

 pismavavilov.ru

doi 10.18699/letvjgb-2025-11-09

Оригинальное исследование

Роль хромосомы 3В в регуляции мейоза у мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L.

А.А. Журавлева✉, В.Н. Бабенко

Аннотация: Мягкая пшеница *Triticum aestivum* L. является аллополиплоидом ($2n = 6x = 42$). Ее геном включает в себя геномы трех предковых видов, что позволяет хорошо переносить анеуплоидию ввиду наличия нескольких копий одних и тех же генов, находящихся в гомеологичных хромосомах. Это свойство было продемонстрировано на созданных на основе ряда сортов мягкой пшеницы анеуплоидных линиях. Отсутствие хромосомы 3В у мягкой пшеницы ведет к аномалиям мейотического деления, в том числе к снижению числа хиазм и асинапсису. Замещение хромосомы 3В мягкой пшеницы гомеологичной хромосомой 3R ржи *Secale cereale* L. приводит к нарушению хиазмообразования и асинапсису, нарушению компактизации хромосомом, асинхронному поведению хромосом во втором делении мейоза и нарушениям в динамике микротрубочкового цитоскелета. Вероятно, в хромосоме 3R ржи, в отличие от гомеологичной хромосомы 3В мягкой пшеницы, отсутствуют гены, играющие ключевую роль в контроле нормального протекания мейоза у мягкой пшеницы. Цель данной работы – сравнительный анализ мейотических генов в хромосомах 3В и 3R мягкой пшеницы и диплоидной ржи соответственно. В результате проведенного анализа баз данных обнаружено, что в хромосоме 3R отсутствуют три мейотических гена: *TraesCS3B02G308600* (ASK1/ASK2), *TraesCS3B02G048300* (FANCM), *TraesCS3B02G458900* (EMS1). При этом лишь для гена *TraesCS3B02G308600* (ASK1/ASK2) показано отсутствие гомеологов в геноме мягкой пшеницы. На основе известных мейотических генов (*mei*-гены) мягкой пшеницы были построены и проанализированы генные сети. Гены *TraesCS3B02G048300* (FANCM), *TraesCS3B02G458900* (EMS1) располагались вне построенных генных сетей, тогда как ген *TraesCS3B02G308600* (ASK1/ASK2) вместе с основными описанными генами мейоза формировал сеть из 22 генов. На основании полученных результатов сделано предположение, что отсутствие гена *TraesCS3B02G308600* (ASK1/ASK2) у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3В) по большей части определяет характер аномалий мейотического процесса у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3В) Саратовская 29/рожь Онохойская.

Ключевые слова: генные сети; мейоз; асинапсис; пшенично-ржаные замещенные линии; рожь; *Secale cereale* L.; мягкая пшеница; *Triticum aestivum* L.

Для цитирования: Журавлева А.А., Бабенко В.Н. Роль хромосомы 3В в регуляции мейоза у мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции. 2025;11(2):55-62. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-09

Финансирование: Работа выполнена при поддержке бюджетного проекта № FWNR-2025-0009.

Original article

The role of chromosome 3B in the regulation of meiosis in common wheat *Triticum aestivum* L.

А.А. Zuravleva✉, V.N. Babenko

Abstract: Common wheat is an allopolyploid ($2n = 6x = 42$). Its genome includes the genomes of three ancestral species, which allows it to tolerate aneuploidy well due to the presence of excess genetic information located on homeologous chromosomes. This property was demonstrated on aneuploid lines created on the basis of common wheat. The absence of chromosome 3B in common wheat *Triticum aestivum* L. leads to abnormalities of meiotic division, including a decrease in the number of chiasmata and asynapsis. Substitution of chromosome 3B of common wheat with homeologous 3R chromosome of rye leads to disruption of chiasmata formation and asynapsis, disruption of chromosome compaction, asynchronous division of chromosomes in the second division of meiosis, abnormalities in the dynamics of the microtubular cytoskeleton. Probably, on the 3R chromosome of rye, in contrast to the homeologous 3B chromosome of soft wheat, there are no meiotic genes that play a key role in meiosis in soft wheat *T. aestivum* L. The aim of this study

Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

 rogovaya@bionet.nsc.ru

 Журавлева А.А., Бабенко В.Н., 2025

was a comparative analysis of meiotic genes on the 3B and 3R chromosomes of common wheat *T. aestivum* L. wheat and diploid rye *Secale cereale*, respectively. As a result of the analysis of the databases, it was found that on the 3R chromosome, three meiotic genes, *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*), *TraesCS3B02G048300* (*FANCM*), *TraesCS3B02G458900* (*EMS1*), are absent. At the same time, only for the gene *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*) the absence of homeologs in the genome of common wheat was demonstrate. Gene networks were constructed and analyzed based on the known meiotic genes of common wheat. The genes *TraesCS3B02G048300* (*FANCM*), *TraesCS3B02G458900* (*EMS1*) were located outside the constructed gene networks, while the gene *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*) together with the main described meiotic genes formed a network of 22 genes. Thus, based on the obtained results, it can be assumed that the absence of the gene *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*), elucidated in this study, which is a part of the described network, largely determines the nature of the meiotic process abnormalities of the wheat-rye substitution line 3R(3B).

Key words: gene networks; meiosis; asynapsis; wheat-rye substitution line; rye; *Secale cereale* L.; common wheat; *Triticum aestivum* L.

