

8. Vasil'yeva T.V. Roslini sredzemnomors'kogo pohodzhennja v urbanoflori m. Odesi / T.V. Vasil'yeva, S.G. Kovalenko, V.V. Nemercalov // Visnik ONU. Biologija. – 2016. – T. 21, Vip. 1(38). – S. 33–42. DOI 10.18524/2077-1746.2016.1(38).68009.
9. Vasil'eva-Nemercalova T.V. Sinantropnaja flora priportovyh gorodov Severo-Zapadnogo Prichernomor'ja i puti ee razvitija: diss.... kand. biol. nauk : spec. 03.00.01 « Botanika» / T.V. Vasil'eva-Nemercalova. – Odessa, 1996. – 270 s.
10. Opredelitel' vysshih rastenij Ukrainy / [Dobrochaeva D.N., Kohno M.A., Prokudin Ju.N. i dr.]. – K. : Fitosociocentr, 1999. – 548 s.
11. Mosyakin S.L. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist / S.L. Mosyakin, M. M. Fedoronchuk; ed. S.L. Mosyakin. – Kiev, 1999. – 345 p.
12. Raunkiær Ch. Types biologiques pour la géographie botanique / Raunkiær Ch. // Forhandling Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs. – 1905. – T. 5. – P. 347–437.
13. Serebrjakov I.G. Zhiznennye formy vysshih rastenij i ih izuchenie / I.G. Serebrjakov // Polevaja geobotanika. – M.-L. : Nauka, 1964. – T. 3. – S. 146–205.
14. Serebrjakov I.G. Jekologicheskaja morfologija rastenij / I.G. Serebrjakov. – M. : Nauka, 1962. – 378 s.
15. Goryshina T.K. Rastenie v gorode / T.K. Goryshina. – L. : Izd. Len. un-ta, 1991. – 152 s.
16. Goryshina T.K. Jekologija rastenij / T.K. Goryshina. – M. : Vyssh. shkola, 1979. – 368 s.
17. Lapytev O.O. Ekologija roslin z osnovami biocenologiyi / O.O. Lapytev. – K. : Fitosociocentr, 2001. – 144 s.
18. Ekoflora Ukrayini / [Diduh Ja.P., Pljuta P.G., Protopopova V.V. ta in.]; vidpov. red. Ja.P. Diduh. – K. : Fitosociocentr, 2000. – T.1. – 284 s.
19. Vul'f E.V. Mirovyje resursy poleznyh rastenij. Spravochnik / E.V. Vul'f, O.F. Maleeva. – L. : Nauka, 1969. – 564 s.
20. Minarchenko V.M. Likars'ki sudinni roslini Ukrayini (medichne ta resursne znachennja) / V. M. Minarchenko. – K. : Fitosociocentr, 2005. – 324 s.
21. Nemercalov V.V. Konspekt dendroflori Odesi / V.V. Nemercalov. – Odesa : Al'jans-Jug, 2007. – 95 s.
22. Protopopova V. V. Fitoinvaziyi v Ukrayini jak zagroza bioriznomanittju: suchasnij stan i zavdannja na majbutnye / V.V. Protopopova, S.L. Mosjakin, M.V. Shevera. – K. : Institut botaniki im. M. G. Holodnogo NAN Ukrayini, 2002. – 32 s.
23. Tahtadzhjan A.L. Floristicheskie oblasti zemnogo shara / A.L. Tahtadzhjan. – L. : Nauka, 1987. – 240 s.
24. Tolmachev A.I. Vvedenie v geografiju rastenij / A.I. Tolmachev. – L. : Izd. LGU, 1977. – 240 s.

УДК 575:581.144.2:581.133.8:582.683.2

## **ОСОБЛИВОСТІ МОРФОЛОГІЇ КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) НЕУНН. І МУТАНТНИХ ЛІНІЙ, ЯКІ ВПЛИВАЮТЬ НА БУДОВУ КОРЕНІВ**

Хаблак С. Г.

*Агропромхолдинг «Кернел»*

*17600, Україна, Чернігівська область, Варвинський район, смт. Варва, вул. Комарова, 59*

serhab211981@yandex.ua

Досліджено будову кореневої системи д рослин *Arabidopsis thaliana* екотипів Columbia (Col-0), Landsberg (La-0) і мутантних ліній *scarecrow-1* (*scr-1*), *g protein alpha subunit 1-3* (*gpa1-3*). Встановлено, що в рослин арабідопсиса дикого типу утворюється змішана коренева система, що об'єднує в собі систему головного кореня і систему додаткових коренів. У рослин лінії *gpa1-3* формується стрижнева коренева система, у якій сильно розвинений головний корінь, що виділяється серед розгалужених бічних коренів. Ця коренева система характерна для основної маси дводольних рослин. У рослин лінії *scr-1* розвивається мичкувата коренева система, яка не має яскраво вираженого головного кореня і складається переважно з великої кількості додаткових коренів. Такий тип кореневої системи притаманний більшості однодольних рослин.

