

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ  
ДЕРЖАВНА УСТАНОВА  
«ІНСТИТУТ ХАРЧОВОЇ БІОТЕХНОЛОГІЇ ТА ГЕНОМІКИ  
НАЦІОНАЛЬНОЇ АКАДЕМІЇ НАУК УКРАЇНИ»

**ХАБЛАК СЕРГІЙ ГРИГОРОВИЧ**



УДК 575:581.144.2:581.133.8:582.683.2

**ГЕНЕТИЧНИЙ КОНТРОЛЬ РОЗВИТКУ  
КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ У  
*ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.**

03.00.15 – генетика

**АВТОРЕФЕРАТ**  
дисертації на здобуття наукового ступеня  
доктора біологічних наук

Київ – 2019

Дисертацією є рукопис

Робота виконана в Уманському національному університеті садівництва Міністерства освіти і науки України

**Науковий консультант:** доктор біологічних наук, доцент

**ПАРІЙ Федір Микитович,**

Уманський національний університет садівництва,  
завідувач кафедри генетики, селекції рослин та біотехнології

**Офіційні опоненти:**

доктор біологічних наук, старший науковий співробітник

**ВОЛКОВА Наталія Едуардівна,**

Товариство з обмеженою відповідальністю «Котекна Україна Лімітед», заступник начальника відділу молекулярної генетики та фітосанітарної експертизи

доктор біологічних наук, доцент

**ПАНЧУК Ірина Ігорівна,**

Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича, професор кафедри молекулярної генетики та біотехнології

доктор біологічних наук, професор

**КОЛУПАСВ Юрій Євгенович,**

Харківський національний аграрний університет ім. В.В. Докучаєва, завідувач кафедри ботаніки і фізіології рослин

Захист відбудеться „ 29 ” травня 2019 р. о 13<sup>00</sup> годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.254.01 при ДУ «Інститут харчової біотехнології та геноміки Національної академії наук України» за адресою: 04123, м. Київ, вул. Осиповського, 2 а. Факс: (044) 434 3777. Адреса електронної пошти: d26.254.01@ukr.net.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці ДУ «Інститут харчової біотехнології та геноміки Національної академії наук України» за адресою: 04123, м. Київ, вул. Осиповського, 2 а.

Автореферат розіслано „ 16 ” квітня 2019 р.

Вчений секретар  
спеціалізованої вченої ради,  
к.б.н., доцент



Н.Л. Пастухова

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

**Актуальність теми.** *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. – рослина з родини *Brassicaceae* (Капустяні), яка нині стала пріоритетним об'єктом для генетичних, молекулярно-біологічних та інших досліджень (Ежова и др., 2003; Pasurur et al., 2014).

У 2000 році в межах міжнародного проекту «*Arabidopsis* Genome Initiative» геном *A. thaliana* раси Columbia був повністю секвенований (Зеленин, 2003). За результатами роботи міжнародного проекту «Геном *Arabidopsis thaliana*» створена комп'ютерна база даних TAIR (The *Arabidopsis* Information Resources), що містить численну інформацію з генетичного, молекулярно-генетичного і фізичного картування геному *A. thaliana* (Rhee et al., 2003; Guo et al., 2013).

У Великобританії, США та Японії створені великі міжнародні генетичні центри колекцій арабідопсису NASC (Nottingham Arabidopsis Stock Centre), ABRC (Arabidopsis Biological Resource Centre) і SASSC (Sendai Arabidopsis Seed Stock Centre), в яких підтримуються тисячі мутантів, а також кДНК бібліотеки, є генетичні карти (Scholl et al., 2000; Pereira et al., 2014).

В галузі функціональної геноміки *A. thaliana* вирішується завдання з'ясування функцій всіх його 25498 генів (Chory et al., 2000; Della Rovere et al., 2015). Започатковано міжнародний проект «*Arabidopsis* TILLING Project» для отримання етилметансульфонат-індукованих і інсерційних мутацій за генами з метою визначення їх функцій (Mc Callum et al., 2002). Встановлені єдині правила генетичної номенклатури (Meinke, Koornneef, 1997).

У *A. thaliana* вивчено велику кількість мутацій, що впливають на морфологію рослини в цілому та її окремих органів: листя, стебла, квітки (Haughn, Sommerwille, 1988; Robles et al., 1991; Ежова, 1999; Rutschow et al., 2014). Ідентифіковані гени, які контролюють будову і функціонування апікальної меристеми пагона (Лебедева, 2004), морфогенез листка (Kiu et al., 2007), квітки (Coen, Meyerowitz, 1991; Weigel, Meyerowitz, 1994) і суцвіття (Shannon, Meeks-Wagner, 1991; Venglat et al., 2002; Хаблак, 2010; Shimizu-Mitao et al., 2014). Отримана чисельна генетична інформація з ембріогенезу (Mayer et al., 1991; Meinke, 1995), флорального морфогенезу (Shulze, Haughn, 1993; Robles, Pelaz, 2005), генетичного контролю структури і активності верхівкової меристеми пагона (Clark, 1997; Meyerowitz, 1997; Lomin et al., 2015).

