

ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ ФОРМУВАННЯ АРХІТЕКТУРИ КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ РОСЛИН ТА ЇЇ ЗВ'ЯЗОК ІЗ ЗИМОСТІЙКІСТЮ

У статті розглянуто особливості будови і розвитку кореневої системи дводольних та однодольних рослин на прикладі таких модельних організмів, як арабідопсис, рис, *Brachypodium*. Проаналізовано дані сучасних джерел літератури щодо генів, які беруть участь у контролі розвитку кореня, охарактеризовано основні групи транскрипційних факторів, які відповідають за формування певної архітектури кореневої системи. Охарактеризовано відомості наукової літератури щодо участі *MADS box* транскрипційних факторів родини *AGL (AGAMOUS-LIKE)* у регуляції біосинтезу і транспорту ауксину – основного фітогормона, що регулює розвиток коренів. Також надано характеристику *Brachypodium* як потенційно важливої моделі для вивчення кореневої системи злаків. Обговорюється перспектива вивчення геномно-заміщеного амфідиплоїда Авротика для пошуку генів-кандидатів, відповідальних за розвиток кореневої системи рослин.

Ключові слова: коренева система, транскрипційні фактори, ауксин, арабідопсис, *Brachypodium*, рис.

Вступ

Корінь виконує такі основні функції рослинного організму, як закріплення рослини в ґрунті та забезпечення надходження компонентів мінерального живлення з ґрунту до рослини. Особливості будови кореневої системи та її зміни у відповідь на зміну умов зростання є важливими для пристосування рослини до специфічних умов довкілля, до оптимального використання наявної в ґрунті води і мінеральних речовин [1]. Створення сортів рослин з оптимальними характеристиками кореневої системи теоретично дасть змогу отримати кращі врожаї навіть за несприятливих умов довкілля та з використанням меншої кількості добрив [2; 3]. Отже, дослідження характеристик кореневої системи і генів, що контролюють розвиток коренів, є важливим і може мати практичну цінність. Однак корінь є «захованою половиною» (“hidden half”) рослини, що ускладнює роботу, і загалом процеси розвитку кореня є менше дослідженими в порівнянні з пагоном [4].

У дослідженнях будови і розвитку кореня часто використовують поняття архітектури кореневої системи (Root System Architecture, RSA), що є 3D конфігурацією кореня і включає такі характеристики кореневої системи: довжина коренів, діаметр коренів, характер галуження, різні типи коренів, кут росту коренів, а також довжина і густина кореневих волосків [2; 4]. Модельними об'єктами, на яких отримано найбільше даних про структуру кореневої

системи і генетичний контроль її розвитку, є *Arabidopsis thaliana* (L) Heynh, *Oryza sativa* L., а також *Brachypodium distachyon* (L) P. Beauv. [1; 5; 6].

Будова кореневої системи дводольних і однодольних

Arabidopsis thaliana є дводольною рослиною, і його коренева система значно відрізняється від однодольних рослин, що потрібно враховувати при використанні даних, отриманих на арабідопсисі. Крім того, коренева система значно відрізняється на різних стадіях розвитку однієї рослини: так, на рис. 1 показано кореневу систему проростка арабідопсису на 14-й день після проростання і дорослої рослини арабідопсису.

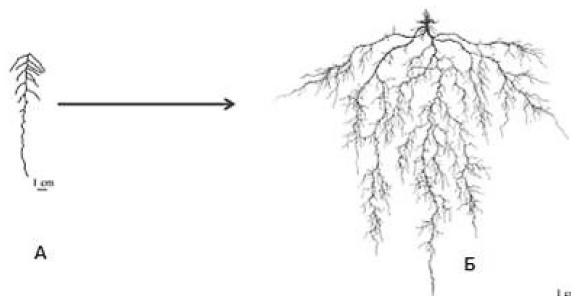


Рис. 1. Коренева система *Arabidopsis thaliana* на різних етапах розвитку:
А – 14 днів; Б – доросла рослина [4]

Коренева система дводольних представлена одним первинним (головним) коренем (primary root, PR), від якого відгалужуються бічні корені

кількох порядків (lateral roots, LR), які у дводольних рослин походять з клітин перициклу біля ксилеми [4; 7].

Коренева система однодольних рослин представлена ембріональними первинними та семінальними коренями (primary and seminal roots), а також постембріональними коренями, які представлені бічними коренями (LR), які походять з клітин перициклу біля флоєми; та коренями, що беруть походження з пагона (shoot-born roots), це так звані вузлові корені (nodal roots). Серед вузлових коренів ті, що формуються під землею, мають назву коренів, що ростуть з вузла кущіння (crown roots), а ті, що утворюються над землею, називаються опорними коренями (brace roots) [4].

