

УДК 575:581.144.2:581.133.8:582.683.2

ВЛИЯНИЕ АУКСИН-ИНДУЦИРОВАННЫХ ГЕНОВ НА ВЕТВЛЕНИЕ КОРНЕЙ У *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.

© 2012 г. С. Г. Хаблак, Я. А. Абдуллаева

Луганский национальный аграрный университет

(Луганск, Украина)

Изучены особенности строения корневых систем у растений мутантных линий *Arabidopsis thaliana* с нарушением формирования боковых корней. По характеру влияния на степень разветвления корней мутации, затрагивающие метаболизм или чувствительность к ауксину, разделены на две группы: мутации, уменьшающие порядок ветвления корней и мутации, повышающие степень ветвления корней. В первую группу входят мутации *shy2-2/iaa3*, *iar2-1/iaa28*, *msg1-2/iaa19*, *axr1-3*, *axr4-1*, *axr3-1/iaa17*, *axr2/iaa7*, *tir1-1*, *alf3-1*, *alf4-1*, *aux1-7*, *slr1/iaa14*, *nph4-1/arf7*, *arf19-1*, *gpa1-3*, *big*. Ко второй группе относятся мутации *sur1-1*, *sur-2*, *axr2-1/iaa7*, *agb1-2*. Установлено, что мутации в генах *SLR1/IAA14*, *ALF4*, *ALF3*, *GPA1*, *AXR3/IAA17* приводят к изменению типа корневой системы.

Ключевые слова: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh, корневая система, фитогормоны, ауксин, ген, мутация

Одним из общих биологических свойств корня является ветвление, приводящее к кардинальному увеличению его поглощающей поверхности. В результате ветвления во много раз увеличивается число корней, образуется система корней, или корневая система, что приводит к наиболее полному использованию почвы, занятой растением.

Регуляция ветвления корней является важным адаптивным механизмом, обеспечивающим приспособление растений к среде обитания корней, что позволяет растению реагировать на изменяющиеся условия окружающей среды и выживать в различных экологических нишах. Корневая система растений в естественных сообществах и агроценозах функционирует в условиях неравномерности распределения ионов и воды в почве. Концентрация и распределение питательных элементов в почве влияет на скорость роста и ветвление корней (Robinson, 1996). Пластичность корневой системы позволяет корням использовать содержащиеся в почве элементы минерального пита-

ния с максимальной эффективностью (Jackson et al., 1990).

Фитогормоны являются одним из важных эндогенных факторов, от которых зависит рост растений (Evans, 1984).

В то же время гормональной регуляции роста корней уделяется меньше внимания, чем росту побега.

Имеются сведения об участии гормонов в регуляции ветвления корней (Walch-Liu et al., 2006). Особая роль в этом процессе отводится ауксинам – классу низкомолекулярных соединений преимущественно индольной природы (индоллил-3-уксусная кислота и ее производные), которые участвуют в различных биохимических и физиологических процессах растений, в том числе регулируют корнеобразование (Макарова и др., 1988), рост корней в длину (Pilet et al., 1979) и стимулируют их ветвление (Blakesley et al., 1991).

В последние годы большие успехи были достигнуты в получении и изучении мутантных растений у *A. thaliana* с измененной чувствительностью к ауксину, с нарушенным его транспортом и растений с мутациями, затрагивающими метаболизм ауксина (Hobbie, Estelle, 1994).

Ауксин-нечувствительные мутанты обеспечили прогресс в выделении генов, отвечающих за восприятие и передачу ауксинового сигнала в растениях, и помогли частично расшифровать молекулярные пути, по которым проходит сигнал, вызывая включение или подавление определенных физиологических программ (Mockaitis et al., 2008). Вместе с тем, остаются мало изученными вопросы гормональной регуляции ауксином ветвления корней. Очень слабо исследованы молекулярные механизмы действия ауксина на образование боковых корней и их ветвление.

