

УДК 577.152.211

ГОМЕОЛОГИЧНЫЕ ГЕНЫ *Triticum aestivum* L.: СТРУКТУРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ

А.Г. Сулкарнаева¹, В.В. Шитикова¹, Ф.В. Минибаева^{1,2}

¹Казанский институт биохимии и биофизики КазНЦ РАН, г. Казань, 420111, Россия

²Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, 420008, Россия

Аннотация

Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) является важнейшей сельскохозяйственной культурой и одним из наиболее сложных объектов в исследованиях в области генетики, цитогенетики, молекулярной генетики и филогенетики растений. Данный вид злаковых имеет аллогексаплоидный геном ($2n = 6x = 42$, AABBDD), в образовании которого участвовали диплоидные виды *Triticum urartu* Thum. (AA), *Aegilops speltoides* Tausch. (SS) и *Aegilops tauschii* Coss. (DD). Копии одного и того же гена в геномах А, В и D называют гомеологичными генами. Показано, что большинство генов мягкой пшеницы присутствует в ее геноме в виде гомеологичных копий, ведущих свое происхождение от общего предкового гена. Такая многокопийность генов является преимуществом полиплоидных организмов, обеспечивающим реализацию компенсаторных механизмов на геномном уровне при изменении условий окружающей среды и, как следствие, приводящим к повышению адаптивного потенциала организма.

Ключевые слова: пшеница, *Triticum aestivum* L., гомеологичные гены, многокопийность генов

Введение

Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) обладает одним из сложнейших геномов, встречаемых у растений. Аллогексаплоидный геном пшеницы ($2n = 6x = 42$, AABBDD) образован в ходе естественной гибридизации трех геномов. *Triticum urartu* Thum. является донором генома А. Наиболее вероятным донором генома В является *Aegilops speltoides* Tausch. Геном D ведет свое происхождение от *Aegilops tauschii* Coss. (рис. 1) [1, 2].

В состав генома пшеницы входит 21 пара хромосом – по семь пар хромосом в каждом субгеноме: А, В и D. Хромосомы пшеницы условно разделяют на семь гомеологических групп – по 3 пары хромосом в каждой группе. Соответственно, копии одного и того же гена, расположенные на различных гомеологичных хромосомах, называются гомеологичными (рис. 2). Работы по изучению гомеологичных генов растений начали проводиться сравнительно недавно. Большой размер и сложная организация генома пшеницы затрудняют как полногеномное секвенирование, так и идентификацию отдельных нуклеотидных последовательностей генов. Для выделения генов пшеницы можно использовать методы

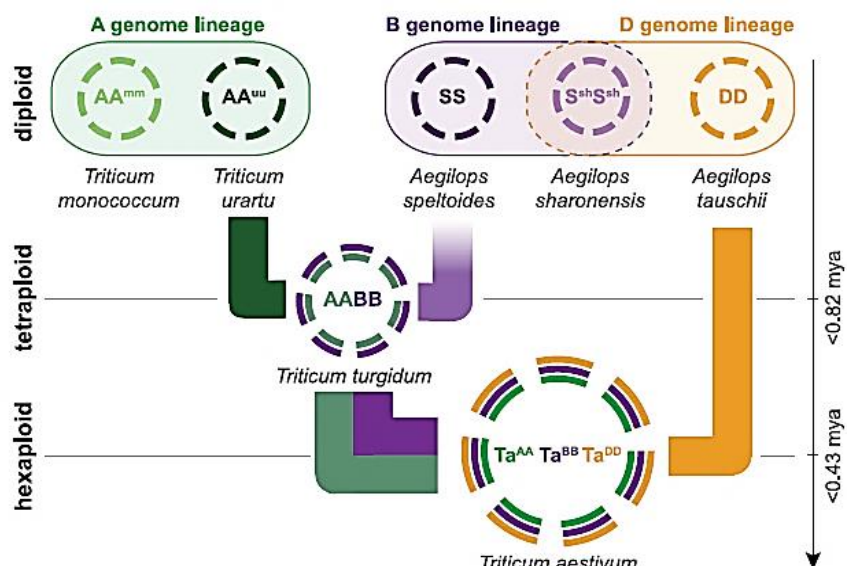


Рис. 1. Схема происхождения генома гексаплоидной пшеницы [2]