*Ключові слова: Arabidopsis thaliana, дикий тип, мутантна лінія, коренева система.*

Хаблак С.Г. ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH. И МУТАНТНЫХ ЛИНИЙ, ВЛИЯЮЩИХ НА СТРОЕНИЕ КОРНЯ / Агропромхолдинг «Кернел»; 17600, Украина, Черниговская область, Варвинский район, пгт. Варва, ул. Комарова, 59

Исследовано строение корневой системы у растений *Arabidopsis thaliana* экотипов Columbia (Col-0), Landsberg (La-0) и мутантных линий *scarecrow-1 (scr-1)*, *g protein alpha subunit 1-3 (gpa1-3)*. Установлено, что у растений арабидопсиса дикого типа образуется смешанная корневая система, объединяющая в себе систему главного корня и систему дополнительных корней. У растений линии *gpa1-3* формируется стержневая корневая система, в которой сильно развит главный корень, выделяющийся среди разветвленных боковых корней. Эта корневая система характерна для основной массы двудольных растений. У растений линии *scr-1* развивается мочковатая корневая система, которая не имеет ярко выраженного главного корня и состоит преимущественно из большого количества дополнительных корней. Такой тип корневой системы присущ большинству однодольных растений.

*Ключевые слова:* *Arabidopsis thaliana*, дикий тип, мутантная линия, корневая система.

Hablak S.G. MORPHOLOGY OF THE ROOT SYSTEM *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH. AND MUTANT STRAINS THAT AFFECT THE STRUCTURE OF THE ROOT / Agricultural company «Kernel»; 17600, Ukraine, Chernihiv region, Varvinsky district, Varva, Komarova str., 59

*A. thaliana* is a small annual dicotyledonous flowering plant from cruciferous family, which is now widely used as a model object for studying genetics of plants. In *A. thaliana* using the method of vacuum infiltration ecotype Columbia plants in the presence of *Agrobacterium tumefaciens*, containing vector pROK2, received mutation *g protein alpha subunit 1-3 (gpa1-3)* for gene *G PROTEIN ALPHA SUBUNIT 1 (GPA1)* with disabilities in root development, maintenance of NASC at number N6533. In plants *A. thaliana* ecotype Columbia also received mutation *scarecrow-1 (scr-1)* gene for *SCARECROW1 (SCR1)* with impaired morphogenesis root. She was given a NASC number N8539. The aim of this work was to study the structure of the root system of the plants *Arabidopsis* Columbia and Landsberg race and mutant strains *gpa1-3* and *scr-1*. Plants were grown in the laboratory in aseptic probirochnyy culture on agar medium Knop enriched with micronutrients. The study of the structure of the root system of the plants of the mutant lines *gpa1-3* found that lack of hipokotyli additional root formation due to disturbances in initiating laying of germs in pericycle central cylinder is causing changes in the type of root system. As a result, the mutant gene *gpa1-3* leads to the formation of rod plant root system represented a major root with lateral roots of the first and subsequent orders of branching.

The study of the morphology of the root system of plants mutant strains *scr-1* showed that stopping the growth of the main root apical meristem due to loss of capacity for active separation and formation of new cells also leads to a change in the type of root system. In consequence recessive mutant allele *scr-1* causes the development of plant fibrous root system, where the bulk of the roots is additional roots.

Usually most taxonomists department of angiosperms are divided into two classes: monocots and bipartite. The evolution of these classes took place in different ways and they divorced so far as monocots plants do not hybridize with dicotyledonous.

One of the characteristic differences between these classes is a different type of root system. For flowering plants are usually characterized pivotal and mixed root systems, and for monocots - fibrous root system.

Elucidation of the principles underlying the formation of different types of root systems of plants in these classes is the most difficult and yet poorly understood problem genetics of plants. In the morphogenesis of the root system, the processes of laying, growth and development of cells, tissues and organs. They are genetically programmed and coordinated with each other.

The influence of recessive gene alleles *SCR1* and *GPA1* on the structure of the root system has allowed us to identify the main features of the genetic control of plant forming fibrous root systems and rod. The results indicate that the formation of the root system of the plants depends on the genes that control the activity of not only the root apical meristem, but also cell function pericycle. Along with the apical meristem root central cylinder pericycle a central role in morphogenesis formation of the root system of plants, which is one of the main dominant centers that regulate their morphological and genetic processes.

*Key words:* *Arabidopsis thaliana*, wild type, mutant strains, root system.

## ВСТУП

*A. thaliana* – це маленька однорічна дводольна квіткова рослина з родини хрестоцвітих, яка нині широко використовується як модельний об'єкт для вивчення генетики розвитку рослин [1].