Отбор мутантов, затрагивающих метаболизм ауксина или чувствительность к ауксину, обычно основан на фенотипических изменениях, вызванных применением ИУК. Эти изменения отражаются на таких процессах, как рост растений, образование и утолщение корней, явления фото- и геотропизма, апикальное доминирование, цветение, созревание плодов, опадение листьев, завязей и плодов. Мутанты с нарушенным синтезом ауксина или измененной чувствительностью к ауксину часто имеют дефекты в образовании и ветвлении боковых корней.

Молекулярно-генетические исследования мутантов с измененным метаболизмом или чувствительностью к ауксину привели к идентификации целого ряда генов у арабидопсиса, прямо или косвенно участвующих в процессе развития боковых корней. Такими генами являются *SUPERROOT1* (*SUR1*), *SUPERROOT1SUR2* (*SUR2*), *IAA-LEUCINE RESISTANT1* (*ILR1*), *AUXIN1* (*AUX1*), *TRANSPORT INHIBITOR RESPONSE1* (*TIR1*), *BINDING* (*BIG*), *AUXIN RESISTANT1* (*AXR1*), *AUXIN RESISTANT4* (*AXR4*), *SHORT HYPOCOTIL2/INDOLE-3-ACETIC ACID3* (*SHY2/IAA3*), *AUXIN RESPONSE FACTOR19* (*ARF19*), *NON-PHOTOTROPHIC HYPOCOTYL4/AUXIN RESPONSE FACTOR7* (*NPH4/ARF7*), *SOLITARY-ROOT1/INDOLE-3-ACETIC ACID14* (*SLR1/IAA14*), *AUXIN RESISTANT2/INDOLE-3-ACETIC ACID7* (*AXR2/IAA7*), *AUXIN RESISTANT3/INDOLE-3-ACETIC ACID17* (*AXR3/IAA17*), *MASSUGU1/INDOLE-3-ACETIC ACID19* (*MSG1/IAA19*), *IAA-ALANINE RESISTANT2/INDOLE-3-ACETIC ACID28* (*IAR2/IAA28*), *ABERRANT LATERAL ROOT FORMATION3* (*ALF3*), *ABERRANT LATERAL ROOT FORMATION4* (*ALF4*), *G PROTEIN ALPHA SUBUNIT1* (*GPA1*), *ARABINOGALACTAN PROTEINI* (*AGP1*)

(<http://www.ihop-net.org>). При этом до сих пор не изучалось влияние рецессивных аллелей этих генов на строение корневой системы, на изменение ее типа, что и послужило поводом для наших исследований.

МЕТОДИКА

Материалом для исследований служили растения *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh экотипа Columbia – Col-O (дикий тип) и мутантных линий *superroot1-1* (*sur1-1*), *superroot-2* (*sur-2*), *auxin resistant1-3* (*axr1-3*), *auxin resistant2-1/indole-3-acetic acid7* (*axr2-1/iaa7*), *auxin resistant3-1/indole-3-acetic acid17* (*axr3-1/iaa17*), *auxin resistant4-1* (*axr4-1*), *transport inhibitor response1* (*tir1-1*), *binding* (*big*), *auxin1-7* (*aux1-7*), *arabinogalactan protein1-2* (*agb1-2*), *g protein alpha subunit1-3* (*gpa1-3*), *auxin response factor19-1* (*arf19-1*), *non-phototrophic hypocotyl4-1/auxin response factor7* (*nph4-1/arf7*), *solitary-root-1/indole-3-acetic acid14* (*slr-1/iaa14*), *massugu1-2/indole-3-acetic acid19* (*msg1-2/iaa19*), *iaa-alanine resistant2-1/indole-3-acetic acid28* (*iar2-1/iaa28*), *short hypocotil2-2/indole-3-acetic acid3* (*shy2-2/iaa3*), *aberrant lateral root formation3-1* (*alf3-1*), *aberrant lateral root formation4-1* (*alf4-1*). Семена мутантных линий были получены из Ноттингемского центра образцов арабидопсиса (Nottingham Arabidopsis Stock Centre, UK).

Растения выращивали в асептической пробирочной культуре на агаризированной питательной среде Кнопа, обогащенной микроэлементами (Рубин и др., 1978). Питательную смесь разливали в пробирки размером 14×120 мм и закрывали их плотными ватными пробками.

