
Ki11	chr2:5009105–5012432	3328	1212	403	43.79	7.46	chr10:149071502–149074805	3304	1200	399	43.62	7.47
Ky21	chr2:4319378–4322666	3289	1206	401	43.58	7.46	chr10:148144209–148147446	3238	1191	396	43.27	7.81
LH244	chr2:4113643–4116916	3274	1200	399	43.36	7.45	chr10:151923475–151926847	3373	1218	405	44.17	7.79
M37W	chr2:4323888–4327085	3198	1212	403	43.87	7.80	chr10:149857104–149860423	3320	1209	402	43.93	7.80
M162W	chr2:4265554–4268849	3296	1215	404	43.74	7.46	chr10:149384070–149387384	3315	1200	399	43.65	7.80
Mo17	chr2:4190797–4194086	3290	1212	403	43.71	7.46	chr10:145210045–145213339	3295	1215	404	44.14	7.79
Mo18W	chr2:4828299–4831572	3274	1209	402	43.71	7.46	chr10:144981265–144984531	3267	1197	398	43.49	7.80
MS71	chr2:4365848–4369132	3285	1209	402	43.62	7.79	chr10:144795916–144800431	4516	1209	402	43.93	7.80
NC350	chr2:4616702–4619999	3298	1209	402	43.58	7.45	chr10:151139554–151142885	3332	1197	398	43.49	7.80
NC358	chr2:4467285–4470600	3316	1209	402	43.50	7.45	chr10:151353526–151356849	3324	1212	403	44.07	7.79
Oh7B	chr2:4186176–4189485	3310	1197	398	43.24	7.45	chr10:104891174–104894510	3337	1215	404	44.17	7.49
Oh43	chr2:5127313–5130618	3306	1209	402	43.62	7.45	chr10:147853527–147856789	3263	1200	399	43.64	7.80
P39	chr2:4602718–4605988	3271	1200	399	43.37	7.45	chr10:144392125–144395385	3261	1209	402	43.94	7.80
PE0075	chr2:4739618–4742912	3295	1203	400	43.41	7.79	chr10:150702174–150705508	3335	1206	401	43.80	7.80
Tx303	chr2:4136317–4139588	3272	1197	398	43.26	7.79	chr10:148695524–148698798	3275	1200	399	43.62	7.80
Tzi8	chr2:4462263–4465547	3285	1209	402	43.62	7.79	chr10:150481622–150492005	10384	1212	403	44.08	7.49
W22	chr2:4218612–4221922	3311	1200	399	43.37	7.44	chr10:144969220–144972565	3346	1200	399	43.66	7.49
Zm00056a	chr2:4309882–4313177	3296	1212	403	43.74	7.46	chr10:149808710–149812006	3297	1209	402	43.90	7.80

* Н/д – нет данных, так как были секвенированы только экзоны.

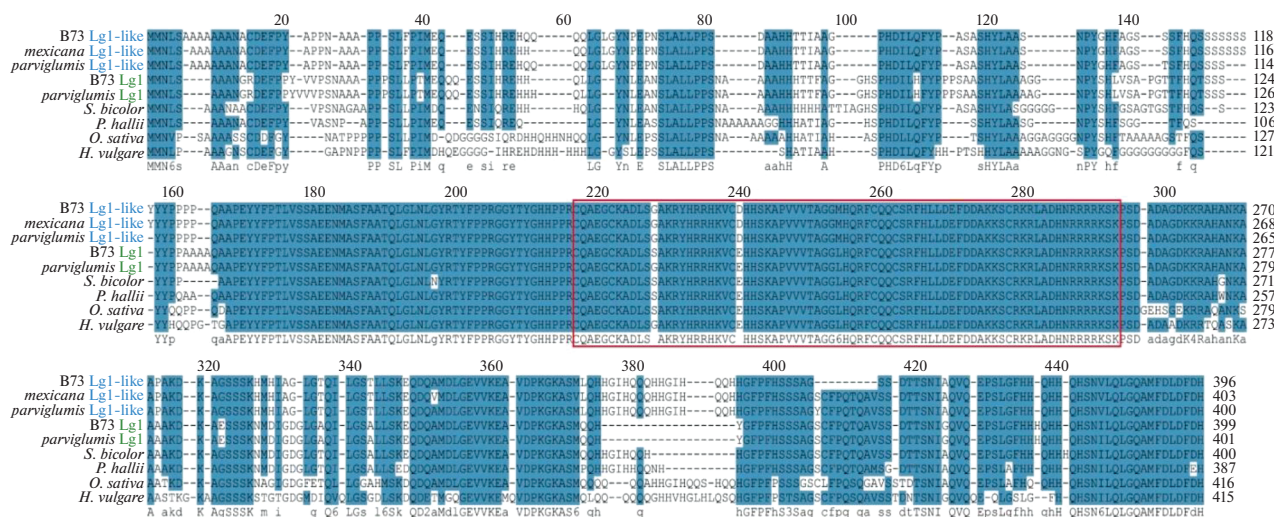


Рис. 1. Последовательности белков Lgl-like и Lgl образцов кукурузы *Z. mays* ssp. *mays* cv. B73 (B73), *Z. mays* ssp. *parviglumis* (*parviglumis*), *Z. mays* ssp. *mexicana* (*mexicana*) и гомологов Lgl/Lgl-like сорго (*S. bicolor*; XM_002447206.2), проса (*P. hallii*; XM_025968913.1), риса (*O. sativa*; XM_015778551.2) и ячменя (*H. vulgare*; chr2HLR890097.1: 629754948–629758561). Последовательность мотива SBP выделена красной рамкой; темно-синим фоном указаны высококонсервативные остатки аминокислот.