For citation: Zuravleva A.A., Babenko V.N. The role of chromosome 3B in the regulation of meiosis in common wheat *Triticum aestivum* L. *Pisma v Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = *Lett Vavilov J Genet Breed.* 2025;11(2):55-62. doi 10.18699/letvjgb-2025-11-09 (in Russian)

Funding: This work was supported by the budgetary project No. FWNR-2025-0009.

Введение

Гексаплоидная мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.; BBAADD; $2n = 6x = 42$) является аллополиплоидом и включает в себя геномы трех предковых видов (Marcussen et al., 2014). Мягкая пшеница, имея три набора гомеологичных хромосом А, В, D геномов, хорошо переносит анеуплоидию ввиду наличия нескольких копий одних и тех же генов, находящихся в гомеологичных хромосомах.

В прошлом веке на основе мягкой пшеницы получены анеуплоидные линии, в которых отсутствовали пара гомологичных хромосом (нуллисомные линии) (Sears, 1954), пара плеч хромосом (дителосомные линии) (Sears E.R., Sears L.M.S., 1979) или часть хромосомы (делеционные линии) (Endo, Gill, 1996). Известно, что линии, в которых отсутствует хромосома 3В, демонстрируют асинапсис (Sears, 1944), а дителосомные линии по длинному плечу хромосомы 3В ($2n = 6x = 42$) – сниженное число хиазм (Naranjo, 2015). Вероятно, хромосома 3В несет гены мейотической рекомбинации. Хромосомы 3А и 3D не способны компенсировать отсутствие хромосомы 3В. В работе, посвященной поиску генов, находящихся в хромосоме 3В и приводящих к снижению хиазмообразования, показано наличие в хромосоме 3В по крайней мере 16 генов-кандидатов (Darrier et al., 2022). Отсутствие любого из них может приводить к асинапсису. Среди этих генов можно выделить *ZIP4* (*TaZIP4-B2*) – один из основных мейотических генов (Darrier et al., 2022). Отсутствие этого гена является причиной асинапсиса у мутантов *ph1b* мягкой пшеницы (Martín et al., 2017). Ген *TaZIP4-B2* отвечает за осуществление гомологичного и ограничения гомеологичного кроссинговера.

Существует ряд работ, посвященных изучению мейоза у пшенично-ржаных линий, замещенных по хромосоме 3В (Lee et al., 1970; Силкова и др., 2006; Журавлева, Силкова, 2024). В них описано явление асинапсиса и, как следствие, снижение продуктивности. Возникновение асинапсиса у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B), вероятно, связано с неспособностью хромосомы 3R ржи полностью компенсировать отсутствие хромосомы 3В мягкой пшеницы, которая несет в том числе гены, связанные с мейотической рекомбинацией.

Цель настоящей работы – сравнительный анализ генов, функционирующих в мейозе, в хромосомах 3В и 3R мягкой пшеницы *T. aestivum* пшеницы и диплоидной ржи *Secale cereale* соответственно.

Материалы и методы

В рамках данной работы с помощью алгоритма BLAST в базах данных NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) и (Ensembl Plants plants.ensembl.org) при использовании референсного генома мягкой пшеницы сорта Chinese Spring (IWGSC, *iwgsc_refseqv1.0* assembly for *Triticum aestivum*) выполнен геномный поиск генов-ортологов с базовыми параметрами (GOC>50, WGA>50, identity%>25) по последовательностям известных генов в хромосоме 3В мягкой пшеницы, которые описаны и участвуют в контроле нормального протекания мейоза у полиплоидов (Darrier et al., 2022) в хромосоме 3R ржи (Rye_Lo7_2018_v1p1p1 for *Secale cereale*). Затем на основе предложенных генов были построены генные сети с помощью ресурса STRING-DB и произведен их анализ.

Результаты

Поиск гомологичных последовательностей известных генов, участвующих в мейотическом процессе (*mei*-генов) в хромосоме 3В пшеницы и хромосоме 3R ржи, показал наличие 20 генов-кандидатов в хромосоме 3В пшеницы и 17 – в хромосоме 3R ржи (табл. 1) (GOC>50, WGA>50, identity%>25).

В результате сравнения последовательностей хромосом 3В и 3R выявлено отсутствие на хромосоме 3R мейотических генов *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*), *TraesCS3B02G048300* (*FANCM*), *TraesCS3B02G458900* (*EMS1*). На основе белковых последовательностей генов, функционирующих в мейозе (см. табл. 1), при помощи ресурса STRING-DB была построена генная сеть (рис. 1). Статистика по STRING-DB показала, что сеть имеет неслучайно большое число связей (со значимостью $1.0e-16$); средняя степень связанности узла – 5.52; средний коэффициент локальной кластеризации – 0.538.