У межах великого видового ареалу арабідопсиса розселена велика кількість рас, що розрізняються за морфофізіологічними показникам: озимі та ярі, ранні та пізні, з наявністю або відсутністю періоду глибокого спокою в насіння і т. д. [2]. Зараз світова колекція *A. thaliana* містить близько 750 різних екотипів з усього світу.

У світових центрах генетичних ресурсів арабідопсиса є багато рас, названих зазвичай за населеними пунктами, поблизу яких у природних умовах було спочатку зібране насіння. Дві з таких рас – Landsberg з Німеччини і Columbia із США, які скорочено позначають відповідно як La-0 і Col-0 [3].

Нині раса Col-0 завдяки секвенуванню у 2000 році її геному стала популярним об'єктом для генетичних, молекулярно-біологічних та інших досліджень. Зокрема, вона також активно використовується в дослідженнях з індукованого мутагенезу [4, 5]. На генетичній основі раси Col-0 вже отримано велику кількість мутацій і мутантних ліній, у тому числі і з зміненою будовою кореневої системи.

Зовні надземні частини рослин рас Col-0 і La-0 принципово не відрізняються між собою. Однак порівняно з La-0 раса Col-0 характеризується більш тривалим періодом розвитку близько 3,5 місяців, більш потужним габітусом, а також вищою врожайністю [1]. За літературними даними для рослин *A. thaliana* характерна стрижнева коренева система, яка досягає глибини до 40 см [6].

У *A. thaliana* з використанням методу вакуумної інфільтрації рослин екотипу Columbia в присутності *Agrobacterium tumefaciens*, що містять вектор pROK2, була отримана мутація *g protein alpha subunit 1-3 (gpa1-3)* за геном *G PROTEIN ALPHA SUBUNIT 1 (GPA1)* з порушеннями в розвитку кореневої системи, підтримуючу у NASC під номером N6533 [7].

Ген *GPA1* бере участь у функціонуванні передачі фітогормональних сигналів у двокомпонентних хемосигнальних системах рослин і кодує альфа-субодиницю гетеротривимірних ГТФ-зв'язувальних білків (G-білки), які складаються з трьох лабільних асоційованих субодиниць: однієї G $\alpha$ -, однієї G $\beta$ - і двох G $\gamma$ -субодиниць [8].

Мутація *gpa1-3* викликає в рослин на клітинному рівні втрату функцій альфа-субодиниці гетеротримерних ГТФ-зв'язувальних білків, які здійснюють передачу сигналу з активованого гормоном рецептора до ефекторних білків, генераторів вторинних посередників, або до іонних каналів. У результаті не проходить фітогормональний сигнал всередину клітин до генів-мішеней, що приводить до зниження чутливості клітин до ауксину, блокування експресії генів, які активуються через залежні від нього сигнальні каскади, і порушення запуску і регуляції фізіологічних, морфогенетичних програм розвитку [9]. Це є причиною появи в мутантних рослин *gpa1-3* низки порушень, таких як ослаблення поділу клітин, інгібування відкриття прорихів, зниження апікального домінування, розвитку круглого листя, утворення тупих стручків, формування короткого гіпокотила, а також зменшення кількості бічних коренів, що призводить власне до зниження маси кореневої системи [10].

У рослин *A. thaliana* екотипу Columbia також була отримана мутація *scarecrow-1 (scr-1)* за геном *SCARECROW1 (SCR1)* з порушенням морфогенезом кореня. Їй в NASC присвоїли номер N8539. Мутація *scr-1* за геном *SCR1* викликає в рослин в зоні поділу головного кореня дезорганізацію спочиваючого центра і втрату меристематичної активності ініціальних клітин. Це призводить до виснаження проліферуючих клітин в апікальній меристемі кореня і, як наслідок, до припинення росту кореневої системи [11]. Мутація *scr-1* гена *SCR1* також впливає на розвиток в корені шару клітин кори, порушуючи її радіальну будову. Вона призводить до втрати в корені шару клітин кори між епідермісом і перициклом, яка в нормі в рослин складається з таких трьох частин, як екзодерма, мезодерма й ендодерма [12].

Ген *SCR1* кодує транскрипційний фактор, що належить до GRAS родини генів, який тісно пов'язаний із транскрипційним фактором гена *SHR1*, оскільки білок SHR необхідний для активації в корі ендодерми експресії гена *SCR1* [13].

Метою цієї роботи було вивчення будови кореневої системи в рослин арабідопсиса раси Columbia і Landsberg та мутантних ліній *gpa1-3* і *scr-1*.

### МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Матеріалом для досліджень служили рослини *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. екотипів (рас) Columbia (Col-0), Landsberg (La-0) і мутантних ліній *scarecrow-1* (*scr-1*), *g protein alpha subunit 1-3* (*gpa1-3*). Насіння мутантних ліній було отримано з Ноттінгемського центру зразків арабідопсиса (Nottingham Arabidopsis Stock Centre (NASC), UK).