как с *parviglumis*, так и с *mexicana*. Кроме того, это предполагает более недавнее возникновение *ZmLg1* в сравнении с *ZmLg1-like*, возможно, в результате дупликации *ZmLg1-like*.

Сравнение генов *ZmLg1* и *ZmLg1-like* друг с другом выявило значительные различия, что допускает наличие функциональной диверсификации данных паралогов. Было определено, что длина гена *ZmLg1* у анализируемых образцов кукурузы варьирует от 3176 (CML228) до 3392 пн (CML333), а гена *ZmLg1-like* — от 3236 (B73) до 10384 пн (Tzi8). Оба гена содержат три экзона, при этом первый и второй экзона разделены протяженным интроном I размером ~1860 пн (гомологи *ZmLg1*) и ~1950 пн (*ZmLg1-like*; кроме Tzi8, 8912 пн). Проведенный анализ интрона I линии Tzi8 в программе NCBI blastn выявил фрагменты, гомологичные ретротранспозону *cin4* (Y00086.1). Длина интрона II составила 212–230 пн (*ZmLg1*) и 255–260 пн (*ZmLg1-like*; кроме MS71, 1458 пн, за счет вставки, гомологичной транспозону Dissociation, JF421358.1).

Размер кодирующей последовательности *ZmLg1* и *ZmLg1-like* варьирует как у теосинте *parviglumis* и *mexicana*, так и у генотипов современной кукурузы от 1191 до 1218 пн (табл. 1). Вариативность кДНК *ZmLg1* и *ZmLg1-like* внутри группы анализируемых генотипов кукурузы и в сравнении с теосинте составляет 2.67 и 2.77% соответственно. Сравнение кДНК *ZmLg1* линий кукурузы и теосинте *parviglumis* выявило шесть однонуклеотидных полиморфных сайтов (SNP в положениях 513, 519, 522, 583, 594 и 603 по референсу B73). кДНК *ZmLg1-like* кукурузы и теосинте *parviglumis*

были одинаковыми и отличались от кДНК *ZmLg1-like* теосинте *mexicana* по двум SNP (в положениях 876 и 999 по референсу B73).

Последовательности предполагаемых ТФ *ZmLg1* и *ZmLg1-like* у образцов 37 линий кукурузы сходны между собой на 75–76% и имеют в своем составе консервативный SBP-домен (pfam03110), идентичный на 96% (три полиморфных сайта).

Домен SBP *ZmLg1* 35 образцов (за исключением линии CML277) кукурузы инвариантен, а у образцов теосинте *parviglumis* и линии CML277 — содержит по одному замещению ао (S195G и H222Q соответственно) (рис. 1). Во внедоменных областях *ZmLg1* выявлено 11 варибельных сайтов (3.16% от выровненной длины) (рис. 1).

Последовательность SBP-домена *ZmLg1-like* у анализируемых образцов кукурузы также была инвариантна, а во внедоменных областях выявлено 15 полиморфных сайтов (3.67% от выровненной длины) (рис. 1). Домен SBP *ZmLg1-like* теосинте *parviglumis* и *mexicana* не имеет специфичных замещений в сравнении с *ZmLg1-like* образцов кукурузы. Между собой гомологи *ZmLg1-like* теосинте *parviglumis* и *mexicana* различаются пятью варибельными сайтами, не обладающими специфичностью для того или другого теосинте и встречающимися во внедоменных последовательностях *ZmLg1-like* анализируемых образцов кукурузы (рис. 1).

Высокий консерватизм ДНК-связывающего SBP-домена у паралогов *ZmLg1* и *ZmLg1-like* предполагает сохранение функции данных ТФ в отношении связывания с промоторами генов-мишеней. В то же время отдельные замещения и

индели во внедоменных областях паралога (рис. 1) могут оказывать влияние на пространственную структуру белков, их связывание с белковыми партнерами, а также на способность активировать/репрессировать транскрипцию генов-мишеней.

Интересно, что поиск гомологичных *ZmLg1/ZmLg1-like* последовательностей в геномах других диплоидных видов Poaceae (*Aegilops tauschii*, *Brachipodium distachyon*, *Hordeum vulgare*, виды *Oryza*, *Panicum hallii*, *Phyllostachis praecox*, *Sorghum bicolor*, *Setaria italica*, *Setaria aviridis*) обнаружил присутствие не двух, а только одного гомолога. В случае полиплоидных видов Poaceae показано присутствие двух и более гомологов, в зависимости от числа субгеномов. Так, каждый из субгеномов тетраплоидных видов *Triticum dicoccoides* [27] и *Panicum virgatum* [28], а также гексаплоидного вида *Triticum aestivum* [29] содержит по одному гомологу *ZmLg1/ZmLg1-like*. В то же время из четырех субгеномов октаплоидного *Saccharum spontaneum* [30] только в трех присутствует по одной гомологичной последовательности *ZmLg1/ZmLg1-like*. Таким образом, только в геномах современной кукурузы и ее предшественника теосинте *parviglumis* присутствуют оба паралога *ZmLg1* и *ZmLg1-like*.