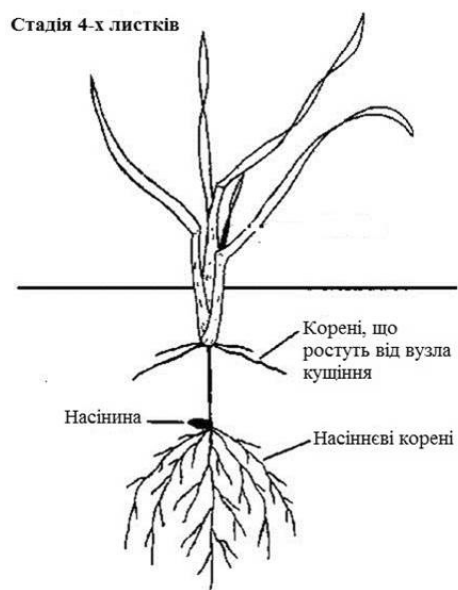


Рис. 2. Будова кореневої системи однодольних на прикладі пшениці [8]

Ріст кореня забезпечується поділом і розтягненням клітин на кінці кореня. Апікальна меристема кореня складається з клітин центру спокою (quiescent center, QC) та стовбурових клітин, що розміщені навколо нього і дають початок різним типам клітин кореня [4]. Центр спокою складається з невеликої кількості мітотично неактивних клітин. Саме він підтримує недиференційований статус стовбурових клітин, що розташовані навколо та дають початок тканинам кореня. Архітектура кореневої системи формується за рахунок розвитку бічних коренів, кожен з яких має власну апікальну меристему.

Бічні корені першого порядку (первинні бічні корені) – це корені, що відгалужуються від стрижневого кореня або від додаткових коренів у дводольних рослин та від первинного зародкового кореня або коренів, що походять від вузла кущіння (crown roots), в однодольних рослин.

Бічні корені складають основну масу кореневої системи рослини та виконують такі основні функції, як поглинання мінеральних компонентів живлення та розвиток симбіозу з мікроорганізмами. Утворення бічних коренів визначається розвитком рослини, але воно може також залежати від впливу умов довкілля і бути пристосованим до несприятливих умов. Бічні корені є схожими за анатомією, але звичайно меншими в діаметрі, ніж їхній материнський корінь, через меншу кількість кортикальних шарів клітин та пучків ксилеми і флоєми [9; 1].

Генетичний контроль розвитку бічних коренів арабідопсису

Однією групою транскрипційних факторів, що регулюють розвиток кореня *Arabidopsis*, є Auxin Response Factor (ARF). Активність ARF залежить від наявності в клітині ауксину. За відсутності ауксину або його низької концентрації AUX/IAA білки, негативні регулятори ауксин-залежних генів, зв'язуються з ARF, інактивуючи їх. Коли концентрація ауксину в клітині зростає, фактори ARF вже не зв'язані з Aux/IAA білками, вони є вільними для того, щоб розпізнавати і зв'язуватися з ARE (auxin-responsive elements), що містяться в промоторах цільових генів, активуючи або пригнічуючи їхню експресію. За високих концентрацій ауксину AUX/IAA білки спрямовуються на деградацію до SCF^{TRÉ3}-убіквітин лігазного комплексу [10; 11].

Друга група транскрипційних факторів – регуляторів розвитку кореня: SHORTROOT (SHR) та його цільовий білок SCARECROW (SCR) – транскрипційні фактори, що беруть участь у специфікації та визначенні локалізації стовбурових клітин та центру спокою QC, а також у визначенні радіальної структури кореня. Ці транскрипційні фактори впливають на ініціацію первинних коренів, діаметр кореня, беруть участь у регуляції поділу клітин та диференціювання для подальшого розвитку бічних коренів [12; 13].

Третя група транскрипційних факторів – це DELLA, що включають білки *Arabidopsis* GIBBERELLIN INSENSITIVE (GAI), REPRESSOR OF GA1 (RGA) та RGA-LIKE1, RGA-LIKE2, RGA-LIKE3 (RGL1, RGL2, RGL3), білок рису SLENDER RICE (SLR) та його гомолог у ячменю. Ці білки є негативними регуляторами гіберелін-залежного шляху та негативно регулюються ауксином. Убіквітинування та деградація цих DELLA транскрипційних факторів за присутності ауксину та гібереліну дозволяє відбутися поділу та елонгації клітин кореня [1; 14].

Розвиток бічних коренів відбувається в чотири стадії: 1 – ініціація бічних коренів, 2 – формування примордіїв бічних коренів, 3 – розвиток меристеми бічного кореня та відділення бічного кореня від материнського кореня (parent root), 4 – видовження бічного кореня. Усі стадії можуть впливати на кількість та радіальну орієнтацію бічних коренів [1].

На першій стадії розвитку бічних коренів (ініціація) відбуваються зміни в перициклі материнського кореня в *Arabidopsis*. На цьому етапі важливу роль відіграють AUX/IAA-ARF регулятори, що забезпечують специфікації клітин, які будуть давати початок бічним кореням (LR founder cells) [10]. Ця специфікація відбувається за рахунок осциляцій вмісту ауксину. Ауксин є основним гормоном у сигналюванні для регуляції розвитку примордіїв бічних коренів, що забезпечується через формування градієнта ауксину. Цей градієнт підтримується завдяки антагоністичній дії цитокінінів, що впливають на локалізацію експортерів ауксину – білків PIN [15; 16]. Для стадії відділення бічного кореня від материнського кореня важливими є гени, що кодують ензими, які забезпечують розм'якшення клітинної стінки, зокрема, фосфоліпаза A2 (PLA2), пектинметилтрансферази (PME), полігалактуроназа (PG), експанзин (EXP17) та глікозилгідролаза (GLH17) [9; 1].

