

УДК 575:581.144.2:581.133.8:582.683.2

МОДИФИКАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗВИТИЯ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ У *ARABIDOPSIS THALIANA*

Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А.

Луганский национальный аграрный университет, Луганск, serhab_211981@rambler.ru

Изучен морфогенез коревой системы у *Arabidopsis thaliana* в онтогенезе. Установлено, что образование корневой системы у *A. thaliana* в онтогенезе проходит целым рядом вариантов развития. На основании различий в протекании процессов образования корневой системы предложено 6 типов ее развития.

Ключевые слова: арабидопсис, раса, корневая система, тип развития.

ВВЕДЕНИЕ

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

В 2000 году в рамках многонационального проекта «Arabidopsis Genome Initiative» геном *A. thaliana* расы (экотипа) Columbia был полностью секвенирован [2]. По результатам работы международного проекта «Геном *Arabidopsis thaliana*» создана компьютерная база данных TAIR (The *Arabidopsis* Information Resources), содержащая обширную информацию по генетическому, молекулярно-генетическому и физиологическому картированию генома *A. thaliana* [3]. Образованы большие международные генетические центры коллекций арабидопсиса, в которых поддерживаются тысячи мутантов, а также кДНК библиотеки, имеются генетические карты [4].

Несмотря на то, что на протяжении около ста лет особенности индивидуального развития *A. thaliana* исследовались морфологами, анатомами, эмбриологами, физиологами и генетиками, онтогенез растений специально не изучался. Так, у растений *A. thaliana* не исследованы особенности формирования и развития коревой системы. Поэтому целью настоящей работы было изучить особенности развития корневой системы у *A. thaliana*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом для исследований являлись растения *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (экотипы Columbia и Landsberg). Растения выращивали в лаборатории в асептической пробирочной культуре на агаризованной питательной среде Кнопа, обогащенной микроэлементами [5].

Семена к посеву готовили путем яровизации в течение 5 суток при температуре 4–6° С и последующего односуточного проращивания при комнатной температуре. Растения культивировали в пробирках в одинаковых условиях выращивания при температуре 18–20° С, соблюдая круглосуточную освещенность в пределах 4000–

7000 лк. Тем самым избегали искажения результатов на рост растений через влияние разных условий внешней среды и питательного режима.

По мере развития растений наблюдали за ростовыми процессами с момента прорастания семян до отмирания растений. По биоморфологическим признакам растений выявляли их возрастные состояния. Изображения растений получали с помощью цифрового фотоаппарата Benq DC C1220.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования особенностей морфогенеза корневых систем у географических рас Landsberg, Columbia на протяжении онтогенеза показали, что образование корневой системы у *A. thaliana* проходит не по единому плану, а представлено целым рядом вариантов развития. В этой связи мы выделили и классифицировали эти типы развития. В основу классификации корневых систем нами было положено два основных признака: степень ветвления боковых осей и расположение разветвленных боковых осей на главном корне.

Учитывая различия в протекании процессов образования корневой системы у *A. thaliana* на основании предложенных признаков мы выделили 6 типов развития корневой системы:

1) *Bazimezotony* (базимезотонный) тип (простая корневая система – сложная корневая система, разветвленная в верхней части – сложная корневая система, разветвленная в верхней и средней части – сложная корневая система, разветвленная по всей оси) (рис. 1.1);

2) *Baziaktrotony* (базиакротонный) тип (простая корневая система – сложная корневая система, разветвленная в верхней части – сложная корневая система, разветвленная в верхней и нижней части – сложная корневая система, разветвленная по всей оси) (рис. 1.2);

3) *Mezobazitony* (мезобазитонный) тип (простая корневая система – сложная корневая система, разветвленная в средней части – сложная корневая система, разветвленная в средней и верхней части – сложная корневая система, разветвленная по всей оси) (рис. 1.3);

4) *Mezoaktrotony* (мезоакротонный) тип (простая корневая система – сложная корневая система, разветвленная в средней части – сложная корневая система, разветвленная в средней и нижней части – сложная корневая система, разветвленная по всей оси) (рис. 1.4);

5) *Aktrobazitony* (акробазитонный) тип (простая корневая система – сложная корневая система, разветвленная в нижней части – сложная корневая система, разветвленная в нижней и верхней части – сложная корневая система, разветвленная по всей оси) (рис. 1.5);

6) *Aktromezotony* (акромезотонный) тип (простая корневая система – сложная корневая система, разветвленная в нижней части – сложная корневая система, разветвленная в нижней и средней части – сложная корневая система, разветвленная по всей оси) (рис. 1.6).