Проведенное сравнение белковых последовательностей гомологов Lg1/Lg1-like видов Poaceae с паралогами *ZmLg1* и *ZmLg1-like* кукурузы и теосинте показало, что данные гомологи ближе несколько к *ZmLg1* (идентичность 66.8–84.5%), чем к *ZmLg1-like* (64.9–78.6%). Это предполагает более недавнее возникновение *ZmLg1-like* в сравнении с *ZmLg1* и то, что теосинте *mexicana* после события дупликации гена-предшественника мог потерять паралогичный ген *ZmLg1*.

На рис. 1 приведено выравнивание последовательностей кодируемых белков *ZmLg1* и *ZmLg1-like* линии B73, теосинте *parviglumis* и *mexicana* (только *ZmLg1-like*) и гомологов Lg1/Lg1-like сорго (*S. bicolor*), проса (*P. hallii*), риса (*O. sativa*) и ячменя (*H. vulgare*). Последовательность домена SBP *ZmLg1* линии B73, теосинте *parviglumis*, *S. bicolor*, *P. hallii* и *O. sativa* одинакова и отличается от SBP Lg1/Lg1-like *H. vulgare* одним замещением ао, что снова подтверждает консервативность функции ДНК-связывания данных ТФ.

Все найденные последовательности Lg1/Lg1-like были использованы для консенсусного и филогенетического анализов (рис. 2). Было показано, что профиль консервативных мотивов, характерный для Lg1/Lg1-like образцов кукурузы, теосинте и других видов Poaceae, относящихся к подсемействам из сестринских клад (ВОР и РАСМАД), имеет только одно отличие – расположение мотива 13 [L(Q/V)S(H/A)(H/P)G(F/T)(P/T)FH(S/Q)] (рис. 2, б). Данный консенсус присутствует у Lg1 ближе к N-концу, а у Lg1-like – к C-концу, за исключением мотива 13 Lg1/Lg1-like *Ph. praecox* (рис. 2, б), од-

нако в данном случае нельзя исключать неправильную/ошибочную сборку гена. В целом консенсусный профиль гомологов Lg1/Lg1-like видов Poaceae оказывается ближе к профилю *ZmLg1-like*, но не *ZmLg1*.

На основе аминокислотных последовательностей *ZmLg1* и *ZmLg1-like* образцов кукурузы (B73, CML247, EP1, F7 и Mo17), теосинте *parviglumis* и *mexicana* и гомологов Lg1/Lg1-like других Poaceae была построена дендрограмма (рис. 2, а). Было показано формирование кластера, объединяющего два субкластера *ZmLg1* и *ZmLg1-like*; субкластер *ZmLg1-like* имеет сестринскую группу гомологов Lg1/Lg1-like *S. bicolor* и *S. spontaneum* (рис. 2, а). Остальные гомологи Lg1/Lg1-like видов Poaceae составили второй кластер, имеющий базовое расположение по отношению к первому (рис. 2, а). В целом полученное разделение видов Poaceae соответствует их общепризнанной кластеризации [31]. Исходя из филогении, с большой долей уверенности можно сказать, что гомологи Lg1/Lg1-like *Sorghum* несколько ближе к *ZmLg1-like*, как и в случае консенсусного анализа.

Таким образом, несмотря на более высокий уровень идентичности последовательности гомологов Lg1/Lg1-like других Poaceae с *ZmLg1*, данные консенсусного и филогенетического анализов указывают на более недавнее происхождение гена *ZmLg1* по отношению к *ZmLg1-like* в результате дупликации последнего в геноме теосинте *parviglumis*.

Сравнительный анализ промоторных участков гомологов генов *ZmLg1* и *ZmLg1-like* у образцов кукурузы

С учетом полученных структурных данных можно предположить, что гомологи *ZmLg1* и *ZmLg1-like* могут играть сходные роли в формировании язычка и ушка у *Z. mays*, по крайней мере связываясь с промоторами одних и тех же генов-мишеней. Однако функциональные различия могут определяться не только вариативностью внедоменных областей данных белков, но и особенностями экспрессии генов *ZmLg1* и *ZmLg1-like*, включая не только уровень транскрипции, но и ее включение/выключение в ответ на различные внешние и внутренние факторы.

Поэтому нами был проведен поиск *cis*-регуляторных элементов в промоторных областях гомологов генов *ZmLg1* и *ZmLg1-like*. Из базы данных NCBI для всех анализируемых образцов кукурузы и теосинте были извлечены последовательности, гомологичные участку длиной 1000 пн до стартокодона генов *ZmLg1* и *ZmLg1-like* референсной линии B73. Их сравнительное выравнивание показало, что сходство промоторов между генотипа-

