

РОЛЬ ХРОМОСОМ ВТОРОЙ ГОМЕОЛОГИЧЕСКОЙ ГРУППЫ В ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ *TRITICUM AESTIVUM* L.

С.В. Осипова^{1,4}, Т.А. Пшеничникова², А.В. Пермяков¹, М.Д. Пермякова¹,
Е.Г. Рудиковская¹, А.А. Дорошков², И.Н. Леонова², В.В. Верхотуров⁵, U. Lohwasser³,
A. Börner³

¹Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия, svetlanaosipova2@mail.ru

²Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия, wheatpsh@bionet.nsc.ru

³Leibniz Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research, Gatersleben, Germany, boerner@ipk-gatersleben.de

⁴Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Иркутский государственный университет», Иркутск, Россия, svetlanaosipova2@mail.ru

⁵Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Иркутский национальный исследовательский технический университет», Иркутск, Россия, vervv@mail.ru

Аннотация. На хромосомах 2A и 2D мягкой пшеницы установлены позиции “hot spot” локусов, важных для регуляции ответов на водный дефицит. Биоинформационным анализом обнаружено в общей сложности 55 генов, функции которых взаимосвязаны и реализуются в широком диапазоне биохимических и молекулярных процессов, от регуляции цикла Кребса до регуляции взаимодействия различных сигнальных путей. Идентифицированы кандидатные маркеры для использования в маркер-ассоциированной селекции пшеницы.

Ключевые слова: геном пшеницы, водный дефицит, регуляторные локусы

DOI: 10.31255/978-5-94797-319-8-957-961

На длинном плече хромосомы 2D с высокой достоверностью нами были картированы QTLs и выявлены маркеры, связанные с устойчивостью мягкой пшеницы к засухе. Фенотипирование рекомбинантных инбредных линий Чайниз Спринг/Синтетик 6х в контрастных условиях водообеспечения проводили по биомассе главного побега, параметрам газообмена и флуоресценции хлорофилла, содержанию фотосинтетических пигментов, активности липоксигеназы и ферментов аскорбат-глутатионового цикла в листьях. Один из главных QTL был ассоциирован с микросателлитным маркером Xgwm 539 в позиции 97 cM [Osipova et al., 2016; Permyakova et al., 2017]. Биоинформационным анализом было показано, что в позиции 2DL 97 cM локализованы пять белоккодирующих генов, функции которых связаны с ответными реакциями растений на стрессовые условия. Один из принципиально важных генов кодирует *GLK2* (golden2-like) транскрипционный фактор (ТФ), принадлежащий семейству GARP. Установлено, что ТФ этого семейства регулируют клеточную дифференцировку, развитие хлоропластов, участвуют в старении листа, подтверждена связь между *GLKs* и фитогормонами. *GLKs* непосредственно связываются с промоторами светособирающих генов и генов биосинтеза хлорофилла, и действуют как транскрипционные активаторы [Chen et al., 2016]. В той же позиции на хромосоме 2D были выявлены два гена, кодирующие гомологи глутатион-S-трансфераз, многофункциональных ферментов, играющих важнейшую роль в детоксикации и устойчивости к окислительному стрессу. У злаков экспрессия этих

генов индуцировалась засухой, наиболее высокий уровень транскрипции был выявлен у засухоустойчивых генотипов, он коррелировал с показателями продуктивности [Rezaei et al., 2013]. В том же QTL был локализован ген, кодирующий гомологи мембранных белков – пермеаз, которые транспортируют пурины и различные вторичные метаболиты [Jelesko, 2012], а также ген, кодирующий субъединицу мембранного транслоказного комплекса TIM23, который переносит синтезированные в ядре пептиды в митохондрии [Murtha et al., 2007].