Видовження (елонгація) бічних коренів, яка відбувається вже після їхнього відділення від материнського кореня, впливає на довжину і кут росту бічних коренів, їхній потенціал до розгалуження, і все це є важливими характеристиками архітектури кореневої системи (RSA – Root System Architecture). У *Arabidopsis* відомо три гени: *PLETORA 1* і *2* (*PLT1*, *PLT2*) та *CLAVATA3* (*CLV3*), які є необхідними для підтримання ніші стовбурових клітин кореня, що забезпечують видовження бічного кореня, та центру спокою. У мутантів за цими генами не зберігаються стовбурові клітини і центр спокою і, відповідно, припиняється елонгація кореня [9; 1].

Основні характеристики кореневої системи рису (*Oryza sativa*) та генетичний контроль її розвитку

Коренева система рису складається із зародкових коренів та постембріональних коренів, що походять від пагона. Ці два типи коренів можуть галузитися і формувати довгі бічні корені або короткі бічні корені. Корені, що ростуть з вузла кушіння (crown), диференціюються з радіальної меристеми, що має спільні характеристики з кореневим перициклом. Бічні корені ди-

ференціюються з кореневого перицикла та частково з ендодерми [5].

Для визначення головних локусів кількісних ознак, що контролюють розвиток коренів, важливими є системи для фенотипування корневих систем, які базуються на оцінці рослин, вирощених на гідропонних культурах або в горщиках чи контейнерах із землею. Ознаки кореня, що вимірюються, – це передовсім максимальна довжина кореня, кількість коренів, товщина кореня, маса коренів, співвідношення пагін/корінь [5].

Через позиційне клонування ідентифіковано два головні гени, що беруть участь у регуляції розвитку кореневої системи рису. Перший отримав назву *PHOSPHORUS UPTAKE 1* (*PUP1*), оскільки забезпечує надходження фосфору до рослини за умов низького вмісту фосфору в ґрунті, пізніше назву було змінено на *PHOSPHORUS-STARVATION TOLERANCE 1* (*PSTOL1*). Сиквенс гена показав, що він кодує рецептор-подібну цитоплазматичну кіназу [17]. За умов надекспресії цього гена збільшується вміст фосфору в рослині та покращується врожайність на 60 % за нестачі фосфору в ґрунті. Дія цього гена проявляється через його позитивний вплив на ранні стадії розвитку коренів, унаслідок чого рослини з надекспресією цього гена мають загалом більш розвинену кореневу систему – більша довжина та поверхня коренів, що сприяє кращому поглинанню з ґрунту фосфору та інших компонентів мінерального живлення (нітроген, калій тощо). Цей ген експресується в зоні ініціації коренів у вузлі кушіння та зоні кореневої меристеми вузла кушіння в основі пагона. Така локалізація вказує на те, що ген бере участь у регуляції формування та видовження коренів, що беруть початок з вузла кушіння [5; 17].

Другий секвенований ген, пов'язаний з розвитком коренів, – це ген *DEEPER ROOTING 1* (*DRO1*), що контролює кут, під яким бічний корінь відгалужується від осевого, а це впливає на глибину росту коренів. Ген *DRO1* кодує невідомий білок, що асоційований з плазмалемою. Експресія *DRO1* регулюється вже згаданими транскрипційними факторами *AUXIN RESPONSE FACTOR* (*ARF*). Дія гена *DRO1* полягає в збільшенні кута між коренями та горизонтом, що спричиняє проникання коренів на більшу глибину, що може бути важливим для досягання глибоких ґрунтових вод за умов посухи. Вважається, що *DRO1* бере участь у реакції гравітропізму через вплив на елонгацію епідермальних клітин, завдяки чому корені змінюють напрямок росту залежно від впливу сили тяжіння [18; 19].

Транскрипційний фактор WUSCHEL-related Homeobox (*WOX11*) контролює експресію різних

ARRs (A-type Response Regulators), які є репресорами сигналювання за участю цитокінінів. *WOX11* регулює як ініціацію, так і розвиток коренів, що походять з вузла кущіння. Експресія *WOX11* індукується ауксином та цитокінінами [20; 5].

На ранніх стадіях формування центру спокою у рису експресується ген *QUIESCENT CENTER HOMEBOX (QHB)*, ортолог гена *Arabidopsis WOX5 (WUSCHEL-related)*. Експресія цього гена забезпечує підтримання стану, який визначає центр спокою [21; 4].

У *Arabidopsis* транскрипційний фактор *SCARECROW (SCR)* з родини *GRAS* забезпечує специфікацію статичного центру. Ген рису *OsSCR* експресується у статичному центрі та, як припускають, виконує таку ж функцію, як відповідний ген *Arabidopsis*. *SCARECROW* контролює поділ ініціальних клітин ендодерми та кортексу та диференціацію ендодермальних клітин [5].