В данной работе нам удалось идентифицировать 20 белков из списка и построить сетевые структуры функционально связанных между собой белков с помощью приложения string-db.org. Сетевая структура первого порядка включает в себя 22 белка, образующих между собой множество связей, предполагающих молекулярные взаимодействия (см. рис. 1). Анализ информации из открытых баз данных относительно представленных в этой генной сети последовательностей показывает, что большинство выявленных белков участвует в разных процессах в клетке, таких как репарация, рекомбинация, разрешение структуры Холлидея, сегрегация хромосом, регуляции клеточного цикла в целом

Таблица 1. Гены, функционирующие в мейозе, локализованные в хромосоме 3B (Darrier et al., 2022)**Table 1.** Meiotic genes localized to chromosome 3B (Darrier et al., 2022)

Гены, функционирующие в мейозе	Ген ID (локализован в хромосоме 3B)	Белок	Ортолог ID (локализован в хромосоме 3R)
<i>BRC A2</i>	<i>TraesCS3B02G115500</i>	A0A3B6FKJ9	SECCE3Rv1G0160010
<i>MSH7</i>	<i>TraesCS3B02G136600</i>	A0A077RQG9	SECCE3Rv1G0162940
<i>DUO1-3S</i>	<i>TraesCS3B02G178200</i>	W5CQP6	SECCE3Rv1G0168200
<i>CYCA1;2/TAM1</i>	<i>TraesCS3B02G183400</i>	A0A077RZA4	SECCE3Rv1G0169090
<i>MUS81-3S</i>	<i>TraesCS3B02G218300</i>	W5CT03	SECCE3Rv1G0173330
<i>RTEL1</i>	<i>TraesCS3B02G242700</i>	A0A3B6FMQ1	SECCE3Rv1G0179210
<i>DUO1-3L</i>	<i>TraesCS3B02G254800</i>	W5D4G5	SECCE3Rv1G0181280
<i>MPK4-1</i>	<i>TraesCS3B02G256700</i>	A0A3B6FMN5	SECCE3Rv1G0181460
<i>MPK4-2</i>	<i>TraesCS3B02G260900</i>	A0A3B6FRP1	SECCE3Rv1G0182030
<i>MPK4-3</i>	<i>TraesCS3B02G270200</i>	A0A077RTL3	SECCE3Rv1G0183430
<i>CAP-E1/E2</i>	<i>TraesCS3B02G423800</i>	A0A077S4M6	SECCE3Rv1G0202150
<i>SYN4</i>	<i>TraesCS3B02G429700</i>	A0A3B6FTG9	SECCE3Rv1G0203030
<i>ZIP4</i>	<i>TraesCS3B02G434600</i>	A0A077S5Q8	SECCE3Rv1G0203670
<i>MUS81-3L</i>	<i>TraesCS3B02G535000</i>	A0A3B6G139	SECCE5Rv1G0326610
<i>MLH1</i>	<i>TraesCS3B02G564100</i>	A0A077S1H5	SECCE6Rv1G0433870
<i>FANCM</i>	<i>TraesCS3B02G048300</i>	A0A077RPL9	–
<i>MSH7</i>	<i>TraesCS3B02G136600</i>	A0A077RQG9	SECCE3Rv1G0162940
<i>EMS1</i>	<i>TraesCS3B02G458900</i>	A0A3B6FYX0	–
<i>WD40</i>	<i>TraesCS3B02G034400</i>	A0A077RU32	SECCE3Rv1G0150610
<i>ASK1/ASK2</i>	<i>TraesCS3B02G308600</i>	A0A3B6FTE4	–

и дифференцировка мужских половых клеток (см. рис. 1). С помощью кластерного анализа удалось выделить два кластера белков, связанных с дифференцировкой мужских половых клеток (см. рис. 1, обозначено бирюзовым цветом) и участвующих в процессе репарации (см. рис. 1, обозначено темно-зеленым цветом).

Сетевая структура второго порядка включает четыре белка (см. рис. 1, обозначено розовым цветом). Сеть второго порядка представляет из себя кластер белков, связанных с сигнальным путем MAPK (Li et al., 2024).

Белки, гены которых отсутствуют в хромосоме 3R ржи, но присутствуют в хромосоме 3B мягкой пшеницы (*FANCM* (A0A077RPL9), *EMS1* (A0A3B6FYX0), *ASK1/ASK2* (A0A3B6FTE4)), также были распознаны программой STRING-DB. Белки генов *FANCM* (A0A077RPL9) и *EMS1* (A0A3B6FYX0) не вошли ни в генную сеть первого порядка, ни в генную сеть второго порядка (см. рис. 1). Тогда как одним из составляющих генной сети первого порядка стал ген, контролирующий белок *ASK1/ASK2* (A0A3B6FTE4), отсутствующий в хромосоме 3R ржи. Он связан с *CYCA1;2/TAM1* (A0A077RZA4), это взаимодействие экспериментально показано у *Homo sapiens*. *CYCA1;2/TAM1* образует связь с *RTEL1* (*TraesCS3B02G242700*). Белок *RTEL1* связан с другими белками сети, в том числе и

с *MLH1* (A0A077S1H5), который в свою очередь образует связь с *ZIP4* – одним из основных белков мейоза. В данную сеть были также включены последовательности генов (см. табл. 2, 3), находящиеся в других хромосомах, однако в значительной степени влияющие на мейотические процессы, в том числе контролирующие один из основных белков гомологичного спаривания, синапсиса и рекомбинации – *NMD1* (см. табл. 2).