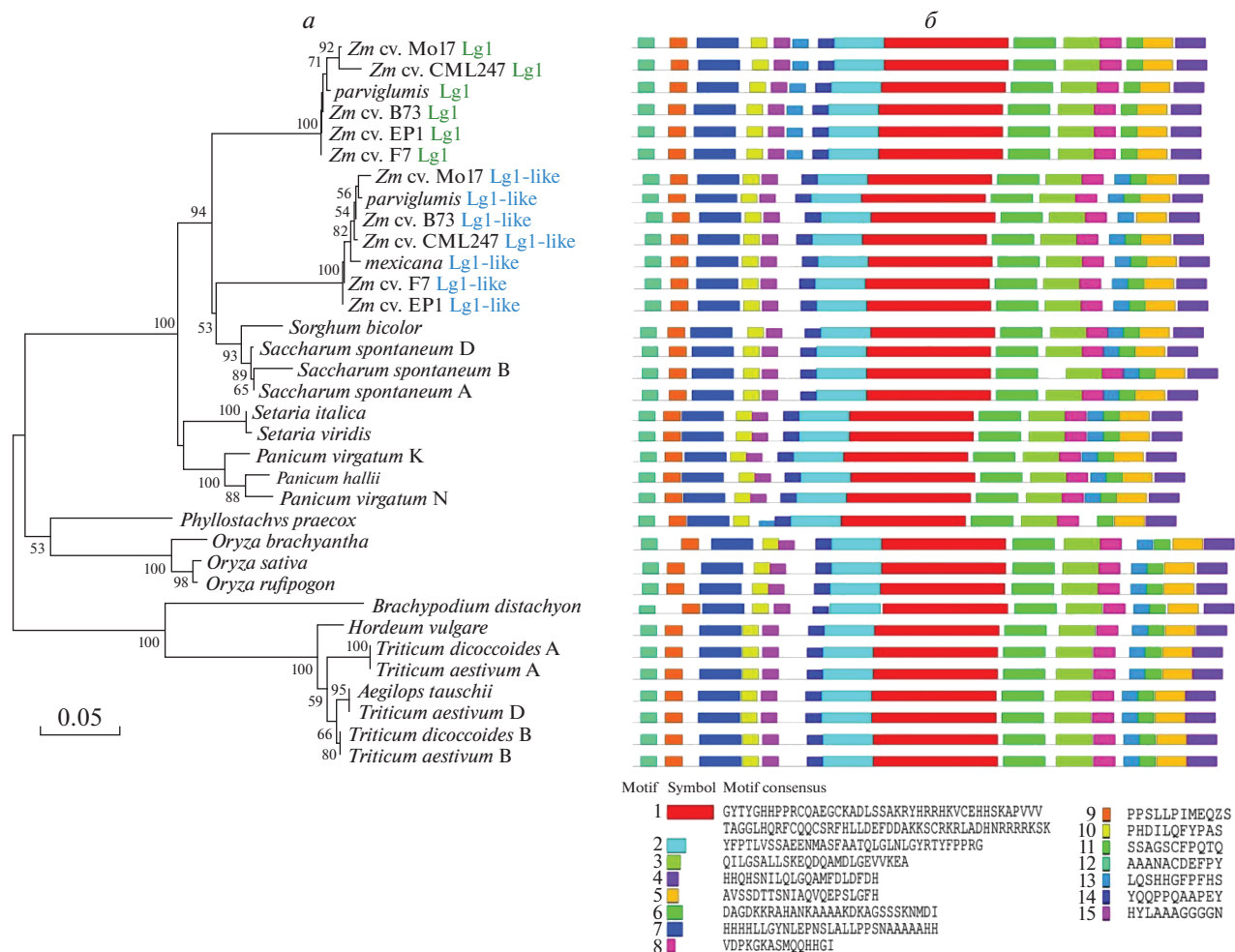


Рис. 2. Филогенетический и структурный анализы белков Lg1 и Lg1-like кукурузы и других представителей Поасеае. *а* – филогения видов Поасеае на основе последовательностей белков Lg1 (выделены зеленым шрифтом) и Lg1-like (выделены синим шрифтом) образцов кукурузы *Z. mays* ssp. *mays* (*Zm*), теосинте *Z. mays* ssp. *parviglumis* (*parviglumis*) и теосинте *Z. mays* ssp. *mexicana* (*mexicana*), а также гомологичных белков SBP8 других представителей Поасеае: *Aegilops tauschii* (XM_020336542.2), *Brachypodium distachyon* (XM_010242245.3), *Hordeum vulgare* (chr2H LR890097.1: 629754948–629758561), *Oryza brachyantha* (XM_006652878), *Oryza rufipogon* (AB776992.1), *Oryza sativa* (XM_015778551.2), *Panicum hallii* (XM_025968913.1), *Panicum virgatum* (субгеном К (XM_039918410.1), субгеном N (XM_039965747.1)), *Phyllostachys praecox* (GEDH01023394), *Saccharum spontaneum* (субгеном А (QVOL01000017.1: 17014874–17018085), субгеном В (CM010700.1: 1718074–1925946), субгеном D (QVOL01000020.1: 5016041–5019243)), *Setaria italica* (XM_004960078.2), *Setaria viridis* (XM_034728245.1), *Sorghum bicolor* (XM_002447206.2), *Triticum aestivum* (субгеном А (CM022214.1: 778844152–778847881), субгеном В (CM022215.1: 760634885–760638727), субгеном D (CM022216.1: 640209793–640213448)), *Triticum dicoccoides* (субгеном А (XM_037623746.1), субгеном В (XM_037631654.1)). Дендрограмма построена методом Neighbor-Joining (модель JTT, 1000 бутстреп-реплик) в программе MEGA 7.0; *б* – консервативные мотивы, выявленные в анализируемых белках с помощью MEME5.3.3.

ми достаточно высоко и составляет 86–100% (*ZmLg1*) и 88–93% (*ZmLg1-like*).

