

УДК 575 : 581.144.2 : 581.133.8 : 582.683.2

© С. Г. Хаблак<sup>1</sup>, Т. Н. Чеченева<sup>2</sup>, Я. А. Абдуллаева<sup>1</sup>

## ГЕНЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ РАЗВИТИЯ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ У *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.

<sup>1</sup>Луганский национальный аграрный университет; 91008, г. Луганск  
e-mail: serhab\_211981@rambler.ru

<sup>2</sup>Институт физиологии растений и генетики НАН Украины  
03022, г. Киев, ул. Васильковская, 31/17; e-mail: tchgen@rambler.ru

**Хаблак С. Г., Чеченева Т. Н., Абдуллаева Я. А.** Генетическая модель развития корневой системы у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. – Впервые предложена генетическая модель развития корневой системы у *A. thaliana*. Согласно этой модели для образования корневой системы у арабидопсиса необходимы гены 4 классов с А, В, С и D-функциями. Гены класса А контролируют развитие длины корней, гены класса В определяют степень ветвления корней, гены класса С отвечают за характер морфологии корней, а гены класса D определяют особенности строения корневых волосков.

**Ключевые слова:** *Arabidopsis thaliana*, генетическая модель, корневая система, ген, мутантная линия.

### Введение

*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. – однолетнее двудольное растение из семейства крестоцветных (2n = 10), которое в последние годы стало приоритетным модельным объектом генетики развития растений.

В 2000 году в рамках многонационального проекта «Arabidopsis Genome Initiative» геном *A. thaliana* расы *Columbia* был полностью секвенирован [1]. В настоящее время в области функциональной генетики арабидопсиса решается амбициозная задача выяснения функций всех его 25000 генов во всем многообразии их проявлений и на всех уровнях организации живого [2]. Познание функций генов *A. thaliana* позволит создать модель развития растительного организма на геномном уровне (модель виртуального растения), которая поможет планировать работу с менее изученными растениями [3].

В последние годы у арабидопсиса созданы первые генетические модели эмбрионального морфогенеза, развития побега, образования листа, индукции цветения, формирования цветка и соцветия. Однако эти модели еще далеко не полны. Поиск и изучение новых генов способствует их дополнению и коррекции.

В то же время далеко не все этапы контроля онтогенеза у растений *A. thaliana* исследованы. К настоящему времени вопросы генетики морфогенеза корневой системы у арабидопсиса практически не изучены. Кроме того, не существует общих моделей, описывающих развитие его корневой системы. Только в последнее время начали обнаруживать, выделять и исследовать конкретные гены, участвующие в процессах морфогенеза корневой системы, детерминации и дифференцировки их клеток.

В этой связи целью данной работы является разработка генетической модели развития корневой системы у *A. thaliana*.

### Материал и методы исследования

Материалом для исследований служили растения *A. thaliana* экотипа *Columbia* – Col-O (дикий тип) и мутантных линий *shr-1*, *scr-1*, *axr3-1/iaa17*, *wol-1*, *shy2-2/iaa3*, *iar2-1/iaa28*, *msg1-2/iaa19*, *axr1-3*, *axr4-1*, *axr2/iaa7*, *tir1-1*, *alf3-1*, *alf4-1*, *aux1-7*, *slr-1/iaa14*, *nph4-1/arf7*, *arf19-1*, *gpa1-3*, *big*, *ctr1-1*, *eto1-1*, *sur1-1*, *sur-2*, *axr2-1/iaa7*, *agb1-2*, *ahk2-5*, *ahk3-7*, *ers1-2*, *ein2-1*, *cob-1*, *lit-1*, *sab1-1*, *rhd1-1*, *rhd2-1*, *rhd3-1*, *rhd4-1*, *rhd6-1*, *axr-1*, *axr2-1/iaa7*, *axr3-1/iaa17*, *keu-1*, *etr1-1*, *eto1-1*, *trh1-1*, *tip1-1*, *kjk3-1*, *shv1-1*, *shv2-1*, *shv3-1*, *bst1-1*, *cow1-1*, *cen1-1*, *cen2-1*, *cen3-1*, *scn1-1*, *aux1-7*, *lrx-1*, *phyA*, *phyB*, *sar-1*, *cpc-1*, *erh1-1*, *erh2-1 (pom-1)*, *erh3-1*, *gl-2*, *rhl1-1*, *rhl2-1*, *rhl3-1*, *tgt-1*, *wer-1*, *ctr1-2*, *ein2-1*, *pfn1-1*, *lrx-1*, *trn1-1* и *trn2-1*.

