

ОСОБЕННОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH. ПРИ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ГЕНОВ *CTR1* И *ALF3*, *NPH4* И *IAR2*

С.Г. ХАБЛАК

Луганский национальный аграрный университет
E-mail: serhab211981@yandex.ua

Представлены результаты изучения взаимодействия генов *CTR1* и *ALF3*, *NPH4* и *IAR2* при наследовании признаков корневой системы арабидопсиса. Установлено, что во втором поколении скрещивания растений мутантных линий *ctr1-1* × *alf3-1* наблюдается рецессивный эпистаз (*alf3-1 alf3-1* > *CTR1*). При скрещивании растений мутантных линий *nph4-1* × *iar2-1* в поколении F_2 происходит полимерное взаимодействие генов *NPH4* и *IAR2*.

Ключевые слова: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., корневая система, ген, мутация, взаимодействие генов, сигнальная система.

Введение. *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. – растение из семейства *Brassicaceae* (Капустные), которое в настоящее время стало приоритетным объектом для генетических, молекулярно-биологических и других исследований [1].

В 2000 г. в рамках многонационального проекта «Arabidopsis Genome Initiative» геном *A. thaliana* расы Columbia был полностью секвенирован [2]. По результатам работы международного проекта «Геном *Arabidopsis thaliana*» создана компьютерная база данных TAIR (The Arabidopsis Information Resources), содержащая многочисленную информацию по генетическому, молекулярно-генетическому и физиологическому картированию генома *A. thaliana* [3].

В Великобритании, США и Японии созданы крупные международные генетические центры коллекций арабидопсиса: NASC (Nottingham Arabidopsis Stock Centre), ABRC (Arabidopsis Biological Resource Centre) и SASSC (Sendai Arabidopsis Seed Stock Centre), в которых поддерживаются тысячи мутантов, а также кДНК библиотеки, имеются генетические карты [4].

В области функциональной геномики *A. thaliana* решается задача выяснения функций всех его 25 498 генов [5]. Создан международ-

ный проект «Arabidopsis TILLING Project» для получения этилметансульфонат-индуцированных и инсерционных мутаций по всем генам с целью определения их функций [6]. Установлены единые правила генетической номенклатуры [7].

У *A. thaliana* изучено большое количество мутаций, влияющих на структуру растения в целом и его отдельных органов: листья, стебли, цветки [8–10]. Идентифицированы гены, контролируемые строение и функционирование апикальной меристемы побега [11], морфогенез листа [12], цветка [13, 14] и соцветия [15–17]. Получена многочисленная генетическая информация по эмбриогенезу [18, 19], флоральному морфогенезу [20, 21], генетическому контролю структуры и активности верхушечной меристемы побега [22, 23]. Сотни генов локализованы на генетической карте [24]. Путем получения новых индуцированных мутаций списки генов арабидопсиса постоянно пополняются [25].

Вместе с тем вопросы генетики морфогенеза корневой системы *A. thaliana* остаются недостаточно исследованными. Мало известно о молекулярно-генетических механизмах у арабидопсиса, регулирующих корнеобразование, рост корней в длину, стимулирующих их ветвление, формирование и развитие корневых волосков [26]. Это связано с определенными техническими трудностями при изучении корневых систем растений вообще.

В то же время сейчас крайне необходимо активное познание особенностей генетического контроля формирования корневой системы *A. thaliana*, изучение генов, контролирующих развитие ее признаков и свойств, установление их характера наследования. Большое значение приобретают исследования основ генетики поглощения и усвоения элементов питания у ара-

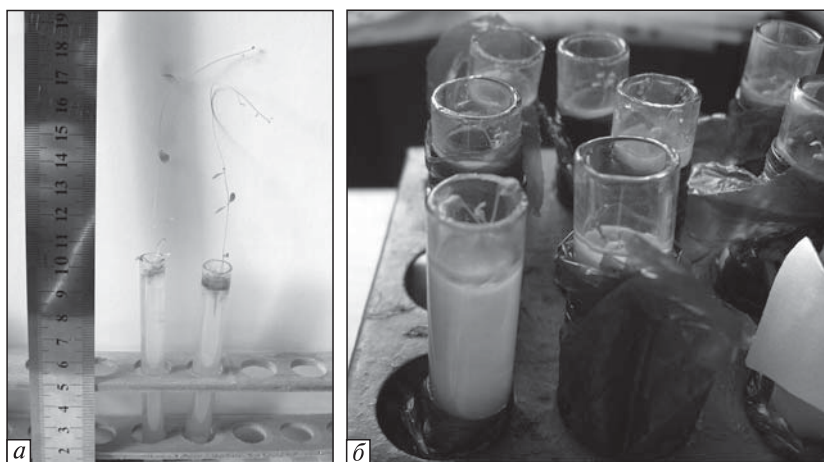


Рис. 1. Выращивание *A. thaliana*: *a* – растения в агаризованной водной культуре, фаза бутонизации; *б* – растения в пробирках с питательной смесью в штативе, фаза образования розеточных листьев

бидопсиса, выяснения генетически детерминированных свойств и признаков с точки зрения чувствительности на элементы питания почвы и удобрений, установление физиологических и генетических механизмов, определяющих генотипическую специфику отзывчивости растений на уровень корневого питания, их устойчивость к неблагоприятным факторам в зоне корней.