Для трех генов, отсутствующих в хромосоме 3R (см. рис. 1, выделены черным овалом), был выполнен поиск гомологичных последовательностей во всех хромосомах пшеницы, кроме 3B. Для *TraesCS3B02G048300* (*FANCM*) выявлен гомеолог (*TraesCS3A02G035700*) в хромосоме 3A. Для *TraesCS3B02G458900* (*EMS1*) найдено пять гомологичных последовательностей: две в хромосоме 3D (*TraesCS3D02G311500*, *TraesCS3D02G418600*), одна – в хромосоме 3A (*TraesCS3A02G423400*) и две – в хромосоме 2D (*TraesCS2D02G297600*, *TraesCS2D02G034200*).

Для *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*) наличие гомологичных последовательностей не выявлено. Таким образом, при получении пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B), у которой хромосома 3B мягкой пшеницы была заменена на хромосому 3R ржи, был утерян ген *TraesCS3B02G308600*

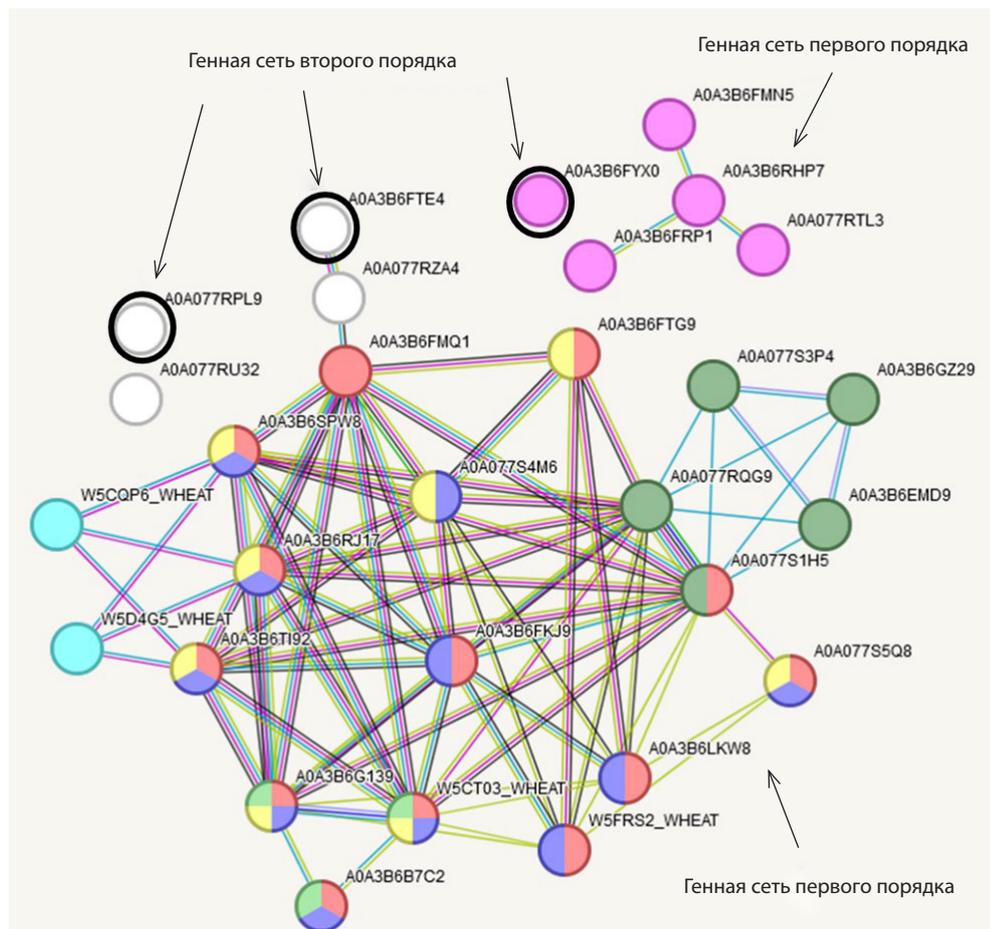


Рис. 1. Генная сеть, контролирующая мейоз у мягкой пшеницы, реконструированная с помощью STRING-DB на основе белков, гены которых локализируются в хромосоме 3В (категоризация по генам приведена в табл. 2)

Fig. 1. The gene network controlling meiosis in bread wheat, reconstructed using STRING-DB based on proteins whose genes are localized on chromosome 3B (categorization by genes is presented in Table 2)

(ASK1/ASK2). Для данного гена была построена генная сеть (рис. 2) с помощью ресурса STRING-DB.

Анализ генной сети показывает, что гены, белки которых входят в данную сеть, участвуют во множестве процессов: в ответе на стресс, регуляции трансляции, сигнальном пути жасмоновой кислоты, убиквитин-опосредованном протеолизе, SCF-зависимом убиквитин-опосредованном протеолизе (см. рис. 2).

Обсуждение

На основе цитологических данных нами ранее показано, что замещение хромосомы 3В мягкой пшеницы хромосомой 3R ржи ведет не только к асинapsису, но и к другим цитологическим нарушениям (Журавлева, Силкова, 2024). Так, особенностью метафазы I у пшенично-ржаной замещенной линии Саратовская 29/рожь Онохойская 3R(3В) было уменьшение числа хиазм в сравнении с сортом Саратовская 29. Хромосома 3R ржи участвовала в формировании бивалентов только в 86.82 % мейоцитов, из них в 21.36 % биваленты были открытыми. Также для 3R(3В) было характерно на-

личие аномалий в динамике микротрубочек и поведении хромосом как в первом, так и во втором делениях мейоза. Во время метафазы I у замещенной линии 3R(3В) произошло нарушение нуклеации микротрубочек на кинетохомах отдельных бивалентов и конвергенции микротрубочек – на полюсах веретена деления. Обнаружено формирование цитоскелетом структуры наподобие арки на стадии пахитены, при этом наблюдалось смещение ядра к оболочке клетки.