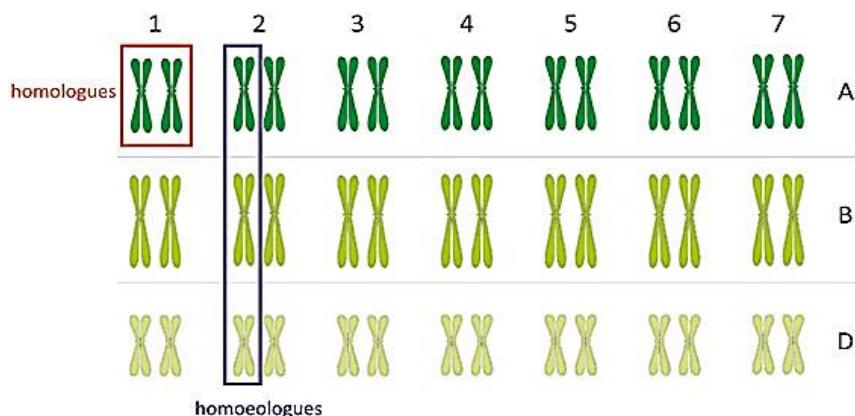


Рис. 2. Гомологичные и гомеологичные хромосомы в геноме гексаплоидной пшеницы

сравнительной геномики и сравнительной генетики, опираясь на известные данные о геномной локализации и структурно-функциональной организации генов диплоидных видов растений. В настоящее время геном *T. aestivum* полностью не расшифрован, хотя некоторые его части уже выложены в различных базах данных. С помощью биоинформатических баз данных Ensemblplants, Phytozome, UniProt, URGI BLAST, NCBI, используя гомологичные гены известных модельных растений, таких как арабидопсис и рис, у *T. aestivum* могут быть идентифицированы гомеологичные гены, вовлеченные в метаболические процессы, онтогенез и стрессовые ответы.

В рамках настоящего обзора рассматриваются отдельные группы гомеологичных генов пшеницы, кодирующие ферменты синтеза вторичных метаболитов, растительных стероидов и аутофагических белков.

Гены синтеза вторичных метаболитов

Согласно результатам последних исследований значительная часть генов в геноме гексаплоидной пшеницы представлена гомеологичными копиями. Большой интерес представляет, в частности, изучение структурно-функциональных характеристик гомеологичных генов, вовлеченных в синтез вторичных метаболитов в растениях пшеницы (см., например, [3–5]). В хромосомах 2A, 2B и 2D обнаружены копии гена *Fd-GOGAT*, кодирующего фермент биосинтеза глутамата – ферредоксин-зависимую глутамин-оксоглутарат амидотрансферазу [4]; в хромосомах 5A, 5B и 5D – копии гена *TaPFT1*, контролирующего цветение [3], и *Chi*, кодирующего ключевой фермент биосинтеза флавоноидов – халкон-флаванонизомеразу [5]. Кроме того, показано, что экспрессия гомеологичных генов может отличаться в различных тканях и на разных стадиях онтогенеза или при различных условиях окружающей среды. Например, ген *Chi-B1*, кодирующий ключевой фермент биосинтеза – флавоноидов халкон-флаванонизомеразу, в некоторых органах экспрессируется слабее по сравнению с *Chi-A1* и *Chi-D1* [5]. Аналогичным образом, ген *TaDfr-A*, кодирующий дигидрофлавонол-4-редуктазу, экспрессируется в зерне пшеницы слабее по сравнению с *TaDfr-B* и *TaDfr-D* [6].

Недавние исследования указывают на асимметричность геномной экспрессии в пшенице [7]. В работе [8] у гомеологов *TaMATE1* (MATE, multidrug and toxic compound exudation) выявлена дифференциальная экспрессия транскрипта в ответ на воздействие алюминия на проростки, при этом наибольшая транскрипционная экспрессия наблюдалась у гомеолога *TaMATE1-4B*, тогда как гомеолог *TaMATE1-4A*, по-видимому, был отключен [8]. Таким образом, отличия в транскрипции гомеологичных генов, локализованные в разных субгеномах, могут быть следствием структурно-функциональной дивергенции трех гомеологов.

Гены стерина биосинтеза

Ключевым этапом многоступенчатого биосинтеза растительных стерина является реакция С-метилирования 24-го атома углерода стерина, катализируемая С24-стерин метилтрансферазой (SMT). Ранее в геноме пшеницы *T. aestivum* был аннотирован один ген, кодирующий С24-стерин метилтрансферазу (GenBank: U60755.1) [9]. Ген *TaSMT* представляет собой линейную последовательность ДНК длиной 4483 п.н. с кодирующей областью размером 1092 п.н. и включает в себя 11 экзонов и 10 интронов.

Для многих растений, таких как арабидопсис, соя, табак и рис, показано наличие множества изоформ белков SMT и кодирующих их генов [10–14]. Удивительно, что для пшеницы в базе данных представлена информация лишь об одном гене *SMT*. Учитывая, что геном пшеницы является сложноорганизованным и состоит из трех субгеномов, можно полагать, что для этого злака также характерно наличие нескольких генов *SMT*. В связи с этим нами был осуществлен поиск возможных изоформ генов *SMT* пшеницы.

Нами были проведены эксперименты, в ходе которых выявлены и секвенированы нуклеотидные последовательности трех генов *TaSMT1* пшеницы [15].

