

ГЕНЕТИКА АДАПТИВНОСТИ И АРХИТЕКТОНИКА ПШЕНИЦ

Н.П. Гончаров^{1,2}, Е.Я. Кондратенко¹, В.Ю. Вавилова¹

¹Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия, gonch@bionet.nsc.ru

²Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия

Аннотация. Для создания высоко адаптивных, стрессоустойчивых сортов нового поколения необходимо использование ранее не используемых признаков, более широкого генетического разнообразия и диверсификация сортов. Это позволит обеспечить национальную продовольственную безопасность. Однако для его научного обеспечения необходимо получение новых знаний. Особенно это касается архитектоники растений и создания модели сортов будущего.

Ключевые слова: пшеница, адаптация, архитектоника растения, генетический контроль

DOI: 10.31255/978-5-94797-319-8-13-16

Природа создала лишь четыре вида диких пшениц двух уровней ploидности (ди- и тетраплоидного) – однозернянки и полбы, используя при этом только четыре генома A^u , A^b , B и G из десятка возможных. Дикие гексаплоиды в природе не обнаружены, равно как и дикие голозерные тетраплоидные пшеницы. Они, если и не являются произведением рук человеческих, то, по крайней мере, есть результат удачного отбора первобытным земледельцем случайно появившихся в природе вариабельных форм.

В настоящее время и генетики, и селекционеры обнаружили, что не включенный в генофонд возделываемых видов пул генетической изменчивости (генов) этих диких предков может быть использован для дальнейшего улучшения наиболее продуктивных современных сортов. Считается, что такая стратегия селекции, основанная на широком использовании ранее неостребованных признаков и свойств, а так же генов, контролирующих их выраженность будет способствовать дальнейшему прогрессу селекции и развитию высокопродуктивного сельскохозяйственного производства. Такой подход создания высоко адаптивных, стрессоустойчивых сортов нового поколения за счет использования более широкого генетического разнообразия и диверсификации сортов - особенно привлекателен для обеспечения продовольственной безопасности. Однако для его научного обеспечения необходимо получение новых знаний. Особенно это касается архитектоники растений будущего и создания их модели.

Известно, что процесс одомашнивания кардинально изменил архитектонику и свойства диких видов. Признаки голозерность, отсутствие ломкоколосости и яровость сыграли ключевую роль в процессе доместикации и обеспечили успешное культивирование пшеницы на огромных пространствах [Dubcovsky, Dvorak, 2007].

Яровые (однолетние) растения проходят весь цикл развития в течение одного лета, в то время как озимые (двулетние) до осени не переходят к генеративному развитию без предварительного воздействия низкой температуры. Яровость-озимость - один из вариантов адаптации пшениц к изменениям условий среды. В природе яровость, по-видимому, возникла как механизм приспособления к определенным

условиям. В культуре она позволила земледельцам кардинально сократить время получения урожая до одного благоприятного для возделывания сезона (урожай однолетних культур собирается раз в год, урожай двулетних культур раз в два года). При этом одним из основных параметров, который определяет адаптивность современных сортов пшениц и по которому ведется селекция с незапамятных времен, является длина вегетационного периода. Наименьшей обладают скороспелые яровые формы. У пшениц скороспелость – сложный признак, контролируемый генами с различными эффектами взаимодействия. Основные различия в его проявлении дают гены системы *vrn*, контролирующие тип развития (яровость – озимость) и скорость индивидуального развития растений пшеницы. Поэтому изучение генетического контроля ярового типа развития и интрогрессия новых аллелей и генов, его обуславливающих, актуально как для увеличения селекционного материала для решения проблемы скороспелости. Яровость (однолетность) – критическая характеристика культивируемых растений. Переход от вегетативного роста к репродуктивному развитию – это критический момент в онтогенезе диких и культивируемых видов пшеницы, который влияет на адаптивность к конкретным условиям произрастания, а именно на оптимальность времени цветения и эффективность развития и распространения семян. Гены системы *vrn* (от англ. Response to vernalization, *vrn-1*, *vrn-2*, *vrn-3*) контролируют развитие признака «яровость—озимость» у пшеницы [Trevaskis et al., 2007]. Центральным геном в системе регуляции времени цветения является ген *vrn-1*. Он относится к семейству *mad3-box*-содержащих генов, кодирующих транскрипционные факторы, и является гомологом *ap1* гена арабидопсиса (*arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) [Dubcovsky et al., 2006]. Гены данного семейства являются органоспецифичными и играют важную роль в онтогенезе растений в целом. Нарушение функции некоторых из них может приводить к гомеозисным* трансформациям в генеративной сфере растений. Доминантная аллель гена *vrn-1* (*vrn-1*) определяет развитие пшениц по яровому типу, в то время как рецессивная аллель (*vrn-1*) определяет развитие по озимому типу [Dubcovsky et al., 2006]. Различие между доминантным и рецессивным аллелями связано с нарушениями в промоторном районе и/или в области первого интрона данного гена. В случае тетраплоидных (геном *bba^aa^u*) и гексаплоидных (геном *bba^aa^udd*) видов пшениц отличие между аллелями гена *vrn-1* в а геномах определяется делецией и встройкой мобильного генетического элемента в промоторном районе и делецией в первом интроне данного гена. Доминантные аллели гена *vrn-1* в b и d геномах отличаются от рецессивных исключительно наличием делеции в первом интроне. Промоторный район и первый интрон гена *vrn-1* содержат различные сайты связывания с другими регуляторными белками, что позволяет осуществлять тонкую регуляцию экспрессии гена *vrn-1* и формирование признака яровость — озимость [Dubcovsky et al., 2006].