В пределах каждого типа развития корневой системы в зависимости от степени разветвления боковых осей корневые системы делятся на простые и сложные

(разветвленные). У простых корневых систем на центральной оси располагаются одиночные боковые корни, и ветвление не превышает двух порядков. У сложных корневых систем на центральной оси располагаются разветвленные боковые корни, и ветвление достигает трех, четырех и более порядков.

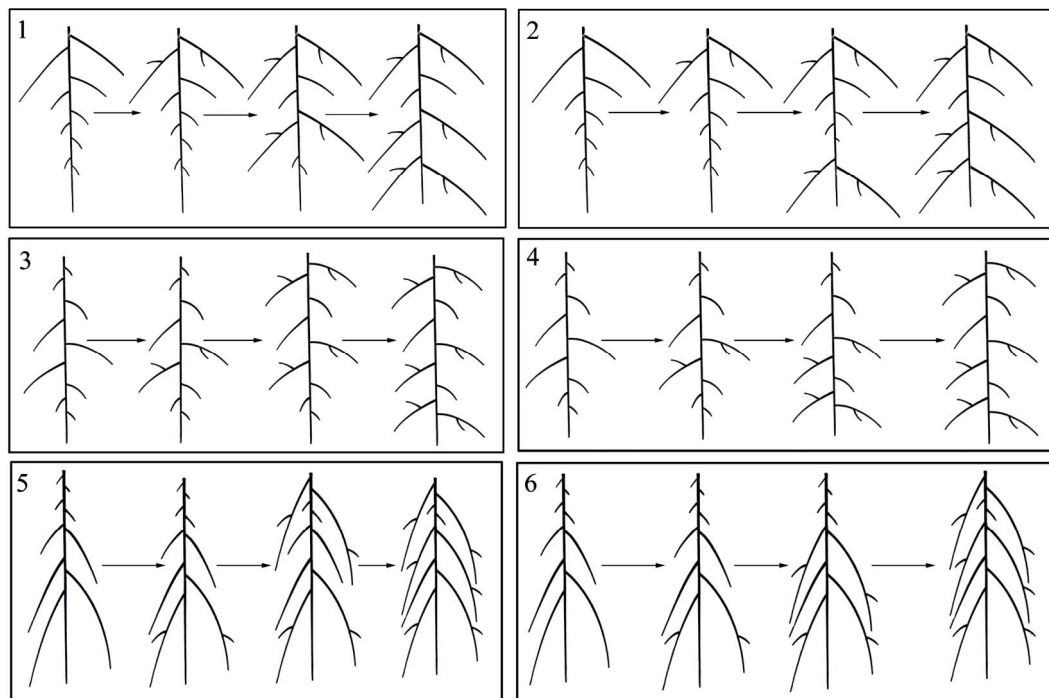


Рис. 1. Типы развития корневой системы у растений *Arabidopsis thaliana*

1 – *Bazimezotony* (базимезотонный) тип; 2 – *Baziaktrotony* (базиакротонный) тип; 3 – *Mezobazitony* (мезобазитонный) тип; 4 – *Mezoaktrotony* (мезоакротонный) тип; 5 – *Akrobazitony* (акробазитонный) тип; 6 – *Aktromezotony* (акромезотонный) тип.

При ветвлении боковых осей возможны различные варианты расположения на главном корне разветвленных осей, которые учитывались при названии типов развития корневой системы. Можно различить три простых варианта (акротония, мезотония и базитония ветвления), а также их совместные сложные варианты (акромезотония, акробазитония, мезоакротония, мезобазитония, базиакротония, базимезотония, акромезобазитония ветвления).

