

УДК 577.212.3:575.113.12

YABBY3-ортологи дикорастущих видов томата: структура, полиморфизм и экспрессия

М. А. Филюшин^{1*}, М. А. Слугина^{1,2}, А. В. Щенникова¹, Е. З. Кочиева^{1,2}¹Федеральный исследовательский центр «Фундаментальные основы биотехнологии» РАН, 119071, Москва, Ленинский просп., 33, стр. 2²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра биотехнологии, 119991, Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12

*E-mail: michel7753@mail.ru

Поступила в редакцию 24.04.2017

Принята к печати 17.10.2017

РЕФЕРАТ Эволюция генов, кодирующих факторы транскрипции семейства YABBY, считается одной из основных причин возникновения плоского листа из радиально-симметричного стебля и многообразия форм гинцея. Показано, что гены YABBY определяют идентичность абаксиальной поверхности всех наземных латеральных органов семенных растений. В настоящей работе клонированы и охарактеризованы полно-размерные последовательности генов, ортологичных YABBY3, у 13 образцов дикорастущих и культивируемых видов томата, отличающихся морфофизиологическими характеристиками листьев, цветков и плодов. Сравнительный анализ выявил высокую гомологию этих последовательностей с известным геном YABBY3 томата (95–99%). Гены-ортологи имели идентичную экзон-интронную структуру и содержали участки, кодирующие консервативные домены HMG-YABBY и Cys2Cys2-цинкового пальца. В этих генах выявлены 317 переменных сайтов, при этом 8 из 24 экзонспецифичных SNP приводили к аминокислотным заменам. Сравнительный анализ экспрессии генов YABBY3 в вегетативных и репродуктивных органах одного красноплодного и трех зеленоплодных видов томата выявил некоторые межвидовые отличия в интенсивности экспрессии в листьях, бутонах и цветках.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА YABBY3, полиморфизм, РВ-ПЦР, *Solanum* секция *Lycopersicon*, адаксиально-абаксиальная асимметрия.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ CRC – CRABS CLAW gene; INO – INNER NO OUTER gene; FIL – FILAMENTOUS FLOWER gene; РВ-ПЦР – ПЦР в реальном времени.

ВВЕДЕНИЕ

Все процессы роста и развития растений контролируются факторами транскрипции, эволюция которых является одной из основных причин морфологического многообразия в растительном царстве [1–4]. В то время как происхождение цветка и репродуктивных органов связывают с дубликацией и изменениями генов семейства MADS-факторов транскрипции [5, 6], возникновение плоского листа из радиально-симметричного стебля и разнообразие форм гинцея считают следствием эволюции генов, кодирующих факторы транскрипции семейства YABBY [7]. Присутствие этих генов у покрытосеменных и голосеменных растений и их отсутствие у мхов и плаунов [8–10] предполагает происхождение генов YABBY от одного или двух предшественников в последнем общем предке семенных растений [10–12]. Диверсификация генов YABBY привела к возникно-

ванию отдельных членов семейства с уникальными функциями в развитии листьев, плодолистиков и семязачатков [8, 11, 13, 14]. Среди них гены YABBY2 и YABBY5, которые предположительно участвовали в эволюционной диверсификации морфологии столбика и тычиночной нити [15, 16]. Другие гены YABBY-семейства, INNER NO OUTER (INO) и CRABS CLAW (CRC), возникали, по-видимому, параллельно эволюции плодолистика и семязачатка в процессе модификации листоподобного репродуктивного спорофилла [11, 17].

У двудольных и однодольных растений гены YABBY играют сходные роли в развитии листа и подобных ему органов, обуславливая их абаксиально-адаксиальную асимметрию, разрастание пластинки и определение границ листа [4, 10, 18]. Помимо этого, гены YABBY вовлечены в процессы образования таких органов цветка, как нектарники, плодолистики

и др. [19–21]. К настоящему времени механизм работы некоторых белков YABBY описан только у модельного растения *Arabidopsis thaliana*. Так показано, что YABBY1 (или FILAMENTOUS FLOWER, FIL), YABBY3 и YABBY5 совместно с другими компонентами транскрипционного комплекса поддерживают идентичность клеток адаксиальной поверхности листа, а также участвуют в инициации эмбриональной апикальной меристемы побега и ее постэмбриональном поддержании [22]. В активации экспрессии некоторых генов YABBY в нектарниках и плодolistиках принимают участие белки семейства MADS совместно с другими факторами [23]. В свою очередь, YABBY1 вместе с другими транскрипционными факторами контролирует пространственную активность MADS-генов и таким образом участвует в инициации закладки цветковых органов в правильном месте и количестве, определяя судьбу соответствующих клеток [24–26].

Гены YABBY кодируют небольшие белки (180–250 а.о.), состоящие из двух консервативных доменов [27, 28]. В N-концевой части белка находится мотив цинкового пальца Cys2Cys2-типа, а на C-конце расположен домен YABBY.

Число генов YABBY в геномах растений варьирует. В геноме *A. thaliana* таких генов шесть, из которых четыре (YABBY1, YABBY2, YABBY3 и YABBY5) экспрессируются преимущественно в листьях и листовидных органах (семядоли, чашелистики, лепестки, тычинки и плодolistики), а два других (CRC и INO) – в отдельных репродуктивных органах цветка [10, 23, 27]. У риса *Oryza sativa* идентифицировано восемь генов, при этом у двух из них (*OsYABBY2* и *OsYABBY7*) выявлено по два транскрипта, обра-

зованных в результате альтернативного сплайсинга [29].