Все эти исследования направлены на совершенствование и разработку новых селекционных программ для целенаправленного создания эффективных сортов и гибридов культурных растений с заданными параметрами минерального питания. В этом – один из главных путей повышения использования растениями элементов питания, снижения содержания нитратов в хозяйственно ценной части урожая, правильного построения систем применения удобрений и улучшения продукционной способности сельскохозяйственных культур при разработке интенсивных и энергосберегающих технологий.

К настоящему времени молекулярно-генетические и физиологические исследования мутантов *A. thaliana* позволили изолировать и секвенировать ряд генов, контролирующих определенные звенья сигнальной цепи и участвующих в развитии корневой системы. К ним относятся гены *AGB1*, *AHK2*, *ERS1*, *GPA1*, *CTR1*, *ALF3*, *NPH4* и *IAR2*.

Гены *AHK2* и *ERS1* кодируют сенсорные гистидинкиназы, которые являются мембран-

ными рецепторами [27–29]. Гены *GPA1* и *AGP1* контролируют альфа- и бета-субъединицы гетеротримерных ГТФ-связывающих белков (G-белки), ответственных за передачу гормонального сигнала от рецепторов серпантинного типа к транскрипционным факторам [30, 31]. Ген *CTR1* кодирует белок CTR1 (репрессор передачи сигнала), который принадлежит к семейству широко распространенных у эукариот серин/треониновых протеинкиназ, участвующих в так называемом MAP-киназном каскаде [32]. Гены *ALF3*, *NPH4* и *IAR2* контролируют транскрипционные факторы, регулирующие экспрессию генов [33]. В то же время информация о влиянии мутаций в этих генах на ветвление корней и наследовании признаков корневой системы *A. thaliana* отсутствует, что и послужило поводом для наших исследований.

Материалы и методы. Материалом для исследований служили растения *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. экотипа (расы) Columbia (Col-0) и мутантных линий *ahk2-5* (*arabidopsis histidine kinase 2-5*), *agp1-2* (*arabinogalactan-protein 1-2*), *ers1-2* (*ethylene response sensor 1-2*), *gpa 1-3* (*g protein alpha subunit 1-3*), *ctr1-1* (*constitutive triple response 1-1*), *alf3-1* (*aberrant lateral root formation 3-1*), *nph4-1* (*non-phototropic hypocotyl 4-1*), *iar2-1* (*iaa-alanine resistant 2-1*). Семена мутантных линий получены из Ноттингемского центра образцов арабидопсиса (Nottingham Arabidopsis Stock Centre (NASC), ОК) и Центра биологических ресурсов *Arabidopsis* при университе-

Особенности наследования признаков корневой системы Arabidopsis thaliana (L.) Heynh.

те штата Огайо (Arabidopsis Biological Resource Centre, США).

Растения выращивали в асептической пробирочной культуре на агаризованной питательной среде Кнопа, обогащенной микроэлементами (рис. 1, а, б) [34].

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

Учет количества корней и их длины в корневых системах у растений экотипа Col-0 и исследуемых мутантных линий осуществляли в фазе бутонизации. Длину корней измеряли с помощью электронного штангенциркуля типа ШЦЦ-1. Разграничение придаточных корней от боковых корней главного корня определяли по характеру эпидермиса (с устьицами на гипокотиле и без устьиц на главном корне).

Кастрацию и принудительную гибридизацию осуществляли под микроскопом типа МБС-9.

Генетический анализ наследования признаков корневой системы у растений проводили в F₁ и F₂. Объем выборки во втором поколении составлял 196 растений. Математическую обработку результатов исследований выполняли по Лакину [35] и Боровикову [36] с использованием компьютерной программы «Statistica».

Результаты исследований и их обсуждение. Любой фенотипический признак растения является результатом работы сигнальной системы, основными компонентами которой обычно считаются белки-рецепторы, воспринимающие сигнал, а также вторичные посредники, осуществляющие передачу воспринятого сигнала в ядро клетки, и транскрипционные факторы, регулирующие экспрессию генов и ответную реакцию на сигнал.

Как правило, мутации в генах, кодирующих определенные звенья сигнальной цепи, вызывают изменения признаков растения. В табл. 1 представлены результаты исследований строения корневых систем у растений мутантных линий арабидопсиса, несущих мутации по генам, контролирующим путь передачи сигнала внутрь клетки. Из данных табл. 1 видно, что мутации в этих генах по-разному влияют на

Таблица 1. Средние значения биометрических параметров признаков корневых систем у экотипа Col-0 и мутантных линий, влияющих на ветвление корней, в фазе бутонизации (на 30-й день после прорастания семян)

