Вариабельность промоторного района гена *Vrn1*: эволюционные изменения и *in silico* анализ CIS-регуляторных элементов

К.А. Головнина*, *А.Г. Блинов**,
*Н.П. Гончаров**

Критической точкой в развитии растений является переход от вегетативной стадии развития к репродуктивной. Многим растениям умеренного климата необходимо воздействие низкой положительной температуры (яровизация) для инициации цветения. Для пшеницы признак «яровость–озимость» кроме экологической и адаптивной характеристики имеет и агрономическую значимость (рис. 1, а). Яровым пшеницам не требуется яровизация, поэтому посевная начинается весной и заканчивается осенью, тогда как под озимыми поле занято два года – с осени до лета следующего года, при этом урожайность озимых выше (рис. 1, б). Основным генетическим фактором, инициирующим цветение пшениц, является система генов скороспелости (*Vrn1, Vrn2 и Vrn3*). Гены *Vrn* (от анг. response to vernalization), определяют не только развитие растения пшеницы по вегетативному или генеративному пути развития (яровость–озимость), но и скорость протекания многих процессов роста и развития растения. При этом ключевым звеном, инициирующим переход растения от вегетативного к генеративному пути развития, является продукт гена *Vrn1*. Ген *Vrn1* – гомолог *AP1* (APETALA1/FRUITFULL) гена арабидопсиса, оба гена – члены семейства MADS-box-содержащих генов, кодирующих транскрипционные факторы.

Известно, что транскрипционные факторы могут контролировать экспрессию 10 и более генов, поэтому одна-единственная мутация в последовательности гена, кодирующего транскрипционный фактор, может приводить к значительным изменениям фенотипа, в том числе и к полезным для человека. Сравнительный анализ последовательностей *Vrn1* гена диких и доместицированных видов пшениц позволил выявить изменения, которые произошли в предковых последовательностях и привели к появлению хозяйственно значимого признака – яровости (рис. 2). Обнаруженные мутации – делеции и встройки мобильных элементов (МЭ) произошли в промоторном районе и первом интроне гена. Кроме того, у полиплоидных пшениц при гибридизации область, включающая промотор *Vrn1* гена, была дуплицирована. Яровые формы диких диплоидных и культурных полиплоидных пшениц произошли независимо. На культурные пшеницы большое влияние оказала доместикация и целенаправленный отбор, что привело к большему полиморфизму последовательности гена (рис. 3, а).

В настоящее время известно лишь несколько генов, участвующих в процессе инициации цветения и связанных с *Vrn1*, полную генетическую сеть еще только предстоит изучить. Биоинформатический анализ регуляторных районов в области промотора *Vrn1* позволил выявить еще несколько кандидатных генов (рис. 3, б). Будущие знания о функционировании генной сети в процессе яровизации растений на молекулярном уровне позволят управлять процессом развития растений.

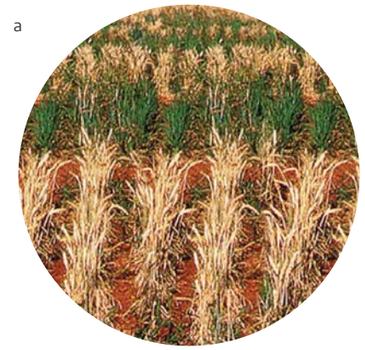

Рис. 1. а – яровые (колосящиеся, желтые) и озимые (в вегетативной фазе роста, зеленые) пшеницы на одном поле. Показана разница в онтогенезе и времени цветения двух форм. б – влияние сезонных изменений на развитие апикальной меристемы озимой пшеницы.

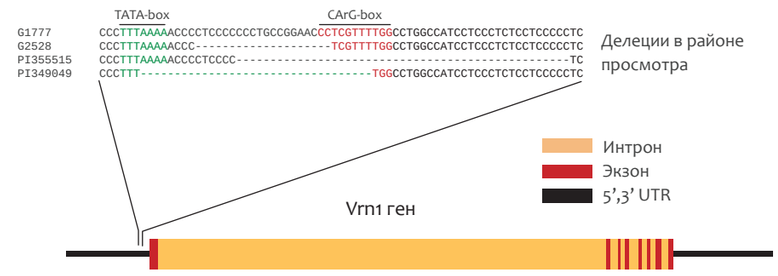

Рис. 2. Структура гена *Vrn1*.

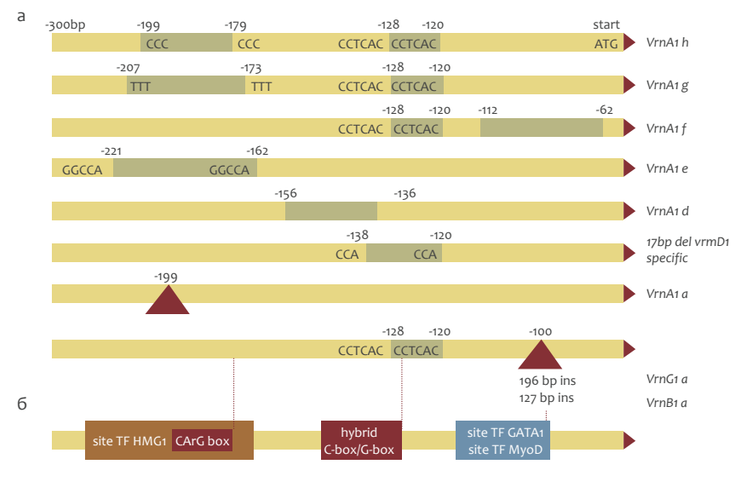

Рис. 3. а – полиморфизм промоторной области *Vrn1* гена. Черными треугольниками обозначены встройки МЭ, серым выделены делеции. Справа – названия аллельных вариантов промотора.
б – CIS-регуляторные элементы (сайты связывания транскрипционных факторов, site TF), предсказанные в биоинформатическом (*in silico*) анализе. Hybrid C-box/G-box – сайт узнавания для белков bZIP семейства, их участие в активации *Vrn1* показано экспериментально.