Как между генами, так и внутри групп промоторы *ZmLg1* и *ZmLg1-like* различаются составом и количеством регуляторных элементов (табл. 2). Промоторы обоих генов содержат целый ряд сайтов, ассоциированных с ответом на стресс и в меньшей степени на гормоны. Для промотора *ZmLg1* специфичны элементы CAT-box, CCAAT-box, WRE3, MYB и TCCC-motif, а для промотора *ZmLg1-like* – box 4 и circadian (табл. 2).

Из 16 типов элементов, присутствующих в промоторе гомологов *ZmLg1*, большинство относятся к STRE (различные типы стрессов; 167 сайтов), CAAT-box (энхансер транскрипции; 130) и Sp1 (световой стресс; 117) (табл. 2). Промоторы гомологов *ZmLg1-like* содержат 14 типов элементов, четыре из которых представлены избыточно – CAAT-box (энхансер транскрипции; 256), STRE (различные типы стрессов; 118), ABRE (ответ на абсцизовую кислоту; 116) и A-box (базовый регуляторный элемент; 111) (табл. 2). Учитывая свой-

ства данных типов элементов, можно предположить, что оба гена достаточно активно вовлечены в ответ растения на различные стрессы (STRE). Еще один важный тип элементов – ARE (анаэробный стресс) присутствует в промоторах почти всех гомологов *ZmLg1*, а в случае *ZmLg1-like* – только у одного из анализируемых генотипов (Тх303). Действительно, показано, что *ZmLg1* участвует в определении устойчивости кукурузы к фитофторозу, вызываемому грибковым возбудителем *Setosphaeria turcica* [23].

Инициация формирования язычка и ушка входит в программу развития морфологии листа и, скорее всего, не является результатом ответа растения на стресс. Поэтому в промоторах *ZmLg1* и *ZmLg1-like* образца кукурузы В73 был проведен дополнительный поиск мотивов связывания с ТФ (табл. 3). Было обнаружено, что у обоих генов имеются сайты связывания ТФ 21 семейства, что предполагает широкий спектр регуляторных сетей, в которых могут быть задействованы *ZmLg1* и *ZmLg1-like*. Наибольшее количество мотивов ассоциировано с ТФ семейств AP2/ERF, bHLH, GATA и SBP. Сайты связывания ТФ AP2/B3/RAV, CAMTA, E2F/DP и WRKY присутствуют только в промоторе *ZmLg1*, тогда как HD-ZIP и TBP – только в промоторе *ZmLg1-like* (табл. 3).

Известно, что большинство ТФ WRKY участвуют в ответе растений на стрессы [32]. Отсутствие сайтов связывания с WRKY в промоторе *ZmLg1-like* свидетельствует о его возможной меньшей роли в ответе на стрессы в сравнении с *ZmLg1*. В подтверждение этому, в промоторе *ZmLg1-like* нет сайтов связывания с ТФ семейств AP2/B3/RAV и CAMTA, члены которых участвуют в реакции на абиотические стрессы (холод, обезвоживание, тепловой шок и механический стресс) и этилен, а также в репродуктивном развитии [32, 33]. С другой стороны, в промоторе *ZmLg1-like* специфически присутствуют сайты связывания ТФ семейства HD-ZIP, вовлеченные в ответ растения на стрессы и гормоны [34]. Можно предположить, что оба гена *ZmLg1* и *ZmLg1-like* участвуют в ответе на стресс, используя при этом разные регуляторные элементы активации транскрипции.

Сходство последовательностей промоторов генов *ZmLg1* и *ZmLg1-like* составило всего 3%. Однако был обнаружен высококонсервативный (сходство 96.7–100%) фрагмент длиной 62 пн в положении –163 (*ZmLg1* В73) и –97 (*ZmLg1-like* В73). Анализ в PlantCare выявил в данном фрагменте два элемента типа А-бокс, которые являются базовыми регуляторными элементами, а также два элемента STRE, участвующих в ответах на стрессы.

Мы сравнили промоторы *ZmLg1* и *ZmLg1-like* с аналогичными последовательностями гомологов *Lg1/Lg1-like* других видов Роасеае. Сходство

Таблица 3. Количество найденных мотивов связывания различных семейств транскрипционных факторов в промоторных областях (~1000 пн) генов *ZmLg1* и *ZmLg1-like* (В73)

Семейство ТФ	<i>ZmLg1</i>	<i>ZmLg1-like</i>
AP2/ERF	37	31
AP2; B3; RAV	7	0
ARF; B3	1	1
AT-Hook	1	5
bHLH	30	15
bZIP	11	19
C2H2	1	2
CAMTA	4	0
Dof	4	5
E2F/DP	2	0
EIL	7	2
GATA	41	25
GeBP	3	3
HD-ZIP	0	9
LBD	2	1
MYB-related	1	1
NAC	2	1
SBP	53	88
TALE	3	3
TBP	0	4
WRKY	8	0

(68%) было обнаружено только для промоторов *ZmLg1* и *Lg1/Lg1-like* сорго (рис. 3), хотя на дендрограмме (рис. 2,а) *Lg1/Lg1-like* сорго кластеризуется с *ZmLg1-like*.