У томата овощного (*Solanum lycopersicum*), одной из основных овощных культур, идентифицировано девять генов семейства YABBY (YABBY1, YABBY2, YABBY3, YABBY5a, YABBY5b, CRCa, CRCb, FAS, INO) [30, 31]. *S. lycopersicum* вместе с 12 дикорастущими родственными видами составляют секцию *Lycopersicon* рода *Solanum* [32]. Виды томата сильно различаются по морфофизиологическим характеристикам, включая морфологию листа и цветка. В зависимости от строения репродуктивной системы виды томата делятся на само- и перекрестноопыляемые, при этом последние отличаются большим полиморфизмом, крупными цветками и выступающим рыльцем пестика [32]. Известно, что система репродукции, находящаяся в зависимости от морфофизиологии цветка, а также различия в структуре листа могут быть следствием различной активности факторов транскрипции YABBY [7]. В первую очередь, это касается белков группы YABBY1/YABBY3, которые экспрессируются практически во всех асимметричных наземных органах растения.

Идентификация генов, ортологичных YABBY3, у дикорастущих видов томатов и оценка их полиморфизма стали целью данной работы. К настоящему времени полные последовательности гена YABBY3 известны только у двух видов томатов – *S. lycopersicum* и *S. pennellii*, а паттерны экспрессии этого гена определены только у *S. lycopersicum* [31] и *S. pimpinellifolium* [30]. Поэтому полученные нами данные, основанные на анализе большего количества видов томата, дополняют знания о генах YABBY и их возможных функциях.

Таблица 1. Образцы культивируемых и дикорастущих видов томата, использованных в работе

Вид/подвид/сорт	Кат. № ВИР	Система скрещивания	Цвет зрелого плода
<i>S. cheesmaniae</i> (Riley) Fosberg	3969	Самоопыляемый	Красный
<i>S. galapagense</i> Darwin & Peralta	3970	Самоопыляемый	Красный
<i>S. lycopersicum</i> var. <i>humboldtii</i> (Willd.) Dunal	2912	Самоопыляемый	Красный
<i>S. lycopersicum</i> L., cv. <i>Silvestre recordo</i>	1580	Самоопыляемый	Красный
<i>S. pimpinellifolium</i> var. <i>racemigerum</i> (Lange) Brezhnev	1018	Самоопыляемый	Красный
<i>S. chmielewskii</i> (Rick, Kesicki, Fobes & Holle) Spooner, Anderson & Jansen	13725	Самоопыляемый	Зеленый
<i>S. neorickii</i> Spooner, Anderson & Jansen	5033	Самоопыляемый	Зеленый
<i>S. arcanum</i> Peralta	13958	Перекрестноопыляемый	Зеленый
<i>S. chilense</i> (Dunal) Reiche	4300	Перекрестноопыляемый	Зеленый
<i>S. corneliomulleri</i> Macbr.	4367	Перекрестноопыляемый	Зеленый
<i>S. habrochaites</i> Knapp & Spooner	13964	Перекрестноопыляемый	Зеленый
<i>S. peruvianum</i> L.	4361	Перекрестноопыляемый	Зеленый
<i>S. peruvianum</i> var. <i>dentatum</i> (Dunal) Dunal	3966	Перекрестноопыляемый	Зеленый

Таблица 2. Характеристика экзон-интронной структуры гена YABBY3 у исследуемых образцов

Вид/подвид/сорт	Номер в NCBI	Экзон-интронная структура YABBY3												Общая длина, п.н.	МРНК, п.н.	Белок, а.о.	
		экзон I	интрон I	экзон II	интрон II	экзон III	интрон III	экзон IV	интрон IV	экзон V	интрон V	экзон VI	интрон VI				экзон VII
<i>S. cheesmaniae</i>	KY952537	102	546	150	223	127	314	49	374	76	425	75	180	72	2713	651	216
<i>S. galapagense</i>	KY952538	102	531	150	222	127	316	49	373	76	426	75	180	72	2699	651	216
<i>S. lycopersicum</i> cv. Heinz*	ID:101247051	102	536	150	222	127	316	49	373	76	426	75	179	72	2703	651	216
<i>S. lycopersicum</i> var. <i>humboldtii</i>	KY952544	102	538	150	221	127	313	49	373	76	427	75	180	72	2703	651	216
<i>S. lycopersicum</i> cv. <i>Silvestre recordo</i>	KY952543	102	537	150	222	127	316	49	372	76	426	75	180	72	2704	651	216
<i>S. pimpinellifolium</i> var. <i>racemigerum</i>	KY952549	102	537	150	222	127	316	49	373	76	426	75	180	72	2705	651	216
<i>S. chmielewskii</i>	KY952540	102	537	150	222	127	314	49	371	76	426	75	180	72	2701	651	216
<i>S. neorickii</i>	KY952545	102	469	153	218	127	313	49	376	76	426	75	166	72	2622	654	217
<i>S. arcanum</i>	KY952547	111	530	150	228	127	316	49	374	76	426	75	166	72	2700	660	219
<i>S. chilense</i>	KY952539	102	533	150	224	127	311	49	374	76	426	75	165	72	2684	651	216
<i>S. corneliomulleri</i>	KY952541	111	535	150	227	127	314	49	361	76	425	75	166	72	2688	660	219
<i>S. habrochaites</i>	KY952542	102	545	150	222	127	274	49	361	76	421	75	178	72	2652	651	216
<i>S. pennellii</i> *	ID:107026918	102	522	144	222	127	312	49	372	76	414	75	179	72	2666	645	214
<i>S. peruvianum</i>	KY952546	111	539	150	228	127	316	49	365	76	427	75	169	72	2704	660	219
<i>S. peruvianum</i> var. <i>dentatum</i>	KY952548	111	485	150	221	127	312	49	374	76	426	75	180	72	2658	660	219
<i>S. tuberosum</i> *	ID:102577797	114	552	147	271	127	314	49	398	76	417	75	175	72	2787	660	219
<i>A. thaliana</i> *	ID:827914	102	97	138	101	151	93	49	119	76	136	99	440	81	1682	696	231

*Последовательности из базы данных NCBI.