Рослини вирощували в лабораторії в асептичній пробірковій культурі на агаризованому живильному середовищі Кнопа, збагаченому мікроелементами [14]. Пробірки для запобігання від нагрівання та попадання світла на коріння рослин обгортали двома шарами паперу. Після посадки пробірки накривали поліетиленовою плівкою. Знімали поліетиленову плівку при досягненні сім'ядольними листями її поверхні. Щоб уникнути висихання агаризованої живильної суміші і підвищення в ній концентрації солей, проводили зволоження дистильованою водою її поверхні.

Насіння до посіву готували шляхом яровизації протягом 5 діб при температурі 4-6°C і подальшого однодобового пророщування при кімнатній температурі. Рослини культивували при температурі 18-20°C, освітленість цілодобова в межах 4000-7000 лк.

У міру зростання і розвитку рослин проводили фенологічні спостереження. Спостереження за ростовими процесами і фенологічним станом рослин проводили: у проростків протягом перших 6-8 днів їх розвитку кожні 1-2 дні, у рослин під час 1, 4 пари справжніх листків (у фазі розетки) – через 2-3 дні, у наступні періоди – через кожні 5-8 днів.

Облік кількості коренів і їх довжини в корневих системах у рослин екотипів Col-0, La-0 і досліджуваних мутантних ліній проводили у фазі бутонізації. Довжину коренів вимірювали за допомогою електронного штангенциркуля типу ШЦЦ-1. Розмежування додаткового коріння від бічних коренів головного кореня проводили за характером епідермісу (з продихами на гіпокотилі і без продихів на головному корені). Математичну обробку результатів досліджень проводили за Г.Ф. Лакіним [15], а також за В. Боровіковим [16] з використанням комп'ютерної програми «Statistica».

### РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Коріння дуже різноманітне за походженням, способом галуження, морфологією і відношенням до субстрату (середовища проживання). Звідси і різні підходи до класифікації коренів. Найчастіше їх класифікують у трьох аспектах: генетичному (за походженням), морфологічному (за формою і характером галуження) і екологічному (за відношенням до субстрату) [17]. Із перших двох позицій ми і будемо розглядати коріння *A. thaliana* та їхні системи.

У рослин арабідопсиса рас Col-0 і La-0 залежно від походження ми розрізнили три групи коренів: основний (головний), бічні і додаткові. Головний корінь розвивається із зародкового корінця насіння. Додаткові, або адвентивні, корені утворюються на початку стебла на гіпокотилі, вище кореневої шийки. Бічні корені виникають від головного і додаткового коріння. Головний корінь, бічні й додаткові корені в рас Columbia і Landsberg в сукупності утворюють кореневу систему рослини.

Головний корінь у рослин Col-0 і La-0, як правило, відрізняється від бічних коренів товщиною, довжиною, центральним місцем розташування, вертикальним напрямком росту. Він є головною віссю, що з'єднує бічні корені з надземною частиною рослини. У процесі росту рослини головний корінь розгалужується на бічні корені (осі) першого порядку, які своєю чергою дають початок бічним кореням другого порядку і т.д.

Додаткове коріння в Col-0 і La-0 у процесі розвитку також може гілкуватися і складається з додаткових і бічних коренів різних порядків. У процесі росту в цих коренях формується чітко відокремлений додатковий корінь, який помітно перевищує за довжиною і товщиною бічні корені.

За визначенням коренева система – це сукупність коренів однієї рослини, загальна форма і характер якої визначаються співвідношенням росту головного, бічних і додаткових коренів [18]. За формою і характером галуження коренів розрізняють три типи корневих систем: стрижневу, мичкувату і змішану [19].

Стрижнева коренева система характеризується хорошим розвитком головного кореня, від якого відходять безліч бічних коренів. Мичкувата коренева система має недорозвинений головний корінь. Основну масу коренів складає додаткове коріння. Змішана коренева система поєднує обидва типи коренів [17].

У нашому випадку в рослин рас Col-0 і La-0 утворюється коренева система змішаного типу, у якій із зародкового корінця розвивається потужний головний корінь, а на початку стебла на гіпокотилі формується додаткове коріння. Від головного і додаткового коріння відходять відповідно бічні корені, що становлять осі другого, третього, а іноді і більш високих порядків.

Межа між гіпокотилем і головним коренем (коренева шийка) часто буває важко помітна, і лише характер епідермісу (з продихами на гіпокотилі і без продихів на головному корені) служить цілям маркування додаткового коріння і дає можливість чітко відмежувати додаткове коріння від бічних коренів головного кореня. Очевидно, що ці труднощі в розмежуванні додаткового коріння від інших коренів кореневої системи і послужили причиною помилкового уявлення про те, що в рослин арабідопсиса формується стрижнева коренева система.