Семена мутантных линий были получены из Ноттингемского центра образцов арабидопсиса (Nottingham Arabidopsis Stock Centre (NASC), UK). Растения выращивали в

лаборатории в асептической пробирочной культуре на агаризованной питательной среде Кнопа, обогащенной микроэлементами [4].

Семена к посеву готовили путем яровизации в течение 5 суток при температуре 4-6°C и последующего односуточного проращивания при комнатной температуре. Пробирки для предохранения от нагревания и попадания света на корни растений обвертывали двумя слоями бумаги. Растения культивировали при температуре 18-20°C, освещенность круглосуточная в пределах 4000-7000 лк.

При проведении наблюдений за растениями руководствовались общепринятыми методиками вегетационных и сравнительно-морфологических исследований [5].

### Результаты и обсуждение

Корневая система представляет собой совокупность корней одного растения, образующихся в результате их ветвления [6].

У разных таксономических групп покрытосеменных растений корневые системы отличаются значительным разнообразием по своему строению. По существующей классификации их подразделяют на стержневые, мочковатые и смешанные корневые системы. Кроме типичных корневых систем, у многих видов можно наблюдать различное видоизменение корней. Однако у всех растений, несмотря на значительные различия в структуре подземных органов, общий план строения корневой системы в целом сохраняется в рамках каждой природной группы покрытосеменных.

Все известное разнообразие корневых систем у растений можно свести к многочисленным вариациям одного и того же плана строения исходя из достаточно простой абстрактной модели корневой системы, имеющей главную ось и боковые корни, которые могут быть разветвлены в различной степени. Предложенная нами модель корневой системы внешне напоминает корневую систему у арабидопсиса. При этом любые известные типы корневых систем и видоизменения корней могут быть представлены, как производные этой модели и могут быть получены из нее за счет варьирования определенных признаков: длина осей (корней), степень ветвления корней, особенность строения корней и характер морфологии корневых волосков.

В соответствии с этим гены, принимающие участие в образовании корневой системы, можно условно разделить на 4 класса (A-D). Так, гены класса А контролируют развитие длины корней, гены класса В определяют степень ветвления корней, гены класса С отвечают за видоизменение корней (характер морфологии корней), а гены класса D определяют особенности строения волосков эпиблемы.

У арабидопсиса к генам класса А относят гены: *SHR1*, *SCR1*, *AXR3/IAA17* и *WOL1* [7].

Одной из общих закономерностей корневой системы у *A. thaliana* является рост ее корней в течение всей жизни. Эта особенность обеспечивается работой апикальных меристем, находящихся на верхушках корней под корневыми чехликами. Меристематические клетки конуса нарастания осуществляют морфогенез корней. В процессе развития растения инициали точки роста непрерывно делятся и постепенно дифференцируются в постоянные ткани, которые формируют первичную структуру корня.

Функционирование апикальной меристемы корня у *A. thaliana* регулируется генами *SHR1*, *SCR1*, *AXR3/IAA17* и *WOL1*. Гены *SHR1* и *SCR1* кодируют белки SHR и SCR, относящиеся к *GRAS* семейству транскрипционных факторов, которые контролируют деление клеток точки роста главного корня, обеспечивая неопределенный рост корневой системы. Ген *AXR3/IAA17* контролирует фактор транскрипции, входящий в состав семейства *Aux/IAA* белков, который под действием ауксинов активирует (или блокирует) транскрипцию генов. Ген *WOL1* кодирует рецепторную гистидинкиназу WOL1, расположенную на плазматической мембране, которая после взаимодействия с гормоном меняет свою конформацию и передает сигнал через вторичных посредников внутрь клетки к транскрипционным факторам, способствующим инициации программы повышения или понижения транскрипции генов [8].