(род *Solanum* секция *Lycopersicon*). Сравнительный анализ этих последовательностей выявил их высокую гомологию (идентичность 95–99%) с известным геном YABBY3 томата (ID: 101247051). Общая длина гена варьировала от 2622 п.н. у *S. neorickii* до 2713 п.н. у *S. cheesmaniae*. Гены состояли из семи экзонов и шести интронов (табл. 2) и содержали участки, кодирующие консервативные НМГ-подобный домен YABBY (125–176 а.о.) и домен цинкового пальца Cys2Cys2-типа (18–62 а.о.) (рис. 1).

Размер кДНК YABBY3 в девяти анализируемых образцах, включая все красноплодные и три зеленоплодных (*S. chmielewskii*, *S. chilense*, *S. habrochaites*) вида, составил 651 п.н. (табл. 2). У *S. neorickii* размер кДНК составил 654 п.н., что обусловлено дубликацией ТСА во втором экзоне (вставка в аминокислотной последовательности N66_H67insH). У *S. arcanum*, *S. corneliomulleri*, *S. peruvianum* и *S. peruvianum* var. *dentatum* – 660 п.н., благодаря вставке 9 п.н. в первом экзоне (P17_S18insPPP). У *S. pennellii*, который считается наиболее древним видом [32], размер кДНК 645 п.н. обусловлен делецией 6 п.н. во втором экзоне (H67del, H68del). В соответствии с этим длина аминокислотных последовательностей ортологов YABBY3 составила 217 а.о. (*S. neorickii*), 219 а.о. (*S. arcanum*, *S. corneliomulleri*, *S. peruvianum* и *S. peruvianum* var. *dentatum*) и 216 а.о. (остальные образцы). Интересно, что из ранее описанных консервативных мотивов, характерных для белков YABBY1/3, у ортологов YABBY3 видов рода *Solanum* присутствуют кладоспецифичные мотивы FIL-A, -D, -E, -F и -G, но отсутствуют FIL-B и -C, обычно локализованные в междоменной области [12] (рис. 1).

В сравнении с ранее охарактеризованным YABBY3 сорта Heinz *S. lycopersicum* (ID: 101247051) в генах YABBY3 исследуемых образцов выявлено 317 переменных сайтов, большей частью локализованных в интронах. В экзонах выявлены 24 замены, из которых восемь несинонимичные. Обнаруженные в кДНК замены локализуются преимущественно в последовательности, кодирующей междоменную область, и на 3'-конце. В области, кодирующей домен цинкового пальца, идентифицирована единственная замена – транзигция A59G у *S. galapagense*, которая приводит к замещению глутамина на аргинин Q20R (рис. 1). В последовательности, кодирующей YABBY-домен, выявлено пять нуклеотидных замен, из которых только транзигция A434G у *S. peruvianum* var. *dentatum* (3966) приводит к замещению глутаминовой кислоты на глицин E145G (рис. 1).

В белках YABBY3 из 11 замещений аминокислотных остатков (рис. 1) четыре (S64C, Y76C, D116G, E145G) признаны радикальными (значения физико-химической дистанции по матрице Грэнтсема

Таблица 3. Результаты оценки статистической значимости различий в уровне экспрессии гена YABBY3 в различных органах у каждого из четырех исследуемых видов томата

<i>S. lycopersicum</i> cv. <i>Silvestre recordo</i>			
	лист	бутон	цветок
Бутон	0.0012		
Цветок	0.6189	0.0007	
Плод	<0.0001	<0.0001	<0.0001
<i>S. chmielewskii</i>			
	лист	бутон	цветок
Бутон	0.0242		
Цветок	0.1117	0.5025	
Плод	<0.0001	<0.0001	<0.0001
<i>S. peruvianum</i> var. <i>dentatum</i>			
	лист	бутон	цветок
Бутон	<0.0001		
Цветок	0.1014	<0.0001	
Плод	<0.0001	0.3049	<0.0001
<i>S. habrochaites</i>			
	лист	бутон	цветок
Бутон	<0.0001		
Цветок	<0.0001	<0.0001	
Плод	<0.0001	<0.0001	<0.0001

*Значения *p*-value < 0.05 считаются значимыми и выделены жирным шрифтом.

< 57.9). В то же время оценка, проведенная в программе PROVEAN, обобщающей известные алгоритмы оценки аминокислотных замен и инделей, определила как радикальную только одну замену (E145G в YABBY-домене у *S. peruvianum* var. *dentatum*), тогда как остальные замены, делеции и вставки определены как нейтральные. Исследование влияния замен на функцию белков нуждается в дополнительном экспериментальном анализе.

Моделирование (Phyre2) трехмерной структуры ортологов YABBY3 выявило неупорядоченную организацию более 60% последовательности, в то время как 29% было предсказано с достоверностью более 90% на основе известных структур белков, содержащих НМГ-домен (PDB: d1qrva, d1k99a и др.). Достоверно предсказанная последовательность представляла собой домен YABBY, гомологичный домену НМГ [10], состоящий из двух α -спиралей, соединенных петлей (helix-loop-helix) (рис. 2). НМГ-домен предположительно связывается с малой бороздкой ДНК и изгибает двойную спираль в этой точке [38].