Семена готовили к посеву 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 обертывали двумя слоями бумаги. После посева семян пробирки накрывали полиэтиленовой пленкой. Снимали полиэтиленовую пленку при достижении семядольными листьями ее поверхности. Растения культивировали при температуре 18-20°C, освещенность круглосуточная в пределах 4000-7000 лк.

При проведении наблюдений, учетов руководствовались общепринятыми методиками вегетационных и сравнительно-морфологических исследований (Доспехов, 1985). Математическую обработку результатов проводили по методам, описанным Б.А. Доспеховым (1985) и

Г.Ф. Лакиным (1990). При сравнении корневых систем по числу корней и по их длине объем выборки каждой мутантной линии составлял 20 растений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для понимания того, как ауксин-индуцированные гены, принимающие участие в процессе развития боковых корней, влияют на строение корневой системы, нами была подробно изучена морфология корневых систем мутантных линий, несущих мутации по генам *SUR1*, *SUR2*, *AUX1*, *AXR1*, *AXR4*, *TIR1*, *BIG*, *SHY2/IAA3*, *ARF19*, *NPH4/ARF7*, *SLR1/IAA14*, *AXR2/IAA7*, *AXR3/IAA17*, *MSG1/IAA19*, *IAR2/IAA28*, *ALF3*, *ALF4*, *AGP1*, *GPA1*. Анализ полученного материала позволил разделить мутации, затрагивающие метаболизм или чувствительность к ауксину, по характеру влияния на степень разветвления корней на две группы: мутации, уменьшающие порядок ветвления корней, и мутации, повышающие степень ветвления корней (таблица).

К первой группе относятся мутации, которые уменьшают порядок ветвления корней. Это мутации *shy2-2/iaa3*, *iar2-1/iaa28*, *msg1-2/iaa19*, *axr1-3*, *axr4-1*, *axr3-1/iaa17*, *axr2/iaa7*, *tir1-1*, *alf3-1*, *alf4-1*, *aux1-7*, *slr-1/iaa14*, *nph4-1/arf7*, *arf19-1*, *gpa1-3*, *big*. Мутации данной группы по силе действия на корневую систему можно условно разделить на четыре подгруппы. К первой подгруппе относятся мутации, при которых у растений главный корень, как правило, не способен к образованию боковых корней, а гипокотиль – к формированию придаточных корней. В таких случаях в процессе развития растения главный корень не разветвляется на боковые корни первого и последующих порядков ветвления. Одновременно на гипокотиле не образуются придаточные корни.

В течение жизни растения у мутантов общий облик главного корня не претерпевает сильных морфологических изменений и по степени ветвления корней характеризуется простым строением. У таких растений под влиянием мутации формируется только главный корень, который обычно не разветвляется на боковые корни. В этих случаях понятия корень и корневая система совпадают. Такими мутациями являются *slr-1/iaa14*, *alf4-1*, *alf3-1*.

Во вторую подгруппу объединены мутации, приводящие к отсутствию в корневой системе придаточных корней. К ним относится серия мутаций *gpa1-1*, *gpa1-2*, *gpa1-3* и *gpa1-4*

по гену *GPA1*. Мутации по этому гену обуславливают во внутренних тканях гипокотилиа дефекты в заложении зачатков придаточных корней, что вызывает в корневой системе подавление образования придаточных корней. Это является причиной изменения типа корневой системы. В таких случаях у растений образуется стержневая корневая система, у которой сильно развит главный корень, выделяющийся среди разветвленных боковых корней.

К третьей подгруппе относятся мутации, вызывающие недоразвитие в корневой системе главного корня. Сюда относятся мутации *axr3-1/iaa17*, *axr3-3/iaa17* по гену *AXR3/IAA17*. Мутации в данном гене приводят к потере апикальной меристемой способности к активному делению и образованию новых клеток, что обуславливает в корневой системе прекращение роста главного корня. Это ведет к изменению типа корневой системы. В таких случаях у растений под влиянием мутации развивается мочковатая корневая система, которая характеризуется замиранием главного корня и отходящих от него боковых корней, в результате чего на гипокотиле образуются многочисленные придаточные корни.