Проведені дослідження будови кореневої системи в лінії *gpa1-3* показали, що вона багато в чому абсолютно інша, ніж у арабідопсиса, оскільки на відміну від дикого типу Col-0 у рослин мутантної лінії *gpa1-3* на гіпокотилі не розвивається додаткове коріння (табл. 1). Це пов'язано з особливістю мутації *gpa1-3*, а саме: викликати дефекти в індукції закладення зачатків додаткових коренів.

Як відомо, у рослин дикого типу *A. thaliana* додаткові корені мають ендогенне походження, тобто закладаються у внутрішніх тканинах гіпокотилля проростка з клітин періциклу безпосередньо біля провідної тканини. Вони виникають в зачатках, що перебувають у стані спокою до стимулювання їх росту [20]. Однак у результаті мутації *gpa1-3* за геном *GPA1* у внутрішніх тканинах стебла проростка не відбувається закладення корневих зачатків додаткових коренів, що своєю чергою веде до відсутності на підсім'ядольному коліні додаткових коренів. Це є причиною зміни в рослин мутантної лінії *gpa1-3* типу кореневої системи.

При детальному розгляді морфології кореневої системи в рослин лінії *gpa1-3* залежно від походження ми розрізнили головний і бічні корені. Додаткові корені, які повинні виникати на ділянці стебла, розташованого між сім'ядольним вузлом стебла і власне головним коренем, вище кореневої шийки, серед коренів не були виявлені.

Таблиця 1 – Порівняння середніх значень ознак коренів кореневих систем у екоотипу Col-0 і мутантної лінії *gpa1-3* у фазу бутонізації (на 30 день після проростання насіння)

Позначення лінії і назва статистики	Назва коренів								Всього коренів
	Головний корінь		Бічні корені головного кореня		Додаткове коріння		Бічні корені додаткового коріння		
	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>gpa1-3</i>	1	31,9	16,3	7,4	0	0	0	0	17,3
t-критерій Стьюдента	1,7	10,9***	9,6***	4,7**	5,8**	8,8***	6,1***	6,5**	14,9***

Примітка: ЧК – число коренів, ДК – довжина коренів; достовірно при парному порівнянні ознак з контролем (\*\* – відмінності високо значимі  $0,001 < p < 0,01$ , \*\*\* – відмінності максимально значимі  $p < 0,001$ ).

Головний корінь утворюється з зародкового кореня насінини. Він є продовженням основного стебла, від якого відокремлюється кореневою шийкою. Від головного кореня відходять бічні корені першого і наступних порядків галуження. Порівняно з бічними коренями головний корінь більш товстий і більш глибоко проникає в субстрат.

Вочевидь, що в рослин мутантної лінії *gpa1-3* коренева система стрижнева. Зазвичай, кореневу систему у рослин відносять до стрижневої, якщо головний корінь помітно перевищує за довжиною і товщиною бічні корені [21]. У нашому випадку в кореневій системі рослин мутантної лінії *gpa1-3* виділяється власне головний корінь, на якому формуються бічні корені першого порядку галуження. Він характеризується гарним ростом і різко відрізняється від бічних коренів за товщиною і довжиною, яких утворюється у 2 рази менше, ніж у дикого типу. На бічних коренях першого порядку галуження розвиваються бічні корені другого порядку галуження. Зважаючи на це, утворюються бічні розгалуження, які мають неоднаковий характер галуження, темпи росту коренів вглибину і в горизонтальному напрямку, а також мають різне розташування на головному корені.

Отже, у межах зовнішньої будови в рослин мутантної лінії *gpa1-3* формується стрижнева коренева система, що має явно виражений головний корінь, який довший і товщий за бічні корені. Ця коренева система характерна для основної маси дводольних рослин.

Поведені дослідження з рослинами іншої мутантної лінії *scr-1* показали, що будова кореневої системи в неї зовні принципово відрізняється від екоотипу Columbia. При морфобіологічному аналізі кореневої системи в рослин лінії *scr-1* відповідно до походження ми розрізнили дві групи коренів: додаткові й бічні. Головний корінь, який повинен утворювати основний стрижень кореневої системи, серед додаткових і бічних коренів, не був помічений.

Додаткові корені розвиваються на гіпокотилі. Вони майже однакові за довжиною, і ростуть пучком. Від додаткових коренів відходять бічні корені, від великих бічних коренів – більш дрібні. Отже, у рослин лінії *scr-1* утворюється більш чи менш густа мережа численних додаткових і бічних коренів, що формує кореневу систему рослини.