Гени, що впливають на клітинну стінку і важливі для росту кореня рису

Використання мутантів з різними порушеннями розвитку кореня дало змогу ідентифікувати гени, які виконують різні біологічні функції в процесі розвитку коренів. Деякі з цих генів змінюють розвиток коренів через вплив на склад клітинної стінки клітин кореня. Наприклад, ген рису *OsGLU3* кодує зв'язану з мембраною ендо-1,4-глюканазу. У мутантів за цим геном (*Osglu3*) зменшений вміст кристалічної целюлози в стінках клітин кореня та пригнічене видовження клітин кореня. Припускають, що *OsGLU3* впливає на розвиток кореня за умов нестачі фосфору [22].

Для елонгації клітин важливе значення також мають експанзини. Ген *OsEXPANSIN8 (OsEXPA8)* специфічно експресується в клітинах кінчика кореня. Рослини з надекспресією гена *OsEXPA8* мають загалом кращі характеристики росту. Такий кращий ріст характерний також для коренів, які є довшими та більше розгалуженими. Такий фенотип пов'язаний із загальним збільшенням здатності клітинної стінки до розтягнення [23; 5].

Розвиток коренів рису, що походять з вузла кущіння

Корені, що походять з вузла кущіння (crown roots) – їх також називають вузловими коренями (nodal roots), – належать до коренів, що походять з пагона (shoot-borne roots), вони є унікальними для однодольних та є частиною нормального розвитку кореневої системи однодольних рослин.

Разом з бічними коренями вузлові корені складають мичкувату кореневу систему однодольних [5].

Ген транскрипційного фактора рису *WOX11 (WUSCHEL-RELATED HOMEBOX11)* регулюється ауксином і цитокінінами та експресується на ранніх стадіях розвитку примордіїв вузлових коренів, а також в апікальній меристемі пагона та репресує негативний регулятор розвитку вузлових коренів – ген *PR2*. У мутантів з нокаутом гена *WOX11* інгібований ріст вузлових коренів, і навпаки, за надекспресії цього гена більш інтенсивно відбувається поділ клітин вузлових коренів і, отже, спостерігається їх більший ріст [1].

MADS box транскрипційні фактори, що регулюють розвиток коренів через вплив на ауксин

Ауксин є основним фітогормоном, що регулює розвиток бічних коренів. Відносно недавно доведено, що *MADS box* транскрипційні фактори родини *AGL (AGAMOUS-LIKE)* регулюють розвиток коренів через вплив на ауксин (його біосинтез чи транспорт).

Ген *AGL21* кодує *MADS box* транскрипційний фактор та експресується в корені, зокрема центральному циліндру та примордіях бічних коренів. За надекспресії цього гена в рослин розвивається більша кількість і довші бічні корені, а в мутантів *agl21* спостерігається порушення розвитку бічних коренів [24]. *AGL21* позитивно регулює накопичення ауксину в примордіях бічних коренів через позитивну регуляцію біосинтезу ауксину. Ауксин стимулює ініціацію і ріст бічних коренів [24].

Інший транскрипційний *MADS box* фактор – *XAL2/AGL14* – контролює транспорт ауксину в корені через транскрипційну регуляцію *PIN* генів. Мутанти *agl14* мають порушення меристеми кореня і росту коренів. Транскрипційний фактор *XAL2/AGL14* позитивно регулює експресію генів – транспортерів ауксину *PIN1* та *PIN4* через безпосереднє зв'язування з їхніми регуляторними регіонами [25].

Brachypodium як модель дослідження та ресурс для покращення кореневої системи пшениці

Brachypodium distachyon – це злакова рослина, що трапляється в природі на півдні Європи, на півночі Африки, в Південно-Західній Азії та Індії та є досить близько спорідненою до головних культурних злаків, як-от: пшениця, ячмінь, кукурудза, рис. *Brachypodium* є модельним організмом

завдяки своєму невеликому геному (який було секвеновано в 2010 р.) [26], невеликим розмірам рослини, короткому життєвому циклу, самофертильності та відносній невимогливості до умов зростання [26; 6].

Характеристики кореневої системи *Brachypodium* досить близькі до таких у пшениці. *Brachypodium* має один первинний осьовий корінь, два корені, що ростуть від колеоптиля над насінниною, та наступні корені, що ростуть від листових вузлів. Час появи цих коренів схожий на такий у пшениці. *Brachypodium* схожий на злаки теплого клімату (кукурудза і рис) тим, що утворює лише один первинний корінь з основи зародка при проростанні, чим він відрізняється від пшениці та інших злаків помірною клімату (овес, ячмінь), які утворюють до шести первинних коренів [6]. Отже, *Brachypodium* має простіший розвиток кореневої системи проростків, у порівнянні з пшеницею та іншими злаками, щодо кількості осьових коренів. Разом з тим розвиток коренів листових вузлів дорослої рослини дуже схожий на такий розвиток у пшениці, що робить *Brachypodium* хорошою модельною системою для дослідження розвитку коренів [6].