На хромосоме 2A, генотипированной SNP – маркерами, было проведено картирование QTL по результатам фенотипирования рекомбинантных линий картирующей популяции Саратовская 29 (Янецкис Пробат 2A) (C29(ЯП2A)). 100 линий C29(ЯП2A) выращивали в двух полевых, двух тепличных вегетациях и одной – в климатической камере Plant Master в контрастных условиях водообеспечения. Фенотипирование линий C29(ЯП2A), выращенных в контролируемых условиях климата, проводили по комплексу вышеперечисленных физиолого-биохимических признаков. Фенотипирование линий, выращенных в полевых и тепличных условиях, проводили по компонентам урожая и фенологическим характеристикам. На длинном плече хромосомы 2A были картированы 2 QTL, ассоциированные с целевыми признаками и их устойчивостью в условиях засухи, в позиции 108.5 – 109.2 сМ и в позиции 102 сМ. Биоинформационным анализом в позиции 2AL 108.5 – 109.2 сМ были выявлены 29 генов, двадцать из которых кодировали регуляторные белки или важные регуляторные субъединицы, участвующие в ответных реакциях на водный стресс. В позиции 2AL 102 сМ были выявлены 13 генов, десять из которых также кодировали важные регуляторные белки. Поскольку многие из этих генов не изучены у *Triticum aestivum* L, об их функциях судили по сведениям, имеющимся для *Arabidopsis thaliana*. Аннотированные гомологи генов, локализованных в позициях 108.5 – 109.2 сМ и 102 сМ, весьма условно можно разделить на функциональные группы (рис. 1 и 2).

Анализ функций генов, выявленных в двух близкорасположенных QTL на хромосоме 2A пшеницы, позволяет предположить, что эти гены объединены в функциональные кластеры (или кластер), реагирующие на водный дефицит.

Локализация в этих кластерах значительного числа генов, регулирующих посттрансляционные модификации белков (ПТМ), подчеркивает роль ПТМ в модификации физиологического статуса растительного организма через регуляцию активности белков, белок-белковых и липид-белковых взаимодействий [Hashiguchi and Komatsu, 2016]. Серин/треонин киназы образуют сигнальные MAPK-каскады, могут активироваться более чем одним типом стресса и выступать в качестве точек пересечения нескольких сигнальных путей [Sinha et al., 2011]. Ацилтрансфераза, имеющая DUF231 домен, необходима для сохранения структурной целостности листа и скоординированных реакций различных ответов на абиотические стрессы, в том числе, детоксикацию АФК [Nafis et al., 2015]. Фосфатидилинозитол N-ацетилглюкозаминилтрансфераза осуществляет гликолипирование белков, играющих ключевые роли в разнообразных биологических процессах.

Помимо генов, функции которых связаны с ПТМ, в двух изученных QTLs локализованы гены, регулирующие важнейшие внутриклеточные процессы: посттранскрипционную экспрессию пластидных и митохондриальных генов; скорость-лимитирующую стадию цикла Кребса, занимающего центральное место в энергетическом обмене; убиквитин-протеасомную систему, которая, помимо регуляции содержания клеточных белков, является центральным регулятором гормональной сигнализации растений; ионные каналы и кальциевую сигнализацию; детоксикацию токсичных альдегидов и кетонов; биосинтез L-аскорбиновой кислоты и другие. Наконец, в QTL на хромосоме 2A локализованы гены семейства АТФ-аз AAA – типа,

которые имеют широкую субклеточную локализацию и участвуют в регуляции транскрипции, сигнальной трансдукции и деградации белков протеасомой.