Линия	Главный корень		Боковые корни главного корня		Придаточные корни		Боковые корни придаточных корней		Всего корней
	ЧК, шт.	ДК, мм	ЧК, шт.	ДК, мм	ЧК, шт.	ДК, мм	ЧК, шт.	ДК, мм	
WT (Col-0)	1	39,1	29,6	12,5	1,1	7,5	10,3	6,6	42
<i>Мутации в генах, кодирующих белки-рецепторы</i>									
<i>ahk2-5</i>	1	47,0	45,0	22,4	2,4	10,1	19,6	13,9	68,0
<i>ers1-2</i>	1	50,4	55,2	36,4	2,7	11,9	23,3	20,4	82,2
<i>Мутации по генам, контролирующим вторичные посредники</i>									
<i>gpa1-3</i>	1	31,9	16,3	7,4	0	0	0	0	17,3
<i>agb1-2</i>	1	64,7	45,6	25,4	6,3	14,3	15,7	12,5	68,6
<i>ctr1-1</i>	1	30,5	6,4	4,8	0,8	5,5	3,2	2,3	11,4
<i>Мутации генов, кодирующих транскрипционные факторы</i>									
<i>alf3-1</i>	1	29,4	0	0	0	0	0	0	1
<i>nph4-1</i>	1	31,4	12,3	6,1	1,0	3,2	5,2	3,6	19,5
<i>iar2-1</i>	1	31,1	14,9	5,9	1,0	4,2	5,7	3,4	22,6
НСР ₀₅ , шт/мм	—	3,54	2,0	1,19	0,58	1,14	1,25	0,86	2,79

Примечание. ЧК — число корней, ДК — длина корней.

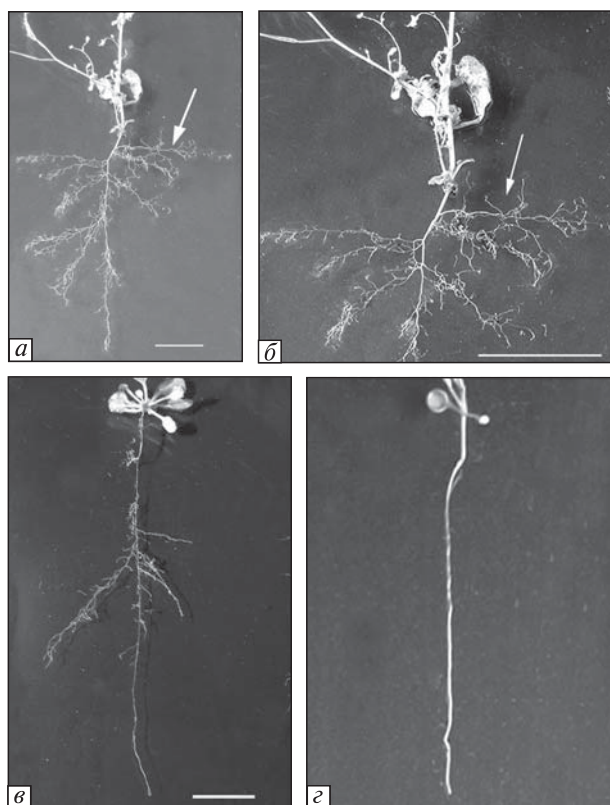


Рис. 2. Строение корневых систем у растений расы Col-0 и некоторых мутантных линий *A. thaliana*, влияющих на ветвление корней: *a* – Wild type (Col-0) (стрелкой на рисунке обозначены дополнительные корни); *b* – фрагмент рис. 2, *a* – корневой системы Col-0 при увеличении; *c* – мутантная линия *gpa1-3*; *d* – мутантная линия *alf3-1*. Масштаб – 1:4

количество и длину корней в корневой системе у растений. Мутации *agb1-2*, *ahk2-5*, *ers1-2* по генам *AGB1*, *AHK2*, *ERS1* вызывают в корневой системе увеличение порядков ветвления корней. В таких случаях у растений под влиянием мутаций *agb1-2*, *ahk2-5*, *ers1-2* образуется большее по сравнению с исходной расой Col-0 число и длина боковых корней первого и последующих порядков ветвления.

В то же время мутации *gpa1-3*, *ctr1-1*, *alf3-1*, *nph4-1*, *iar2-1* в генах *GPA1*, *CTR1*, *ALF3*, *NPH4*, *IAR2* обуславливают в корневой системе уменьшение степени ветвления корней. В этих случаях мутантные растения *gpa1-3*, *ctr1-1*, *alf3-1*, *nph4-1*, *iar2-1* имеют меньшее по отношению к экотипу Col-0 количество и длину боковых корней разных порядков ветвления.

Следует отметить, что мутации *alf3-1*, *gpa1-3* генов *ALF3*, *GPA1* приводят у растений к изменению типа корневой системы. Известно, что у арабидопсиса дикого типа, распространенного в природе, развивается корневая система смешанного типа (рис. 2, *a*) [37]. Мутация *gpa1-3* по гену *GPA1* вызывает у растений образование стержневой корневой системы. Мутация *alf3-1* в гене *ALF3* обуславливает у растений формирование только главного корня, который обычно не разветвляется на боковые корни. В этих случаях понятия корень и корневая система совпадают.

Учитывая, что вопрос о взаимосвязи сигнальной системы регуляции развития растения и взаимодействия генов при наследовании признаков не совсем ясен, нами проведен ряд скрещиваний между растениями мутантных линий арабидопсиса, имеющих в своем генотипе мутации генов, которые кодируют основные звенья сигнальной цепи.

У арабидопсиса растения мутантной линии *ctr1-1* обладают уменьшенной степенью ветвления корней, а растения мутантной линии *alf3-1* не имеют придаточных и боковых корней главного корня, т.е. формируют только главный корень. Доминантный аллель *CTR1*, обуславливающий нормальную длину боковых корней, доминирует над аллелем *ctr1-1*, который определяет укороченную их величину. Другая аллельная пара, находящаяся в иной паре гомологичных хромосом, определяет наличие придаточных и боковых корней главного корня. Это особенность регулируется доминантным аллелем *ALF3*. Рецессивный аллель *alf3-1* определяет их отсутствие.