Анатомія судин коренів *Brachypodium* є характерною для злаків. Корінь має одну або декілька великих метаксилемних судин, оточених меншими ранніми метаксилемними або протоксилемними судинами, які забезпечують рух води по кореню. Судини флоєми містяться між судинами ксилеми. Отже, *Brachypodium* має анатомію кореня, характерну для злаків (зокрема пшениці) і відмінну від анатомії дводольних рослин (зокрема *Arabidopsis*) (див. рис. 3), тому

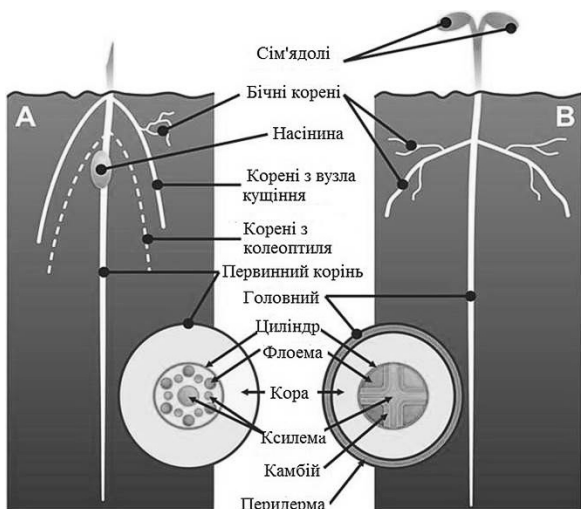


Рис. 3. Особливості анатомії кореня та будови кореневої системи:

A – однодольних злаків (*Brachypodium*);
B – дводольних рослин (*Arabidopsis*) [6]

Brachypodium є кращою моделлю для дослідження особливостей розвитку і генетичного контролю кореня пшениці [26; 6].

Як пшениця та кукурудза, *Brachypodium* має відгалужені корені (branch roots) різної довжини, що відрізняє його від рису, який має два типи відгалужених коренів – довгі (тип L – long) та короткі (S – short), які відрізняються за довжиною, діаметром та схильністю до подальшого галузження. Кореневі волоски *Brachypodium* утворюються з епідермальних клітин, так само як у пшениці та ячменю, але відмінно від рису [27].

Arabidopsis та інші дводольні модельні рослини (як *Medicago*) мають стрижневу кореневу систему з одним головним первинним коренем (див. рис. 3). Від цього головного кореня відгалужуються корені наступних порядків. Відмінність між злаками і дводольними рослинами також полягає в тому, що дводольні мають васкулярний і кортикальний камбій, меристематичні шари, що потовщують корінь новою ксилемою та флоемою, та перидерму (див. рис. 3). Дослідження гідравлічних властивостей коренів пшениці та люпину показали, що злаки і дводольні функціонують по-різному щодо забезпечення руху води коренем через відмінності анатомії кореня та експресії білків-аквапоринів [28].

Перевагою *Brachypodium* є можливість досліджувати кореневу систему дорослої рослини завдяки його меншим розмірам. Так, наприклад, коренева система дорослої рослини пшениці сягає глибини 1,6 м, а дорослі рослини *Brachypodium* можна вирощувати в коробках заввишки 50 см. *Brachypodium* є кращою моделлю для пшениці, ніж рис, оскільки дивергенція пшениці і рису відбулася 50–55 млн років тому, а пшениці і *Brachypodium* – на 15 млн років пізніше, тобто пшениця і *Brachypodium* є еволюційно ближчими, ніж пшениця і рис [27].

Шлях від *Brachypodium* до пшениці (щодо дослідження і покращення характеристик кореневої системи) включає декілька етапів. Спочатку відповідний ген, що контролює певну ознаку кореневої системи, що може бути корисною з погляду селекції, має бути ідентифікований у *Brachypodium*. Для цього може використовуватися скринування бібліотек Т-ДНК (мутантів, отриманих за допомогою Т-ДНК для ідентифікації гена, відповідального за фенотип інтересу); скринування природних популяцій для ідентифікації і наступного схрещування контрастних генотипів для ідентифікації локусів кількісних ознак (QTLs); використання інформації про гени-кандидати, отриманої на інших видах. Після того, як виявлено відповідний ген інтересу

у *Brachypodium*, має бути знайдений ортолог у пшениці для дослідження і наступної зміни його експресії. Якщо ген-ортолог пшениці не можна виявити, то можлива безпосередня трансформація пшениці геном *Brachypodium* [6].