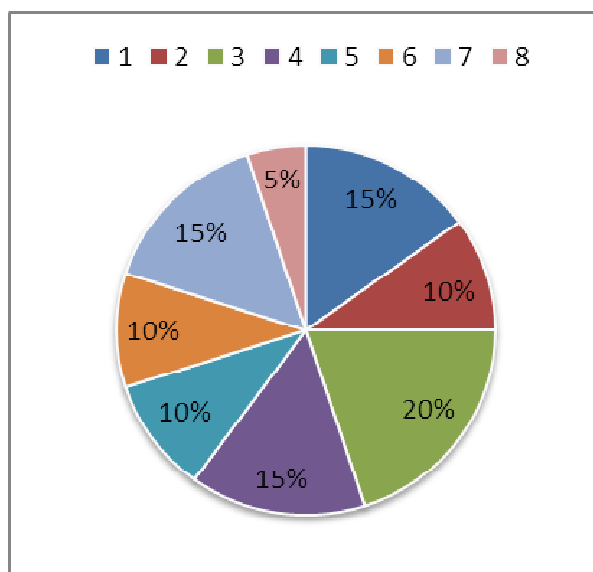


Рис. 1. Функции генов (в процентном соотношении), локализованных в позиции 2AL 108.5 - 109.2 сМ. Гены вовлечены в регуляцию: 1. транскрипции; 2. редактирования РНК; 3. посттрансляционных модификаций; 4. убиквитин-протеасомной системы; 5. липидного метаболизма; 6. редокс реакций; 7. энергетического обмена; 8. деубиквитинизации p53. Аннотированные гомологи. 1 группа: субъединица B7 ядерного фактора Y; 2 субъединицы SWI3A комплекса SWI/SNF; 2 группа: 2 белка, содержащие PPR повторы; 3 группа: 3 протеин киназы, обогащенные лейциновыми повторами; DUF231 ацетилтрансфераза; 4 группа: 2 белка, содержащие F-боксы и DUF-домен; белок, содержащий (UBA)/TS-N домен; 5 группа: субъединица фосфотидилинозитол N-ацетилглюкозаминил трансферазы; фосфолипаза C; 6 группа: 2 альдо-кето редуктазы; 7 группа: 2 белка семейства АТФ-аз AAA-типа; изоцитрат дегидрогеназа (НАД); 8 группа: Абро -1 подобная субъединица BRISC комплекса функции изучены у млекопитающих).

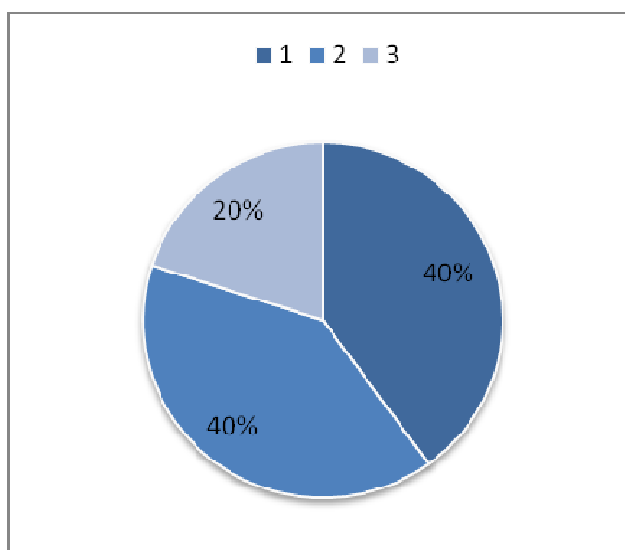


Рис. 2. Функции генов (в процентном соотношении), локализованных в позиции 2AL 102 сМ. Гены вовлечены в регуляцию: 1. пост-трансляционных модификаций; 2. редокс реакций; 3. связывания ионов Ca²⁺. Аннотированные гомологи. 1 группа: четыре специфичные для злаков серин / треонин протеин киназы; 2 группа: три белка семейства цитохромов P450, подсемейство 87; клаваминат синтаза; 3 группа: специфичная для злаков кальций-связывающая пероксигеназа; кальций связывающие белки.

По всей вероятности, ремоделирование хроматина с участием нуклеосом ремоделирующего комплекса SWI/SNF играет важную роль в восприятии экологических сигналов и активизации данной генной сети. Предположительно, комплекс SWI/SNF регулирует доступ ТФ NF- Υ к зонам промоторов различных генов, контролируемых развитием организма. Известно, что SWI/SNF участвует в регуляции развития листа с помощью хроматин-опосредованной модуляции гормональных сигнальных путей и их взаимодействия [Saez et al., 2008; Sarnowska et al., 2016].

Таким образом, на хромосомах 2A и 2D гексаплоидной пшеницы нам удалось установить позиции “hot spot” локусов, чрезвычайно важных для регуляции ответов на внешние воздействия. Функции многих генов, локализованных в этих локусах, взаимосвязаны и реализуются в широком диапазоне биохимических и молекулярных процессов, от регуляции цикла Кребса до регуляции взаимодействия различных сигнальных путей. Мы идентифицировали также кандидатные маркеры, которые можно использовать в маркер-ассоциированной селекции пшеницы с целью повышения эффективности фотосинтетического аппарата и продуктивности в условиях водodefицита.

Работа поддержана грантами РФФИ 15-04-02762 и 18-04-00481. Все эксперименты были проведены на экспериментальной базе ЦКП «Биоаналитика» СИФИБР СО РАН и на экспериментальных базах двух ЦКП ИЦиГ СО РАН «Лаборатория искусственного выращивания растений» и «Селекционно-генетическая лаборатория».