Отличительной особенностью метафазы I у замещенной линии 3R(3В) было наличие мейоцитов с декомпактизованными хромосомами. Также у замещенной линии 3R(3В) наблюдались асинхронное поведение хромосом во втором делении и наличие на стадии телофазы II клеток, находящихся на предыдущих стадиях мейоза, а также формирование аномальных диад и триад. Результаты предыдущей работы демонстрируют отсутствие компенсационной способности хромосомы 3R ржи замещать хромосому 3В для протекания нормального мейотического процесса (Журавлева, Силкова, 2024). Главная причина отсутствия компенсационной

Таблица 2. Категоризация по генам данных, представленных на рис. 1
Table 2. Categorization by genes of the data presented in Figure 1

Цвет	ID	Описание функции (участие в процессе)	Количество генов	Вероятность ошибки	Белки
Темно-зеленый	GOCC:1990391	Комплекс репарации ДНК	5	5,07E-06	A0A077RQG9, A0A077S1H5, A0A077S3P4, A0A3B6EMD9, A0A3B6GZ29
Светло-зеленый	GO:0048476	Разрешение структуры Холлидея	3	1,33E-05	A0A3B6B7C2, A0A3B6G139, W5CT03_WHEAT
Розовый	map04016	Сигнальный путь MAPK	5	0,0083	A0A077RTL3, A0A3B6FMN5, A0A3B6FRP1, A0A3B6FYX0, A0A3B6RHP7
Красный	GO:0006310	Рекомбинация ДНК	13	4,28E-19	A0A077S1H5, A0A077S5Q8, A0A3B6B7C2, A0A3B6FKJ9, A0A3B6FMQ1, A0A3B6FTG9, A0A3B6G139, A0A3B6LKW8, A0A3B6RJ17, A0A3B6SPW8, A0A3B6TI92, W5CT03_WHEAT, W5FRS2_WHEAT
Синий	GO:0051321	Мейотический клеточный цикл	11	2,41E-15	A0A077S4M6, A0A077S5Q8, A0A3B6B7C2, A0A3B6FKJ9, A0A3B6G139, A0A3B6LKW8, A0A3B6RJ17, A0A3B6SPW8, A0A3B6TI92, W5CT03_WHEAT, W5FRS2_WHEAT
Желтый	GO:0098813	Сегрегация хромосом	8	7,16E-12	A0A077S4M6, A0A077S5Q8, A0A3B6FTG9, A0A3B6G139, A0A3B6RJ17, A0A3B6SPW8, A0A3B6TI92, W5CT03_WHEAT
Бирюзовый	GO:0048235	Дифференцировка мужских половых клеток	2	0,0164	W5CQP6_WHEAT, W5D4G5_WHEAT

способности хромосомы 3R замещать хромосому 3B – реорганизация этих хромосом в процессе их эволюции после того, как предки пшеницы и ржи разошлись примерно 5–11 млн лет назад (Chalupska et al., 2008). Так, было показано, что третья хромосома ржи в процессе эволюции была вовлечена по крайней мере в одну транслокацию 3R/6R (Devos et al., 1992). Цитологически эти хромосомы также отличают-

ся (Seal, Bennett, 1982). Таким образом, причина появления аномалий мейотического деления у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B) – отличие хромосом 3B мягкой пшеницы и 3R ржи.

Ранее в работе, посвященной исследованию причин асинописиса при полном или частичном отсутствии хромосомы 3B мягкой пшеницы, продемонстрировано, что в этой