В четвертую подгруппу входят мутации, обуславливающие в корневой системе уменьшение по сравнению с диким типом количества боковых корней различных порядков ветвления, как главного, так и придаточных корней. Это мутации *shy2-2/iaa3*, *msg1-2/iaa19*, *axr1-3*, *axr4-1*, *tir1-1*, *big*, *aux1-7*, *iar2-1/iaa28*, *nph4-1/arf7*, *arf19-1*. Данные мутации хотя и вызывают нарушения в строении корневой системы, однако не ведут к изменению типа корневой системы у растений *A. thaliana*. Для этих мутантных растений с морфологической точки зрения характерна смешанная корневая система, состоящая из главного, придаточных и боковых корней различных порядков ветвления. Главный корень является осью первого порядка, от которой эндогенно берут начало боковые корни. Это оси второго порядка. Придаточные корни отходят в свою очередь от участка стебля, расположенного между семядолями и собственно главным корнем (гипокотилиа). Возникают они в онтогенезе рано, как и боковые корни, из внутренних тканей.

Ко второй группе относятся мутации, повышающие степень ветвления корней. В этих случаях мутантные растения имеют увеличенное по сравнению с диким типом число порядков ветвления боковых корней, а также количество корней одного порядка ветвления в корне-

Сравнение средних значений признаков корней корневых систем у экотипа Col-0 и мутантных линий с измененным ветвлением корней в фазе бутонизации (на 30 день после прорастания семян)

Обозначение линии	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-O)	1	39,1	29,6	12,5	1,1	7,5	10,3	6,6	42
Мутации, вызывающие уменьшение порядков ветвления корней									
<i>slr-1/iaa14</i>	1	29,0	0	0	0	0	0	0	1
<i>alf4-1</i>	1	30,0	0	0	0	0	0	0	1
<i>alf3-1</i>	1	29,4	0	0	0	0	0	0	1
<i>gpa1-3</i>	1	31,9	16,3	7,4	0	0	0	0	17,3
<i>axr3-1/iaa17</i>	0	0	0	0	16,5	19,7	14,9	5,5	31,4
<i>shy2-2/iaa3</i>	1	29,2	20,1	7,0	1,0	3,8	5,2	2,9	27,3
<i>msg1-2/iaa19</i>	1	29,4	17,4	6,3	1,0	3,9	5,4	3,3	24,8
<i>axr1-3</i>	1	32,4	10,6	5,6	1,0	4,0	5,6	3,2	18,2
<i>axr4-1</i>	1	31,6	12,9	5,6	1,0	3,6	5,3	3,1	20,2
<i>tir1-1</i>	1	31,0	19,0	5,9	1,0	4,0	4,9	3,3	25,9
<i>big</i>	1	29,2	16,4	6,2	1,0	4,1	5,3	3,5	23,7
<i>aux1-7</i>	1	32,0	12,8	5,3	1,0	3,8	5,1	3,0	19,9
<i>iar2-1/iaa28</i>	1	31,1	14,9	5,9	1,0	4,2	5,7	3,4	22,6
<i>nph4-1/arf7</i>	1	31,4	12,3	6,1	1,0	3,2	5,2	3,6	19,5
<i>arf19-1</i>	1	31,6	14,8	7,4	1,0	4,2	4,9	3,2	21,7
Мутации, приводящие к повышению степени ветвления корней									
<i>sur1-1</i>	1	62,1	42,2	23,6	6,5	12,5	16,3	11,5	66,0
<i>sur-2</i>	1	63,2	38,5	21,7	5,6	13,0	14,6	11,7	59,7
<i>axr2-1/iaa7</i>	1	57,3	44,3	22,5	6,4	13,0	15,7	9,7	67,4
<i>agb1-2</i>	1	64,7	45,6	25,4	6,3	14,3	15,7	12,5	68,6
HCP 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.