При скрещивании растений мутантных линий *ctr1-1* и *alf3-1* у гибридов первого поколения *CTR1 ctr1-1 ALF3 alf3-1* развиваются нормальные боковые корни главного корня и придаточные корни (рис. 3). Во втором поколении от самоопыления таких растений происходит расщепление на три фенотипических класса в соотношении 105 с типичными придаточными и боковыми корнями главного корня, 31 с укороченной их длиной, 44 без придаточных и боковых корней главного корня.

Проведенная с помощью критерия соответствия χ^2 статистическая оценка различий между экспериментально полученными и теоретиче-

Особенности наследования признаков корневой системы *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.

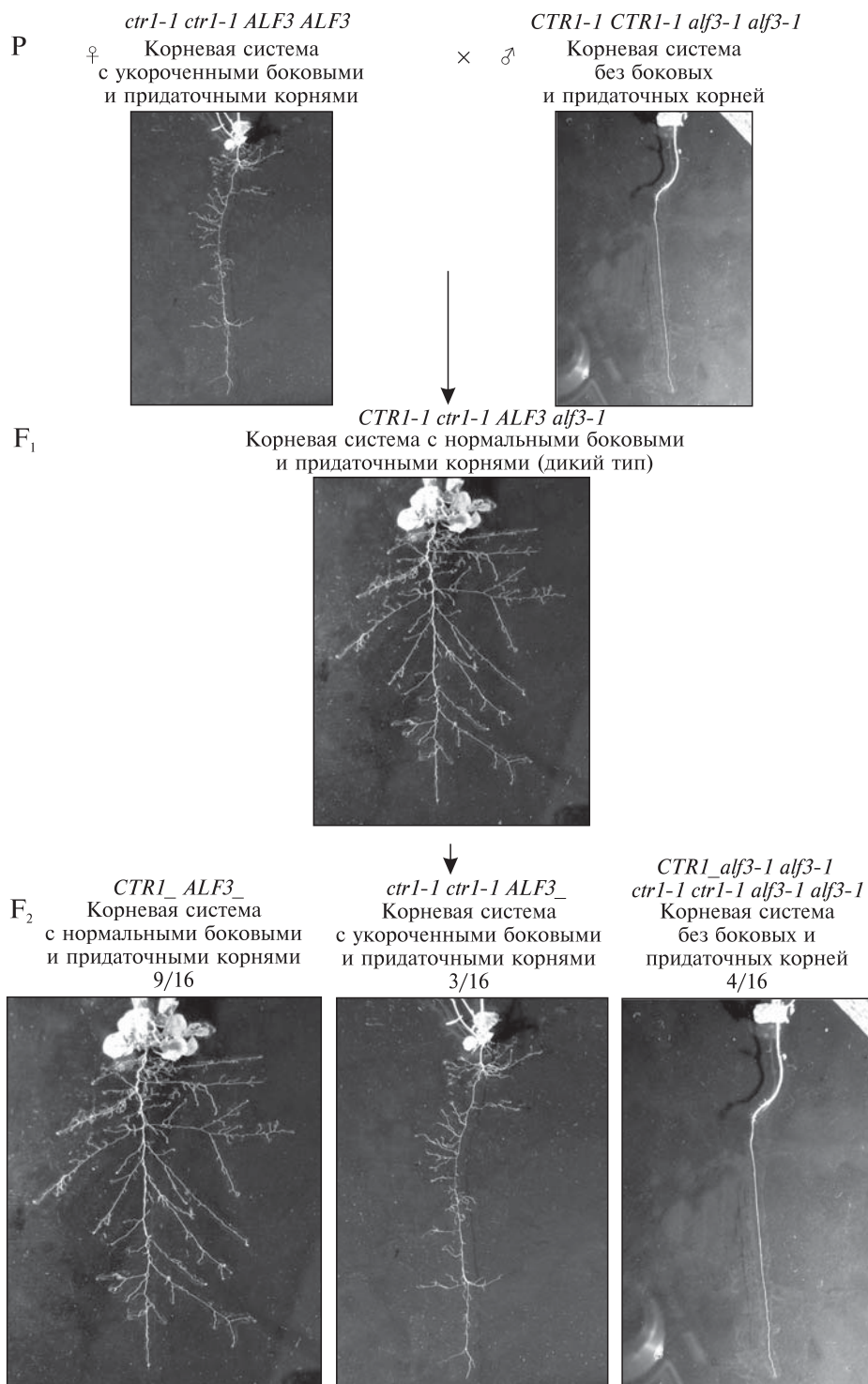


Рис. 3. Наследование длины боковых и дополнительных корней у *A. thaliana* при эпистатическом взаимодействии двух пар генов *CTR1* и *ALF3* (расщепление в отношении 9:3:4): *CTR1* – нормальные боковые и придаточные корни, *ctr1-1* – укороченные боковые и придаточные корни, *ALF3* – нормальные боковые и придаточные корни, *alf3-1* – редуцированные боковые и придаточные корни