Биоинформатический анализ с помощью BLAST¹ показал, что гомеологичные гены пшеницы *TaSMT1* расположены на длинных плечах хромосом 5AL, 4BL и 4DL. Они были обозначены нами как *TaSMT1-5A*, *TaSMT1-4B* и *TaSMT1-4D* согласно правилам обозначения гомеологичных генов пшеницы [16]. Секвенированные фрагменты соответствовали предполагаемым последовательностям из базы данных URGI. Интересно отметить, что два из них локализованы в хромосомах четвертой гомеологичной группы (B и D), а один ген – в пятой гомеологичной группе (A). Локализация одного из генов на хромосоме 5A объясняется тем, что в процессе эволюции современных хромосом 4A и 5A произошла взаимная транслокация дистальных отделов длинных плеч между хромосомами 4A и 5A. Эта негемеологичная транслокация 4AL/5AL произошла еще на диплоидном уровне ($2n = 2x = 14$, геном AA) и также присутствует в *T. monosocum* [17, 18]. Различная транслокация хромосом была также продемонстрирована для других генов пшеницы, таких как *TaEPSPS* (*TaEPSPS-7A1*, *TaEPSPS-4A1* и *TaEPSPS-7D1*) [19] и *Waxy* генов (*Wx-7A*, *Wx-4A* и *Wx-7D*) [20].

Для выявления особенностей активности разных копий гена *TaSMT1* нами был проведен анализ экспрессии генов *TaSMT1-5A* и *TaSMT1-4D* в корнях и листьях проростков пшеницы при действии низкой положительной температуры. Ранее нами были показаны стресс-индуцированные изменения молекулярных видов стерина в корнях пшеницы при холодовом стрессе [21]. Анализ экспрессии гомеологичных генов *TaSMT1*, несмотря на сходство кодирующих областей, выявил различия в активности генов *TaSMT1* в листьях и корнях проростков пшеницы, а также при стрессе [15].

Можно полагать, что дифференциальная экспрессия гомеологичных генов *TaSMT1* пшеницы при действии холода может быть обусловлена наличием определенных последовательностей в структуре промоторов. Информация о промоторной области гена *TaSMT* чрезвычайно ограничена, в базе данных NCBI имелась лишь короткая последовательность регуляторной (некодирующей) области гена *TaSMT* размером в 266 нуклеотидов. До настоящего времени отсутствовала информация о последовательностях стрессочувствительных мотивов. Секвенированные нами промоторные регионы генов *TaSMT1* существенно различаются. Таким образом, наличие в промоторе специфических стрессочувствительных *cis*-элементов, наряду с другими факторами, обуславливает дифференциальную экспрессию гомеологичных генов *TaSMT1* в проростках пшеницы при стрессе.

Аутофагические гены

Острой проблемой в настоящее время является идентификация белков и генов, вовлеченных в аутофагию, – эволюционно-консервативный путь деградации окисленных и поврежденных клеточных структур и органелл. Известно, что для образования аутофагосом необходима активность многочисленных белков ATG-семейства (ATG – autophagy related genes). В геноме гексаплоидной пшеницы *T. aestivum* были идентифицированы 20 генов, вовлеченных в образование

¹ BLAST – база данных Международного консорциума по секвенированию генома пшеницы IWGSC (International Wheat Genome Sequencing Consortium, <http://www.wheatgenome.org/>) на сервере URGI (<http://urgi.versailles.inra.fr>).

аутофагосом. Установлено, что несколько *ATG*-генов у пшеницы представлено мультигенными семействами. Это *ATG13* (6 генов, расположенных на 4L, 4S и 2L гомеологичных хромосомах), *ATG2* (6 генов, расположенных на гомеологичных хромосомах 6S и 7S), *ATG12* (6 генов, расположенных на гомеологичных хромосомах 6L и 7S), и два больших семейства *ATG18* (9 генов, расположенных на гомеологичных хромосомах 1S, 3S и 6L) и *ATG8* (9 генов, расположенных на гомеологичных хромосомах 2L, 2S и 5L). Несмотря на то что до сих пор нет доказательств, объясняющих избыточность представителей *ATG*-семейств, можно предположить, что их многообразие обеспечивает большую специфичность и многофункциональность процесса аутофагии у данного вида.