Разом з тим питання генетики морфогенезу кореневої системи у *A. thaliana* залишаються недостатньо дослідженими. Мало відомостей про молекулярно-генетичні механізми, що регулюють коренеутворення у арабідопсису, ріст коренів у довжину, стимулюють їх розгалуження, формування і розвиток кореневих волосків. Не існує загальних генетичних моделей, які описують розвиток кореневої системи у *A. thaliana*. Це пов'язано з певними технічними труднощами при вивченні корневих систем рослин взагалі.

В той же час актуальним є визначення закономірностей генетичного контролю формування кореневої системи у *A. thaliana*, вивчення генів, що контролюють розвиток її ознак і властивостей, встановлення характеру успадковування цих генів. Великого значення набувають дослідження генетики мінерального живлення у арабідопсису, з'ясування генетично детермінованих властивостей та ознак чутливості до елементів живлення, встановлення фізіологічних і генетичних механізмів, що визначають генотипову специфіку чутливості рослин до умов кореневого живлення, їх стійкість до несприятливих чинників у зоні коренів. Результати цих досліджень, отриманих на модельному об'єкті, можуть бути використані для вдосконалення і розробки нових селекційних програм зі створення сортів і гібридів, які ефективно використовують мінеральні елементи ґрунту і добрив.

**Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.** Роботу виконано в Уманському національному університеті садівництва у межах тематичного плану на 2011-2017 рр. за темою «Розробка генетичних та біотехнологічних методів у селекції сільськогосподарських культур» (затверджено Вченою радою факультету агрономії, протокол №4 від 1.02.2012 р.); ТП «Оптимізація використання природного і ресурсного потенціалу агрокосистем Правобережного Лісостепу України» (номер державної реєстрації 0116U003207).

**Мета і завдання дослідження.** Основною метою досліджень було з'ясування механізмів генетичного контролю морфогенезу кореневої системи *Arabidopsis thaliana*.

Для досягнення мети були поставлені наступні завдання:

- вивчити закономірності розвитку корневих систем рас Columbia і Landsberg;
- з'ясувати роль генів *SHR1*, *SCR1* і *WOL1*, що регулюють функціонування апікальної меристеми кореня, в утворенні кореневої системи;
- дослідити генетичну і гормональну регуляцію галуження коренів;
- визначити особливості успадковування ознак кореневої системи при взаємодії генів *SHR1*, *GPA1* і *COB1*;
- вивчити взаємодію генів та фітогормональних чинників у контролі розвитку корневих волосків;
- з'ясувати характер успадковування форми корневих волосків при взаємодії генів *RHD3*, *RHD4*, *CEN1* і *SAR1*;
- дослідити взаємозв'язок сигнальних систем регуляції розвитку рослини і взаємодії генів при успадкуванні ознак кореневої системи;
- встановити особливості успадковування ознак кореневої системи при взаємодії генів *RHD3* і *SAR1*, *GPA1* і *SLR1* та *SHY2* і *MSG1*;
- визначити роль домінантних мутацій *Etr1-1*, *Etr2-1* генів *ETR1* та *ETR2* у виникненні гетерозису;
- з'ясувати характер впливу взаємодії генів *CTR1* і *ALF3* та *NPH4* і *IAR2* на ознаки кореневої системи;

– вивчити чутливість до умов мінерального живлення мутантних ліній зі зміненою будовою кореневої системи.

*Об'єкт дослідження* – механізми, що регулюють і координують розвиток кореневої системи *Arabidopsis thaliana*.

*Предмет дослідження* – генетична та гормональна регуляція розвитку кореневої системи *Arabidopsis thaliana*.

*Методи дослідження* – світлової мікроскопії (дослідження морфології коренів); генетичні (вивчення мутацій, гібридологічний – схрещування мутантних ліній і аналіз успадковування ознак кореневої системи); хімічні (визначення вмісту макроелементів у рослин); статистичні (обробка результатів досліджень).

### **Наукова новизна одержаних результатів.**

У дисертації з'ясовано механізми генетичного контролю морфогенезу кореневої системи *Arabidopsis thaliana*. **Вперше:**

– встановлено роль генів *SHR1*, *SCR1*, *WOL1*, *COB1*, *LIT1*, *SAB1* і *GPA1* утворенні кореневої системи, на підставі чого доведено, що перехід кореневої системи від одного типу до іншого генетично обумовлений і залежить від генів, що регулюють активність апікальної меристеми кореня та функціонування клітин перициклу;

– виявлено вплив ауксин-, цитокінін- і етилен-індукованих мутацій на ступінь галуження коріння;

– визначено характер впливу взаємодії генів *SHR1*, *GPA1* і *COB1* на ознаки кореневої системи, який відбувається за типом незалежної дії генів;