С.Г. Хаблак

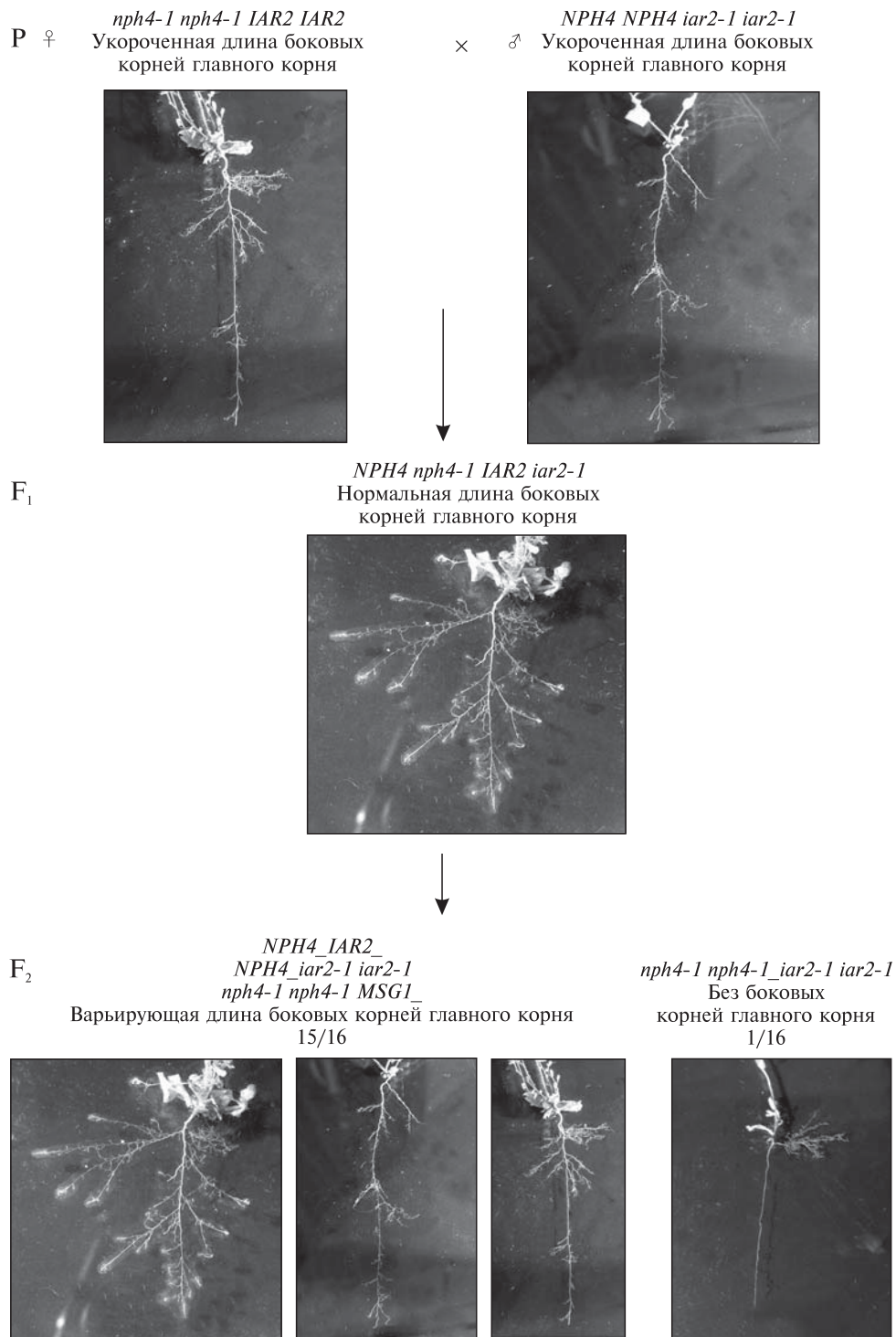


Рис. 4. Наследование длины боковых корней главного корня у *A. thaliana* при полимерном взаимодействии двух пар генов *NPH4* и *IAR2* (расщепление в отношении 15:1): *NPH4* – нормальная длина боковых корней; *nph4-1* – укороченная длина боковых корней; *IAR2* – нормальная длина боковых корней; *iar2-1* – укороченная длина боковых корней

Особенности наследования признаков корневой системы Arabidopsis thaliana (L.) Heynh.

ски ожидаемыми результатами расщепления в поколении F₂ показала, что гипотеза о расщеплении по схеме 9:3:4 подтверждается (табл. 2).

Эти результаты можно объяснить рецессивным эпистазом типа *alf3-1 alf3-1* > *CTR1_*, когда рецессивный аллель одного гена (*ALF3*) в гомозиготном состоянии подавляет влияние доминантного аллеля другого гена (*CTR1*) в гомо- или гетерозиготном состоянии.

Со значительным изменением расщепления в F₂ происходит наследование признаков корневой системы при следующем скрещивании растений мутантных линий *nph4-1* и *iar2-1* (рис. 4).

У арабидопсиса развитие нормальной длины боковых корней главного корня определяется несколькими доминантными генами — *NPH4*, *IAR2* и др., а развитие укороченной длины — рецессивными генами *nph4-1*, *iar2-1* и т.д. При скрещивании растений мутантных линий *nph4-1* и *iar2-1* с уменьшенной степенью ветвления корней получают гибриды F₁ с нормальной длиной боковых корней разных порядков ветвления. Во втором поколении такого скрещивания 15/16 всех растений оказываются с варьирующей длиной боковых корней и 1/16 без боковых корней (табл. 3). Объяснить данный факт можно полимерным взаимодействием генов *NPH4* и *IAR2* и его влиянием на развитие признака «длина боковых корней».