Проведенный филогенетический анализ показал, что все известные гены семейства YABBY *S. lycopersicum* кластеризуются с соответствующи-

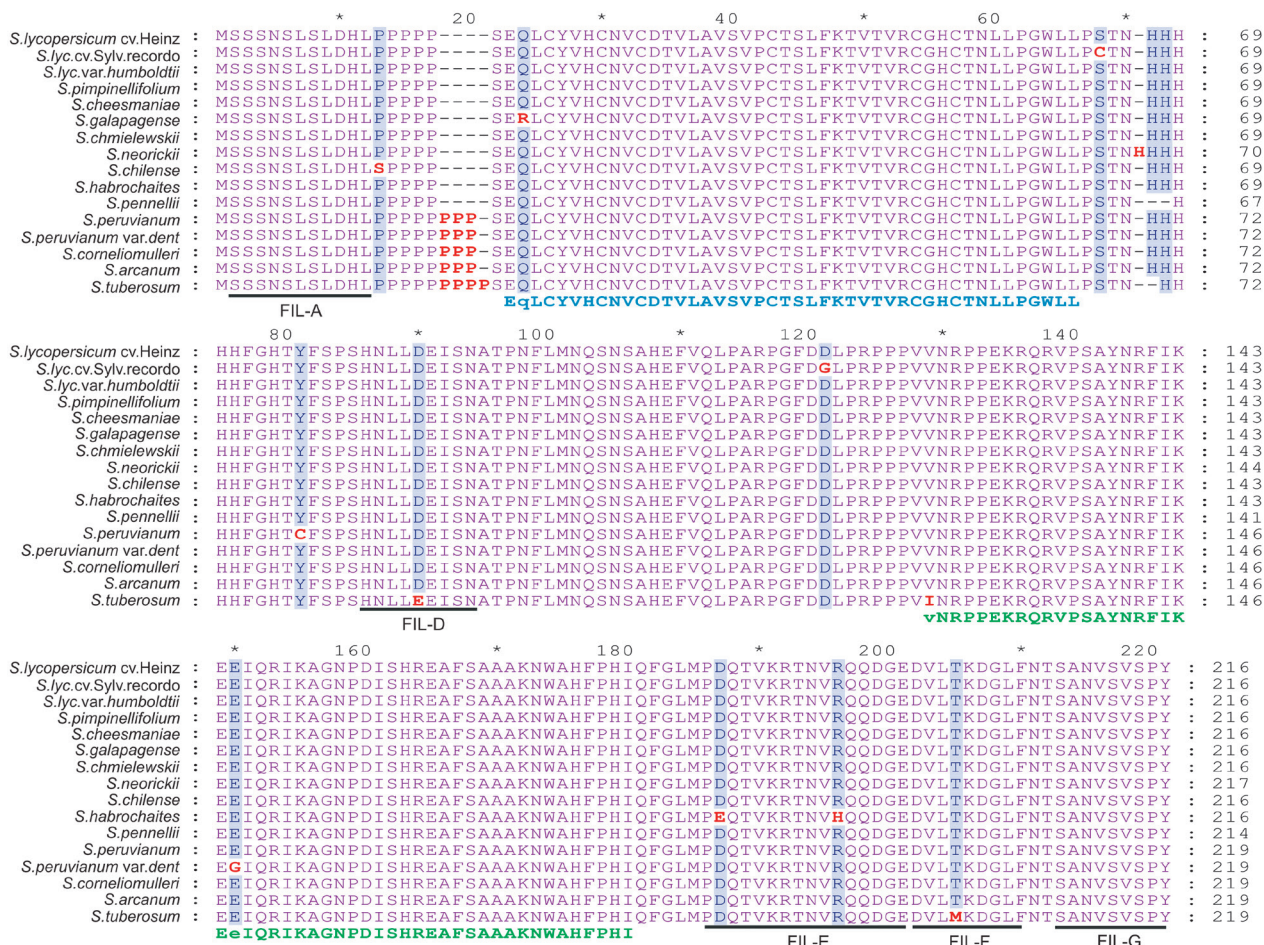


Рис. 1. Сравнение аминокислотных последовательностей ортологов YABBY3 у образцов видов томата и картофеля (*S. tuberosum*). Домен цинкового пальца подписан синим шрифтом, домен YABBY – зеленым. Замены, делеции и вставки выделены красным. Консервативные мотивы, специфичные для клады YABBY1/YABBY3, подчеркнуты и подписаны

ми ортологами *A. thaliana* (рис. 3). На дендрограмме, построенной по кДНК, гены YABBY формировали четыре субкластера: YAB1/3 (гены YABBY1 и YABBY3); YAB2/5 (YABBY2, YABBY5 и FAS); CRC (гены CRC); INO (гены INO) (рис. 3А). Кластеры, образованные в результате анализа аминокислотных последовательностей (рис. 3Б), были аналогичны вышеописанным, за исключением YABBY2 и YABBY5, которые формировали отдельные субкластеры, что соответствует предложенному ранее разделению семейства YABBY на пять подсемейств [10, 23]. Филогенетический анализ, основанный на геномных последовательностях YABBY3, разделил анализируемые образцы видов томата на два кластера с ответвлением наиболее древнего вида *S. pennellii* и картофеля *S. tuberosum* (рис. 4). Результаты в целом находятся в согласии с разделе-

нием томата как на зеленоплодные и красноплодные, так и на само- и перекрестноопыляемые виды. При этом два зеленоплодных самоопыляемых вида *S. chmielewskii* и *S. neorickii* попадают в противоположные кластеры, соответствуя, видимо, эволюционно-пограничной точке происхождения красноплодных самоопыляемых видов из зеленоплодных перекрестноопыляемых.