– з'ясовано взаємодію генів *RHD3*, *RHD4*, *CEN1* і *SAR1* при утворенні форми волосків епілеми, що проходить за типом комплементарної дії генів, при якому кожний з генів характеризується власним специфічним ефектом;

– розкрито вплив сигнальних систем регуляції розвитку рослини на взаємодію генів при успадкуванні ознак кореневої системи;

– визначено характер взаємодії генів *GPA1* і *SLR1* та *CTR1* і *ALF3* на ознаки кореневої системи, який відбувається за типом рецесивного епістазу у відношенні 9:3:4;

– встановлено роль домінантних мутацій *Etr1-1*, *Etr2-1* генів *ETR1* та *ETR2* у виникненні гетерозису, яка полягає у домінуванні у гібридів F<sub>1</sub> мутантного гена над геном дикого типу;

– з'ясовано особливості успадковування ознак кореневої системи при взаємодії генів *SHY2* і *MSG1*, *NPH4* і *IAR2* та *ETR1* і *ETR2*, що визначають полімерний характер дії генів;

– на різних фонах живлення у рослин мутантних ліній, у яких порушено розвиток коріння, виявлено наявність генетичного поліморфізму за ознаками кореневого живлення і адаптації до стресів мінерального живлення, на основі чого доведено необхідність ведення спрямованої селекції за зміною рівня ознак, пов'язаних з ефективним використанням рослинами поживних речовин з ґрунту і добрив.

На підставі взаємозв'язку сигнальних систем рослини і взаємодії генів при успадкуванні ознак **удосконалено** концепцію щодо механізму взаємодії генів, яка базується на сучасних уявленнях про молекулярні принципи біологічної відповіді. Поглиблено поняття природи явища гетерозису та визначено гени, які в гетерозиготному стані викликають перевагу гібридів  $F_1$  над батьківськими формами.

***Дістали подальшого розвитку:***

– дані про особливості успадкування ступеня галуження коренів при взаємодії генів, що обумовлюють використання господарсько-цінної ознаки «галуження коренів» у селекції зі створення сортів і гібридів, які ефективно поглинають мінеральні елементи ґрунту і добрив;

– експериментальні положення щодо генетичного поліморфізму за ознаками кореневого живлення і адаптації до стресів мінерального живлення у рослин мутантних ліній з порушеною будовою кореневої системи, що необхідні для отримання цінного генетичного матеріалу для селекції при створенні сортів і гібридів, більш чутливих до елементів живлення.

**Практичне значення одержаних результатів.** Встановлено напрями селекції у створенні сортів і гібридів культурних рослин, які ефективно використовують мінеральні елементи ґрунту і добрив, із заданими параметрами мінерального живлення, що дозволяє удосконалити оцінку селекційного матеріалу та ведення селекційної роботи.

Розширено уявлення щодо використання господарсько-цінної ознаки «галуження коренів» у селекції рослин, яка забезпечує пластичність кореневої системи у відповідь на зміну умов навколишнього середовища. Визначено напрями пошуку рослин-донорів з ефективною адаптацією до несприятливих факторів середовища, що зумовлюють збільшення ступеня галуження коренів. Результати досліджень можуть знайти практичне застосування у генетиці і бути використані у селекції для розробки ефективних селекційних програм зі створення сортів і гібридів, що ефективно споживають мінеральні елементи ґрунту і добрив.

Результати роботи можуть бути використані у навчальному процесі при викладанні курсів генетики, фізіології рослин для студентів вищих навчальних закладів III–IV рівнів акредитації.

**Особистий внесок здобувача** полягає у виборі тематики, плануванні досліджень, в узагальненні літературних даних, проведенні всіх основних експериментів і досліджень, аналізі, інтерпретації і статистичній обробці результатів, підготовці і написанні наукових статей. Частка особистої участі дисертанта в публікаціях зі співавторами складає 80–90%.

**Апробація результатів дисертації.** Основні положення роботи доповідалися на міжнародній конференції молодих вчених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (Березне, 2011); II Міжнародній науковій конференції студентів, аспірантів та молодих вчених «Фундаментальні та прикладні дослідження в біології» (Донецьк, 2011); Міжнародній науковій