На сегодняшний день недостаточно изученным является вопрос о наследовании признаков корневой системы и возможности их использования в повышении урожайности растений через направленный отбор.

Вопросы селекции растений по корням не являются новыми. Положение об использовании мощности, характера развития корневой системы и других ее признаков при подборе растений и других смежных вопросах (генетики, физиологии, агрохимии) высказано еще в начале XIX века в период становления селекции сельскохозяйственных культур на научную основу. Однако эти пожелания остались почти незамеченными селекционерами, и в настоящее время такая селекция практически не ведется. Причины этого связаны с рядом трудностей: во-первых, с недооценкой корневой системы в формировании урожая растений; во-вторых, с трудностями познания наследования и измен-

чивости признаков корней и, в-третьих, с незнанием молекулярно-генетических механизмов у растений, регулирующих образование и ветвление корней.

Ветвление корней считается одним из важных биологических процессов у растений, который в значительной степени обуславливает их продуктивность. В настоящее время изучение генетического контроля формирования боковых корней в корневой системе стало популярным и обещающим коммерческий успех направлением в генетике и селекции растений [26]. Ученые пытаются искать новые стратегии и пути управления ветвлением корней сельскохозяйственных растений. Выяснение молекулярно-генетических механизмов, вызывающих у растений увеличение степени разветвления корней, имеет существенное значение в повышении чувствительности полевых культур к элементам питания и создает предпосылки для

Таблица 2. Расщепление в поколении F₂ по генам CTR1 и ALF3

Обозначение	<i>CTR1_</i> <i>ALFA3_</i>	<i>ctr1-1</i> <i>ctr1-1</i> <i>ALFA3_</i>	<i>CTR1_alfa3-1</i> <i>alfa3-1; ctr1-1</i> <i>ctr1-1 alfa3-1</i> <i>alfa3-1</i>	Всего
<i>f</i>	105	31	44	180
<i>f</i> ¹	101	34	45	180
<i>d</i>	4	–3	–1	
<i>d</i> ²	16	9	1	
χ^2	0,16	0,26	0,02	0,44

Таблица 3. Расщепление в поколении F₂ по генам NPH4 и IAR2

Обозначение	<i>NPH4_</i> <i>IAR2_</i> <i>NPH4_iar2-1</i> <i>iar2-1; nph4-1</i> <i>nph4-1</i> <i>IAR2_</i>	<i>nph4-1 nph4-1</i> <i>iar2-1</i> <i>iar2-1</i>	Всего
<i>f</i>	172	12	184
<i>f</i> ¹	173	11	184
<i>d</i>	–1	1	
<i>d</i> ²	1	1	
χ^2	0,005	0,09	0,095

улучшения сортов и гибридов по признакам применения удобрений и адаптации к стрессам минерального питания.

К сожалению, вопрос об использовании ветвления корней в селекции растений так и остается до сих пор невыясненным. В литературе мало данных о наследовании этого признака у растений. Имеющиеся в литературе экспериментальные данные о сопряженности количества, мощности корней с продуктивностью растений достаточно противоречивы. Одни авторы отмечают, что для формирования высокого урожая важно развитие мощной корневой системы, другие показывают, что между мощностью надземной части растений разных сортов, их корневой системой и продуктивностью связь не всегда прямая, третьи утверждают, что в формировании урожая важную роль играет не мощность, а активность корней [38].

Полученные в работе результаты исследований представляют интерес для практического использования хозяйственно ценного признака «ветвление корней», которое обеспечивает пластичность корневой системы в ответ на изменение условий окружающей среды, в селекции растений для создания сортов и гибридов с заданными свойствами минерального питания. Наши данные свидетельствуют о том, что способность растений увеличивать степень ветвления корней зависит от отдельных генов и может наследоваться как рецессивный признак по типу полимерного взаимодействия генов. Зная закономерности наследования в корневой системе длины боковых корней при взаимодействии генов, можно путем скрещивания при правильном подборе исходных родительских пар в результате генетической рекомбинации получать растения с положительным трансгрессивным сочетанием в одном генотипе полимерных генов аддитивного действия, определяющих более сильную степень ветвления корней по сравнению с обеими родительскими формами. Эти растения будут ценным материалом в селекционных программах по созданию сортов и гибридов агрохимически эффективного типа.

Выводы. При скрещивании растений мутантных линий *ctr1-1* × *alf3-1* в поколении F₂ происходит рецессивный эпистаз ((*alf3-1 alf3-1*) > *CTR1*). В таком случае расщепление

по фенотипу в F₂ идет в отношении 9:3:4. В F₂ скрещивания растений мутантных линий *nph4-1* × *iar2-1* наблюдается полимерное взаимодействие генов *NPH4* и *IAR2*. При этом расщепление по фенотипу в поколении F₂ происходит в отношении 15:1.

FEATURES INHERITANCE OF ROOT SYSTEM *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH. THE INTERACTION OF GENES *CTR1* AND *ALF3*, *NPH4* AND *IAR2*

S.G. Hablak

Lugansk National Agrarian University
E-mail: serhab211981@yandex.ua

The results of study interaction of genes *CTR1*, *ALF3* and *NPH4*, *IAR2* inheritance attributes of the root system *Arabidopsis*. It is set that there is a recessive epistasis in the second generation of crossing of plants mutant lines *ctr1-1* × *alf3-1* (*alf3-1 alf3-1* > *CTR1*). At crossing of plants mutant lines *nph4-1* × *iar2-1* there is polymeric co-operation of genes *NPH4* and *IAR2* in the generation of F₂.