Мутации *shr-1*, *scr-1*, *axr3-1/iaa17* и *wol-1* по указанным генам вызывают у растений нарушения меристематической активности инициальных клеток конуса нарастания как в отношении роста и деления, так и в отношении дифференциации, то есть образования разнообразных тканей, что приводит к ограничению роста главного корня. Это является причиной изменения у растений мутантных линий *shr-1*, *scr-1*, *axr3-1/iaa17* и *wol-1* типа корневой системы.

У арабидопсиса, как у типичного представителя двудольных растений, формируется корневая система смешанного типа, объединяющая в себе систему главного корня и систему придаточных корней [9]. Вместе с тем, у мутантных линий *shr-1*, *scr-1*, *axr3-1/iaa17* и *wol-1* образуется мочковатая корневая система, у которой главный корень развит слабо и не выделяется в общей массе придаточных корней. Это связано с тем, что у них первичная апикальная меристема корня проростка не в состоянии иницировать деление клеток и дифференцировать их в постоянные ткани. В результате в корневой системе растений *shr-1*, *scr-1*, *axr3-1/iaa17* и *wol-1* не развивается система главного корня. Это активизирует на гипокотиле корневые зачатки адвентивных корней. Вследствие этого основная масса корней развивается на нижней части стебля. В своей совокупности они формируют систему придаточных корней.

К генам класса В относят такие: *SUR1*, *SUR2*, *ILR1*, *AUX1*, *TIR1*, *BIG*, *AXR1*, *AXR4*, *SHY2/IAA3*, *ARF19*, *NPH4/ARF7*, *SLR1/IAA14*, *AXR2/IAA7*, *MSG1/IAA19*, *ALF3*, *ALF4*, *GPA1*, *AGP1*, *AHK2*, *AHK3*, *CTR1*, *ETO1*, *ERS1* и *EIN2* [10].

Корни у *A. thaliana* способны ветвиться. Ветвление является важной биологической особенностью корней, обеспечивающей сильное увеличение общей их поглощающей поверхности. Оно позволяет растению формировать корневую систему, которая способна эффективно всасывать питательные вещества и воду из почвы. Развитие большой массы боковых корней с волосками эпиблемы играет важную роль в приспособлении растений к различным почвенным условиям.

Обычно растения арабидопсиса образуют корневую систему с многочисленными и сильно разветвленными корнями. В состав корневой системы входят разные по происхождению корни – главный, боковые и придаточные. Главный корень развивается из зародышевого корешка семени. Придаточные корни образуются на гипокотиле. Боковые корни возникают на главном, боковых и придаточных корнях. При их ветвлении различают боковые корни первого, второго и последующих порядков.

При ветвлении главного и придаточных корней формируются боковые корни первого порядка. В случае их ветвления на них образуются боковые корни второго порядка и так далее. Как правило, ветвление корней происходит не более чем до четвертого порядка.

У корней всех типов (главного, бокового и придаточного) выделяют четыре зоны: зону деления, зону роста и растяжения, зону корневых волосков и зону проведения (ветвления). Боковые корни у *A. thaliana* закладываются на некотором расстоянии от апекса обычно в зоне поглощения в перицикле центрального цилиндра. Перицикл в основном состоит из одного слоя клеток, которые характеризуются высокой меристематической активностью. Благодаря деятельности клеток перицикла образуются боковые корни. Заложение бокового корня начинается с ряда делений клеток перицикла и формирования корневого зачатка. Во время роста зачаток будущего бокового корня проталкивается через ткани коры и клетки эпиблемы и появляется снаружи. На корне боковые корни возникают ниже, позади конуса нарастания, ограничиваясь от него зоной роста и зоной корневых волосков.