конференції «Сучасна біологія рослин», присвяченій 65-річчю створення ЮНЕСКО, 340-річчю становлення анатомії рослин і 145-річчю виходу роботи засновника генетики Г. Менделя «Досліди над рослинними гібридами», 100-річчю організації гербарію Луганського НАУ (Луганськ, 2011); V Міжнародній конференції молодих вчених "Біорізноманіття. Екологія. Адаптація. Еволюція», присвяченій 160-річчю від дня народження професора Ф.М. Каменського (Одеса, 2011); X Міжнародній науково-практичній конференції студентів, аспірантів та молодих вчених «Шевченківська весна 2012: біологічні науки» (Київ, 2012); IV Міжнародній науковій конференції, присвяченій 260-річчю виходу творів К. Ліннея «Species plantarum», 115-річчю відкриття подвійного запліднення С.Г. Навашиним та 60-річчю створення моделі структури ДНК Д. Уотсоном і Ф. Криком (Луганськ, 2013); Науково-практичній інтернет-конференції «Наука на службі сільського господарства» (Миколаїв, 2013); VI Міжнародній конференції молодих вчених "Біорізноманіття. Екологія. Адаптація. Еволюція», присвяченій 150-річчю від дня народження В.І. Липського (Одеса, 2013); Міжнародній науково-практичній інтернет-конференції «Раціональне використання екосистем: боротьба з опустелюванням і засухою» (Миколаїв, 2013); Міжнародній науковій конференції «Генетика і селекція: досягнення та проблеми», присвяченій 170-річчю від дня заснування Уманського національного університету садівництва (Умань, 2014), Міжнародній науковій конференції «Селекційно-генетична наука і освіта», присвяченій пам'яті Ф.М. Парія (Умань, 2016), XIII конференції молодих вчених «Наукові, прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин і мікроорганізмів» (Київ, 2016), X з'їзді українського товариства генетиків і селекціонерів ім. М.І. Вавилова (Умань, 2017).

**Публікації.** За темою дисертації опубліковано 45 наукових праць, у тому числі 1 монографія, 23 статті – у наукових фахових виданнях України, 9 статей – у профільних наукових періодичних виданнях інших держав та 12 тез доповідей – у матеріалах наукових конференцій.

**Структура та обсяг дисертації.** Дисертація викладена на 331 сторінці тексту, містить 41 таблицю, 39 рисунків і 4 додатки. Складається з вступу, 7 розділів і висновків. Список використаної літератури включає 521 джерело, у тому числі 358 – іноземних.

## ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

У розділі наведено узагальнення публікацій щодо особливостей *A. thaliana* родини *Brassicaceae* як об'єкта молекулярно-генетичних досліджень. Проаналізовано сучасні дані в галузі вивчення генетики морфогенезу кореневої системи у арабідопсису. Обґрунтовано необхідність проведення досліджень генетичного контролю формування кореневої системи у *A. thaliana*, котрі становлять інтерес для розвитку теоретичних

основ генетики кореневих систем рослин і прикладних її аспектів, спрямованих на створення сортів і гібридів, що ефективно використовують мінеральні елементи ґрунту і добрив.

### МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Матеріалом для досліджень у роботі слугували рослини дикого типу рас Landsberg, Columbia і мутантних ліній *A. thaliana*, що несуть мутації за певними генами (табл. 1).

Таблиця 1

#### Характеристика генів арабідопсису

Ген	Продукт гена	Літературне джерело	Ген	Продукт гена	Літературне джерело
<i>SHR1, SCR1, AXR3, ALF3, SHY2, ALF4, ARF19, NPH4, SLR1, AXR2, MSG1, IAR2, AXR3, RHD6, CPC, WER</i>	транскрипційний фактор	Abel et al., 1995; Helariutta et al., 2000; Riefler et al., 2006; Zhu et al., 2009	<i>WOL1, ERS1, ETR1, AHK2, AHK3, ETR2</i>	рецептор з гістидинкіназою активністю	Riefler et al., 2006; Miwa et al., 2007; Lin et al., 2009
<i>AUX1</i>	транспортний мембранний білок	Carrier et al., 2008	<i>SUR1</i>	фермент С-S-ліази	Mikkelsen et al., 2004
<i>AXR1</i>	убіквітин-активуючий фермент E <sub>1</sub>	Dharmasiri et al., 2003	<i>SUR2</i>	фермент цитохром P450	Bak, Feysereisen, 2001
<i>AXR4</i>	білок ендоплазматичного ретикулуму	Mockaitis, Howell, 2000	<i>TIR1</i>	рецептор ауксину	Tan et al., 2007
<i>GPA1, RHD3</i>	α-субодиниця G-білка	Weiss et al., 1993; Shan et al., 2008	<i>CTR1</i>	білок CTR1, блокуючий етиленовий сигнал	Gao et al., 2003
<i>ETO1</i>	білок ETO1, інгібує АЦК-синтазу	Yoshida et al., 2005	<i>AGP1</i>	β-субодиниця G-білка	Pandey, Assmann, 2004
<i>EIN2, BIG</i>	мембранний білок	Kanyuka et al., 2003	<i>LIT1</i>	каталітична субодиниця целлюлозосинтази	Szyjanowicz et al., 2004
<i>COB1</i>	білок GPI	Roudier et al., 2002	<i>SHV3</i>	протеїнкіназа	Hayashi et al., 2008
<i>SAB1</i>	білок, який блокує дію етилену	Tanaka, 2003	<i>SAR1</i>	білок синаптобrevін	Ono et al., 2006
<i>RHD4</i>	фосфатидилінозитол-4-фосфат-фосфатаза	Thole et al., 2008	<i>PHYA</i>	фітохром PHYA	Toledo-Ortiz et al., 2010



У ході проведення експериментів використовували загальноприйняті методики постановки лабораторних і вегетаційних дослідів (Петров, 1973; Рубина и др., 1978; Доспехов, 1985; Ягодин и др., 2002; Соколов, 2003).