Рецессивная аллель гена *VRN-1* считается более древней, поскольку большинство диких видов пшениц характеризуются озимым типом развития. Нами была выявлена значительная вариабельность промоторных районов гена *VRN-1* диких и культивируемых видов пшениц и представителей близкородственного рода *Aegilops* L. У 51 образца пшениц с разным уровнем плоидности и изученным ранее характером наследования типа развития, был определен набор мутаций в регуляторных районах гена *VRN-1*, приводящих к развитию по яровому типу [Golovnina et al., 2010]. Изучение последовательностей гена *VRN-1* у полиплоидных видов пшениц показало наличие сложного эволюционного процесса развития последовательности данного гена, включающего дубликацию промоторного района. У яровых форм полиплоидных видов процессы изменения последовательности гена *VRN-1* (делетирования фрагментов и встройки новых участков), по-видимому, произошли независимо и не были

унаследованы от яровых форм диплоидных видов пшениц. В промоторе гена *VRN-1* из А, В и G геномов яровых образцов тетраплоидных видов были обнаружены специфические встройки мобильного генетического элемента. Встройка мобильного генетического элемента, обнаруженная в промоторе *VRN-1* у возделываемых полиплоидов, по-видимому, не была унаследована от тетраплоидов и произошла у них независимо уже в процессе их возделывания человеком. Детальный анализ переменных областей промоторного района гена *VRN-1* показал наличие сайтов связывания транскрипционных факторов в данных областях и подтвердил предположение о том, что контролирование признака «яровость–озимность» осуществляется на уровне регуляции экспрессии мастер-гена *VRN-1*. Выявлены и описаны новые аллельные варианты генов *VRN-1* [Golovkina et al., 2010], которые позволяют сделать заключение о независимом происхождении яровости (однолетности) у доместифицированных пшениц от яровых форм их диких предков.

Структура колоса – один из важнейших признаков злаков, связанный с такими хозяйственно ценными их качествами, как продуктивность. Колосья разных видов пшениц отличаются по форме, размерам, плотности, остистости, окраске и т.д. Оценка характеристик колоса выполняется экспертом на основании визуального анализа колоса и в настоящее время требует существенных затрат времени. Эффективность фенотипирования колосов можно повысить за счет внедрения компьютерных технологий, организации хранения информации в базах данных, использования алгоритмов машинного обучения для анализа полученной информации [Генаев и др., 2018].

Ген *Q*, как и ген *VRN-1*, является одним из основных генов, вовлеченных в процесс доместикации, и контролирует такие признаки, как ломкость—не ломкость колоса, голозерность—пленчатость, форма колоса (норма—спельтоидность), форма и жесткость чешуи, длина оси колосового стержня, высота растения и некоторые другие хозяйственно важные признаки пшениц [Simons et al., 2006; Konopatskaia et al., 2016].

Нами был проведен молекулярный и генетический анализ гена *q* у 30 диких и культурных форм видов пшеницы с разной морфологией колоса. Дикие образцы характеризовались пленчатым, ломким и спельтоидным колосом, а культивируемые – голозерным, неломким и нормальным или компактным колосом. В результате исследования было установлено и проанализировано 17 нуклеотидных последовательностей гена *q* и подтверждена взаимосвязь между появлением замены аминокислоты валин на изолейцин в позиции 329 и формированием признаков пленчатость — голозерность, ломкоколосость — не ломкоколосость [Sormacheva et al., 2015].