Данные экспрессии генов YABBY покрытосеменных предполагают, что гены YABBY1/3 сохранили древний паттерн экспрессии [12], транскрибируясь в абаксиальной части примордиев всех наземных боковых органов (за исключением семязачатков) [25, 41]. Это подтверждается и полученными данными, отражающими экспрессию гена YABBY3 в вегетативных и генеративных органах *S. chmielewskii*, *S. lycopersicum* cv. Silvestre recordo, *S. habrochaites*

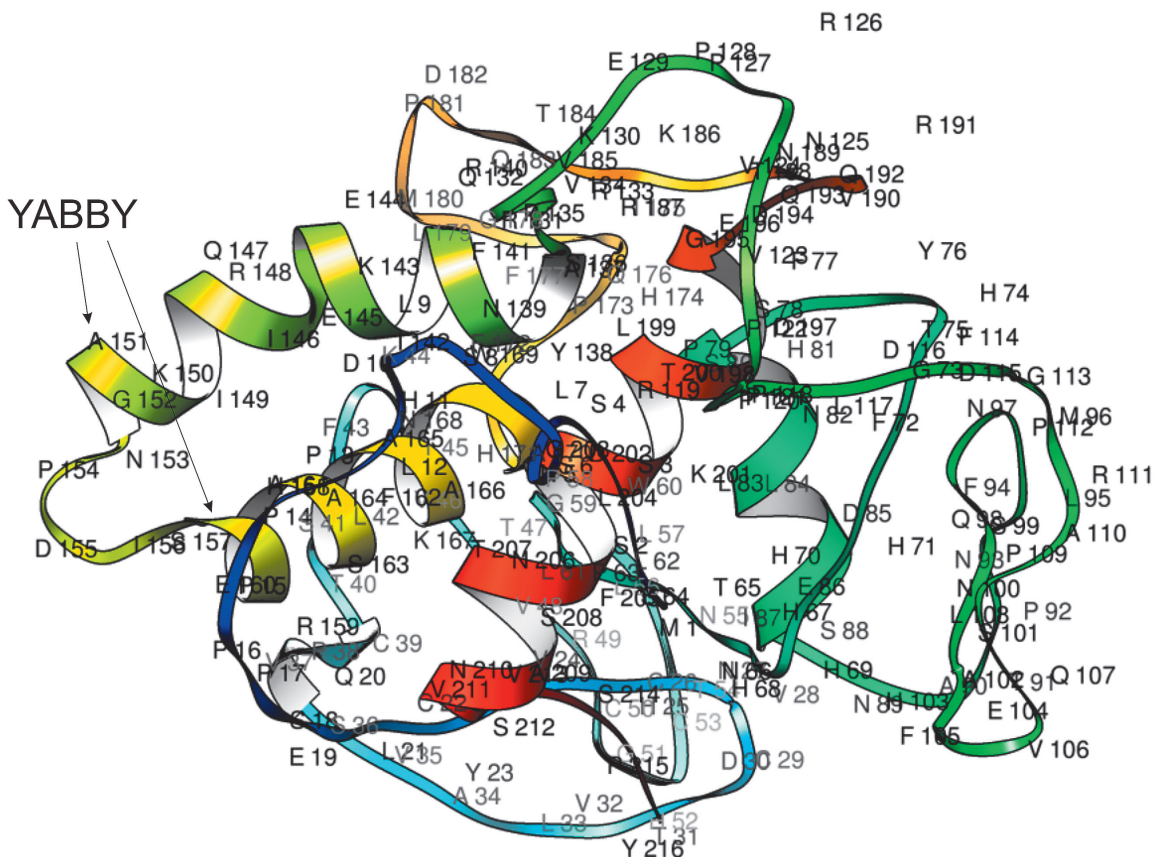


Рис. 2. Трёхмерная структура белка YABBY3 *S. lycopersicum* cv. Heinz (кДНК XM_004245689). Образующие YABBY-домен α-спирали, соединенные петлей, указаны стрелками