Рослини вирощували на агаризованій водній та в ґрунтовій культурах. В агаризованій водній культурі як основне живильне середовище використовували суміш Кнопа, збагачену мікроелементами (Векирчик, 1984). В ґрунтовій культурі рослини вирощували в суміші ґрунту, піску і торфу в співвідношенні 4:2:1 за методикою, описаною в роботах О.П. Петрова (1973), І.Д. Соколова (2003).

Насіння до сівби готували шляхом стратифікації протягом 5 діб при температурі 4–6 °С та наступного однодобового пророщування при кімнатній температурі. Рослини культивували при температурі 18–22 °С, освітленість цілодобова в межах 4000–7000 лк.

Вплив генів на фенотипові ознаки структури кореневих систем оцінювали порівнянням зовнішніх особливостей морфології досліджуваних мутантних ліній з вихідною расою Columbia. З кількісних показників відзначали: настання фази з дня проростання насіння, довжину, товщину, кількість коренів і корневих волосків. Кожен показник враховували одночасно не менш ніж на 30 рослинах.

Довжину коренів вимірювали за допомогою електронного штангенциркуля типу ШЦЦ-1. Розмежування додаткових коренів від бічних коренів головного кореня проводили за характером епідермісу (з продихами на гіпокотилі і без продихів на головному корені), для чого використовували мікроскоп типу МБС-9. Зображення корневих систем рослин отримували за допомогою цифрового фотоапарата Fine Pix S 7000.

Співвідношення між масами надземної частини і коренів у рослин визначали в фазу досягання насіння. Аналізували такі показники: масу біологічного врожаю, надземної частини, коренів і коефіцієнт продуктивності. Масу коренів визначали після попереднього видалення зайвої вологи з поверхонь коренів за допомогою фільтрувального паперу. Зважування проводили на торсійних вагах типу WAGA TORSYINA (WT).

Схрещування мутантних ліній виконували згідно з методичними рекомендаціями І.Д. Соколова (2003). Мутантні лінії, що використовували як батьківські форми, вирощували в горшочках, а гібриди першого і другого покоління культивували в пробірках. Кастрацію та примусову гібридизацію проводили за допомогою мікроскопа з біокулярною насадкою МБС-10.

Генетичний аналіз успадковування ознак кореневої системи проводили в  $F_1$  і  $F_2$ . Отримане насіння від рослин-гібридів першого покоління, висівали для вирощування й аналізу розщеплення в  $F_2$  у пробірки з живильною сумішшю і розміщували в штативах. Обсяг вибірки в кожному аналізі розщеплень становив 196 рослин.

Дослідження дії азоту, фосфору і калію на продуктивність мутантних ліній проводили у вегетаційному досліді на різних рівнях забезпеченості

елементами живлення. Оцінювали, як позначається нестача основних елементів живлення (N, P і K) на розвитку і врожайності мутантних ліній. Схема досліду складалася з 5 варіантів (дози д. р. мг/л живильної суміші): 1)  $N_{47}P_{38}K_{80}$  (фон – контроль); 2) фон +  $N_{47}P_{38}$ ; 3) фон +  $N_{47}K_{80}$ ; 4) фон +  $P_{38}K_{80}$ ; 5) фон +  $N_{47}P_{38}K_{80}$ .

Оцінку чутливості мутантних ліній на рівень елементів живлення проводили за методикою Е.Л. Клімашевського (1991). Обчислення коефіцієнтів використання елементів живлення з живильної суміші виконували за балансовим методом (Ягодин и др., 1987).

Аналіз рослин проводили згідно з методичними вказівками Інституту ґрунтознавства та агрохімії ім. О.Н. Соколовського (Булигін, 1999). Загальний вміст азоту, фосфору і калію в рослинному матеріалі визначали після мокрого озолення з аналізом в гідролізаті азоту (у вигляді іонів амонію фотометрично в лужному середовищі), фосфору (фотометрично в кислому середовищі за утворенням фосфоромолібденової сині), калію – на полуменовому фотометрі.

Математичну обробку результатів досліджень проводили за загальноприйнятими методиками (Доспехов, 1985; Лакин, 1990), а також з використанням комп'ютерних програм «MSExcел», «Statistica» (Боровиков, 2003).

## ЗАГАЛЬНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ РОЗВИТКУ КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ *ARABIDOPSIS THALIANA*

### Особливості розвитку кореневих систем рас Columbia і Landsberg.

Для проведення аналізу генних взаємодій і оцінки впливу генів у *A. thaliana* на ознаки структури кореня шляхом порівняння і опису особливостей морфології кореневих систем мутантних ліній нами була досліджена будова кореневих систем у рослин рас Columbia і Landsberg. За літературними даними для рослин арабідопсису характерна коренева система стрижневого типу (Кондратьєва-Мельвиль, Водолазский, 1982). Однак отримані дані показали, що у *A. thaliana* протягом онтогенезу розвивається змішана коренева система, що об'єднує в собі систему головного кореня і систему додаткових коренів.