Рост корней у растений арабидопсиса является генетически обусловленным и экологически регулируемым процессом. Развитие боковых корней, с одной стороны, контролируется структурой, степенью увлажнения, кислотностью, микрофлорой и другими почвенными условиями, а с другой, – потребностью растений в воде и растворах минеральных солей. Контроль над ветвлением корней у *A. thaliana* осуществляется с помощью взаимодействия многокомпонентной гормональной и генетической систем регуляции.

Гены класса В играют ключевую роль в молекулярно-генетических механизмах действия гормонов в образовании боковых корней, начиная с ферментов, контролирующих их метаболизм, заканчивая транскрипционными факторами, регулирующими экспрессию генов и запуск ответных реакций [10]. В зависимости от характера выполняемых функций эти гены на молекулярном уровне могут быть разделены на 4 группы: гены, участвующие в метаболизме гормонов (*SUR1*, *SUR2*, *ETO1*); гены, регулирующие полярный транспорт гормонов (*BIG*, *AUX1*); гены, ответственные за восприятие и передачу гормонального сигнала (*AXR1*, *AXR4*, *TIR1*, *GPA1*, *AGP1*, *AHK2*, *AHK3*, *ERS1*, *CTR1*, *EIN2*); гены раннего ответа на гормоны (*ALF3*, *ALF4*, *SHY2/IAA3*, *ARF19*, *NPH4/ARF7*, *SLR1/IAA14*, *AXR2/IAA7*, *MSG1/IAA19*, *IAR2/IAA28*). Характеристика представленных генов приводится в табл. 1.

Таблица 1

**Гены класса В, регулирующие ветвление корней**

Локус	Продукт гена	Локус	Продукт гена	Локус	Продукт гена
<i>SUR1</i>	фермент С-S-лиаза	<i>CTR1</i>	белок CTR1, блокирующий этиленовый сигнал	<i>TIR1</i>	рецептор ауксина TIR1
<i>SUR2</i>	фермент цитохром Р450	<i>ETO1</i>	белок ETO1, ингибирующий активность фермента биосинтеза этилена	<i>ARF7</i>	транскрипционный фактор NPH4/ARF7
<i>BIG</i>	мембранный белок BIG	<i>ERS1</i>	мембранный рецептор гистидинкиназа ERS1	<i>AHK2</i>	мембранный рецептор гистидинкиназа AHK2
<i>AUX1</i>	транспортный мембранный белок AUX1	<i>EIN2</i>	мембранный ядерный белок EIN2	<i>ARF19</i>	транскрипционный фактор ARF19
<i>AXR1</i>	убиквитин-активирующий фермент E <sub>1</sub>	<i>AGP1</i>	β-субъединица гетеротримерных ГТФ-связывающих белков	<i>GPA1</i>	α-субъединица гетеротримерных ГТФ-связывающих белков (G-белки)
<i>AXR4</i>	белок эндоплазматической сети AXR4	<i>ALF3</i>	транскрипционный фактор ALF3	<i>SHY2</i>	транскрипционный фактор SHY2/IAA3

Мутации по этим генам обуславливают у растений дефекты в метаболизме (мутации *sur1-1*, *sur-2*, *eto1-1*), полярном транспорте гормонов (*big*, *aux1-7*), восприятии и передачи гормональных сигналов (*gpa1-3*, *agb1-2*, *axr4-1*, *tir1-1*, *axr1-3*, *ahk2-5*, *ahk3-7*, *ers1-2*, *ctr1-1*, *ein2-1*), ответах клеток на гормоны (*alf3-1*, *alf4-1*, *shy2-2/iaa3*, *nph4-1/arf7*, *arf19-1*, *slr-1/iaa14*, *axr2-1/iaa7*, *iar2-1/iaa28*, *msg1-2/iaa19*).

Проведенные исследования строения корневых систем у мутантных линий, несущих в своем генотипе данные мутаций, позволили разделить их по характеру влияния на степень разветвления корней на две группы: мутации, уменьшающие порядок ветвления корней, и мутации, повышающие степень ветвления корней. К первой группе относятся мутации *shy2-2/iaa3*, *iar2-1/iaa28*, *msg1-2/iaa19*, *axr1-3*, *axr4-1*, *axr2/iaa7*, *tir1-1*, *alf3-1*, *alf4-1*, *aux1-7*, *slr-1/iaa14*, *nph4-1/arf7*, *arf19-1*, *gpa1-3*, *big*, *ctr1-1*, *eto1-1*. Во вторую группу входят мутации *sur1-1*, *sur-2*, *axr2-1/iaa7*, *agb1-2*, *ahk2-5*, *ahk3-7*, *ers1-2*, *ein2-1*.