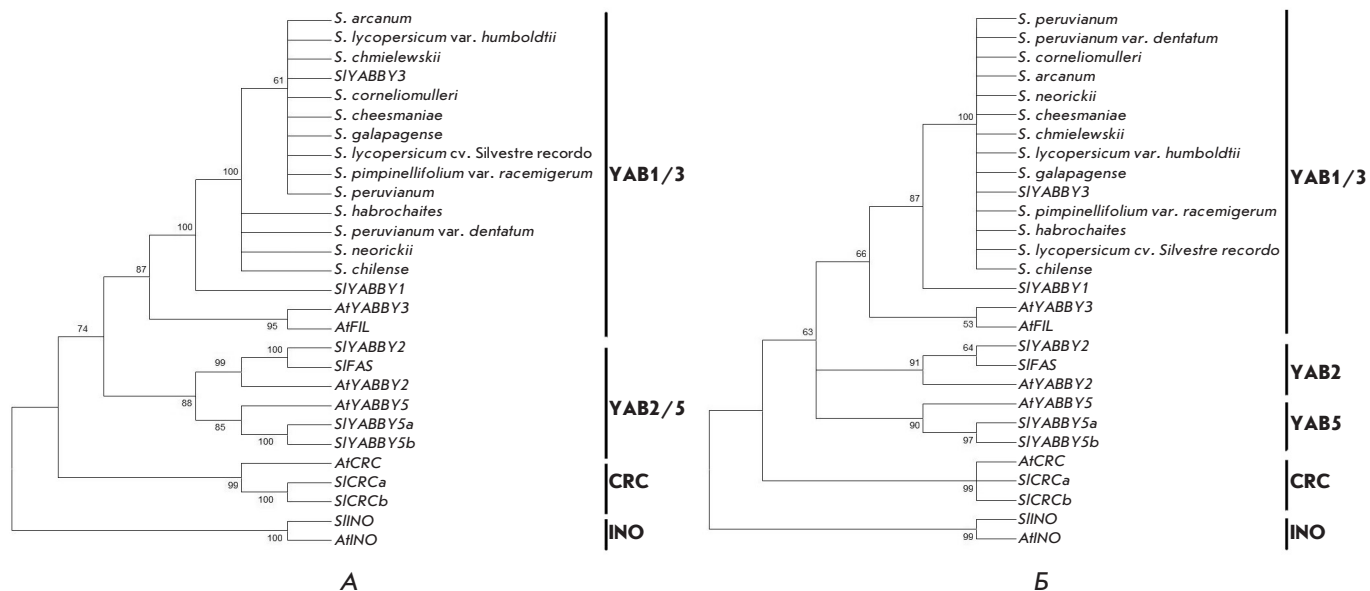


Рис. 3. Филогения генов семейства YABBY у *S. lycopersicum* (Sl) и *A. thaliana* (At) по кДНК (А) и аминокислотным последовательностям (Б) (MEGA 7.0, метод ML; (А)-модель Hasegawa–Kishino–Yano [39] + Gamma distributed with invariant sites), (Б)-модель Dayhoff [40] + Gamma distributed)

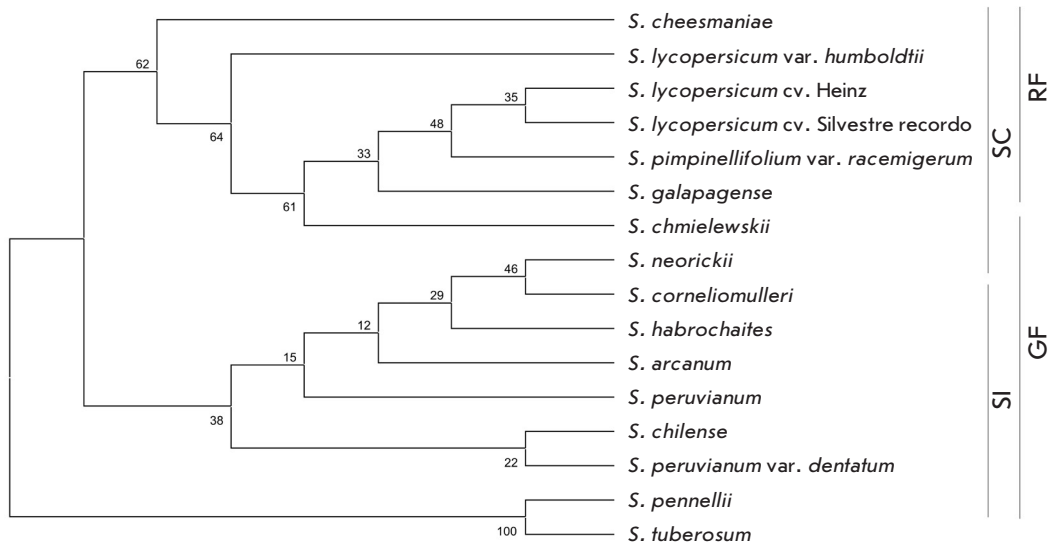


Рис. 4. Филогенетическое дерево, построенное на основании геномных последовательностей YABBY3 образцов культивируемых и дикорастущих видов томата в сравнении с YABBY3 картофеля *S. tuberosum* (MEGA7.0, метод ML; модель НКУ + G+I). RF – красноплодные образцы; GF – зеленоплодные образцы; SC – самоопыляемые образцы; SI – перекрестноопыляемые образцы