вой системе. Такими мутациями являются *sur1-1*, *sur-2*, *axr2-1/iaa7*, *agb1-2*. Они не приводят к изменению типа корневой системы. Строение корневой системы у этих мутантных растений такое же, как и у дикого типа. У них выделяется главный корень, на котором формируются боковые корни первого и последующих порядков ветвления. Придаточные корни развиваются в начале организации побега на гипокотиле. Главный корень обладает положительным геотропизмом и растет вертикально вниз. Придаточные корни и боковые корни главного корня развиваются в горизонтальном направлении, образуя разной величины угол с главным корнем.

По характеру выполняемых функций, гены, участвующие в образовании боковых корней на молекулярном уровне, могут быть разделены на четыре группы.

К первой группе относятся гены, участвующие в метаболизме ауксина: *SUPERROOT1*

(*SUR1*), *SUPERROOT2* (*SUR2*). Ген *SUR1*, известный также как *HLS3*, *RTY* или *ALF1*, кодирует фермент С-S-лиазу, катализирующий превращение кислот в ключевых реакциях биосинтеза индольных глюкозинолатов (Boerjan et al., 1995). Продуктом гена *SUR2* является фермент цитохром Р450, CYP83B1 (цитохром Р450-зависимая монооксигеназа), который считается модулятором гомеостаза ауксина (Bak, Fejereisen, 2001).

Ко второй группе относятся гены, регулирующие полярный транспорт ауксина. Такими генами являются *BINDING* (*BIG*), *AUXIN1* (*AUX1*). Ген *BIG* (ранее *TIR3*, *UMB1* и *ASA1*) кодирует белок с большой молекулярной массой 566 кД, состоящий из 5077 аминокислот, который содержит несколько Zn-пальцевых доменов. Белок *BIG* необходим для полярного транспорта ауксина (ПТА) (Gil et al., 2001). Ген *AUX1* контролирует высокогидрофобный полипептид (белок), расположенный на мембранах клеток. Сравнительный анализ этого белка вы-

ВЛИЯНИЕ АУКСИН-ИНДУЦИРОВАННЫХ ГЕНОВ

явил высокий уровень гомологии с транспортным белком пермеазой грибов (Rahman et al., 2001).

К третьей группе относятся гены, ответственные за восприятие и передачу гормонального сигнала. К ним относятся гены *AUXIN RESISTANT1* (*AXR1*), *AUXIN RESISTANT4* (*AXR4*), *TRANSPORT INHIBITOR RESPONSE1* (*TIR1*), *G PROTEIN ALPHA SUBUNIT1* (*GPA1*), *ARABINOGALACTAN PROTEIN1* (*AGP1*). Ген *AXR1* кодирует белок Smt3p, состоящий из 540 аминокислот и имеющий молекулярную массу 60 kD, который обладает убиквитин-активирующей функцией фермента E1. Белок гена *AXR1* необходим для нормального ответа растения на гормон ауксин (Poza et al., 1998). Ген *AXR4* контролирует белок, входящий в состав эндоплазматической сети, который регулирует локализацию белков AUX1 на мембранах клеток. Мутация в гене *AXR4* приводит к ненормальному накоплению белковых продуктов гена *AUX1* в эндоплазматической сети клеток эпидермиса, что вызывает нарушения в передаче гормонального сигнала (Leumarie et al., 1996). Ген *TIR1* кодирует рецептор ауксина, который выступает посредником в регуляции ауксином экспрессии генов в растении. Продуктом гена *TIR1* является белок, содержащий серию, насыщенную лейциновыми повторами (LRR), а также консервативный мотив, названный F-боксом (Gray et al., 1999).

Ген *GPA1* контролирует α -субъединицу гетеротримерных ГТФ-связывающих белков (G-белки), содержащих α (AtGPA1), β (AGB1) и γ (AGG) субъединицы. Продукт гена *GPA1* участвует в передаче фитогормонального сигнала от активированного гормоном рецептора к факторам транскрипции, которые регулируют экспрессию генов в растении (Ullah et al., 2002). Ген *AGP1* кодирует β -субъединицу гетеротримерных ГТФ-связывающих белков. Белок гена *AGP1* выполняет функцию подавления передачи гормонального сигнала к эффекторным белкам, которые инициируют или подавляют транскрипцию определенных генов, что влечет за собой включение или выключение определенных физиологических и генетических программ развития растения (Borner et al., 2002).