Мутации в генах *SLR1/IAA14*, *ALF4*, *ALF3*, *GPA1*, *AXR3/IAA17* приводят к изменению типа корневой системы. Они вызывают у растений формирование только главного корня, который обычно не разветвляется на боковые корни. В этих случаях понятия корень и корневая система совпадают. Серия мутаций *gpa1-1*, *gpa1-2*, *gpa1-3* и *gpa1-4* по гену *GPA1*

обуславливает у растений образование стержневой корневой системы, представленной хорошо развитым главным корнем, от которого отходят боковые корни, способные к ветвлению.

К генам класса С относят гены: *COB1*, *LIT1* и *SAB1*.

Корни растений очень пластичны. У некоторых видов они имеют склонность к видоизменению (метаморфозу). В процессе адаптации растений к условиям существования у них возникли необычные корни с нетипичным строением: запасающие корни (корнеплоды и корневые клубни), контрактильные (сокращающиеся) корни, досковидные, столбовидные (корни-подпорки), ходульные, дыхательные (пневматофоры), воздушные корни и ложные корни-присоски (гаустории). Это сыграло решающую роль в их приспособлении к условиям среды.

Среди разнообразных метаморфозов корня у покрытосеменных растений чаще всего встречаются различные варианты утолщения корней, связанные с функцией накопления в них запасных питательных веществ. Такими видоизменениями корня у растений являются корневые клубни (корневые шишки) и корнеплоды (мясистые корни).

У *A. thaliana* к генам, контролирующим толщину корней, относятся *COB1*, *LIT1* и *SAB1*. Ген *COB1* кодирует белок GPI (glycosyl-phosphatidyl inositol-anchored protein), влияющий на характер расположения микрофибрилл в оболочке клетки. Ген *LIT1* контролирует каталитическую субъединицу мультимерного комплекса ферментов розетки (целлюлозосинтаза), принимающего участие в образовании полисахаридных компонентов клеточной стенки. Продуктом гена *SAB1* является белок, блокирующий действие этилена в процессах роста стенки клеток в поперечном направлении [8].

Мутации *cob-1*, *lit-1* и *sab1-1* по генам *COB1*, *LIT1* и *SAB1* вызывают у растений арабидопсиса утолщение и укорачивание длины боковых и придаточных корней из-за аномального роста их клеток в радиальном направлении. В результате у мутантных линий *cob-1*, *lit-1* и *sab1-1* формируются нетипичные корни в виде корневых шишек, которые образуются вследствие метаморфоза боковых и придаточных корней.

Наконец, к генам класса D относят такие: *WER1*, *TTG1*, *GL2*, *CPC1*, *RHD6*, *AXR2*, *AXR3*, *RHL1*, *RHL2*, *RHL3*, *ERH1*, *ERH2* (*POM1*), *ERH3*, *TRN1*, *TRN2*, *KEU*, *RHD1*, *TIP1*, *TRH1*, *SHV1*, *SHV2*, *SHV3*, *RHD2*, *TRH1*, *KIK1*, *AUX1*, *AXR1*, *LRX1*, *RHD3*, *RHD4*, *CEN1*, *CEN2*, *CEN3*, *SCN1*, *BST1*, *TIP1*, *COW1*, *ETO1*, *CTR1*, *ETR1*, *EIN2*, *PHYA*, *PHYB*, *PFN1*, *SAR1* и *KEU1* (табл. 2).

У арабидопсиса, как и у всех растений, кончик корня снаружи покрыт однослойной эпиблемой (кожицей). Кожица корня всасывает воду, минеральные вещества из почвы и передает их в стебель и листья. Клетки эпиблемы способны образовывать корневые волоски. Они являются настоящими выростами внешних стенок поверхностных клеток корня, которые не ограничиваются от них перегородками.