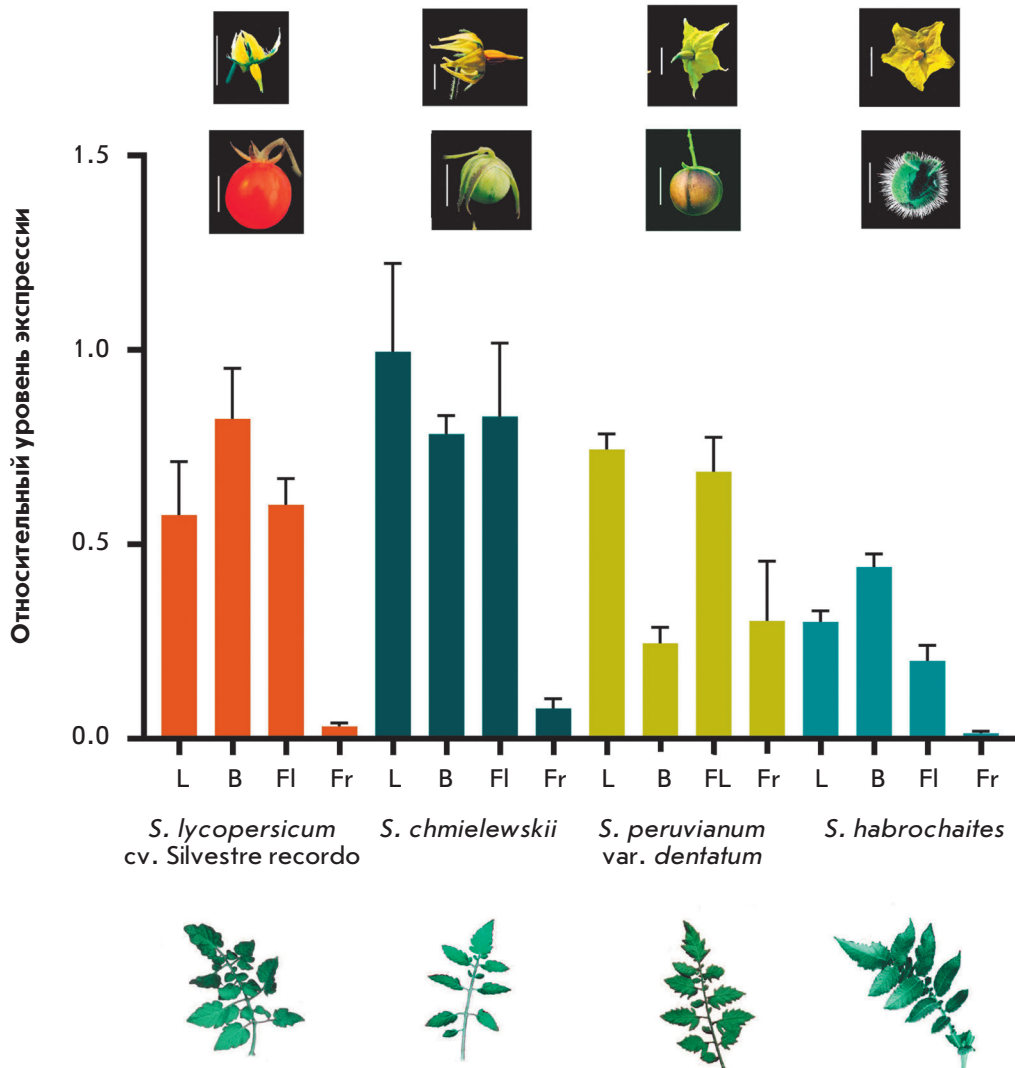


Рис. 5. Относительные уровни экспрессии гена YABBY3 в листьях (L), молодых бутонах (B), открытых цветках (FI) и зеленых незрелых плодах (Fr) четырех образцов томатов

и *S. peruvianum* var. *dentatum*. У *S. habrochaites* экспрессия гена в листьях несколько выше, чем в цветках, а у остальных трех видов отсутствуют статистически значимые различия в уровнях экспрессии в цветках и листьях (рис. 5, табл. 3). При этом у исследуемых видов, кроме *S. peruvianum* var. *dentatum*, ген YABBY3 в плодах практически не экспрессируется (рис. 5). Данные четыре вида были выбраны для анализа экспрессии в силу их принадлежности к четырем эволюционно отдаленным друг от друга группам. *S. lycopersicum* является красноплодным, самоопыляемым видом относительно недавнего происхождения; *S. chmielewskii* – зеленоплодный, но самоопыляемый – на эволюционной лестнице стоит между красноплодными самоопыляемыми и зеленоплодными перекрестноопыляемыми видами; *S. peruvianum* – представитель зеленоплодных перекрестноопыляемых видов; и, наконец, *S. habrochaites* (зеленоплодный перекрестноопыляемый) считается одним из наиболее древних видов томата [32]. Паттерн экспрессии YABBY3 *S. peruvianum* var. *dentatum* несколько отличался от паттерна у остальных анализируемых образцов, хотя причина низкого уровня экспрессии в бутоне не совсем ясна (рис. 5). У *S. habrochaites* динамика экспрессии аналогична динамике у *S. lycopersicum* и *S. chmielewskii*, однако уровень транскрипции во всех анализируемых органах почти в 2 раза ниже. В целом, выявленные паттерны экспрессии YABBY3 у *S. lycopersicum*, *S. chmielewskii* и *S. habrochaites* совпадают с таковыми у *S. pimpinellifolium*, где максимальный уровень экспрессии YABBY3 наблюдается в молодых бутонках и снижается по мере развития цветка и плода [30].

Показано, что у *A. thaliana* как конститутивная экспрессия гена YABBY3, так и ее выключение приводят к аномальному развитию листьев и цветков из-за потери полярной дифференцировки органов [18]. Вариабельность уровня экспрессии этого гена также может отражаться на строении и морфофизиологии органов, в частности, листьев, цветков и плодов анализируемых образцов томата. Значимый уровень экспрессии гена в плодах *S. peruvianum* var. *dentatum* может указывать на вероятное сохранение идентичности абаксиальной ткани в оболочке плода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной работе в 13 образцах культивируемых и дикорастущих видов томата идентифицированы гены, ортологичные YABBY3. Эти гены кодируют факторы транскрипции, которые играют одну из ключевых ролей в определении абаксиально-адаксиальной асимметрии всех наземных латеральных органов растения. Структура генов YABBY3 и кодируемых ими белков сходна с ранее охарактеризованными членами семейства YABBY. Филогенетический и экспрессионный анализ подтвердил, что идентифицированные гены относятся к подсемейству YABBY1/3 и, возможно, имеют консервативные функции в различных видах томата. ●