К четвертой группе относятся гены раннего (первичного) ответа на ауксин, контролирующие эффекторные белки, которые транскрипционно активируют экспрессию генов в растении (гены позднего, или вторичного, ответа на ауксин). К данной группе относятся гены *ABERRANT LATERAL ROOT FORMATION4*

(*ALF3*), *ABERRANT LATERAL ROOT FORMATION4* (*ALF4*), *SHORT HYPOCOTYL2/INDOLE-3-ACETIC ACID3* (*SHY2/IAA3*), *AUXIN RESPONSE FACTOR19* (*ARF19*), *NON-PHOTOTROPIC HYPOCOTYL4/AUXIN RESPONSE FACTOR7* (*NPH4/ARF7*), *SOLITARY-ROOT1/INDOLE-3-ACETIC ACID14* (*SLR1/IAA14*), *AUXIN RESISTANT2/INDOLE-3-ACETIC ACID7* (*AXR2/IAA7*), *AUXIN RESISTANT3/INDOLE-3-ACETIC ACID17* (*AXR3/IAA17*), *MASSUGU1/INDOLE-3-ACETIC ACID19* (*MSG1/IAA19*), *IAA-ALANINE RESISTANT2/INDOLE-3-ACETIC ACID28* (*IAR2/IAA28*) (Abel et al., 1995; Di Donato et al., 2004; Wilmoth et al., 2005).

Гены *ALF3* и *ALF4* кодируют белки – активаторы транскрипции, расположенные в ядре клеток. Продукты генов *ALF3* и *ALF4* за счет инициирования или подавления транскрипции определенных генов регулируют функционирование клеток перицикла, сохраняя их способность к активному делению, дифференцированию в постоянные ткани, образованию и развитию зачатков боковых и придаточных корней (Di Donato et al., 2004). Гены *NPH4/ARF7*, *ARF19* входят в состав семейства транскрипционных факторов раннего ответа на ауксин *AUXIN RESPONSE FACTOR* (*ARF*). Они кодируют регуляторные белки ARF19, ARF7, соответственно, которые контролируют транскрипцию регулируемых ауксином генов (Wilmoth et al., 2005). Гены *SHY2/IAA3*, *SLR1/IAA14*, *AXR2/IAA7*, *AXR3/IAA17*, *MSG1/IAA19*, *IAR2/IAA28* являются членами семейства ауксин-индуцируемых генов *Aux/IAA* (*auxin/indole-3-acetic acid*) и контролируют транскрипционные факторы (белки) IAA3, IAA14, IAA7, IAA17, IAA19, IAA28, определяющие положительную и отрицательную генетическую регуляцию экспрессии генов позднего ответа на ауксин (Abel et al., 1995).

Таким образом, анализ имеющихся данных о функциях генов, участвующих в процессе образования боковых корней, показал, что указанные выше группы мутаций вызывают у растений самые разнообразные дефекты в молекулярно-генетических механизмах действия ауксина, а именно: нарушения в ферментах, контролирующих метаболизм ауксина (мутации *sur1-1*, *sur-2*); белках-переносчиках, участвующих в полярном транспорте гормона (*big*, *aux1-7*); мембранных рецепторах и вторичных посредниках, воспринимающих и передающих сигнал внутрь клеток (*gpa1-3*, *agb1-2*, *axr4-1*,

tir1-1, axr1-3); транскрипционных факторах, регулирующих экспрессию генов (*alf3-1, alf4-1, shy2-2/iaa3, nph4-1/arf7, arf19-1, slr-1/iaa14, axr2-1/iaa7, axr3-1/iaa17, iar2-1/iaa28, msg1-2/iaa19*). Это влечет за собой нарушения в работе ауксин-регулируемых генов, которые контролируют деление клеток, заложение и развитие зачатков корней в перицикле центрального цилиндра в ответ на гормональный сигнал. В результате этого в корневой системе частично или полностью подавляется образование боковых корней различных порядков ветвления, либо повышается формирование боковых корней первого и последующих порядков ветвления.