Волоски эпиблемы возникают в зоне дифференциации и развиваются в области всасывания выше апекса корня в среднем на 1-3 мм. По длине кончика корня они обычно занимают площадь 1,5-2 см<sup>2</sup>.

Корневые волоски недолговечны. Обычно период их жизни составляет 10-20 дней. Во время роста корня на некотором расстоянии от его кончика, там, где заканчивается зона роста, появляются новые выросты клеток эпиблемы. Недавно возникшие корневые волоски короткие. По мере своего роста они удлиняются и приобретают трубчатую форму. У *A. thaliana* длина полностью закончившего рост волоска эпиблемы в среднем составляет около 1000 мкм, а диаметр в средней части равен примерно 10 мкм. Ближе к зоне проведения выросты клеток кожицы корня укорачиваются, теряют свою функцию, отмирают и слизываются.

У *A. thaliana* все клетки поверхностной ткани поглощающей зоны корня потенциально обладают способностью к развитию волосков эпиблемы. Однако у растений арабидопсиса обычно наблюдается морфологическая дифференциация эпиблемы на клетки, образующие выросты, и клетки, которые их не формируют.

## Гены класса D, участвующие в образовании корневых волосков

Локус	Продукт гена	Локус	Продукт гена	Локус	Продукт гена
<b>Гены, вызывающие развитие корневых волосков</b>					
<i>AXR2</i>	транскрипционный фактор AXR2	<i>SHV1</i>	неизвестный	<i>RHD6</i>	транскрипционный фактор RHD6
<i>AXR3</i>	транскрипционный фактор AXR3	<i>SHV2</i>	белок лектин	<i>SAR1</i>	белок синаптобrevин
<i>CPC</i>	транскрипционный фактор CPC	<i>SHV3</i>	фермент киназа	<i>RHD4</i>	минорный фосфолипид внутреннего слоя мембран
<i>BST1</i>	минорный фосфолипид внутреннего слоя мембран	<i>SCN1</i>	неизвестный	<i>EIN2</i>	ядерный мембранный белок EIN2
<i>COW1</i>	минорный фосфолипид внутреннего слоя мембран	<i>TRH1</i>	белок-переносчик ионов калия и натрия	<i>RHD3</i>	$\alpha$ -субъединица гетеротримерных ГТФ-связывающих белков (G-белки)
<i>CEN1</i>	неизвестный	<i>TIP1</i>	фермент S-ацилтрансфераза	<i>ETR1</i>	мембранный рецептор гистидинкиназа ETR1
<i>CEN2</i>	неизвестный	<i>RHL1</i>	ДНК топоизомераза типа II	<i>RHD2</i>	ферментный комплекс NADPH-оксидаза
<i>CEN3</i>	неизвестный	<i>RHL2</i>	ДНК топоизомераза типа II	<i>AXR1</i>	убиквитин-активирующий фермент E <sub>1</sub>
<i>KEU1</i>	белок <i>KEU1</i> , регулирующий транспорт везикул	<i>LRX1</i>	белок экстенсин	<i>RHD1</i>	фермент UDP-D-глюкоза-4-эпимераза
<i>KJK</i>	фермент целлюлозосинтаза AtCSLD3	<i>TRN1</i>	белок семейства тетраспанинов	<i>AUX1</i>	белок-переносчик ауксина
<b>Гены, подавляющие формирование волосков эпиблемы</b>					
<i>GL2</i>	транскрипционный фактор GL2	<i>ERH3</i>	белок катанин р60	<i>TTG1</i>	транскрипционный фактор TTG1
<i>CTR1</i>	белок CTR1, блокирующий этиленовый сигнал	<i>WER</i>	транскрипционный фактор WER1	<i>ETO1</i>	белок ETO1, ингибирующий активность фермента биосинтеза этилена
<i>ERH1</i>	инозитолфосфат церамид синтаза	<i>PHYA</i>	фоторецептор (фитохром) PHYA	<i>ERH2</i>	гидролитический фермент хитиназа