Вочевидь, що в рослин мутантної лінії *scr-1* коренева система мичкувата. Однак такий тип кореневої системи характерний, головним чином, для більшості однодольних рослин,

наприклад для злаків, осок, лілійних та багатьох інших, а не для дводольних рослин, до яких відноситься вид *A. thaliana*, за винятком деяких представників (жовтець, подорожник). Дійсно, в нашому випадку в рослин лінії N8539 формується мичкувата коренева система, у якій головний корінь чітко не виявлений, а є додаткові й бічні корені.

Порівняння корневих систем за кількістю коренів і за їх довжиною в екоотипу Col-0 та мутантної лінії *scr-1* у фазу цвітіння показало, що в складі кореневої системи у Col-0 за довжиною коренів переважає головний корінь і займає 51,4% (57,7 з 112,3 мм) всіх коренів, а за числом коренів домінують бічні корені 2-го порядку галузнення головного кореня, які мають 38,6% (41,7 з 108,1 шт) (табл. 2). У складі кореневої системи мутантної лінії N8539 переважає додаткове коріння: за кількістю коренів воно займає 48,9% (17,5 з 35,8 шт) всіх коренів, а за довжиною – 65,2% (22,3 з 34,2 мм). Загалом, мутантна лінія *scr-1* характеризуються меншою приблизно в три рази кількістю коренів у порівнянні з вихідним екоотипом Col-0.

Таблиця 2 – Порівняння середніх значень ознак корневих систем в екоотипу Col-0 (дикий тип) і мутантної лінії *scr-1* у фазу цвітіння

Лінія	Показники	Коріння								Всього коренів
		Головний корінь	Бічні корені головного кореня			Додаткове коріння	Бічні корені додаткових коренів			
			1-го порядку галузнення	2-го порядку галузнення	3-го порядку галузнення		1-го порядку галузнення	2-го порядку галузнення	3-го порядку галузнення	
Col-0	число коренів, шт	1,0	21,1	41,7	9,0	2,0	10,1	16,8	6,4	108,1
	довжина коренів, мм	57,7	17,8	6,1	3,7	12,4	6,6	5,1	2,9	112,3
N8539	число коренів, шт	0	0	0	0	17,5	11,6	6,7	0	35,8
	довжина коренів, мм	0	0	0	0	22,3	7,6	4,3	0	34,2
НІР <sub>05</sub> *, шт/мм		$\frac{-}{2,0}$	$\frac{1,1}{2,4}$	$\frac{2,0}{0,3}$	$\frac{1,6}{0,3}$	$\frac{1,7}{2,2}$	$\frac{1,8}{1,1}$	$\frac{3,8}{1,0}$	$\frac{1,7}{0,5}$	$\frac{8,9}{5,1}$

Примітка: \* – у чисельнику для числа коренів, в знаменнику для довжини коренів.

Отже, у рослин лінії N8539 утворюється мичкувата коренева система, яка характеризується завмиранням головного кореня і розвитком численних додаткових коренів. Цей тип кореневої системи характерний для більшості представників однодольних рослин.

Надалі планується вивчення полімерної взаємодії генів *SHY2* і *MSG1*, *NPH4* і *IAR2* при успадкуванні ознак кореневої системи *Arabidopsis thaliana*.

## ВИСНОВКИ

Загалом, за результатами дослідження будови кореневої системи в рослин мутантної лінії *gpa1-3* встановлено, що відсутність на гіпокотилі додаткових коренів внаслідок утворення порушень в ініціюванні закладення їх зачатків у перициклі центрального циліндра є причиною зміни типу кореневої системи. У результаті цього мутантний ген *gpa1-3* веде до утворення в рослин стрижневої кореневої системи, яка представлена головним коренем з бічними коренями першого і наступних порядків галуження.

Вивчення морфології кореневої системи в рослин мутантних ліній *scr-1* показало, що припинення росту головного кореня внаслідок втрати апікальною меристемою здібності до активного поділу і утворення нових клітин веде також до зміни типу кореневої системи. Унаслідок цього рецесивний мутантний алель *scr-1* зумовлює розвиток у рослин мичкуватої кореневої системи, у якій основну масу коренів складає додаткове коріння.

Зазвичай більшість систематиків відділ покритонасінних поділяють на два класи: Дводольні та Однодольні. Еволюція цих класів відбувалася різними шляхами і розвела їх настільки далеко, що однодольні рослини не зустрічаються з дводольними [21].

Однією з характерних відмінностей цих класів є різний тип кореневої системи. Для дводольних рослин характерні зазвичай стрижневі й змішані кореневі системи, а для однодольних – мичкуваті кореневі системи.

З'ясування принципів, що лежать в основі утворення різних типів корневих систем у цих класів рослин, є найбільш важкою і ще мало вивченою проблемою генетики розвитку рослин. У морфогенезі кореневої системи відбуваються процеси закладення, росту й розвитку клітин, тканин і органів. Вони генетично запрограмовані й скоординовані між собою.