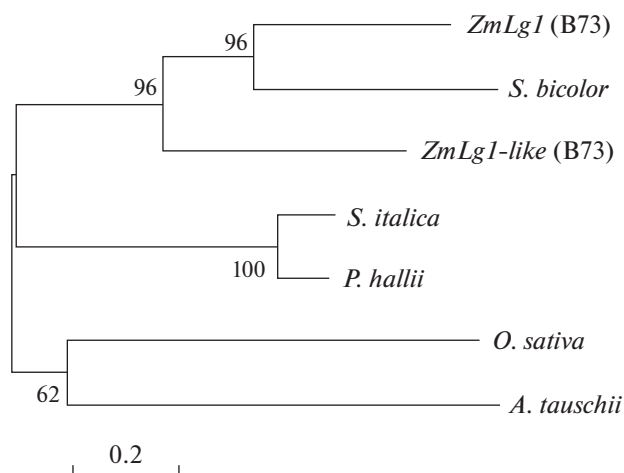


Рис. 3. Филогения видов Роасеае на основе последовательностей промоторов (~1000 пн до старт-кодона) гомологов *Lg1/Lg1-like*.

Имеющиеся исследования свидетельствуют о вероятном сходстве роли гомологов *Lg1* и *Lg1-like* в архитектуре листа видов Poaceae. Так, у кукурузы показана функция гена *ZmLg1* в формировании язычка и ушка листьев [18, 26], а у *T. aestivum* и *O. sativa* — такая же роль генов-гомологов *ZmLg1/ZmLg1-like* (вероятнее *ZmLg1-like*) — *TaSPL8* и *OsLg1* соответственно [11, 25, 35]. Это также предполагает избыточность функции паралога *ZmLg1-like* и *ZmLg1* у кукурузы и теосинте *parviglumis*.

Говоря о происхождении гомологов *ZmLg1* и *ZmLg1-like*, можно предположить несколько гипотез: более недавнее происхождение *ZmLg1* в сравнении с *ZmLg1-like* в результате дупликации последнего у теосинте *parviglumis* (1); дупликация гена-предшественника у общего предка теосинте *mexicana* и *parviglumis* и последующая потеря гена *ZmLg1* у *mexicana* (2); появление двух паралогов гена у *parviglumis* в результате интрогрессии генетического материала из *mexicana* (3). Для правильных выводов, кроме биоинформационного анализа последовательностей *Lg1/Lg1-like* (включая промоторы), необходимо прямое клонирование и секвенирование данных генов у других видов *Zea* и близкородственных видов трибы Andropogoneae.

Как уже говорилось, гены *ZmLg1* и *ZmLg1-like* кодируют ТФ семейства SPL. Данные гены являются одной из двух ключевых составляющих модуля *miR156/SPL*, который определяет многочисленные признаки роста и развития растения, включая зависящий от возраста регуляторный путь цветения [36, 37]. Однако анализ последовательностей генов *ZmLg1* и *ZmLg1-like* (включая регуляторные области) показал, что они не содержат участков, комплементарных *miR156*. Это подтверждает ранее показанное отсутствие таких участков в *ZmLg1* (*ZmSBP15*) [38] и предполагает отсутствие влияния *ZmLg1* и *ZmLg1-like* на время цветения кукурузы.

Ранее с использованием метода геномного редактирования были получены линии кукурузы с мутациями в гене *ZmLg1*, которые изменяли угол наклона листа [39]. Данные мутации приводили к протяженным делециям в аминокислотной последовательности *ZmLg1*, но не к замещению отдельных аминокислот [39]. Сведения о влиянии отдельных замещений аминокислот на фенотип наклона листа, которые могли бы быть использованы для сравнения с анализируемыми в данной работе последовательностями, отсутствуют.

Таким образом, в настоящей работе впервые были идентифицированы и охарактеризованы последовательности генов-паралогов *ZmLg1* и *ZmLg1-like*, включая их промоторные области, у инбредных линий кукурузы и образцов теосинте. Проведенные структурный и литературный анализы

позволили сделать выводы о возможных функциях паралогов: участие в определении угла наклона; ответ на стрессы; отсутствие влияния на время цветения кукурузы. Показано, что высокогомологичные гены *ZmLg1* и *ZmLg1-like* значительно отличаются промоторной областью, в частности набором стресс-чувствительных *cis*-регуляторных элементов. Сходство белковых последовательностей предполагает сходную функцию ТФ *ZmLg1* и *ZmLg1-like*, однако различия в регуляторных областях могут свидетельствовать о включении данной функции в ответ на разные внешние влияния. Также мы предполагаем, что с помощью различий в регуляции экспрессии двух паралогичных генов расширяется спектр ответа растения кукурузы на различные виды стресса.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ (№ 21-16-00008) и Министерства науки и высшего образования РФ.

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.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Duvick D.N., Smith J.S.C., Cooper M. Long-term selection in a commercial hybrid maize breeding program // Plant Breeding Reviews: Long-Term Selection: Crops, Animals, and Bacteria / Ed. Janick J. Oxford, UK: John Wiley & Sons, 2004. P. 109–151.
2. Piperno D.R., Ranere A.J., Holst I. et al. Starch grain and phytolith evidence for early ninth millennium B.P. maize from the Central Balsas River Valley, Mexico // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2009. V. 106. P. 5019–5024. <https://doi.org/10.1073/pnas.0812525106>
3. van Heerwaarden J., Doebley J., Briggs W.H. et al. Genetic signals of origin, spread, and introgression in a large sample of maize landraces // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2011. V. 108. P. 1088–1092. <https://doi.org/10.1073/pnas.1013011108>
4. Gonzalez-Segovia E., Pérez-Limon S., Cántora-Martínez G.C. et al. Characterization of introgression from the teosinte *Zea mays* ssp. *mexicana* to Mexican highland maize // PeerJ. 2019. V. 7. Article e6815. <https://doi.org/10.7717/peerj.6815>
5. Yang N., Xu X.W., Wang R.R. et al. Contributions of *Zea mays* subspecies *mexicana* haplotypes to modern maize // Nature Commun. 2017. V. 8. Article 1874. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02063-5>
6. Strable J. Developmental genetics of maize vegetative shoot architecture // Mol. Breeding. 2021. V. 41. Article 19. <https://doi.org/10.1007/s11032-021-01208-1>