В настоящее время у *A. thaliana* известно уже более 50 генов, участвующих в процессе развития корневых волосков. Эти гены в соответствии с их характером влияния на развитие волосков эпиблемы можно разделить на две большие группы: гены, вызывающие формирование корневых волосков, и гены, подавляющие их образование. К первой группе

относятся гены *RHD6*, *AXR2*, *AXR3*, *KEU1*, *CPC1*, *RHL1*, *RHL2*, *RHL3*, *TRN1*, *TRN2*, *SHV1*, *SHV2*, *SHV3*, *RHD2*, *TRH1*, *KIK*, *TIP1*, *AUX1*, *AXR1*, *AXR2*, *ETR1*, *LRX1*, *EIN2*, *RHD1*, *RHD3*, *RHD4*, *BST1*, *COW1*, *CEN1*, *CEN2*, *CEN3*, *SCN1* и *SAR1*. Во вторую группу входят гены *GL2*, *TTG1*, *WER1*, *ERH1*, *ERH2* (*POM1*), *ERH3*, *CTR1*, *ETO1*, *PHYA*, *PHYB* и *PFN1*.

Развитие корневого волоска – сложная цепь событий, зависящая от множества факторов внешней и внутренней среды. Инициирование растяжения клеточной стенки и формирование корневого волоска на дистальной стороне клетки эпиблемы обычно стимулируется фитогормонами – ауксином и этиленом. При помощи рецепторов клетки кожицы корня получают фитогормональный сигнал и передают его внутрь ядра клетки к факторам транскрипции. При этом передатчиками сигнала, как правило, могут служить, например, каскады протеинокиназ, протеинофосфатаз, кальций, перекись водорода и другие соединения. Факторы транскрипции, в свою очередь, изменяют уровень транскрипции соответствующих генов ДНК, участвующих в формировании волоска эпиблемы.

К генам, регулирующим метаболизм и перемещение гормона, относятся *AUX1* и *ETO1*. Генами, контролирующими восприятие и передачу сигнала внутрь клеток поверхностной ткани корня, являются *AXR1*, *ETR1*, *EIN2*, *CTR1*, *PHYA*, *PHYB*, *RHD3*, *BST1*, *SHV3*, *RHD4* и *COW1*.

Генами первичного ответа на гормон считаются *WER1*, *TTG1*, *GL2*, *CPC1*, *RHD6*, *AXR2* и *AXR3*. Они кодируют особые белки-транскрипционные факторы, регулирующие программу формирования выростов клеток кожицы корня.

К генам вторичного ответа на гормон относятся *RHL1*, *RHL2*, *RHL3*, *TRN1*, *TRN2*, *KEU*, *SAR1*, *KJK1*, *RHD1*, *RHD2*, *SHV1*, *SHV2*, *LRX1*, *TRH1*, *ERH1*, *ERH2*, *ERH3*, *PFN1* и *TIP1*. Эти гены активируют механизм подкисления клеточной стенки, вызывают биосинтез гидролитических ферментов, обуславливающих ее разрыхление, приводят к цитоплазматическому синтезу микрофибрилл целлюлозы и компонентов матрикса, переносу этого материала через плазмалемму и включение его в клеточную оболочку.

## Выводы

Собственные исследования *A. thaliana* путем генетического анализа мутаций и анализ литературных данных показали, что развитие корневой системы – сложный многоэтапный процесс, за который отвечает, прямо или косвенно, огромное количество генов. Каждый из этапов морфогенеза корневой системы – образования главного корня, формирование боковых корней, их ветвление, развитие корневых волосков – контролируется множеством генов, которые находятся в сложной иерархии. Мы их условно разделили на 4 класса (A-D).

Согласованная регуляция этих генов контролируется генами-регуляторами (переключателями развития), которые изменяют уровень транскрипции соответствующих генов ДНК ядра и управляют генетической программой формирования корневой системы. Они кодируют транскрипционные факторы, обеспечивающие дифференциальную экспрессию генов и осуществляющие непосредственный контроль над развитием корней и их тканей.