ОСОБЛИВОСТІ УСПАДКУВАННЯ ОЗНАК КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH. ПРИ ВЗАЄМОДІЇ ГЕНІВ *CTR1* І *ALF3*, *NPH4* І *IAR2*

С.Г. Хаблак

Представлено результати вивчення взаємодії генів *CTR1* і *ALF3*, *NPH4* і *IAR2* при успадкуванні ознак кореневої системи арабідопсису. Встановлено, що у другому поколінні схрещування рослин мутантних ліній *ctr1-1* × *alf3-1* спостерігається рецесивний епістаз (*alf3-1 alf3-1* > *Ctr1*). При схрещуванні рослин мутантних ліній *nph4-1* × *iar2-1* в поколінні F₂ відбувається полімерна взаємодія генів *NPH4* і *IAR2*.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Arabidopsis thaliana* – model plant genetics facility, Yezhova, G.A., Lebedeva, O.V., Ogarkova, O.A. et al., eds., Moscow, 2003, 220 p.
2. Zelenin, A.V., Genome of plant, *Fakt. Rus. Acad. Sci.*, 2003, vol. 73, no. 9, pp. 797–806.
3. Rhee, S.Y., Beavis, W., Berardini, T.Z., Chen, G., Dixon, D., Doyle, A., Garcia-Hernandez, M., Hualla, E., Lander, G., Montoya, M., Miller, N., Mueller, L.A., Mundodi, S., Reiser, L., Tacklind, J., Weems, D.C., Wu, Y., Xu, I., Yoo, D., Yoon, J., and Zhang, P., The *Arabidopsis* Information Resource (TAIR): a model organism database providing a centralized, curated gateway to *Arabidopsis* biology, re-

- search materials and community, *Nucleic Acids Res.*, 2003, vol. 31, no. 1, pp. 224–228.
4. Scholl, R.L., May, S.T., and Ware, D.H., Seed and molecular resources for *Arabidopsis*, *Plant Physiol.*, 2000, vol. 124, no. 4, pp. 1477–1480.
 5. Chory, J., Ecker, J.R., Briggs, S., Caboche, M., Coruzzi, G.M., Cook, D., Dangl, J., Grant, S., Guerinot, M.L., Henikoff, S., Martienssen, R., Okada, K., Raikhel, N.V., Somerville, C.R., and Weigel, D., 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», *Plant Physiol.*, 2000, vol. 123, no. 2, pp. 423–426.
 6. McCallum, C.M., Comai, L., Greene, E.A., and Henikoff, S., Targeting induced local lesions in genomes (TILLING) for plant functional genomics, *Plant Physiol.*, 2000, vol. 123, no. 2, pp. 439–442.
 7. Meinke, D., and Koornneef, M., Community standards for *Arabidopsis* genetics, *Plant J.*, 1997, vol. 12, no. 2, pp. 247–253.
 8. Haughn, G.W., and Sommerwille, C.R., Genetic control of morphogenesis in *Arabidopsis*, *Develop. Genet.*, 1988, vol. 9, no. 2, pp. 73–89.
 9. Robles, P., Perez-perez, J.M., Candela, H., Quesada, V., Barrero, J.M., Jover-Gil, S., Ponce, M.N., and Micol, J.L., Genetic architecture of leaf morphogenesis in *Arabidopsis thaliana*, *Int. J. Dev. Biol.*, 2001, vol. 45, no. S1, pp. 61–68.
 10. Yezhov, T.A., *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. as a model to study the genetic control of morphogenesis, *Genetika*, 1999, vol. 35, no. 11, pp. 1522–1537.
 11. Lebedev, O.B., The study of genetic and hormonal regulation of peduncle *Arabidopsis thaliana*: Dis. ... cand. biol. sci.: 03.00.15, Moscow, 2004, 150 p.
 12. Kiu, H.C., Sang, E. J., Soon, J.J., Young, K.L., and Gyung, T.K., Developmental processes of leaf morphogenesis in *Arabidopsis*, *J. Plant Biol.*, 2007, vol. 50, no. 3, pp. 282–290.
 13. Coen, E.S., and Meyerowitz, E.M., The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development, *Nature*, 1991, vol. 353, no. 6339, pp. 31–37.
 14. Weigel, D., and Meyerowitz, E.M., The ABCs of floral homeotic genes, *Cell*, 1994, vol. 78, no. 2, pp. 203–209.
 15. Shannon, S., and Meeks-Wagner, D.R., A mutation in the *Arabidopsis TFL1* gene affects inflorescence meristem development, *Plant Cell*, 1991, vol. 3, no. 9, pp. 877–892.
 16. Venglat, S.P., Dumonceaux, T., Rozwadowski, K., Parnell, L., Babic, V., Keller, W., Martienssen, R., Selvaraj, G., and Datla, R., The homeobox gene *BREVIPEDICELLUS* is a key regulator of inflorescence architecture in *Arabidopsis*, *Plant Biol.*, 2002, vol. 99, no. 7, pp. 4730–4735.
 17. Hablak, S.G., Genetic control of inflorescence formation in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Bull. Ukr. Soc. Genet. Breed.*, 2010, vol. 8, no. 2, pp. 264–270.
 18. Mayer, U., Torres-Ruiz, R.A., Berleth, T., Misra, S., and Jürgens, G., Mutations affecting body organization in the *Arabidopsis* embryo, *Nature*, 1991, vol. 353, no. 4, pp. 402–407.
 19. Meinke, D.W., Molecular genetics of plant embryogenesis, *Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1995, vol. 46, no. 3, pp. 369–394.
 20. Schultze, E.A., and Haughn, W., Genetic analysis of the floral initiations process (FLIP) in *Arabidopsis*, *Development*, 1993, vol. 119, no. 2, pp. 745–765.
 21. Robles, P., and Pelaz, S., Flower and fruit development in *Arabidopsis thaliana*, *Int. J. Dev. Biol.*, 2005, vol. 49, no. 5–6, pp. 633–643.
 22. Clark, S.E., Organ formation at the vegetative shoot meristem, *Plant Cell*, 1997, vol. 9, no. 7, pp. 1067–1076.
 23. Meyerowitz, E.M., Genetic control of cell division patterns in developing plants, *Cell*, 1997, vol. 88, no. 3, pp. 229–308.
 24. Ganai, M.W., Martin, G.B., Messeguer, R., and Tanksley, S.D., Application of RFLPs, physical mapping and large DNA technologies to the cloning of important genes from crop plants, *AgBiotech. News Inform.*, 1990, vol. 2, no. 6, pp. 835–840.
 25. Tomylov, A.A., Talylova, N.B., Ogarkova, O.A., and Tarasov, V.A., Insertional mutagenesis of *Arabidopsis thaliana*: an increase in transformation efficiency of germinating seeds resulting from pretreatment of ultrasound, *Genetika*, 1990, vol. 26, no. 5, pp. 886–893.
 26. Hablak, S.G., Abdullaeva, J.A., Effect of auxin-induced genes in the branching roots in the root system in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Bull. Kharkov Nat. Agr. Univ.*, 2012, vol. 1, no. 25, pp. 57–63.
 27. Hua, J., Chang, C., Sun, Q., and Meyerowitz, E.M., Ethylene insensitivity conferred by *Arabidopsis* ERS gene, *Science*, 1995, vol. 269, no. 5231, pp. 1712–1714.
 28. Liu, Q., Xu, C., and Wen, C.-K., Genetic and transformation studies reveal negative regulation of ERS1 ethylene receptor signaling in *Arabidopsis*, *BMC Plant Biol.*, 2010, vol. 10, no. 1, pp. 60–64.
 29. Riefler, M., Novak, O., Strnad, M., and Schmulding, T., *Arabidopsis* cytokinin receptor mutants reveal functions in shoot growth, leaf senescence, seed size, germination, root development, and cytokinin metabolism, *Plant Cell*, 2006, vol. 18, no. 1, pp. 40–54.