Одними из ключевых *ATG*-белков, участвующих в формировании аутофагосом, является белок *ATG8*. Этот белок вовлечен в липидирование фагофора в убиквитин-подобном процессе. Белок *ATG8* часто используют в качестве молекулярного маркера для мониторинга макроаутофагии [22]. В лаборатории окислительно-восстановительного метаболизма (Казанский институт биохимии и биофизики КазНЦ РАН) был проведен детальный биоинформатический анализ и впервые охарактеризована структура аутофагического белка *TaATG8g*, выявлены множественные мотивы, необходимые для его взаимодействия с лигандами [23, 24]. В геноме *T. aestivum* нами обнаружено по крайней мере девять генов семейства *ATG8*, которые мы условно подразделили на три подсемейства: *TaATG8 I*, *TaATG8 II* и *TaATG8 III*. Каждое подсемейство включает себя три гена, расположенные на гомеологичных хромосомах 2L, 2S и 5L соответственно. Структура всех генов *ATG8* представлена пятью экзонами и четырьмя интронами, отличающимися между собой по длине [23]. Белок *ATG8* вовлечен в ответы растений на стрессовые воздействия. Показано, что гены семейства *ATG8* дифференциально экспрессируются при действии различных стрессовых факторов [25]. Т. Роуз с соавторами [26] обнаружили, что при голодании в культуре клеток арабидопсиса происходит повышение уровня транскриптов различных *ATG*-генов, в том числе *AtATG8a-AtATG8i*. Гены *AtATG8a*, *AtATG8c* и *AtATG8g-AtATG8i* экспрессировались наиболее интенсивно в период первых 12 ч культивирования в обедненной среде, а после 18–20 ч голодания происходило постепенное снижение уровня этих транскриптов [26]. Изменения экспрессии генов семейства *ATG8* при сахарозном и азотном голодании показаны также в кукурузе, сое, пшенице. Важно отметить, что промоторные области гомеологичных генов внутри одного *ATG*-семейства отличаются. Это, в свою очередь, означает, что гены одного семейства могут дифференциально экспрессироваться в процессе роста и развития растения и по-разному отвечать на различные стрессовые факторы.

Можно предположить, что многообразие *ATG*-генов обеспечивает специфичность и многофункциональность процесса аутофагии у *T. aestivum*.

Заключение

Изучение структуры и активности генов *T. aestivum* представляет особую сложность, поскольку геном мягкой пшеницы является сложноорганизованным и состоит из трех субгеномов, что предполагает наличие многокопийности генов для этого злака.

В настоящем обзоре обобщены данные современной литературы о гомеологичных генах пшеницы. Показано, что большинство генов в геноме гексаплоидной пшеницы представлено гомеологичными копиями, ведущими свое происхождение от общего предкового гена. В ряде работ изучены структурно-функциональные характеристики гомеологичных генов пшеницы, дифференциальная экспрессия которых показана в различных тканях и на разных стадиях онтогенеза или при различных условиях окружающей среды.

Возможны различные эволюционные пути структурно-функциональной дивергенции гомеологичных генов у полиплоидов: субфункционализация – разделение функций между копиями (ко-экспрессия генов, подавление/стимуляция транскрипции отдельных гомеологов, ткане-, орган- и стадиоспецифическая экспрессия); неофункционализация – приобретение новой функции; псевдогенизация – полная утрата функции одним из гомеологов и превращение его в псевдоген [27]. Структурно-функциональная дивергенция гомеологичных генов является преимуществом полиплоидных организмов, обеспечивающим реализацию компенсаторных механизмов на генном уровне при изменении условий окружающей среды и, как следствие, приводящим к повышению адаптивного потенциала организма.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 16-04-00676, 17-04-01562).

Литература

1. Feldman M., Levy A.A. Allopolyploidy – a shaping force in the evolution of wheat genomes // Cytogenet. Genome Res. – 2005. – V. 109, No 1–3. – P. 250–258. – doi: 10.1159/000082407.
2. Marcussen T., Sandve S.R., Heier L., Spannagl M., Pfeifer M., International Wheat Genome Sequencing Consortium, Jakobsen K.S., Wulff B.B., Steuernagel B., Mayer K.F., Olsen O.A. Ancient hybridizations among the ancestral genomes of bread wheat // Science. – 2014. – V. 345, No 6194. – Art. 1250092, P. 1–4. – doi: 10.1126/science.1250092.
3. Fitzgerald T.L., Kazan K., Li Z., Morell M.K., Manners J.M. A high-throughput method for the detection of homologous gene deletions in hexaploid wheat // BMC Plant Biol. – 2010. – V. 10. – Art. 264, P. 1–15. – doi: 10.1186/1471-2229-10-264.
4. Nigro D., Blanco A., Anderson O.D., Gadaleta A. Characterization of ferredoxin-dependent glutamine-oxoglutarate amidotransferase (Fd-GOGAT) genes and their relationship with grain protein content QTL in wheat // PLoS One. – 2014. – V. 9, No 8. – Art. e103869, P. 1–11. – doi: 10.1371/journal.pone.0103869.
5. Shoeva O.Y., Khlestkina E.K., Berges H., Salina E.A. The homoeologous genes encoding chalcone-flavanone isomerase in *Triticum aestivum* L.: Structural characterization and expression in different parts of wheat plant // Gene. – 2014. – V. 538, No 2. – P. 334–341. – doi: 10.1016/j.gene.2014.01.008.
6. Himi E., Noda K. Isolation and location of three homoeologous dihydroflavonol-4-reductase (DFR) genes of wheat and their tissue-dependent expression // J. Exp. Bot. – 2004. – V. 55, No 396. – P. 365–375. – doi: 10.1093/jxb/erh046.
7. Feldman M., Levy A.A., Fahima T., Korol A. Genomic asymmetry in allopolyploid plants: wheat as a model // J. Exp. Bot. – 2012. – V. 63, No 14. – P. 5045–5059. – doi: 10.1093/jxb/ers192.