Литература

- Chen M., Ji M., Wen B., Liu L., Li S., Chen X., Gao D., Li L. Golden 2-like transcription factors of plants // *Front Plant Sci.* – 2016. – V. 7. – A. 1509.
- Hashiguchi A., Komatsu S. Impact of post-translational modifications of crop proteins under abiotic stress // *Proteomes.* – 2016. – V. 4. – P. 42
- Jelesko J.G. An expanding role for purine uptake permease-like transporters in plant secondary metabolism // *Front Plant Sci.* – 2012. – V. 3, No. 78. – doi: 10.3389/fpls.2012.00078.
- Murcha M. W., Elhafez D., Lister R., Tonti-Filippini J., Baumgartner M., Philippar K., et al. Characterization of the preprotein and amino acid transporter gene family in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* – 2007. – V. 143. – P. 199–212.
- Nawrath C., Scheller H.V., Kliebenstein D.J., Sakuragi Y. Acetylation of cell wall is required for structural integrity of the leaf surface and exerts a global impact on plant stress responses // *Front. Plant Sci.* – 2015. – <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00550>.
- Osipova S., Permyakov A., Permyakova M. et al. Regions of the bread wheat D genome associated with variation in key photosynthesis traits and shoot biomass under both well watered and water deficient conditions // *J. Appl. Gen.* – 2016. – V. 57. – P. 151–163.
- Permyakova M.D., Permyakov A.V., Osipova S.V. et al. Chromosome regions associated with the activity of lipoxygenase in the genome D of *Triticum aestivum* L. under water deficit // *Rus. J. Plant Phys.* – 2017. – V. 64. – P. 28–40.
- Rezaei M.K., Shobbar Z.S., Shahbazi M., Abedini R., Zare S. Glutathione S-transferase (GST) family in barley: Identification of members, enzyme activity, and gene expression pattern // *J. Plant. Physiol.* – 2013. – V. 170. – P. 1277–1284.
- Saez A., Rodrigues A., Santiago J., Rubio S., P. Rodriguez P.L. HAB1–SWI3B interaction reveals a link between abscisic acid signaling and putative SWI/SNF chromatin-remodeling complexes in *Arabidopsis* // *Plant Cell.* – 2008. – V. 20. – P. 2972–2988.
- Sarnowska E., Gratkowska D.M., Sacharowski S.P., Cwiek P., Tohge T., Fernie A.R., Siedlecki J.A., Koncz C., Sarnowski T.J. The role of SWI/SNF chromatin remodeling

complexes in hormone crosstalk // Trends in Plant Science. – 2016. – V. 21. – P. 594–608.

Sinha A.K., Jaggi M., Raghuramand B., Tuteja N. Mitogen-activated protein kinase signaling in plants under abiotic stress // Plant Signaling & Behavior. – 2011. – V. 6. – P. 196–203.

ROLE OF THE SECOND HOMEOLOGIC GROUP CHROMOSOMES IN THE DROUGH-RESISTANCE OF WHEAT *TRITICUM AESTIVUM* L.

S.V. Osipova^{1, 4}, T.A. Pshenichnikova², A.V. Permyakov¹, M.D. Permyakova¹,
E.G. Rudikovskaya¹, A.A. Doroshkov², I.N. Leonova², V.V. Verchoturov⁵, U. Lohwasser³,
A. Börner³

¹Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia, svetlanaosipova2@mail.ru

²Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia, wheatpsh@bionet.nsc.ru

³Leibniz Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research, Gatersleben, Germany, boerner@ipk-gatersleben.de

⁴Irkutsk State University, Irkutsk, Russia, svetlanaosipova2@mail.ru

⁵Federal State Budget Educational Institution of Higher Education «Irkutsk National Research Technical University», Irkutsk, Russia, vervv@mail.ru

Abstract: The positions of the hot spot loci, which are important for the regulation of responses to water deficiency, were determined on the chromosomes 2A and 2D of soft wheat. Bioinformatics analysis revealed the 55 genes, whose functions are interlinked and are deployed in a wide range of biochemical and molecular processes, from the regulation of the Krebs cycle to the regulation of the interaction of various signaling pathways. Markers for marker-associated wheat breeding have been identified.

Keywords: genome of wheat, water deficiency, regulatory loci