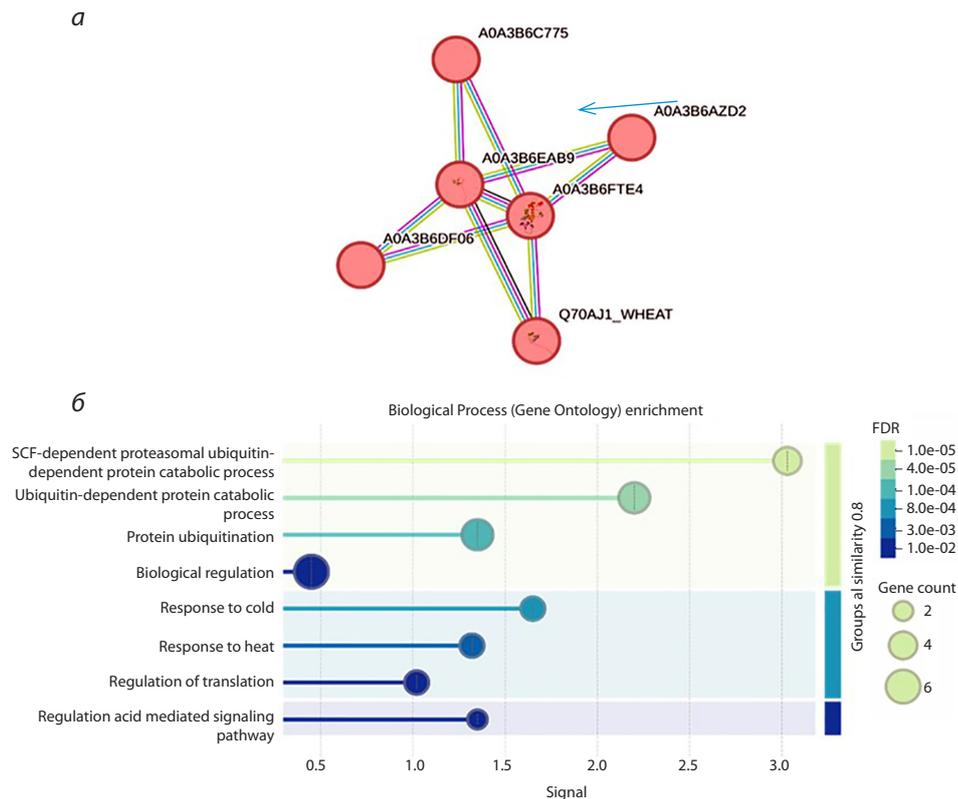


Рис. 2. Генная сеть, построенная на основе гена *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*).

a – генная сеть; *б* – генная онтология

Fig. 2. Gene network constructed based on the *TraesCS3B02G308600* gene (*ASK1/ASK2*).

a – gene network; *b* – gene ontology

Таблица 3. Белки, включенные дополнительно в генную сеть третьего порядка

Table 3. Proteins additionally included in the third-order gene network

Белок	Функция
A0A077S3P4	Неохарактеризованный белок
A0A3B6EMD9	Неохарактеризованный белок
A0A3B6GZ29	Неохарактеризованный белок
A0A3B6B7C2	Белок ERCC4
A0A3B6LKW8	Гомолог MND1
W5FRS2_WHEAT	Гомолог MND1
A0A3B6RHP7	BHLH-содержащий белок
A0A3B6RJ17	RFC1
A0A3B6TI92	RFC1
A0A3B6SPW8	RFC1

хромосоме находится ряд генов, функционирующих в мейозе, отсутствие которых и приводит к асинapsису (DARRIER et al., 2022).

В настоящей работе нами проанализирована хромосома 3R на наличие генов-кандидатов, функционирующих в мейозе (см. табл. 1) и присутствующих в хромосоме 3В. Показано отсутствие трех генов: *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*), *TraesCS3B02G048300* (*FANCM*), *TraesCS3B02G458900*

(*EMS1*). Для двух генов, *TraesCS3B02G048300* (*FANCM*), *TraesCS3B02G458900* (*EMS1*), отмечено наличие гомологичных генов в других хромосомах мягкой пшеницы. У гена *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*) гомологов в оставшихся хромосомах мягкой пшеницы не найдено. Таким образом, вероятно, что отсутствие этого гена в хромосоме 3R у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3В) определяет особенности фенотипа пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3В).

Согласно данным, полученным на разных организмах для гена *ASK1/ASK2*, известно, что его продукт и его гомологи являются важными компонентами комплексов Skp1-Cullin-F-box-protein (SCF) класса E3 убиквитинлигаз, которые функционируют в убиквитин-опосредованном протеолизе (Feldman et al., 1997; Gray et al., 1999; Nayak et al., 2002). Белки, связанные с *Skp1*, функционируют в переходах G1/S и G2/M во время митоза, удаляя ингибиторы циклин-зависимых киназ или регулируя уровни циклинов (Bai et al., 1996; Feldman et al., 1997; Skowyrza et al., 1999; Tsvetkov et al., 1999), а также участвуют в протеолизе белков, положительно регулирующих рекомбинацию (Wang, Yang, 2006).

Анализ генной сети, построенной нами в данной работе с использованием программы STRING-DB на основе белковой последовательности гена мягкой пшеницы *ASK1/ASK2* (*TraesCS3B02G308600*), показал его участие в тех же процессах, что описаны ранее для других организмов.

Также анализ этой сети демонстрирует связь гена *ASK1/ASK2* с другими генами, основными участниками мейотического процесса, такими как *CYCA1;2/TAM1*, *RTEL1*, *MLH1*, *ZIP4*, *MND1*, которые играют одну из ключевых ролей в спаривании, синапсисе и рекомбинации (Kerzendorfer et al., 2006; Симановский, Богданов, 2018). Таким образом, основываясь на связи гена *ASK1/ASK2* с другими генами в пределах генной сети, основными участниками мейотического процесса, можно предполагать его влияние на мейотический процесс.

Ранее были получены и описаны мутантные растения *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. по гену *ASK1/ASK2* и исследовано протекание у них мейотического процесса (Yang et al., 1999; Yang, Ma, 2001; Wang, Yang, 2006). Обнаружено аномальное протекание мейотического деления, в частности отмечены отсутствие миграции ядрышка на периферию ядра в зиготене, нарушение компактизации хромосом, отсутствие синапсиса гомологичных хромосом, аномальная морфология сформированных бивалентов (Wang et al., 2004). На стадии тетрад для мутантов *ASK1/ASK2* описано формирование аномальных тетрад, диад и триад (Wang, Yang, 2006). Относительно формирования цитоскелетных аномалий было показано формирование во втором делении мейоза, кроме веретен деления, веретено-подобных структур, а также изменение длины веретена деления (Yang, Ma, 2001). Все рассмотренные выше нарушения протекания мейотического процесса, кроме отсутствия миграции ядрышка на периферию ядра в зиготене и изменения длины веретена деления, были описаны у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B) (Журавлева, Силкова, 2024). Таким образом, вероятно, что наибольший вклад в формирование аномального фенотипа привнесло отсутствие у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B) гена *ASK1/ASK2*.