8. Garcia-Oliveira A.L., Martins-Lopes P., Tolrá R., Poschenrieder C., Tarquis M., Guedes-Pinto H., Benito C. Molecular characterization of the citrate transporter gene *TaMATE1* and expression analysis of upstream genes involved in organic acid transport under Al stress in bread wheat (*Triticum aestivum*) // *Physiol. Plant.* – 2014. – V. 152, No 3. – P. 441–452. – doi: 10.1111/ppl.12179.
9. Subramaniam K., Liu B., Ye Z., Abbo S., Ueng P.P. Isolation of a gene coding for a putative sterol C-24 methyltransferase in wheat // *Wheat Inf. Serv. (Japan)*. – 1999. – V. 89. – P. 17–22.
10. Bouvier-Navé P., Husselstein T., Desprez T., Benveniste P. Identification of cDNAs encoding sterol methyl-transferases involved in the second methylation step of plant sterol biosynthesis // *Eur. J. Biochem.* – 1997. – V. 246, No 2. – P. 518–529.
11. Schaller H., Bouvier-Navé P., Benveniste P. Overexpression of an Arabidopsis cDNA encoding a sterol-C24(1)-methyltransferase in tobacco modifies the ratio of 24-methyl cholesterol to sitosterol and is associated with growth reduction // *Plant Physiol.* – 1998. – V. 118, No 2. – P. 461–469.
12. Neelakandan A.K., Song Z., Wang J., Richards M.H., Wu X., Valliyodan B., Nguyen H.T., Nes W.D. Cloning, functional expression and phylogenetic analysis of plant sterol 24C-methyltransferases involved in sitosterol biosynthesis // *Phytochemistry*. – 2009. – V. 70, No 17–18. – P. 1982–1998. – doi: 10.1016/j.phytochem.2009.09.003.
13. Neelakandan A.K., Nguyen T.M., Kumar R., Tran L.S., Guttikonda S.K., Quach T.N., Aldrich D.L., Nes W.D., Nguyen H.T. Molecular characterization and functional analysis of *Glycine max* sterol methyl transferase 2 genes involved in plant membrane sterol biosynthesis // *Plant Mol. Biol.* – 2010. – V. 74, No 4–5. – P. 503–518. – doi: 10.1007/s11103-010-9692-6.
14. Carland F., Fujioka S., Nelson T. The sterol methyltransferases SMT1, SMT2, and SMT3 influence Arabidopsis development through nonbrassinosteroid products // *Plant Physiol.* – 2010. – V. 153, No 2. – P. 741–756. – doi: 10.1104/pp.109.152587.
15. Сулкарнаева А.Г., Валитова Ю.Н., Мунбаева Ф.В. Характеристика гомеологичных генов C24-стерин метилтрансферазы *Triticum aestivum* L. // Докл. РАН. – 2016. – Т. 470, № 4. – С. 483–486.
16. McIntosh R.A., Hart C.E., Devos K.M., Gale M.D., Rogers W.J. Catalogue of gene symbols for wheat // *Proc. 9th Int. Wheat Genet. Symp.* / Ed. A.E. Slinkard. – Saskatoon: Univ. Ext. Press, Univ. of Sask., 1998. – V. 5. – P. 1–235.
17. Devos K.M., Dubcovsky J., Dvořák J., Chinoy C.N., Gale M.D. Structural evolution of wheat chromosomes 4A, 5A, and 7B and its impact on recombination // *Theor. Appl. Genet.* – 1995. – V. 91, No 2. – P. 282–288. – doi: 10.1007/BF00220890.
18. Ma J., Stiller J., Berkman P.J., Wei Y., Rogers J., Feuillet C., Dolezel J., Mayer K.F., Eversole K., Zheng Y.L., Liu C. Sequence-based analysis of translocations and inversions in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // *PLoS One*. – 2013. – V. 8, No 11. – Art. e79329, P. 1–5. – doi: 10.1371/journal.pone.0079329.
19. Aramrak A., Kidwell K.K., Steber C.M., Burke I.C. Molecular and phylogenetic characterization of the homoeologous *EPSP Synthase* genes of allohexaploid wheat, *Triticum aestivum* (L.) // *BMC Genomics*. – 2015. – V. 16. – Art. 844, P. 1–14. – doi: 10.1186/s12864-015-2084-1.
20. Huang X.Q., Brûlé-Babel A. Development of genome-specific primers for homoeologous genes in allopolyploid species: The *waxy* and *starch synthase II* genes in allohexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) as examples // *BMC Res. Notes*. – 2010. – V. 3. – Art. 140, P. 1–11. – doi: 10.1186/1756-0500-3-140.