При базитонном ветвлении разветвленные боковые оси формируются в верхней части главного корня, при мезотонном ветвлении – в средней части главного корня, а при акротонном – в нижней части главного корня. Совместные варианты совмещают расположение разветвленных боковых осей одновременно в двух частях главного корня или вдоль всей оси.

На рисунках 2.1–2.4 приведены фотографии, иллюстрирующие некоторые типы корневых систем у растений *A. thaliana* в репродуктивный период развития.

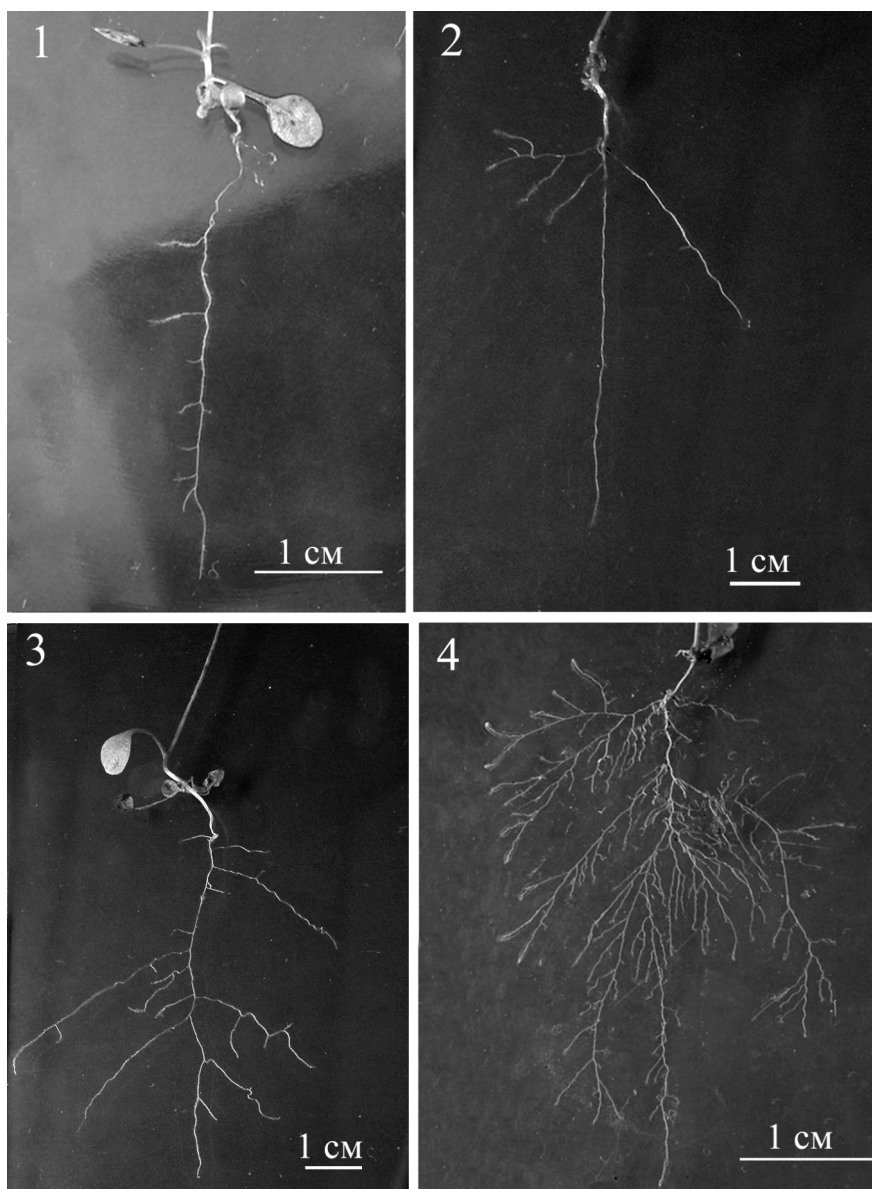


Рис. 2. Строение корневой системы у растений *Arabidopsis thaliana* в репродуктивный период развития

1 – бутонизация; 2 – цветение; 3 – плодоношение; 4 – созревание.