Висновки

Дослідження генетичного контролю розвитку кореневої системи є важливим, оскільки може допомогти розробити методи генетичного покращення стійкості сортів культурних рослин до абіотичних стресів. Більшість інформації щодо розвитку коренів отримано на модельних організмах: серед дводольних рослин – це *Arabidopsis thaliana*, серед однодольних – рис та *Brachypodium*. Основними групами транскрипційних факторів, що беруть участь у контролі розвитку кореневої системи і які було вперше досліджено переважно на арабідопсисі, є Auxin Response Factor (ARF) – транскрипційні фактори, що відповідають на зміну концентрації ауксину; SHORTROOT (SHR) та SCARECROW (SCR) – транскрипційні фактори, що беруть участь у специфікації та визначенні локалізації стовбурових клітин кореня; та білки DELLA, які є негативними регуляторами сигналювання за участю гіберелінів. Ауксин є головним фітогормоном, що бере участь у регуляції розвитку коренів. Нещодавно доведено, що MADS box – транскрипційні фактори родини AGL (AGAMOUS-LIKE) – AGL14 та AGL21 – регулюють розвиток коренів через вплив на ауксин (його біосинтез – AGL21 та транспорт – AGL14). *Brachypodium* є кращою моделлю для досліджень кореневої системи пшениці, оскільки, на відміну від арабідопсису, *Brachypodium* є однодольною рослиною і є еволюційно ближчим до пшениці, ніж рис.

Геномно-заміщений амфідиплоїд Авротика як об'єкт дослідження зв'язку зимостійкості та морфотипу кореневої системи

Авротика є амфідиплоїдом тетраплоїдного компонента AABB геному м'якої пшениці Аврора (AABBDD) та диплоїдного виду *Amblyopyrum triticum* (TT), тобто має геном AABBTT. Авротика було створено на початку 90-х років, і наступні багаторічні спостереження характеризували цей амфідиплоїд як дуже зимостійкий у порівнянні з комерційними сортами пшениці, що вирощувалися в тих самих умовах. Під час роботи з паростками Аврори та Авротики для перевірки їхньої морозостійкості було помічено, що паростки Авротики візуально характеризуються

більш міцним розвитком кореневої системи. Паростки оцінювалися до стадії кущіння. Оскільки вже доведено, що зародок таких злаків теплого клімату, як кукурудза, рис, *Brachypodium*, утворює лише один первинний корінець, а зародок злаків помірною клімату, а саме: пшениці, жита, вівса, ячменю – утворює від трьох до шести первинних корінців [6], це свідчить переконливо, що розвиток кореневої системи не є ознакою, нейтральною для здатності рослин переносити зимові стресові умови. Так, серед злаків, що культивуються, озимі форми притаманні лише тим видам злаків, які утворюють три та більшу кількість первинних корінців. Крім того, мочкувата коренева система однодольних рослин, зокрема злаків, формується з коренів двох різних джерел виникнення. По-перше, вже згадані первинні (ембріональні) корінці, які утворюються при проростанні насіння з ембріональної кореневої меристеми, надалі дають бокові корінці та формують семіальну частину кореневої системи, більш заглиблену. Друга хвиля коренів, постембріональних, виникає пізніше, з вузла кущіння, який формується вище від зернівки, що проростала. Так само як первинні корінці, ці корені утворюють бокові розгалуження і беруть участь у формуванні повної кореневої системи злаків. Відомо, що здатність злакової рослини перенести зимові стреси безпосередньо пов'язана зі ступенем кущистості. Для рослини, яка не сформувала вузол кущіння та, відповідно, корені, що від нього походять (вторинна коренева система), імовірність вижити взимку знижується [30; 31]. Можна припустити, що частина кореневої системи, яка походить з первинних корінців, у порівнянні з коренями, що походять від вузла кущіння, зимує більш успішно і може забезпечити зимостійкість рослини в цілому, якщо ця частина кореневої системи розвивається міцно. Проте це потрібно вивчати.

Розвиток кореневої системи досліджували на двох групах рослин: вирощених у пакетах з ґрунтовою сумішшю та вирощених у польових умовах. У першому випадку рослини не зимували, а вивчалися одразу за досягненням онтогенетичної стадії кущистості. Оцінку розвитку кореневої системи виконували за трьома показниками: максимальна довжина (довжина найдовшого кореня), кількість коренів з рослини, обсяг рідини, яку витісняє коренева система при зануренні в посудину з рідиною. Крім того, враховували кількість стебел рослини навесні як ознаку, яка непрямым чином може давати оцінку обсягу тієї частини кореневої системи, яка сформувалась за рахунок постембріональних коренів. Результати

дослідження свідчать, що підвищена зимостійкість геномно-заміщеного амфідиплоїда Авротика (АВВТТ) у порівнянні з сортом м'якої пшениці Аврора (ААВВDD), з яким вона теоретично має спільний компонент геному ААВВ, пов'язана з розвитком більш міцної кореневої системи в Авротики. Нами встановлено, що найбільш адекватною оцінкою різниці в розвитку кореневої системи Аврори та Авротики є співвідношення обсягу рідини, яку витісняють корені при зануренні в рідину, до

продуктивної куцистості. Авротика вдвічі перевищує Аврору за цим показником. Інтрогресивні лінії Аврора/Авротика, які за зимостійкістю наближаються до показника Авротики, характеризуються чужинними алелями мікросателітних локусів, специфічних до хромосоми 5А м'якої пшениці, властивими геному Т Авротики. Таким чином, хромосома 5А пшениці має перспективу для пошуку на ній генів – кандидатів на участь у формоутворенні коренів у пшеницевих.