21. Сулкарнаева А.Г., Валитова Ю.Н., Мухитова Ф.К., Минибаева Ф.В. Стресс-индуцированные изменения мембранных стериннов в корнях пшеницы // Докл. РАН. – 2014. – Т. 455, № 2. – С. 229–231.
22. Kirisako T., Baba M., Ishihara N., Miyazawa K., Ohsumi M., Yoshimori T., Noda T., Ohsumi Y. Formation process of autophagosome is traced with Apg8/Aut7p in yeast // J. Cell Biol. – 1999. – V. 147, No 2. – P. 435–446. – doi: 10.1083/jcb.147.2.435.
23. Рябовол В.В., Минибаева Ф.В. Аутофагические белки ATG4 и ATG8 пшеницы: особенности структуры и роль при стрессе // Докл. РАН. – 2014. – Т. 458, № 6. – С. 718–720.
24. Рябовол В.В., Минибаева Ф.В. Молекулярные механизмы аутофагии в растениях: роль белка ATG8 в формировании и функционировании аутофагосом // Биохимия. – 2016. – Т. 81, № 4. – С. 487–505.
25. Avin-Wittenberg T., Michaeli S., Honig A., Galili G. ATI1, a newly identified atg8-interacting protein, binds two different Atg8 homologs // Plant Signaling Behav. – 2012. – V. 7, No 6. – P. 685–687. – doi: 10.4161/psb.20030.
26. Rose T.L., Bonneau L., Der C., Marty-Mazars D., Marty F. Starvation-induced expression of autophagy-related genes in Arabidopsis // Biol. Cell. – 2006. – V. 98, No 1. – P. 53–67. – doi: 10.1042/BC20040516.
27. Wendel J.F. Genome evolution in polyploids // Plant Mol. Biol. – 2000. – V. 42, No 1. – P. 225–249.

Поступила в редакцию
11.04.17

Сулкарнаева Альбина Гарифулловна, кандидат биологических наук, младший научный сотрудник лаборатории окислительно-восстановительного метаболизма

Казанский институт биохимии и биофизики КазНЦ РАН
ул. Лобачевского, д. 2/31, г. Казань, 420111, Россия
E-mail: sulkarnayeva@gmail.com

Шитикова Виктория Вадимовна, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории окислительно-восстановительного метаболизма

Казанский институт биохимии и биофизики КазНЦ РАН
ул. Лобачевского, д. 2/31, г. Казань, 420111, Россия
E-mail: vicry@yandex.ru

Минибаева Фарида Вилевна, доктор биологических наук, заведующий лабораторией окислительно-восстановительного метаболизма; профессор кафедры биохимии и биотехнологии и кафедры ботаники и физиологии растений

Казанский институт биохимии и биофизики КазНЦ РАН
ул. Лобачевского, д. 2/31, г. Казань, 420111, Россия
Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: fminibayeva@gmail.com

**Homoeologous Genes in *Triticum aestivum* L.:
Structural Characteristics and Differential Activity**A.G. Sulkarnayeva^{a*}, V.V. Shitikova^{a**}, F.V. Minibayeva^{a,b***}^aKazan Institute of Biochemistry and Biophysics, Kazan Scientific Center,
Russian Academy of Sciences, Kazan, 420111 Russia^bKazan Federal University, Kazan, 420008 Russia

E-mail: *sulkarnayeva@gmail.com, **vicry@yandex.ru, ***fminibayeva@gmail.com

Received April 11, 2017

Abstract

The paper is devoted to the comparative analysis of proteomic profiles and genotoxicity of common wheat (*Triticum aestivum* L.), an important crop and one of the most complicated objects of study in genetics, cytogenetics, molecular genetics, and phylogenetics of plants. This cereal has an allohexaploid genome ($2n = 6x = 42$, AABBDD) formed by three diploid species *Triticum urartu* Thum. (AA), *Aegilops speltoides* Tausch. (SS), and *Aegilops tauschii* Coss. (DD). Copies of the same genes in the genomes A, B, and D are called homoeologous genes. It has been shown that most genes in the genome of *T. aestivum* are present as homoeologous copies that originate from a common ancestral gene.

This review summarizes the current knowledge on the homoeologous genes of wheat. The structural and functional characteristics of certain groups of homoeologous wheat genes that encode the enzymes of biosynthesis of secondary metabolites and sterols, as well as autophagy proteins have been analyzed. Differential expression of these genes in various tissues and at different stages of ontogenesis or under different environmental conditions has been described.

Different evolutionary consequences of the structural and functional divergence of homoeologous genes in polyploids may occur. Possible outcomes include: subfunctionalization, i.e., separation of functions between copies (co-expression of genes, inhibition/stimulation of transcription of certain homoeologs, as well as tissue-, organ-, and stage-specific expression); neofunctionalization can occur, where one gene may acquire new functions; pseudogenization, i.e., complete loss of function by one of the homoeologs, which subsequently becomes a pseudogene. Polyploid organisms have the advantage that they can display structural and functional divergence of homoeologous genes, which can increase the adaptive potential of the organism in a changing environment.