На рисунке 2.1 в молодом растении в фазу бутонизация образуется простая корневая система, у которой боковые корни расположены непосредственно на главном корне. На рисунке 2.2 представлена корневая система в фазу цветения, которая имеет систему разветвленных осей, сосредоточенных только у основания

главного корня. Корневую систему такого типа можно назвать сложной корневой системой с главным корнем, разветвленным в верхней части.

На рисунке 2.3 изображен случай корневой системы во время плодоношения, когда главный корень разветвлен в нижней части. Такую корневую систему можно квалифицировать как сложная корневая система с главным корнем, максимально ветвящимся в нижней части. Рисунке 2.4 иллюстрирует один из случаев строения корневой системы в начале в фазы созревания семян, при котором боковые ответвления разветвляются не в нижней части главного корня, как у вышеописанной корневой системы, а в верхней и средней части. Таким образом, этот тип корневой системы можно именовать сложной корневой системой с главным корнем, максимально ветвящимся в верхней и средней части.

Из 6 вариантов развития корневой системы у экотипов Landsberg (La-O) и Columbia (Col-O) в онтогенезе растений наиболее часто встречался *Bazimezotony* тип (табл. 1). Он наблюдался у 77 и 78 растений La-O и Col-O соответственно. Напротив, остальные 5 вариантов развития корневой системы – *Baziaktrotony* тип, *Mezobazitony* тип, *Mezoaktrotony* тип, *Aktrobazitony* тип и *Aktromezotony* тип у экотипов La-O и Col-O обнаруживались в онтогенезе растений очень редко.

Таблица 1

Встречаемость типов развития корневой системы в онтогенезе растений
у экотипов La-O и Col-O

Экотип	Объем выборки растений	Тип развития корневой системы					
		<i>Bazi- mezotony</i> тип	<i>Bazi- aktrotony</i> тип	<i>Mezo- bazitony</i> тип	<i>Mezo- aktrotony</i> тип	<i>Aktro- bazitony</i> тип	<i>Aktro- mezotony</i> тип
La-O	100	77	4	5	6	3	5
Col-O	100	78	6	5	4	4	3

Появление у экотипов Landsberg и Columbia в онтогенезе 6 вариантов развития корневой системы может быть либо генетическими вариациями, которые реализуются при индивидуальном развитии растений, независимо от условий произрастания, либо изменениями в пределах нормы реакции La-O и Col-O, связанными с условиями развития растений. В первом случае типы развития корневой системы будут наследственными, во втором – ненаследственными. Это открывает возможность экспериментальной проверки альтернативных гипотез о причине появления 6 вариантов развития корневой системы у растений *A. thaliana*.

С растений экотипов Landsberg и Columbia, у которых в онтогенезе наблюдались 6 типов развития корневой системы, были отдельно собраны семена. Из этих семян было получено 6 групп потомков, по 10 растений в каждой группе. Образование корневой системы в онтогенезе у всех этих потомков проходило согласно *Bazimezotony* типа развития корневой системы (табл. 2). В 1 группе потомков развитие корневых систем было однотипным с родителями, а в 2–6 группах потомков формирование корневых систем отличалось от родителей, то есть не наследовалось при семенном размножении.

Таблица 2

Изменчивость типов развития корневой системы у потомков растений La-O и Col-O

Экотип	Группа потомков					
	1 группа (<i>Bazi-mezotony</i> тип развития корневой системы у родителей)	2 группа (<i>Bazi-aktrotony</i> тип развития корневой системы у родителей)	3 группа (<i>Mezo-bazitony</i> тип развития корневой системы у родителей)	4 группа (<i>Mezo-aktrotony</i> тип развития корневой системы у родителей)	5 группа (<i>Aktro-bazitony</i> тип развития корневой системы у родителей)	6 группа (<i>Aktro-mezotony</i> тип развития корневой системы у родителей)
La-O	<i>Bazi-mezotony</i> тип	<i>Bazi-mezotony</i> тип	<i>Bazi-mezotony</i> тип	<i>Bazi-mezotony</i> тип	<i>Bazi-mezotony</i> тип	<i>Bazi-mezotony</i> тип
Col-O	<i>Bazi-mezotony</i> тип	<i>Bazi-mezotony</i> тип	<i>Bazi-mezotony</i> тип	<i>Bazi-mezotony</i> тип	<i>Bazi-mezotony</i> тип	<i>Bazi-mezotony</i> тип