**Динаміка росту кореневих систем рослин рас Columbia і Landsberg протягом вегетації.** При розгляді динаміки росту коренів кореневих систем у рослин рас Col-0 і La-0 протягом вегетації відзначено перебіг трьох процесів: ріст коренів, одночасне їх галуження і відмирання коренів в кінці вегетації. У результаті поєднання цих трьох процесів в кореневих системах рослин Col-0 і La-0 в підсумку виявляється зміна числа коренів і їх довжини. Встановлено, що у складі кореневих систем рослин Col-0 і La-0 у фазах цвітіння, плодоношення і дозрівання насіння за довжиною переважає головний корінь, тоді як за числом коренів домінують бічні корені 2-го порядку галуження головного кореня. Визначено, що найбільше число бічних коренів 2-го порядку галуження і максимальна довжина бічних коренів 1-го порядку

галуження головного кореня в кореневих системах рас Col-0 і La-0 спостерігається у фазі дозрівання насіння.

**Модифікаційна мінливість розвитку кореневої системи *A. thaliana*.** На підставі вивчення особливостей розвитку кореневих систем у рослин рас Landsberg і Columbia в онтогенезі виявлено 6 типів її розвитку. Проведено експериментальну перевірку альтернативних гіпотез про причини появи в онтогенезі у *A. thaliana* 6 варіантів розвитку кореневої системи. З'ясовано, що основним типом розвитку кореневої системи у рослин Col-0 і La-0 є базімезотонний тип, а інші типи розвитку – модифікаційні (середовищні, паратипічні) зміни ознак кореневої системи в межах норми реакції рослин, котрі не успадковуються при насіннєвому розмноженні.

## ГЕНЕТИКА ОЗНАК КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ *ARABIDOPSIS THALIANA*

**Роль генів *SHR1*, *SCR1* і *WOL1*, що регулюють активність апікальної меристеми кореня, у формуванні будови кореневої системи.** З'ясування принципів, що лежать в основі утворення різних типів кореневих систем у Однодольних та Дводольних класів рослин, є найбільш важкою і ще мало вивченою проблемою генетики розвитку. Дослідження будови кореневих систем у рослин мутантних ліній *shr-1*, *scr-1* і *wol-1* показало, що припинення росту головного кореня внаслідок втрати апікальною меристемою здатності до активного поділу і утворення нових клітин веде до зміни типу кореневої системи. В результаті чого мутації в генах *SHR1*, *SCR1* і *WOL1* призводять у рослин до утворення мичкуватої кореневої системи, яка не має ясно вираженого головного кореня і складається переважно з великої кількості додаткових коренів. Ці результати вказують на ключову роль генів *SHR1*, *SCR1* і *WOL1* у формуванні будови кореневої системи *A. thaliana*.

Таким чином, наші дані свідчать про те, що перехід кореневої системи від одного типу до іншого в процесі онтогенезу генетично обумовлений і залежить від генів, що регулюють функціонування апікальної меристеми кореня.

**Вплив мутацій ауксин-індукованих генів на галуження коренів.** Результати досліджень морфології кореневих систем у рослин мутантних ліній, що впливають на галуження коренів, представлені в табл. 2. Отримані данні дозволили розділити мутації, що порушують метаболізм або чутливість до ауксину, за характером впливу на ступінь розгалуження коренів на дві групи. У першу групу входять мутації, які зменшують порядок галуження коренів. До них відносяться 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, котрі підвищують ступінь галуження коренів. Такими мутація є *sur1-1*, *sur-2*, *axr2-1/iaa7*, *agb1-2*.

Мутації *slr-1/iaa14*, *alf4-1*, *alf3-1*, *gpa1-3* і *axr3-1/iaa17* в генах *SLR1/IAA14*, *ALF4*, *ALF3*, *GPA1*, *AXR3/IAA17* призводять до зміни типу

кореневої системи. Мутації *slr-1/iaa14*, *alf4-1*, *alf3-1* генів *SLR1/IAA14*, *ALF4*, *ALF3* викликають у рослин формування тільки головного кореня, який зазвичай не розгалужується на бічні корені. У цих випадках поняття корінь і коренева система збігаються. Серія мутацій *gpa1-1*, *gpa1-2*, *gpa1-3* і *gpa1-4* за геном *GPA1* зумовлює у рослин утворення стрижневої кореневої системи, представленої добре розвиненим головним коренем, від якого відходять бічні корені, здатні до розгалуження. Ця коренева система характерна для основної маси дводольних рослин. Мутації *axr3-1/iaa17*, *axr3-3/iaa17* гена *AXR3/IAA17* призводять у рослин до розвитку мичкуватої кореневої системи, у якій основну масу коренів складають додаткові корені.