Keywords: wheat, *Triticum aestivum* L., homoeologous genes, multi-copy of genes

Acknowledgments. The study was supported by the Russian Foundation for Basic Research (projects nos. 16-04-00676 and 17-04-01562).

Figure Captions

Fig. 1. The scheme of genome origin in hexaploid wheat [2].

Fig. 2. Homologous and homeologous chromosomes in hexaploid wheat genome.

References

1. Feldman M., Levy A.A. Allopolyploidy – a shaping force in the evolution of wheat genomes. *Cytogenet. Genome Res.*, 2005, vol. 109, nos. 1–3, pp. 250–258. doi: 10.1159/000082407.
2. Marcussen T., Sandve S.R., Heier L., Spannagl M., Pfeifer M., International Wheat Genome Sequencing Consortium, Jakobsen K.S., Wulff B.B., Steuernagel B., Mayer K.F., Olsen O.A. Ancient hybridizations among the ancestral genomes of bread wheat. *Science*, 2014, vol. 345, no. 6194, art. 1250092, pp. 1–4. doi: 10.1126/science.1250092.

3. Fitzgerald T.L., Kazan K., Li Z., Morell M.K., Manners J.M. A high-throughput method for the detection of homologous gene deletions in hexaploid wheat. *BMC Plant Biol.*, 2010, vol. 10, art. 264, pp. 1–5. doi: 10.1186/1471-2229-10-264.
4. Nigro D., Blanco A., Anderson O.D., Gadaleta A. Characterization of ferredoxin-dependent glutamine-oxoglutarate amidotransferase (Fd-GOGAT) genes and their relationship with grain protein content QTL in wheat. *PLoS One*, 2014, vol. 9, no. 8, art. e103869, pp. 1–11. doi: 10.1371/journal.pone.0103869.
5. Shoeva O.Y., Khlestkina E.K., Berges H., Salina E.A. The homoeologous genes encoding chalcone-flavanone isomerase in *Triticum aestivum* L.: Structural characterization and expression in different parts of wheat plant. *Gene*, 2014, vol. 538, no. 2, pp. 334–341. doi: 10.1016/j.gene.2014.01.008.
6. Himi E., Noda K. Isolation and location of three homoeologous dihydroflavonol-4-reductase (DFR) genes of wheat and their tissue-dependent expression. *J. Exp. Bot.*, 2004, vol. 55, no. 396, pp. 365–375.
7. Feldman M., Levy A.A., Fahima T., Korol A. Genomic asymmetry in allopolyploid plants: Wheat as a model. *J. Exp. Bot.*, 2012, vol. 63, no. 14, pp. 5045–5059. doi: 10.1093/jxb/ers192.
8. Garcia-Oliveira A.L., Martins-Lopes P., Tolrá R., Poschenrieder C., Tarquis M., Guedes-Pinto H., Benito C. Molecular characterization of the citrate transporter gene *TaMATE1* and expression analysis of upstream genes involved in organic acid transport under Al stress in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Physiol. Plant.*, 2014, vol. 152, no. 3, pp. 441–452. doi: 10.1111/ppl.12179.
9. Subramaniam K., Liu B., Ye Z., Abbo S., Ueng P.P. Isolation of a gene coding for a putative sterol C-24 methyltransferase in wheat. *Wheat Inf. Serv. (Japan)*, 1999, vol. 89, pp. 17–22.
10. Bouvier-Navé P., Husselstein T., Desprez T., Benveniste P. Identification of cDNAs encoding sterol methyl-transferases involved in the second methylation step of plant sterol biosynthesis. *Eur. J. Biochem.*, 1997, vol. 246, pp. 518–529.
11. Schaller H., Bouvier-Navé P., Benveniste P. Overexpression of an Arabidopsis cDNA encoding a sterol-C24(1)-methyltransferase in tobacco modifies the ratio of 24-methyl cholesterol to sitosterol and is associated with growth reduction. *Plant Physiol.*, 1998, vol. 118, no. 2, pp. 461–469.
12. Neelakandan A.K., Song Z., Wang J., Richards M.H., Wu X., Valliyodan B., Nguyen H.T., Nes W.D. Cloning, functional expression and phylogenetic analysis of plant sterol 24C-methyltransferases involved in sitosterol biosynthesis. *Phytochemistry*, 2009, vol. 70, nos. 17–18, pp. 1982–1998. doi: 10.1016/j.phytochem.2009.09.003.
13. Neelakandan A.K., Nguyen T.M., Kumar R., Tran L.S., Guttikonda S.K., Quach T.N., Aldrich D.L., Nes W.D., Nguyen H.T. Molecular characterization and functional analysis of *Glycine max* sterol methyl transferase 2 genes involved in plant membrane sterol biosynthesis. *Plant Mol. Biol.*, 2010, vol. 74, nos. 4–5, pp. 503–518. doi: 10.1007/s11103-010-9692-6.
14. Carland F., Fujioka S., Nelson T. The sterol methyltransferases SMT1, SMT2, and SMT3 influence Arabidopsis development through nonbrassinosteroid products. *Plant Physiol.*, 2010, vol. 153, no. 2, pp. 741–756. doi: 10.1104/pp.109.152587.
15. Sulkarnayeva A.G., Valitova J.N., Minibayeva F.V. Characterization of the homeologous genes of C24-sterol methyltransferase in *Triticum aestivum* L. *Dokl. Biochem. Biophys.*, 2016, vol. 470, no. 1, pp. 357–360. doi: 10.1134/S1607672916050148.
16. McIntosh R.A., Hart C.E., Devos K.M., Gale M.D., Rogers W.J. Catalogue of gene symbols for wheat. *Proc. 9th Int. Wheat Genet. Symp.* Slinkard A.E. (Ed.). Saskatoon, Univ. Ext. Press, Univ. of Sask., 1998, vol. 5, pp. 1–235.
17. Devos K.M., Dubcovsky J., Dvořák J., Chinoy C.N., Gale M.D. Structural evolution of wheat chromosomes 4A, 5A, and 7B and its impact on recombination. *Theor. Appl. Genet.*, 1995, vol. 91, pp. 282–288. doi: 10.1007/BF00220890.
18. Ma J., Stiller J., Berkman P.J., Wei Y., Rogers J., Feuillet C., Dolezel J., Mayer K.F., Eversole K., Zheng Y.L., Liu C. Sequence-based analysis of translocations and inversions in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *PLoS One*, 2013, vol. 8, no. 11, art. e79329, pp. 1–5, doi: 10.1371/journal.pone.0079329.