Дослідження впливу рецесивних алелів генів *SCR1* і *GPA1* на будову кореневої системи дозволило нам виявити основні особливості генетичного контролю формування в рослин мичкуватої та стрижневої корневих систем. Отримані результати свідчать про те, що утворення кореневої системи в рослин залежить від генів, що контролюють активність не тільки апікальної меристеми кореня, але й функціонування клітин перициклу. Одночасно з верхівковою меристемою кореня перициклу центрального циліндра належить центральна роль у морфогенезі формування кореневої системи рослин, який є одним із головних домінуючих центрів, що регулює їхні морфологічні та генетичні процеси.

## ЛІТЕРАТУРА

1. *Arabidopsis thaliana* – модельный объект генетики растений / [Ежова Г. А., Лебедева О.В., Огаркова О.А. и др.]. – М. : МАКС Пресс, 2003. – 220 с.
2. Иванов В.И. Радиобиология и генетика арабидопсиса / В.И. Иванов // Проблемы космической биологии. – 1974. – Т. 27. – С. 5–58.
3. List S. The Nottingham Arabidopsis Stock Centre / S. List. – Nottingham : The University of Nottingham, 1994. – 147 p.
4. 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.
5. Scholl R. Seed and molecular resources for *Arabidopsis* / R. Scholl, S. May, D. Ware // Plant Physiol. – 2000. – Vol. 124. – P. 1477–1488.



6. Рандушка Д. Цветковый атлас растений / Д. Рандушка, Л. Шомшак, И. Габерова ; пер. с чешского И. Дзюбы. – Братислава. : Обзор, 1990. – 416 с.
7. Ma H. Molecular cloning and characterization of *GPA1*, a G protein alpha subunit gene from *Arabidopsis thaliana* / H. Ma, M. F. Yanofsky, E. M. Meyerowitz // Proc Natl Acad Sci U S A. – 1990. – Vol. 87, № 10. – P. 3821–3825.
8. Weiss C.A. Immunolocalization of the G protein alpha subunit encoded by the *GPA1* gene in *Arabidopsis* / C. A. Weiss, H. Huang, H. Ma // Plant Cell. – 1993. – Vol. 5, № 10. – P. 1513–1528.
9. The G protein alpha subunit (GP alpha1) is associated with the ER and the plasma membrane in meristematic cells of *Arabidopsis* and cauliflower / Weiss C.A., White E., Huang H., Ma H. // FEBS Lett. – 1997. – Vol. 407, № 3. – P. 361–367.
10. The  $\beta$ -Subunit of the *Arabidopsis* G protein negatively regulates auxin-induced cell division and affects multiple developmental processes / [Ullah H., Chen J.-G., Temple B. et al] // Plant Cell. – 2003. – Vol. 15, № 2. – P. 393–409.
11. Heidstra R. Mosaic analyses using marked activation and deletion clones dissect *Arabidopsis SCARECROW* action in asymmetric cell division / R. Heidstra, D. Welch, B. Scheres // Genes Dev. – 2004. – Vol. 18, № 16. – P. 1964–1969.
12. Molecular analysis of *SCARECROW* function reveals a radial patterning mechanism common to root and shoot / [Wysocka-Diller J.W., Helariutta Y., Fukaki H. et al] // Development. – 2000. – Vol. 127, № 3. – P. 595–603.
13. The *SCARECROW* gene's role in asymmetric cell divisions in rice plants / [Kamiya N., Itoh J., Morikami A. et al] // Plant J. – 2003. – Vol. 36, № 1. – P. 45–54.
14. Большой практикум по физиологии растений: учебн. пособие для студентов биол. спец. вузов / [Рубина Б.А., Чернавина И.А., Потапов Н.Г. и др.]. – М. : Высш. школа, 1978. – 408 с.
15. Лакин Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М. : Высш. шк., 1990. – 352 с.
16. Боровиков В. STATISTICA. Искусство анализа данных на компьютере : для профессионалов / В. Боровиков. – СПб : Питер, 2003. – 688 с.
17. Хржановский В.Г. Курс общей ботаники (цитология, гистология, органография, размножение) : [учеб. для сельхозвузов] / В.Г. Хржановский. – М. : Высш. шк., 1982. – 384 с.
18. Тутаюк В.Х. Анатомия и морфология растений : [учеб. для сельхозвузов] / В.Х. Тутаюк. – М. : Высш. школа, 1972. – 336 с.
19. Биология : биологический энциклопедический словарь / [гл. ред. М.С. Гиляров]. – М. : Большая российская энциклопедия, 1989. – 864 с.
20. Beeckman T. The peri-cell-cycle in *Arabidopsis* / T. Beeckman, S. Burssens, D. Inzé // J. Exp. Bot. – 2001. – Vol. 52, № 11. – P. 403–411.
21. Андреева И. И. Ботаника : [учеб. для студ. высш. учеб. завед.] / И.И. Андреева, Л.С. Родман. – М. : Колос, 1999. – 488 с.