Следовательно, *Baziaktrotony*, *Mezobazitony*, *Mezoaktrotony*, *Aktrobazitony* и *Aktromezotony* типы развития корневой системы у экотипов Landsberg и Columbia – модификационные (средовые, паратипические) изменения признаков корневой системы в пределах нормы реакции, вызванные действием факторов среды в онтогенезе. Обнаружение таких вариантов развития корневой системы расширяет имеющиеся представления о норме реакции корневой системы в онтогенезе у экотипов Landsberg и Columbia.

Таким образом, у растений экотипов Landsberg и Columbia образование корневой системы в онтогенезе проходит в основном по *Bazimezotony* типу развития корневой системы, но не исключает возможности прохождения иногда и по *Baziaktrotony*, *Mezobazitony*, *Mezoaktrotony*, *Aktrobazitony* и *Aktromezotony* типам развития корневой системы, которые обусловлены влиянием среды. Норма реакции генотипов у экотипов La-O и Col-O широкая.

ВЫВОДЫ

1. У экотипов *Arabidopsis thaliana* Landsberg и Columbia в онтогенезе обнаружено 6 типов развития корневой системы: *Bazimezotony* тип, *Baziaktrotony* тип, *Mezobazitony* тип, *Mezoaktrotony* тип, *Aktrobazitony* тип, *Aktromezotony* тип.

2. Основной тип развития корневой системы у экотипов Landsberg и Columbia – *Bazimezotony* тип. *Baziaktrotony*, *Mezobazitony*, *Mezoaktrotony*, *Aktrobazitony* и *Aktromezotony* типы развития корневой системы у растений *A. thaliana* являются модификационными (средовыми, паратипическими) изменениями признаков корневой системы в пределах нормы реакции экотипов Landsberg и Columbia, вызванные в онтогенезе влиянием условий развития.

Список литературы

1. Иллюстрированный каталог генетической коллекции арабидопсиса Луганского НАУ / [И. Д. Соколов, П. В. Шелихов, Л. И. Сигидиненко и др.]. – Луганск: Изд-во ЛНАУ, 2004. – 36 с.
2. *Arabidopsis thaliana* – модельный объект генетики растений / [Г. А. Ежова, О. В. Лебедева, О. А. Огаркова и др.]. – М.: МАКС Пресс, 2003. – 220 с.
3. 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.
4. Scholl R. Seed and molecular resources for *Arabidopsis* / R. Scholl, S. May, D. Ware // *Plant Physiol.* – 2000. – Vol. 124. – P. 1477–1488.
5. Большой практикум по физиологии растений: Учебн. пособие для студентов биол. спец. вузов / [Б. А. Рубина, И. А. Чернавина, Н. Г. Потапов и др.]. – М.: Высш. школа, 1978. – 408 с.

Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А. Модифікація мінливості розвитку кореневої системи у *Arabidopsis thaliana* // Екосистеми, їх оптимізація та охорона. Сімферополь: ТНУ, 2011. Вип. 4. С. 51–57.

Вивчено морфогенез кореневої системи у *A. thaliana* в онтогенезі. Встановлено, що утворення кореневої системи у *A. thaliana* в онтогенезі проходить цілу низку варіантів розвитку. На підставі відмінностей у протіканні процесів утворення кореневої системи запропоновано 6 типів її розвитку.

Ключові слова: арабидопсис, раса, коренева система, дикий тип, тип розвитку.

Hablak S. G., Abdullaeva J. A. The modification changeability of root development in *Arabidopsis thaliana* // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2011. Iss. 4. P. 51–57.

The morphogenesis of measles in *A. thaliana* in ontogeny was studied. The formation of the root system of *A. thaliana* in ontogeny is a range of development options. On the basis of differences in the processes of formation of the root system proposed 6 types of development.

Key words: arabidopsis, race, root system, wild type, type of development.

Поступила в редакцію 25.08.2011 г.