19. Aramrak A., Kidwell K.K., Steber C.M., Burke I.C. Molecular and phylogenetic characterization of the homoeologous *EPSP Synthase* genes of allohexaploid wheat, *Triticum aestivum* (L.). *BMC Genomics*, 2015, vol. 16, art. 844, pp. 1–14. doi: 10.1186/s12864-015-2084-1.
20. Huang X.Q., Brûlé-Babel A. Development of genome-specific primers for homoeologous genes in allopolyploid species: The waxy and *starch synthase II* genes in allohexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) as examples. *BMC Res. Notes*, 2010, vol. 3, art. 140, pp. 1–11. doi: 10.1186/1756-0500-3-140.
21. Sulkarnayeva A.G., Valitova Ju.N., Mukhitova F.K., Minibayeva F.V. Stress-induced changes in membrane sterols in wheat roots. *Dokl. Biochem. Biophys.*, 2014, vol. 455, no. 1, pp. 53–55. doi: 10.1134/S1607672914020033.
22. Kirisako T., Baba M., Ishihara N., Miyazawa K., Ohsumi M., Yoshimori T., Noda T., Ohsumi Y. Formation process of autophagosome is traced with Apg8/Aut7p in yeast. *J. Cell Biol.*, 1999, vol. 147, no. 2, pp. 435–446. doi: 10.1083/jcb.147.2.435.
23. Ryabovol V.V., Minibayeva F.V. Autophagic proteins ATG4 and ATG8 in wheat: Structural characteristics and their role under stress conditions. *Dokl. Biochem. Biophys.*, 2014, vol. 458, no. 1, pp. 179–181. doi: 10.1134/S1607672914050056.
24. Ryabovol V.V., Minibayeva F.V. Molecular Mechanisms of autophagy in plants: Role of ATG8 proteins in formation and functioning of autophagosomes. *Biochemistry (Moscow)*, 2016, vol. 81, no. 4, pp. 348–363. doi: 10.1134/S0006297916040052.
25. Avin-Wittenberg T., Michaeli S., Honig A., Galili G. ATI1, a newly identified atg8-interacting protein, binds two different Atg8 homologs. *Plant Signaling Behav.*, 2012, vol. 7, no. 6, pp. 685–687. doi: 10.4161/psb.20030.
26. Rose T.L., Bonneau L., Der C., Marty-Mazars D., Marty F. Starvation-induced expression of autophagy-related genes in Arabidopsis. *Biol. Cell*, 2006, vol. 98, no. 1, pp. 53–67. doi: 10.1042/BC20040516.
27. Wendel J.F. Genome evolution in polyploids. *Plant Mol. Biol.*, 2000, vol. 42, no. 1, pp. 225–249.

⟨ **Для цитирования:** Сулкарнаева А.Г., Шитикова В.В., Минибаева Ф.В. гомеологические гены *Triticum aestivum* L.: структурные характеристики и дифференциальная активность // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2017. – Т. 159, кн. 2. – С. 321–331. ⟩

⟨ **For citation:** Sulkarnayeva A.G., Shitikova V.V., Minibayeva F.V. Homoeologous genes in *Triticum aestivum* L.: Structural characteristics and differential activity. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2017, vol. 159, no. 2, pp. 321–331. (In Russian) ⟩