В свою очередь экспрессия генов-регуляторов контролируется факторами внешней и внутренней среды. При этом гормональные сигналы являются ключевым связующим звеном координации развития и ответных реакций различных частей корневой системы, обеспечивающих реализацию физиологического действия гормонов. С помощью рецепторов растение получает сигналы из внешней среды и реагирует на них изменением активности генов. Передача воспринятого сигнала обычно осуществляется каскадной системой молекул посредников. Ими могут служить белки и некоторые низкомолекулярные соединения.

## Список литературы

1. *Arabidopsis thaliana* – модельный объект генетики растений / [Г. А. Ежова, О. В. Лебедева, О. А. Огаркова и др.]. – М.: МАКС Пресс, 2003. – 220 с.

2. Rhee S. Y. The *Arabidopsis* Information Resource (TAIR): a model organism database providing a centralized, curated gateway to *Arabidopsis* biology, research materials and community / S. Y. Rhee, W. Y. Beavis, T. Z. Bevardini // *Nucleic Acids Res.* – 2003. – Vol. 2, № 1. – P. 224–228.
3. Chory J. National Science Foundation – Sponsored Workshop Report: «The 2010 Project, functional genomics and the virtual plant: a blueprint for understanding how plants are build and how to improve them» / J. Chory, J. R. Ecker, S. Briggs et al. // *Plant Physiol.* – 2000. – Vol. 123. – P. 423–426.
4. Большой практикум по физиологии растений: учебн. пособие для студ. биол. спец. вузов / [Б. А. Рубина, И. А. Чернавина, Н. Г. Потапов и др.]. – М.: Высш. шк., 1978. – 408 с.
5. Доспехов Б. А. Методика (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б. А. Доспехов. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
6. Сельскохозяйственный энциклопедический словарь / [Гл. ред. В. К. Месяц]. – М.: Сов. энциклопедия, 1989. – 656 с.
7. Хаблак С. Г. Строение корневой системы у мутантной линии *wooden leg-1 (wol-1) Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. / С. Г. Хаблак, Я. А. Абдуллаева // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. – 2011. – № 1 (11). – С. 122–127.
8. Information Hyperlinked over Proteins. – [Electronic resource]. – Access mode: <http://www.ihop-net.org>
9. Хаблак С. Г. Корневая система *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. дикого типа расы Landsberg / С. Г. Хаблак, Я. А. Абдуллаева // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2010. – Вып. 2 (21). – С. 92–98.
10. Хаблак С. Г. Влияние ауксин-индуцированных генов на ветвление корней в корневой системе у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. / С. Г. Хаблак, Я. А. Абдуллаева // Вісник Харківського національного аграрного університету. Сер. Біол. – 2012. – Вип. 1 (25). – С. 57–63.

**Хаблак С. Г., Чеченева Т. М., Абдуллаева Я. А. Генетична модель розвитку кореневої системи в *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.** – Уперше запропонована генетична модель розвитку кореневої системи в *A. thaliana*. Відповідно до цієї моделі для утворення кореневої системи в арабідопсиса необхідні гени 4 класів з А, В, С і D-функціями. Гени класу А контролюють розвиток довжини коріння, гени класу В визначають ступінь розгалуження коріння, гени класу С відповідають за характер морфології коріння, а гени класу D визначають особливості будови корневих волосків.

*Ключові слова:* *Arabidopsis thaliana*, генетична модель, коренева система, ген, мутантна лінія.

**Hablak S. G., Checheneva T. N., Abdullayeva J. A. Genetic model of root development in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.** – For the first time proposed a genetic model of the root system development in *A. thaliana*. According to this model for the formation of the root system in *Arabidopsis* required genes of four classes with A, B, C and D-functions. Class A genes control the development of long roots, class B genes determine the degree of branching of roots, the C genes are responsible for the character of the morphology of the roots, and D class genes determine the features of the structure of root hairs.

*Key words:* *Arabidopsis thaliana*, genetic model, root system, gene, mutant line.