Следовательно, любые аспекты развития боковых корней и регуляции их ветвления находятся под генетическим и фитогормональным контролем и осуществляются за счет последовательной инициации программ деления и дифференцирования клеток перицикла в корневые зачатки, которые определяются каскадом включения генов и активности факторов транскрипции в ответ на внешние или внутренние сигналы.

ЛИТЕРАТУРА

- Доспехов Б.А.* Методика полевого опыта. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
- Лакин Г.Ф.* Биометрия. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
- Макарова Р.В., Судейная С.В., Коф Э.М.* Ауксины и цитокинины в ризогенезе гвоздики // Рост и устойчивость растений. – Новосибирск: Наука, – 1988. – С. 65-70.
- Рубин Б.А., Чернавина И.А., Потапов Н.Г. и др.* Большой практикум по физиологии растений – М.: Высш. шк., 1978. – 408 с.
- Abel S., Nguyen D., Theologis A.* The PS-IAA415-like family of early auxin-inducible mRNAs in *Arabidopsis thaliana* // J. Mol. Biol. – 1995. – V. 251, № 2. – P. 533-549.
- Bak S., Feyereisen R.* The involvement of two p450 enzymes, CYP83B1 and CYP83A1, in auxin homeostasis and glucosinolate biosynthesis // Plant Physiol. – 2001. – V. 127, № 1. – P. 108-118.
- Blakesley D., Weston G.D., Hall J.F.* The Role of Endogenous Auxin in Root Initiation // Plant Growth Regul. – 1991. – V. 10, № 1. – P. 341-353.
- Boerjan W., Cervera M.T., Delarue M. et al.* Superroot, a recessive mutation in *Arabidopsis*, confers auxin overproduction // Plant Cell. – 1995. – V. 7, № 9. – P. 1405-419.
- Borner G.H., Sherrier D.J., Stevens T.J. et al.* Prediction of glycosylphosphatidylinositol-anchored proteins in *Arabidopsis*. A genomic analysis // Plant Physiol. – 2002. – V. 129, № 2. – P. 486-499.
- Di Donato R.J., Arbuckle E., Buker S. et al.* *Arabidopsis ALF4* encodes a nuclear-localized protein required for lateral root formation // Plant J. – 2004. – V. 37, №3. – P. 340-353.
- Evans M.L.* Function of Hormones at the Cellular Level of Organization // Encycl. Plant Physiol. – 1984. – V. 10, № 3. – P. 23-79.
- Gil P., Dewey E., Friml J. et al.* BIG: a calossin-like protein required for polar auxin transport in *Arabidopsis* // Genes Dev. – 2001. – V. 15, № 3. – P. 1985-1997.
- Gray W.M., Del Pozo J.C., Walker L. et al.* Identification of an SCF ubiquitin-ligase complex required for auxin response in *Arabidopsis thaliana* // Genes Dev. – 1999. – V. 13, № 3. – P.1678-1691.
- Hobbie L., Estelle M.* Genetic approaches to auxin action // Plant Cell Environ. – 1994. – V. 17, № 6. – P. 525-540.
- Information Hyperlinked over Proteins* [Electronic resource]. – Access mode: <http://www.ihop-net.org>.
- Jackson R.B., Manwaring J.H., Caldwell M.M.* Rapid Physiological Adjustment of Roots to Localized Soil Enrichment // Nature. – 1990. – V. 344, № 4. – P. 58-60.
- Leymarie J., Damerval C., Marcotte L. et al.* Two-dimensional protein patterns of *Arabidopsis* wild-type and auxin insensitive mutants, *axr1, axr2*, reveal interactions between drought and hormonal responses // Plant Cell Physiol. – 1996. – V. 37, № 7. – P. 966-975.
- Mockaitis K., Estelle M.* Auxin receptors and plant development: a new signaling paradigm // Annu. Rev. Cell. Dev. Biol. – 2008. – V. 24, № 3. – P. 55-80.
- Pilet P.E., Elliot M C., Moloney M.M.* Endogenous and Exogenous Auxin in the Control of Root Growth // Planta. – 1979. – V. 146, № 3. – P. 405-408.
- Pozo J.C., Timpte C., Tan S. et al.* The ubiquitin-related protein RUB1 and auxin response in *Arabidopsis* // Science. – 1998. – V. 280, № 3. – P. 1760-1763.
- Rahman A., Ahamed A., Amakawa T. et al.* Chromosaponin I specifically interacts with AUX1 protein in regulating the gravitropic response of *Arabidopsis* roots // Plant Physiol. – 2001. – V. 125, № 2. – P. 990-1000.
- Robinson D.* Resource capture by localized root proliferation: why do plants bother? // Ann. Bot. – 1996. – V. 77, № 2. – P. 179-185.