Таблиця 2

**Порівняння середніх значень ознак коренів корневих систем у екотипа Col-0 і мутантних ліній, що впливають на галуження коренів, у фазі бутонізації (на 30 день після проростання насіння)**

Позначення лінії	Головний корінь		Бічні корені головного кореня		Додаткове коріння		Бічні корені додаткових коренів		Всього коренів
	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
Мутації, що викликають зменшення порядків галуження коренів									
<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
Мутації, що призводять до підвищення ступеня галуження коренів									
<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>agbl-2</i>	1	64,7	45,6	25,4	6,3	14,3	15,7	12,5	68,6
НІР <sub>05</sub> , шт/мм	–	3,54	2,0	1,19	0,58	1,14	1,25	0,86	2,79

Примітка: ЧК – число коренів, ДК – довжина коренів.

Таким чином, отримані результати свідчать про те, що утворення кореневої системи у 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 важлива роль у морфогенезі кореневої системи рослин.

**Дія рецесивних алелів *ahk2-5* і *ahk3-7* генів *AHK2* і *AHK3* на ступінь галуження коренів.** На основі розгляду будови кореневих систем у рослин мутантних ліній *ahk2-5* і *ahk3-7* встановлено, що мутації в генах *AHK2* і *AHK3* зумовлюють збільшення порядків галуження бічних коренів. Причому вплив рецесивних алелів *ahk2-5* і *ahk3-7* на рівні кореневої системи виявляється в двох напрямках: в збільшенні числа і довжини бічних коренів різних порядків галуження.

**Вплив мутацій *ctr1-1*, *ers1-2*, *ein2-1* і *eto1-1* в генах *CTR1*, *ERS1*, *EIN2* і *ETO1* на галуження коренів.** Проведені дослідження особливостей будови кореневих систем у рослин мутантних ліній *ctr1-1*, *ers1-2*, *ein2-1* і *eto1-1* показали, що ці мутації по-різному впливають на кількість і довжину коренів у кореневій системі. Мутації *ctr1-1* і *eto1-1* обумовлюють в кореневій системі зменшення ступеня галуження коренів, а мутації *ers1-2* і *ein2-1* – викликають підвищення порядків галуження коренів.

**Видозміна коренів під впливом мутацій *cob-1*, *lit-1* і *sab-1* генів *COB1*, *LIT1* і *SAB1*.** Виникнення метаморфозів кореня у рослин в процесі еволюції мало характер мутацій, тому вони закріпилися спадково. Розуміння механізмів формування у рослин різних видозмін кореня є однією з актуальних проблем генетики розвитку. При детальному розгляді морфології кореневих систем у ліній *cob-1*, *lit-1* і *sab-1* арабідопсису було встановлено, що мутації за генами *COB1*, *LIT1* і *SAB1* викликають у рослин формування нетипових коренів у вигляді кореневих шишок (бульб), що являють собою потовщені бічні і додаткові корені. Такі метаморфози коренів характерні для різних представників дводольних і однодольних рослин (жоржина, батат та інші).

**Успадковування ознак кореневої системи при взаємодії генів *SHR1*, *GPA1* і *COB1*.** Для з'ясування характеру впливу взаємодії генів *SHR1*, *GPA1* і *COB1* на ознаки кореневої системи нами був проведений аналіз ряду серій гібридів F<sub>1</sub> і F<sub>2</sub>, отриманих від контрольованого штучного схрещування. Як вихідні батьківські компоненти для схрещування використовували гомозиготні мутантні лінії *shr-1*, *gpa1-3* і *cob-1*, що розрізняються між собою за досліджуваними ознаками.

Кожна із зазначених мутантних ліній має певну, характерну для неї, будову кореневої системи. У арабідопсису дикого типу, поширеного в природі, утворюється коренева система змішаного типу. Рослини мутантної лінії *shr-1* мають мичкувату кореневу систему, а лінії *gpa1-3* – стрижену.

Для рослин мутантної лінії *cob-1* характерні не типові корені у вигляді кореневих шишок.

Нормальний алель *SHR1*, що зумовлює кореневу систему змішаного типу, домінує над алелем *shr-1*, який визначає кореневу систему мичкуватого типу. Інша алельна пара, що міститься в іншій парі гомологічних хромосом, визначає типову будову коренів. Ця будова коренів контролюється домінантним алелем *COB1*. Рецесивний алель *cob-1* визначає не характерну для *A. thaliana* будову коренів у вигляді кореневих шишок.

При схрещуванні рослини мутантної лінії *shr-1* з мичкуватою кореневою системою та типовим корінням *shr-1 shr-1 COB1 COB1* з рослиною мутантної лінії *cob-1*, що має змішану кореневу систему і видозмінене коріння *SHR1 SHR1 cob-1 cob-1*, у гібридних рослин першого покоління *SHR1 shr-1 COB1 cob-1* виявляється змішана коренева система і типове коріння.