Список літератури

- Jung J. K. H. Getting to the roots of it: genetic and hormonal control of root architecture / J. K. H. Jung, S. McCouch // *Frontiers in Plant Science*. – 2013. – Vol. 4, № 186. – P. 1–21.
- Designer crops: optimal root system architecture for nutrient acquisition / X. Kong, M. Zhang, I. D. Smet, Z. Ding // *Trends in Biotechnology*. – 2014. – Vol. 32, № 12. – P. 597–598.
- Phosphate depletion modulates auxin transport in *Triticum aestivum* leading to altered root branching / P. J. Talboys, J. R. Healey, P. J. A. Withers, D. L. Jones // *Journal of Experimental Botany*. – 2014. – Vol. 65, № 17. – P. 5023–5032.
- Underground tuning: quantitative regulation of root growth / B. S. Satbhai, B. S. Santosh, D. Ristova, W. Busch // *Journal of Experimental Botany*. – 2015. – Vol. 66, № 4. – P. 1099–1112.
- Genes controlling root development in rice / C. D. Mai, N. T. P. Phung, H. T. M. To [et al.] // *Rice*. – 2014. – Vol. 7, № 30. – P. 1–11.
- Chochois V. Application of *Brachypodium* to the genetic improvement of wheat roots / V. Chochois, J. P. Vogel, M. Watt // *Journal of Experimental Botany*. – 2012. – Vol. 63, № 9. – P. 3467–3474.
- Lateral root initiation and the birth of a new meristems / I. De Smet, S. Vanneste, D. Inze, T. Beekman // *Plant Molecular Biology*. – 2006. – Vol. 60, № 6. – P. 871–887.
- The Pacific Northwest Conservation Farming Handbook [Electronic resource] / Chapter 6. Fertility Management/ Fertilizer Application. – Mode of access: <http://pnwsteeep.wsu.edu/tillagehandbook/index.htm>. – Title from the screen.
- Branching out in roots: uncovering form, function and regulation / J. A. Atkinson, A. Rasmussen, R. Traini [et al.] // *Plant Physiology*. – 2014. – Vol. 166, № 2. – P. 538–550.
- Multiple AUX/IAA-ARF modules regulate lateral root formation: the role of Arabidopsis SHY2/IAA3-mediated auxin signaling / T. Goh, H. Kasahara, T. Mimura [et al.] // *Philosophical Transactions of The Royal Society Biological Sciences*. – 2012. – Vol. 367, № 1595. – P. 1461–1468.
- Guilfoyle T. J. The PBI domain in Auxin Response Factor and Aux/IAA proteins: a versatile protein interaction module in the auxin response / T. J. Guilfoyle // *The Plant Cell*. – 2015. – Vol. 27, № 1. – P. 33–43.
- Koizumi K. Identification of SHRUBBY, a SHORT-ROOT and SCARECROW interacting protein that controls root growth and radial patterning / K. Koizumi, K. L. Gallagher // *Development*. – 2013. – Vol. 140, № 1. – P. 1292–1300.
- Arabidopsis* SHR and SCR transcription factors and AUX1 auxin influx carrier control the switch between adventitious rooting and xylogenesis in planta and in vitro cultured thin cell layers / F. D. Rovere, L. Fattorini, S. D'Angeli [et al.] // *Annals of Botany*. – 2015. – Vol. 115, № 4. – P. 617–628.
- Sun T. The molecular mechanism and evolution of GA-GID-DELLA signaling module in plants / T. Sun // *Current Biology*. – 2011. – Vol. 21, № 9. – P. 338–345.
- The PIN auxin efflux facilitators: evolutionary and functional perspectives / I. A. Paponov, W. D. Teale, M. Trebar [et al.] // *Trends in Plant Science*. – 2005. – Vol. 10, № 4. – P. 1360–1385.
- The PIN-FORMED (PIN) protein family of auxin transporters / P. Krecsek, P. Skupa, J. Libus [et al.] // *Genome Biology*. – 2009. – Vol. 10, № 12. – P. 249–262.
- The protein kinase Pstol1 from traditional rice confers tolerance to phosphorus deficiency / R. Gamuyao, J. H. Chin, J. Pariaska-Tanaka [et al.] // *Nature*. – 2012. – Vol. 488, № 1. – P. 535–539.
- Control of root system architecture by *DEEPER ROOTING 1* increases rice yield under drought conditions / Y. Uga, K. Sugimoto, S. Ogawa [et al.] // *Nature Genetics*. – 2013. – Vol. 45, № 9. – P. 1097–1102.
- A QTL for root growth angle on rice chromosome 7 is involved in the genetic pathway of *DEEPER ROOTING 1* / Y. Uga, Y. Kitomi, N. Kanno [et al.] // *Rice*. – 2015. – Vol. 8, № 8. – P. 1–8.
- The WUSCHEL-Related homeobox gene *WOX11* is required to activate shoot-borne crown root development in rice / Y. Zhao, Y. Hu, M. Dai [et al.] // *Plant Cell*. – 2009. – Vol. 21, № 3. – P. 735–748.
- A CLE-WOX signaling module regulates root meristems maintenance and vascular tissue development in rice / H. Chu, W. Liang, J. Li [et al.] // *Journal of Experimental Botany*. – 2013. – Vol. 64, № 17. – P. 5359–5369.
- OsGLU3*, a putative membrane-bound endo-1,4-beta-glucanase, is required for root cell elongation and division in rice (*Oryza sativa* L.) / J. W. Zhang, L. Xu, Y. R. Wu [et al.] // *Molecular Plant*. – 2012. – Vol. 5, № 1. – P. 176–186.
- Overexpression of *OsEXPA8*, a root-specific gene, improves rice growth and root system architecture by facilitating cell expansion / N. Ma, Y. Wang, S. Qui [et al.] // *PLOS One*. – 2013. – Vol. 8, № 10. – P. 997–1007.
- MADS box transcription factor *AGL21* regulates lateral root development and responds to multiple external and physiological signals / L.-H. Yu, Z.-Q. Miao, G.-F. Qi [et al.] // *Molecular Plant*. – 2014. – Vol. 7, № 11. – P. 1653–1669.
- The MADS transcription factor *XAL2/AGL14* modulates auxin transport during Arabidopsis root development by regulating PIN expression / A. Garay-Arroyo, E. Ortiz-Moreno, M. de la Paz Sanchez [et al.] // *The EMBO Journal*. – 2013. – Vol. 32, № 1. – P. 2884–2895.
- Genome sequencing and analysis of the model grass *Brachypodium distachyon* / The International Brachypodium Initiative // *Nature*. – 2010. – Vol. 463, № 1. – P. 763–768.
- Kim C. M. Root hair development involves asymmetric cell division in *Brachypodium distachyon* and symmetric division in *Oryza sativa* / C. M. Kim, L. Dolan // *New Phytologist*. – 2011. – Vol. 192, № 3. – P. 601–610.
- Bramley H. Root water transport under waterlogged conditions and the roles of aquaporins / H. Bramley, S. Tyerman // *Waterlogging Signaling and Tolerance in Plants*. – 2010. – P. 151–180.