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 16-16-10022 с использованием экспериментальной установки искусственного климата ЭУИК и ЦКП Биоинженерия (ФИЦ Биотехнологии РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Альберт Е.В., Ежова Т.А. // Генетика. 2013. Т. 49. № 2. С. 149–163.
2. Лутова Л.А., Додуева И.Е., Лебедева М.А., Творогова В.Е. // Генетика. 2015. Т. 51. № 5. С. 539–557.
3. Castrillo G., Turck F., Leveugle M., Lecharny A., Carbonero P., Coupland G., Paz-Ares J., Oñate-Sánchez L. // PLoS One. 2011. V. 6. № 6. e21524.
4. Yang C., Ma Y., Li J. // J. Exp. Bot. 2016. V. 67. № 18. P. 5545–5556.
5. Gramzow L., Ritz M.S., Theissen G. // Trends Genet. 2010. V. 26. № 4. P. 149–153.
6. Melzer R., Theissen G. // Methods Mol. Biol. 2011. V. 754. P. 3–18.
7. Sarojam R., Sapp P.J., Goldshmidt A., Efroni I., Floyd S.K., Eshed Y., Bowman J.L. // Plant Cell. 2010. V. 22. № 7. P. 2113–2130.
8. Floyd S.K., Bowman J.L. // Int. J. Plant Sci. 2007. V. 168. № 1. P. 1–35.
9. Rensing S.A., Lang D., Zimmer A.D., Terry A., Salamov A., Shapiro H., Nishiyama T., Perroud P.F., Lindquist E.A., Kamisugi Y., et al. // Science. 2008. V. 319. № 5859. P. 64–69.
10. Finet C., Floyd S.K., Conway S.J., Zhong B., Scutt C.P., Bowman J.L. // Evol. Dev. 2016. V. 18. № 2. P. 116–126.
11. Yamada T., Yokota S., Hirayama Y., Imaichi R., Kato M., Gasser C.S. // Plant J. 2011. V. 67. № 1. P. 26–36.
12. Bartholmes C., Hidalgo O., Gleissberg S. // Plant Biol (Stuttg). 2012. V. 14. № 1. P. 11–23.
13. Meyerowitz E.M. // Cell. 1997. V. 88. № 3. P. 299–308.
14. Bowman J.L., Eshed Y., Baum S.F. // Trends Genet. 2002. V. 18. № 3. P. 134–141.
15. de Almeida A.M.R., Yockteng R., Schnable J., Alvarez-Buylla E.R., Freeling M., Specht C.D. // Sci. Rep. 2014. V. 4. Article number 6194.
16. Morioka K., Yockteng R., Almeida A.M., Specht C.D. // Front Plant Sci. 2015. V. 6. Article 1106.
17. Kelley D.R., Skinner D.J., Gasser C.S. // Plant J. 2009. V. 57. № 6. P. 1054–1064.
18. Siegfried K.R., Eshed Y., Baum S.F., Otsuga D., Drews G.N., Bowman J.L. // Development. 1999. № 126. P. 4117–4128.
19. Villanueva J.M., Broadhvest J., Hauser B.A., Meister R.J., Schneitz K., Gasser C.S. // Genes Dev. 1999. V. 13. № 23. P. 3160–3169.
20. Fourquin C., Vinauger-Douard M., Fogliani B., Dumas C.,

- Scutt C.P. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2005. V. 102. № 12. P. 4649–4654.
21. Lee J.Y., Baum S.F., Alvarez J., Patel A., Chitwood D.H., Bowman J.L. // Plant Cell. 2005. V. 17. № 1. P. 25–36.
22. Stahle M.I., Kuehlich J., Staron L., von Arnim A.G., Golz J.F. // Plant Cell. 2009. V. 21. № 10. P. 3105–3118.
23. Lee J.Y., Baum S.F., Oh S.H., Jiang C.Z., Chen J.C., Bowman J.L. // Development. 2005. № 132. P. 5021–5032.
24. Sawa S., Ito T., Shimura Y., Okada K. // Plant Cell. 1999. V. 11. № 1. P. 69–86.
25. Sawa S., Watanabe K., Goto K., Kanaya E., Morita E.H., Okada K. // Genes Dev. 1999. V. 13. № 9. P. 1079–1088.
26. Chen Q., Atkinson A., Otsuga D., Christensen T., Reynolds L., Drews G.N. // Development. 1999. № 126. P. 2715–2726.
27. Bowman J.L. // Curr. Opin. Plant Biol. 2000. V. 3. P. 17–22.
28. Kanaya E., Nakajima N., Okada K. // J. Biol. Chem. 2002. V. 277. № 14. P. 11957–11964.
29. Toriba T., Harada K., Takamura A., Nakamura H., Ichikawa H., Suzaki T., Hirano H.Y. // Mol. Genet. Genomics. 2007. V. 277. № 5. P. 457–468.
30. Huang Z., van Houten J., Gonzalez G., Xiao H., van der Knaap E. // Mol. Genet. Genomics. 2013. V. 288. № 3–4. P. 111–129.
31. Han H.Q., Liu Y., Jiang M.M., Ge H.Y., Chen H.Y. // Genet. Mol. Res. 2015. V. 14. № 2. P. 7079–7091.
32. Peralta I.E., Spooner D.M., Knapp S. // Systematic Botany Monographs Am. Soc. Plant Taxonomists, USA. 2008. V. 84. 186 p.
33. Kumar S., Stecher G., Tamura K. // Mol. Biol. Evol. 2016. V. 33. № 7. P. 1870–1874.
34. Grantham R. // Science. 1974. V. 185. P. 862–864.
35. Choi Y., Sims G.E., Murphy S., Miller J.R., Chan A.P. // PLoS One. 2012. V. 7. № 10. e46688.
36. Kelley L.A., Mezulis S., Yates C.M., Wass M.N., Sternberg M.J. // Nat. Protoc. 2015. V. 10. № 6. P. 845–858.
37. Expósito-Rodríguez M., Borges A.A., Borges-Pérez A., Pérez J.A. // BMC Plant Biol. 2008. V. 8. № 131. P. 1–12.
38. Bowman J.L., Smyth D.R. // Development. 1999. № 126. P. 2387–2396.
39. Hasegawa M., Kishino H., Yano T. // J. Mol. Evol. 1985. V. 22. № 2. P. 160–174.
40. Dayhoff M.O., Schwartz R.M., Orcutt B.C. // Atlas Protein Sequence and Structure. 1978. V. 5. P. 345–352.
41. Golz J.F., Roccaro M., Kuzoff R., Hudson A. // Development. 2004. № 131. P. 3661–3670.