#### REFERENCES

1. *Arabidopsis thaliana* – model'nyj ob'ekt genetiki rastenij / [Ezhova G.A., Lebedeva O.V., Ogarkova O.A. i dr.]. – М. : MAKS Press, 2003. – 220 p.
2. Ivanov V.I. Radiobiologija i genetika arabidopsisa / V.I. Ivanov // Problemy kosmicheskoj biologii. – 1974. – Т. 27. – P. 5–58.

3. List S. The Nottingham Arabidopsis Stock Centre / S. List. – Nottingham : The University of Nottingham, 1994. – 147 p.
4. 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.
5. Scholl R. Seed and molecular resources for Arabidopsis / R. Scholl, S. May, D. Ware // *Plant Physiol.* – 2000. – Vol. 124. – P. 1477–1488.
6. Randushka D. Cvetkovyj atlas rastenij / D. Randushka, L. Shomshak, I. Gaberova ; per. s cheshskogo I. Džuby. – Bratislava. : Obzor, 1990. – 416 s.
7. Ma H. Molecular cloning and characterization of GPA1, a G protein alpha subunit gene from Arabidopsis thaliana / H. Ma, M. F. Yanofsky, E. M. Meyerowitz // *Proc Natl Acad Sci U S A.* – 1990. – Vol. 87, № 10. – P. 3821–3825.
8. Weiss C.A. Immunolocalization of the G protein alpha subunit encoded by the GPA1 gene in Arabidopsis / C.A. Weiss, H. Huang, H. Ma // *Plant Cell.* – 1993. – Vol. 5, № 10. – P. 1513–1528.
9. The G protein alpha subunit (GP alpha1) is associated with the ER and the plasma membrane in meristematic cells of Arabidopsis and cauliflower / Weiss C.A., White E., Huang H., Ma H. // *FEBS Lett.* – 1997. – Vol. 407, № 3. – P. 361–367.
10. The  $\beta$ -Subunit of the Arabidopsis G protein negatively regulates auxin-induced cell division and affects multiple developmental processes / [Ullah H., Chen J.-G., Temple B. et al] // *Plant Cell.* – 2003. – Vol. 15, № 2. – P. 393–409.
11. Heidstra R. Mosaic analyses using marked activation and deletion clones dissect Arabidopsis SCARECROW action in asymmetric cell division / R. Heidstra, D. Welch, B. Scheres // *Genes Dev.* – 2004. – Vol. 18, № 16. – P. 1964–1969.
12. Molecular analysis of SCARECROW function reveals a radial patterning mechanism common to root and shoot / [Wysocka-Diller J.W., Helariutta Y., Fukaki H. et al] // *Development.* – 2000. – Vol. 127, № 3. – P. 595–603.
13. The SCARECROW gene's role in asymmetric cell divisions in rice plants / [Kamiya N., Itoh J., Morikami A. et al] // *Plant J.* – 2003. – Vol. 36, № 1. – P. 45–54.
14. Bol'shoj praktikum po fiziologii rastenij: uchebn. posobie dlja studentov biol. spec. vuzov / [Rubina B. A., Chernavina I.A., Potapov N.G. i dr.]. – M. : Vyssh. shkola, 1978. – 408 s.
15. Lakin G.F. Biometrija / G.F. Lakin. – M. : Vyssh. shk., 1990. – 352 s.
16. Borovikov V. STATISTICA. Iskustvo analiza dannyh na komp'jutere : dlja professionalov / V. Borovikov. – SPb : Piter, 2003. – 688 s.
17. Hrzhanovskij V.G. Kurs obshhej botaniki (citologija, gistologija, organografija, razmnozhenie) : [ucheb. dlja sel'hozvuzov] / V.G. Hrzhanovskij. – M. : Vyssh. shk., 1982. – 384 s.
18. Tutajuk V.H. Anatomija i morfologija rastenij : [ucheb. dlja sel'hozvuzov] / V.H. Tutajuk. – M. : Vyssh. shkola, 1972. – 336 s.
19. Biologija : biologicheskij jenciklopedicheskij slovar' / [gl. red. M. S. Giljarov]. – M. : Bol'shaja rossijskaja jenciklopedija, 1989. – 864 s.
20. Beeckman T. The peri-cell-cycle in Arabidopsis / T. Beeckman, S. Burssens, D. Inzé // *J. Exp. Bot.* – 2001. – Vol. 52, № 11. – P. 403–411.
21. Andreeva I. I. Botanika : [ucheb. dlja stud. vyssh. ucheb. zaved.] / I. I. Andreeva, L. S. Rodman. – M. : Kolos, 1999. – 488 s.