7. Lambert R.J., Johnson R.R. Leaf angle, tassel morphology, and the performance of maize hybrids // *Crop Sci.* 1978. V. 18. P. 499–502.
8. Zhang N., Huang X. Mapping quantitative trait loci and predicting candidate genes for leaf angle in maize // *PLoS One.* 2021. V. 16. Article e0245129. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0245129>
9. Yu Y. *Liguleless1*, a conserved gene regulating leaf angle and a target for yield improvement in wheat // *Plant Physiol.* 2019. V. 181(1). P. 4–5. <https://doi.org/10.1104/pp.19.00872>
10. Buescher E.M., Moon J., Runkel A. et al. Natural variation at sympathy for the ligule controls penetrance of the semidominant *Liguleless narrow-R* mutation in *Zea mays* // *G3 (Bethesda).* 2014. V. 4. P. 2297–2306. <https://doi.org/10.1534/g3.114.014183>
11. Dresvyannikova A.E., Watanabe N., Muterko A.F. et al. Characterization of a dominant mutation for the liguleless trait: *Aegilops tauschii* *liguleless (Lgt)* // *BMC Plant Biol.* 2019. V. 55. Article 19. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1635-z>
12. Moon J., Candela H., Hake S. The *Liguleless narrow* mutation affects proximal-distal signaling and leaf growth // *Development.* 2013. V. 140. P. 405–412. <https://doi.org/10.1242/dev.085787>
13. Wang R., Liu C., Chen Z. et al. *Oryza sativa* *LIGULELESS 2s* determine lamina joint positioning and differentiation by inhibiting auxin signaling // *New Phytol.* 2021. V. 229. P. 1832–1839. <https://doi.org/10.1111/nph.16970>
14. Anderson A., St Aubin B., Abraham-Juárez M.J. et al. The second site modifier, sympathy for the ligule, encodes a homolog of *Arabidopsis* *ENHANCED DISEASE RESISTANCE4* and rescues the *Liguleless narrow* maize mutant // *Plant Cell.* 2019. V. 31. P. 1829–1844. <https://doi.org/10.1105/tpc.18.00840>
15. Okagaki R.J., Haaning A., Bilgic H. et al. *ELIGULUM-A* regulates lateral branch and leaf development in barley // *Plant Physiol.* 2018. V. 176. P. 2750–2760. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01459>
16. Ku L.X., Zhao W.M., Zhang J. et al. Quantitative trait loci mapping of leaf angle and leaf orientation value in maize (*Zea mays* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 2010. V. 121. P. 951–959. <https://doi.org/10.1007/s00122-010-1364-z>
17. Dzjevit M.J., Li X., Yu J. Dissection of leaf angle variation in maize through genetic mapping and meta-analysis // *Plant Genome.* 2019. V. 12. Article 180024. <https://doi.org/10.3835/plantgenome2018.05.0024>
18. Moreno M.A., Harper L.C., Krueger R.W. et al. *Liguleless1* encodes a nuclear-localized protein required for induction of ligules and auricles during maize leaf organogenesis // *Genes Dev.* 1997. V. 11. P. 616–628. <https://doi.org/10.1101/gad.11.5.616>
19. Walsh J., Waters C.A., Freeling M. The maize gene *liguleless2* encodes a basic leucine zipper protein involved in the establishment of the leaf blade-sheath boundary // *Genes Dev.* 1998. V. 12. P. 208–218. <https://doi.org/10.1101/gad.12.2.208>
20. Muehlbauer G.J., Fowler J.E., Freeling M. Sectors expressing the homeobox gene *liguleless3* implicate a time-dependent mechanism for cell fate acquisition along the proximal-distal axis of the maize leaf // *Development.* 1997. V. 124. P. 5097–5106.
21. Fowler J., Freeling M. *Liguleless 4*, a new dominant mutation that alters the sheath-blade boundary in maize leaves // *MNL.* 1991. V. 65. P. 30–31.
22. Ren Z., Wu L., Ku L. et al. *ZmL11* regulates leaf angle by directly affecting *liguleless1* expression in maize // *Plant Biotechnol J.* 2020. V. 18. P. 881–883. <https://doi.org/10.1111/pbi.13255>
23. Kolkman J.M., Strable J., Harline K. et al. Maize introgression library provides evidence for the involvement of *liguleless1* in resistance to northern leaf blight // *G3 (Bethesda).* 2020. V. 10. P. 3611–3622. <https://doi.org/10.1534/g3.120.401500>
24. Johnston R., Wang M., Sun Q. et al. Transcriptomic analyses indicate that maize ligule development recapitulates gene expression patterns that occur during lateral organ initiation // *Plant Cell.* 2014. V. 26. P. 4718–4732. <https://doi.org/10.1105/tpc.114.132688>
25. Lee J., Park J.J., Kim S.L. et al. Mutations in the rice *liguleless* gene result in a complete loss of the auricle, ligule, and laminar joint // *Plant Mol. Biol.* 2007. V. 65. P. 487–499. <https://doi.org/10.1007/s11103-007-9196-1>
26. Li C., Liu C., Qi X. et al. RNA-guided Cas9 as an in vivo desired-target mutator in maize // *Plant Biotechnol J.* 2017. V. 15. P. 1566–1576. <https://doi.org/10.1111/pbi.12739>
27. Avni R., Nave M., Barad O. et al. Wild emmer genome architecture and diversity elucidate wheat evolution and domestication // *Science.* 2017. V. 357(6346). P. 93–97. <https://doi.org/10.1126/science.aan0032>
28. Lovell J.T., MacQueen A.H., Mamidi S. et al. Genomic mechanisms of climate adaptation in polyploid bioenergy switchgrass // *Nature.* 2021. V. 590. P. 438–444. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-03127-1>
29. Zimin A.V., Puiu D., Hall R. et al. The first near-complete assembly of the hexaploid bread wheat genome, *Triticum aestivum* // *Gigascience.* 2017. V. 6. P. 1–7. <https://doi.org/10.1093/gigascience/gix097>
30. Zhang J., Zhang X., Tang H. et al. Allele-defined genome of the autopolyploid sugarcane *Saccharum spontaneum* L. // *Nat. Genet.* 2018. V. 50. P. 1565–1573. <https://doi.org/10.1038/s41588-018-0237-2>
31. *Grass Phylogeny Working Group II.* New grass phylogeny resolves deep evolutionary relationships and discovers C4 origins // *New Phytol.* 2012. V. 193. P. 304–312. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03972.x>
32. Yamasaki K., Kigawa T., Seki M. et al. DNA-binding domains of plant-specific transcription factors: structure, function, and evolution // *Trends Plant Sci.* 2013. V. 18. P. 267–276. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.09.001>
33. Iqbal Z., Shariq Iqbal M., Singh S.P., Buaboocha T. Ca²⁺/Calmodulin complex triggers CAMTA transcriptional machinery under stress in plants: signaling cascade and molecular regulation // *Front. Plant Sci.* 2020. V. 11. Article 598327. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.598327>