29. Comparison of orthologous loci from small grass genomes *Brachypodium* and rice: implications for wheat genomics and grass genome annotation / E. Bossolini, T. Wicker, P. A. Knobel, B. Keller // *Plant Journal*. – 2007. – Vol. 49, № 4. – P. 704–717.
30. Куперман Ф. М. Биология развития культурных растений / Ф. М. Куперман. – М. : Высшая школа, 1982. – 343 с.
31. Балашов В. В. Зимостойкость озимой пшеницы / В. В. Балашов, Ю. И. Голев // *Зерновое хозяйство*. – 1975. – № 11. – С. 21–25.

T. Iefimenko, T. Ternovska

GENETIC CONTROL OF PLANT ROOT SYSTEM ARCHITECTURE DEVELOPMENT AND ITS RELATION TO WINTER HARDINESS

Characteristic features of root system development of monocots and dicots are presented in the article. Analysis of modern scientific sources on root development genetic control is presented; main groups of transcriptional factors regulating root development are characterized. Data on AGL (AGAMOUS-LIKE) MADS box transcription factors regulation of auxin biosynthesis and transport is summarized. Brachypodium is characterized as an appropriate model for cereal root system investigation. The perspective of studying genome-substitution amphidiploid Aurotica for searching candidate genes controlling plant root system development is discussed.

Keywords: root system, transcriptional factors, auxin, *Arabidopsis*, *Brachypodium*, rice.

Матеріал надійшов 12.09.2015

УДК 525.22+577.29

Кирієнко А. В., Михайлик С. Ю., Антонюк М. З.

ПОЛІМОРФІЗМ ЗА ГЕНАМИ *GLU* ТА *GLI* В ІНТРОГРЕСИВНИХ ЛІНІЙ М'ЯКОЇ ПШЕНИЦІ, СТАБІЛЬНИХ ЗА ОЗНАКАМИ МОРФОЛОГІЇ КОЛОСА

*За результатами дослідження компонентів електрофоретичного спектра гліадинів та глютенінів, а також аналізу внутрішньогенних мікросателітних послідовностей генів гліадинів інтрогресивних ліній м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.) з чужинним генетичним матеріалом *Aegilops speltoides* Tausch, *Ae. sharonensis* Eig., *Ae. umbellulata* Zhuk. продемонстровано мінливість за генами *Glu* та *Gli*. Серед досліджуваних ліній частина виявила внутрішньолінійну гетерогенність, яка спостерігалась як на рівні запасних білків, так і на рівні внутрішньогенних мікросателітних послідовностей.*

Ключові слова: інтрогресивні лінії м'якої пшениці, гліадини, глютеніни, мінливість, інтрогресія, мікросателіти.

Вступ

Проламіни – це група запасних білків ендосперму пшениці. Сюди належать мономерні білки гліадини та полімерні глютеніни [1]. Вони становлять близько 80 % від усіх білків

пшениці. Гліадини є запасними білками пшениці, які мають мономерну структуру, їх розділяють на чотири групи залежно від їхньої рухливості в електрофоретичному гелі з низьким показником рН. Так, виділяють α -, β -, γ - і ω -гліадини [2; 3].