Однако у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B) также наблюдались аномалии построения и реорганизации цитоскелетных структур, не описанные ранее. При этом при построении генной сети формируется еще один кластер, связанный с MAP-киназной активностью, в который включаются гены *MPK4-1*, *MPK4-2* и *MPK4-3*. Эти гены присутствуют в хромосоме 3R ржи, однако известно, что транскрипция с привнесенных хромосом различается (Dong et al., 2020). Мутанты по *MPK4* характеризуются формированием аномального метафазного веретена и фрагмопласта в митозе (Vavrdová et al., 2019), что можно наблюдать в мейозе у 3R(3B). Возможно, изменение уровня транскрипции генов в связи с заменой хромосомы 3B хромосомой 3R – причина цитоскелетных аномалий у пшенично-ржаной линии 3R(3B).

Заключение

Показано, что у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B) отсутствует ген *TraesCS3B02G308600* (*ASK1/ASK2*), что вероятно, определяет характер нарушений в мейозе у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B). Тогда как аномалии формирования цитоскелетных структур, описанные у пшенично-ржаной замещенной линии 3R(3B), возможно, являются следствием изменения уровня транскрипции с чужеродной хромосомы.

Список литературы / References

- Журавлева А.А., Силкова О.Г. Дисомное замещение хромосом 3R(3B) приводит к комплексу аномалий в мейозе мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2024;28(4):365-376. doi 10.18699/vjgb-24-42
- [Zhuravleva A.A., Silkova O.G. Disomic chromosome 3R(3B) substitution causes a complex of meiotic abnormalities in bread wheat *Triticum aestivum* L. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed*. 2024;28(4):365-376. doi 10.18699/vjgb-24-42]
- Силкова О.Г., Добровольская О.Б., Дубовец Н.И., Адонина И.Г., Кравцова Л.А., Родер М.С., Салина Е.А., Щапова А.И., Шумный В.К. Создание пшенично-ржаных замещенных линий с идентификацией хромосомного состава кариотипов методами С-бэндинга, GISH и SSR-маркеров. *Генетика*. 2006;42(6):793-802
- [Silkova O.G., Dobrovol'skaya O.B., Dubovets N.I., Adonina I.G., Kravtsova L.A., Roeder M.S., Salina E.A., Shchapova A.I., Shumny V.K. Production of wheat-rye substitution lines and identification of chromosome composition of karyotypes using C-banding, GISH, and SSR markers. *Russ J Genet*. 2006;42(6):645-653. doi 10.1134/S1022795406060093]
- Симановский С.А., Богданов Ю.Ф. Генетический контроль мейоза у растений. *Генетика*. 2018;54(4):397-411. doi 10.7868/S0016675818040021
- [Simanovsky S.A., Bogdanov Yu.F. Genetic control of meiosis in plants. *Russ J Genet*. 2018;54(4):389-402. doi 10.1134/S1022795418030122]
- Bai C., Sen P., Hofmann K., Ma L., Goebel M., Harper J.W., Elledge S.J. SKP1 connects cell cycle regulators to the ubiquitin proteolysis machinery through a novel motif, the F-box. *Cell*. 1996;86(2):263-274. doi 10.1016/S0092-8674(00)80098-7
- Chalupska D., Lee H.Y., Faris J.D., Evrard A., Chalhou B., Haselkorn R., Gornicki P. Acc homoeoloci and the evolution of wheat genomes. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2008;105(28):9691-9696. doi 10.1073/pnas.0803981105
- Darrier B., Colas I., Rimbart H., Choulet F., Bazile J., Sortais A., Jenczewski E., Sourdille P. location and identification on chromosome 3B of bread wheat of genes affecting chiasma number. *Plants*. 2022; 11(17):2281. doi 10.3390/plants11172281
- Devos K.M., Atkinson M.D., Chinoy C.N., Liu C.J., Gale M.D. RFLP-based genetic map of the homoeologous group 3 chromosomes of wheat and rye. *Theor Appl Genet*. 1992;83(8):931-939. doi 10.1007/BF00232953
- Dong Z., Ma C., Tian X., Zhu C., Wang G., Lv Y., Friebe B., Li H., Liu W. Genome-wide impacts of alien chromatin introgression on wheat gene transcriptions. *Sci Rep*. 2020;10(1):4801. doi 10.1038/s41598-020-61888-1
- Endo T.R., Gill B.S. The deletion stocks of common wheat. *J Hered*. 1996;87(4):295-307. doi 10.1093/oxfordjournals.jhered.a023003
- Feldman R.M.R., Correll C.C., Kaplan K.B., Deshaies R.J. A complex of Cdc4p, Skp1p, and Cdc53p/Cullin catalyzes ubiquitination of the phosphorylated CDK inhibitor Sic1p. *Cell*. 1997;91(2):221-230. doi 10.1016/S0092-8674(00)80404-3
- Gray W.M., del Pozo J.C., Walker L., Hobbie L., Risseeuw E., Banks T., Crosby W.L., Yang M., Ma H., Estelle M. Identification of an SCF ubiquitin-ligase complex required for auxin response in *Arabidopsis thaliana*. *Genes Dev*. 1999;13(13):1678-1691. doi 10.1101/gad.13.13.1678
- Kerzendorfer C., Vignard J., Pedrosa-Harand A., Siwięc T., Akimcheva S., Jolivet S., Sablowski R., Armstrong S., Schweizer D., Mercier R., Schlögelhofer P. The *Arabidopsis thaliana* *MND1* homologue plays a key role in meiotic homologous pairing, synapsis and recombination. *J Cell Sci*. 2006;119(12):2486-2496. doi 10.1242/jcs.02967
- Lee Y.H., Larter E.N., Evans L.E. Meiotic behavior of wheat-rye addition and substitution lines. *Crop Sci*. 1970;10(2):144-145. doi 10.2135/cropsci1970.0011183X001000020006x
- Li Y., Li Y., Zou X., Jiang S., Cao M., Chen F., Yin Y., Xiao W., Liu S., Guo X. Bioinformatic identification and expression analyses of the MAPK-MAP4K gene family reveal a putative functional MAP4K10-MAP3K7/8-MAP2K1/11-MAP3K/6 cascade in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plants*. 2024;13(7):941. doi 10.3390/plants13070941
- 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 hybridiza-