Для поиска возможных гомологов генов *C*, *sc1*, *Sog*, *Sog2*, контролирующей компактную или копрактоидную форму колоса была проанализирована литература и выявлены основные гены, регулирующие форму колоса у ячменя, кукурузы и риса. Для ближайшего к пшеницам представителя подтрибы *Frumentaceae* Dum. трибы *Triticeae* ячменя *Hordeum vulgare* L. было выявлено 8 генов (*INT-C*, *Nud* (WIN1-like), *vrs1*, *Vrs4*, *Btr1*, *Btr2*, *Bkn3* и *HvAP2*), среди генов риса по фенотипическому проявлению был выбран ген *Dep1* (DENSE AND ERECT PANICLE1) [Vavilova et al., 2018]. Полученные результаты будут подробнее рассмотрены в докладе.

К настоящему моменту времени разными авторами описано довольно значительное число генов влияющих на архитектуру растения (см. обзор, Konopatskaia et al. [2016]), адаптивность [Гончаров, 2012; Киселева, Салина, 2018; и др.] и морфологию колоса [Amagai et al., 2017; Kosuge et al., 2008; Simons et al., 2006; и др.].

Работа по адаптивности поддержана бюджетным проектом 0324-2018-0018, работа по архитектонике поддержана грантом РНФ 16-16-10021.

Литература

Генаев М.А., Комышев Е.Г., Фу Хао, Гончаров Н.П., Афонников Д.А. SpikeDroidDB – информационная система для аннотации морфометрических характеристик колоса пшеницы // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2018. – Т.22, №1. – С. 132–140.

Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Новосибирск, 2012.

Киселева А.А., Салина Е.А. Генетическая регуляция времени цветения мягкой пшеницы // Генетика. – 2018. – Т. 54, № 4. – С. 381–396.

Amagai Y., Burdenyuk-Tarashevych L. A., Goncharov N. P., Kuboyama T., Watanabe N. Microsatellite mapping of the genes for false glume and semi-compact spike in *Triticum* L. // Genet. Resour. Crop Evol. – 2017. – V.64 (8). – P. 2105–2113.

Dubcovsky J., Dvorak J. Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication // Science. – 2007. – V. 316. – P. 1862–1866.

Dubcovsky J., Loukoianov A., Fu D. et al. Effect of photoperiod on the regulation of wheat vernalization genes *VRN1* and *VRN2* // Plant Mol. Biol. – 2006. – V. 60. – P. 469–480.

Golovnina K.A., Kondratenko E.Y., Blinov A.G., Goncharov N.P. Molecular characterization of vernalization loci *VRN1* in wild and cultivated wheats // BMC Plant Biol. – 2010. – V.10. – P.168.

Konopatskaia I., Vavilova V., Blinov A., Goncharov N.P. Spike morphology genes in wheat species (*Triticum* L.) // Proc Latv Acad Sci B Nat Exact Appl Sci. – 2016. – V. 70, No. 6 (705). – P. 345–355.

Kosuge K., Watanabe N., Kuboyama T., Goncharov N.P., Melnik V.M., Yanchenko V.I., Rosova M.A. Cytological and microsatellite mapping of the genes for spherical grain, compact spike and awn inhibition in durum wheat // Euphytica. – 2008. – V. 159, N 3. – P. 289–296.

Simons K.J., Fellers J.P., Trick H.N. et al. Molecular characterization of the major wheat domestication gene *Q* // Genetics. – 2006. – V. 172. – P. 547–555.

Sormacheva I., Golovnina K., Kosuge K., Watanabe N., Blinov A., Goncharov N.P. *Q* gene variability in wheat species with the different spike morphology // Genet. Resour. Crop Evol. – 2015. – V. 62, No. 6. – P. 837–852.

Trevaskis B., Hemming M.N., Dennis E.S. et al. The molecular basis of vernalization-induced flowering in cereals // Trends Plant Sci. – 2007. – V. 12. – P. 352–357.

Vavilova V., Konopatskaia I., Kuznetsova A.E., Blinov A., Goncharov N.P. Genomic characterization of *DEP1* gene in wheats with normal and compact spike shape // BMC Genetics. – 2017. – V. 18 (Suppl. 1). – P. 106.

GENETICS OF ADAPTATION AND ARCHITECTONICS OF WHEAT

N.P. Goncharov^{1,2}, E.Ya. Kondratenko¹, V.Yu. Vavilova¹

¹Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia, gonch@bionet.nsc.ru

²Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

Abstract. In order to produce highly adaptive, stress resistant commercial cultivars of the new generation, it is necessary to use previously unused features, wider genetic diversity and diversification. This will ensure national food security. However, for its scientific support it is necessary to obtain new genetic knowledge. Especially it concerns architectonics of plants and creation of their model of the future cultivars.

Key words: wheat, adaptation, plant architectonic, gene control