34. Gong S., Ding Y., Hu S. et al. The role of HD-Zip class I transcription factors in plant response to abiotic stresses // *Physiol. Plant.* 2019. V. 167. P. 516–525. <https://doi.org/10.1111/pp1.12965>
35. Liu K., Cao J., Yu K. et al. Wheat TaSPL8 modulates leaf angle through auxin and brassinosteroid signaling // *Plant Physiol.* 2019. V. 181. P. 179–194. <https://doi.org/10.1104/pp.19.00248>
36. Wu G., Poethig R.S. Temporal regulation of shoot development in *Arabidopsis thaliana* by miR156 and its target SPL3 // *Development.* 2006. V. 133. P. 3539–3547. <https://doi.org/10.1242/dev.02521>
37. Wang H., Wang H. The miR156/SPL module, a regulatory hub and versatile toolbox, gears up crops for enhanced agronomic traits // *Mol. Plant.* 2015. V. 8. P. 677–688. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.01.008>
38. Wei H., Zhao Y., Xie Y., Wang H. Exploiting SPL genes to improve maize plant architecture tailored for high-density planting // *J. Exp. Bot.* 2018. V. 69(20). P. 4675–4688. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery258>
39. Li C., Liu C., Qi X. et al. RNA-guided Cas9 as an in vivo desired-target mutator in maize // *Plant Biotechnol. J.* 2017. V. 15(12). P. 1566–1576. <https://doi.org/10.1111/pbi.12739>

Comparative Analysis of *liguleless1* and *liguleless1-like* Transcription Factor Genes in Teosinte and Modern Maize Accessions

M. A. Filyushin^{a, *}, E. B. Khatefov^b, E. Z. Kochieva^a, and A. V. Shchennikova^a

^a Federal Research Center Fundamentals of Biotechnology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

^b Federal Research Center Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Saint-Petersburg, 190000 Russia

*e-mail: michel7753@mail.ru

The most important morphological characteristic that determines maize plant architecture is the angle of leaf inclination, which depends on the presence and degree of ligule and auricle development at the leaf blade and stem boundary. In this study, the *liguleless1* and its paralog *liguleless1-like* gene sequences, encoding transcription factors of the SQUAMOSA PROMOTER-BINDING PROTEIN family, involved in the ligule and auricle formation, were identified and analyzed in two teosinte (*parviglumis* and *mexicana*) and 37 modern maize inbred lines. In the genome of teosinte *parviglumis* and maize lines, two paralogs, *ZmLg1* and *ZmLg1-like*, were identified, and in teosinte *mexicana* – only *ZmLg1-like*. *ZmLg1* and *ZmLg1-like* proteins have high structural similarity (75–76%). At the same time, the *ZmLg1* and *ZmLg1-like* promoters differ significantly (3% of similarity), including the composition and number of *cis*-regulatory elements. Based on the data obtained, several hypotheses were formulated for the origin of the *ZmLg1* and *ZmLg1-like* genes in the genome of modern maize.

Keywords: maize, teosinte *parviglumis*, teosinte *mexicana*, *liguleless1*, *liguleless1-like*.