30. Ma, H., Yanofsky, M.F., and Meyerowitz, E.M., Molecular cloning and characterization of GPA1, a G protein alpha subunit gene from *Arabidopsis thaliana*, *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 1990, vol. 87, no. 10, pp. 3821–3825.
31. Okamoto, H., Matsui, M., and Deng, X.W., Overexpression of the heterotrimeric G-protein alpha-subunit enhances phytochrome-mediated inhibition of hypocotyl elongation in *Arabidopsis*, *Plant Cell*, 2001, vol. 13, no. 7, pp. 1639–1652.
32. An, F., Zhao, Q., Ji, Y., Li, W., Jiang, Z., Yu, X., Zhang, C., Han, Y., He, W., Liu, Y., Zhang, S., Ecker, J.R., and Guo, H., Ethylene-induced stabilization of *ETHYLENE INSENSITIVE3* and *EIN3-LIKE1* is mediated by proteasomal degradation of *EIN3* binding F-box 1 and 2 that requires *EIN2* in *Arabidopsis*, *Plant Cell*, 2010, vol. 22, no. 7, pp. 284–301.
33. DiDonato, R.J., Arbuckle, E., Buker, S., Sheets, J., Tobar, J., Totong, R., Grisafi, P., Fink, G.R., and Celenza, J.L., *Arabidopsis ALF4* encodes a nuclear-localized protein required for lateral root formation, *Plant J.*, 2004, vol. 37, no. 3, pp. 340–353.
34. Rubina, B.A., Chernavina, I.A., Potapov N.G. et al. *Large workshop in plant physiology: training. manual for students biol. specialist*. Universities, Executive School, 1978, 408 p.
35. Lakin, G.F., *Biometriya* (Biometrics), Moscow, 1990.
36. Borovikov, V., *STATISTICA. Art on a computer analysis of the data: for professionals*, St. Petersburg, Peter, 2003, 688 p.
37. Hablak, S.G., and Abdullaeva, J.A., The root system of *Arabidopsis thaliana* wild type race Landsberg, *Optimization and Protection of Ecosystems*, Simferopol, TNU, 2010, Iss. 2, pp. 92–98.
38. Gorodniy, N.G., Ustimenko, A.S., Danilchuk P.V., et al. Nutritium elements and productivity of agricultural plants, Kyiv, Urozhai, 1975, 368 p.

Поступила 06.07.15