- tions among the ancestral genomes of bread wheat. *Science*. 2014; 345(6194):1250092. doi 10.1126/science.1250092
- Martín A.C., Rey M.-D., Shaw P., Moore G. Dual effect of the wheat *Ph1* locus on chromosome synapsis and crossover. *Chromosoma*. 2017;126(6):669-680. doi 10.1007/s00412-017-0630-0
- Naranjo T. Forcing the shift of the crossover site to proximal regions in wheat chromosomes. *Theor Appl Genet*. 2015;128(9):1855-1863. doi 10.1007/s00122-015-2552-7
- Nayak S., Santiago F.E., Jin H., Lin D., Schedl T., Kipreos E.T. The *Caenorhabditis elegans* Skp1-related gene family. *Curr Biol*. 2002;12(4):277-287. doi 10.1016/S0960-9822(02)00682-6
- Seal A.G., Bennett M.D. Preferential C-banding of wheat or rye chromosomes. *Theor Appl Genet*. 1982;63(3):227-233. doi 10.1007/BF00304000
- Sears E.R. Cytogenetic studies with polyploid species of wheat. II. Additional chromosomal aberrations in *Triticum vulgare*. *Genetics*. 1944; 29(3):232-246. doi 10.1093/genetics/29.3.232
- Sears E.R. The aneuploids of common wheat. In: Research Bulletin No. 572. Agricultural Experiment Station, University of Missouri, Columbia, 1954;1-58
- Sears E.R., Sears L.M.S. The telocentric chromosomes of common wheat. In: Proceedings of the 5th International Wheat Genetics Symposium, New Delhi, 23-28 February, 1978. New Delhi: Indian Agricultural Research Institute, 1979;389-407
- Skowrya D., Koepp D.M., Kamura T., Conrad M.N., Conaway R.C., Conaway J.W., Elledge S.J., Harper J.W. Reconstitution of G₁ cyclin ubiquitination with complexes containing SCF^{Grr1} and Rbx1. *Science*. 1999;284(5414):662-665. doi 10.1126/science.284.5414.662
- Tsvetkov L.M., Yeh K.-H., Lee S.-J., Sun H., Zhang H. p27^{Kip1} ubiquitination and degradation is regulated by the SCF^{Skp2} complex through phosphorylated Thr187 in p27. *Curr Biol*. 1999;9(12):661-664. doi 10.1016/S0960-9822(99)80290-5
- Vavrdová T., Šamajová O., Křenek P., Ovečka M., Floková P., Šnaurová R., Šamaj J., Komis G. Multicolour three dimensional structured illumination microscopy of immunolabeled plant microtubules and associated proteins. *Plant Methods*. 2019;15(1):22. doi 10.1186/s13007-019-0406-z
- Wang Y., Yang M. The ARABIDOPSIS SKP1-LIKE1 (ASK1) protein acts predominantly from leptotene to pachytene and represses homologous recombination in male meiosis. *Planta*. 2006;223(3):613-617. doi 10.1007/s00425-005-0154-3
- Wang Y., Wu H., Liang G., Yang M. Defects in nucleolar migration and synapsis in male prophase I in the *ask1-1* mutant of *Arabidopsis*. *Sex Plant Reprod*. 2004;16(6):273-282. doi 10.1007/s00497-004-0206-z
- Yang M., Ma H. Male meiotic spindle lengths in normal and mutant *Arabidopsis* cells. *Plant Physiol*. 2001;126(2):622-630. doi 10.1104/pp.126.2.622
- Yang M., Hu Y., Lodhi M., McCombie W.R., Ma H. The *Arabidopsis* SKP1-LIKE1 gene is essential for male meiosis and may control homologue separation. *Proc Natl Acad Sci USA*. 1999;96(20):11416-11421. doi 10.1073/pnas.96.20.11416

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 05.02.2025. После доработки 23.04.2025. Принята к публикации 30.04.2025.