ВЛИЯНИЕ АУКСИН-ИНДУЦИРОВАННЫХ ГЕНОВ

Ullah H., Chen J.G., Wang S. et al. Role of a heterotrimeric G protein in regulation of *Arabidopsis* seed germination // Plant Physiol. – 2002. – V. 129, № 2. – P. 897-907.

Wilmoth J. C., Wang S., Tiwari S.B. et al. *NPH4/ARF7* and *ARF19* promote leaf expansion and auxin-induced lateral root formation // Plant J. – 2005. – V. 43, № 1. – P. 118-130.

Walch-Liu P., Ivanov I.I., Filleur S. et al. Nitrogen regulation of root branching // Ann. Bot. – 2006. – V. 97, № 2. – P. 875-881.

Поступила в редакцию
29.12.2011 г.

IMPACT OF AUXIN-INDUCED GENES ON ROOTS BRANCHING AT *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.

S. G. Hablak, J. A. Abdullaeva

Lugansk National Agrarian University
(Lugansk, Ukraine)

The features of root systems structure in plants of mutant lines of *Arabidopsis thaliana* with broken forming of lateral roots. By the nature of the influence on the degree of roots branching, the mutations affecting metabolism or sensitivity to auxin are divided into two groups: the mutations that reduce branching order of the roots, and the mutations that increase the degree of branching of roots. The first group includes mutations *shy2-2/iaa3*, *iar2-1/iaa28*, *msg1-2/iaa19*, *axr1-3*, *axr4-1*, *axr3-1/iaa17*, *axr2/iaa7*, *tir1-1*, *alf3-1*, *alf4-1*, *aux1-7*, *slr-1/iaa14*, *nph4-1/arf7*, *arf19-1*, *gpa1-3*, *big*. The second group includes the mutations *sur1-1*, *sur-2*, *axr2-1/iaa7*, *agb1-2*. It is found that mutations in the genes *SLR1/IAA14*, *ALF4*, *ALF3*, *GPA1*, *AXR3/IAA17* cause a change of root system type.

Key words: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh, root system, plant hormones, auxin, gene, mutation

ВПЛИВ АУКСИН-ІНДУКОВАНИХ ГЕНІВ НА ГАЛУЖЕННЯ КОРЕНІВ У *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.

С. Г. Хаблак, Я. А. Абдуллаєва

Луганський національний аграрний університет
(Луганськ, Україна)

Вивчено особливості будови кореневих систем у рослин мутантних ліній *Arabidopsis thaliana* з порушенням формування бічного кореня. За характером впливу на ступінь розгалуження коренів мутації, що впливають на метаболізм або чутливість до ауксину, розділено на дві групи: мутації, що зменшують порядок розгалуження коренів, і мутації, що підвищують ступінь розгалуження коренів. У першу групу входять мутації *shy2-2/iaa3*, *iar2-1/iaa28*, *msg1-2/iaa19*, *axr1-3*, *axr4-1*, *axr3-1/iaa17*, *axr2/iaa7*, *tir1-1*, *alf3-1*, *alf4-1*, *aux1-7*, *slr-1/iaa14*, *nph4-1/arf7*, *arf19-1*, *gpa1-3*, *big*. До другої групи належать мутації *sur1-1*, *sur-2*, *axr2-1/iaa7*, *agb1-2*. Встановлено, що мутації в генах *SLR1/IAA14*, *ALF4*, *ALF3*, *GPA1*, *AXR3/IAA17* призводять до зміни типу кореневої системи.

Ключові слова: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh, коренева система, фітогормони, ауксин, ген, мутація