У  $F_1$  за генами *SHR1* і *COB1* за кожною парою алелів спостерігається повне домінування типового типу кореневої системи і нормальної будови коренів (*shr-1* < *SHR1*, *cob-1* < *COB1*). У другому поколінні від самозапилення таких рослин відбувається розщеплення на чотири фенотипових класи в співвідношенні 107 з кореневою системою змішаного типу та типовим корінням, 34 з кореневою системою змішаного типу і видозміненим корінням, 35 з кореневою системою мичкуватого типу і типовим корінням, 12 з кореневою системою мичкуватого типу і видозміненим корінням.

Проведена статистична оцінка відмінностей між експериментально отриманими і теоретично очікуваними результатами розщеплення в  $F_2$  за допомогою критерію відповідності  $\chi^2$  показала, що гіпотеза про розщеплення за дигібридною схемою 9:3:3:1 підтверджується (табл. 3).

Таблиця 3

Розщеплення в поколінні  $F_2$  за генами *SHR1* і *COB1*

Позначення	<i>SHR1</i> __ <i>COB1</i> __	<i>SHR1</i> __ <i>cob-1 cob-1</i>	<i>shr-1 shr-1</i> <i>COB1</i> __	<i>shr-1 shr-1</i> <i>cob-1 cob-1</i>	Всього
<i>f</i>	107	34	35	12	188
<i>f'</i>	106	35	35	12	188
<i>d</i>	1	-1	0	0	
<i>d</i> <sup>2</sup>	1	1	0	0	
$\chi^2$	0,009	0,03	0	0	0,039

Подібним чином відбувається успадковування типу кореневої системи і характеру будови коренів у *A. thaliana* при схрещуванні рослини мутантної лінії *gpa1-3* зі стрижневою кореневою системою і типовим корінням *gpa1-3 gpa1-3 COB1 COB1* з рослиною мутантної лінії *cob-1*, що має змішану кореневу систему і видозмінене коріння *GPA1 GPA1 cob-1 cob-1*.

Змішана коренева система у арабідопсису визначається домінуванням алеля *GPA1* над рецесивним алелем *gpa1-3*, що зумовлює стрижневу кореневу систему. Інша пара ознак стосується особливостей будови коренів в кореневій системі. Домінантний алель гена *COB1* в гомозиготному стані визначає типову будову коренів, а рецесивний алель цього гена (також в гомозиготному стані) зумовлює розвиток видозмінених коренів. Все перше покоління гібридів складається з рослин з кореневою системою змішаного типу та типовим корінням. Цей тип кореневої системи і така будова коренів розвивається у рослин зазвичай тільки в тому випадку, коли два доміinantних гени *GPA1* і *COB1* в гетерозиготному стані взаємодіють. Їх генотип характеризується дигетерозиготністю – *GPA1 gpa1-3 COB1 cob-1*. У другому поколінні цього дигібридного схрещування розщеплення за фенотипом спостерігається у такому співвідношенні: змішана коренева система, типове коріння *GPA1\_COB1\_* – 108 рослин, змішана коренева система, видозмінені корені *GPA1\_cob-1 cob-1* – 32 рослини, стрижнева коренева система, типове коріння *gpa1-3 gpa1-3 COB1\_* – 32 рослини, стрижнева коренева система, видозмінені корені *gpa1-3 gpa1-3 cob-1 cob-1* – 12 рослин.

Оцінка достовірності розщеплення за критерієм  $\chi^2$  представлена в табл. 4. Порівнюючи  $\chi^2$  і  $\chi^2_{st}$  встановили, що  $\chi^2 < \chi^2_{st}$  ( $P < 0,95$ ). Отже, розщеплення у другому поколінні виявляється типовим для дигібридного схрещування.

Таблиця 4

Розщеплення в поколінні  $F_2$  за генами *GPA1* і *COB1*

Позначення	<i>GPA1_</i> <i>COB1_</i>	<i>GPA1_</i> <i>cob-1 cob-1</i>	<i>gpa1-3 gpa1-3</i> <i>COB1_</i>	<i>gpa1-3 gpa1-3</i> <i>cob-1 cob-1</i>	Всього
<i>F</i>	108	32	32	12	184
<i>f'</i>	104	34	34	12	184
<i>D</i>	4	-2	-2	0	
<i>d</i> <sup>2</sup>	16	4	4	0	
$\chi^2$	0,15	0,12	0,12	0	0,39

Зі значною видозміною розщеплення в  $F_2$  при дигібридному схрещуванні здійснюється успадкування типу кореневої системи у *A. thaliana* при схрещуванні рослини мутантної лінії *shr-1* з мичкуватою кореневою системою *shr-1 shr-1 GPA1 GPA1* з рослиною мутантної лінії *gpa1-3*, що має стрижневу кореневу систему *SHR1 SHR1 gpa1-3 gpa1-3*.

Змішана коренева система визначається гомозиготним станом алелі *SHR1*, а мичкувата – алелі *shr-1*. Інша алельна пара в гомозиготному стані також визначає змішану кореневу систему *GPA1 GPA1*, а рецесивний гомозиготний стан гена *gpa1-3 gpa1-3* призводить до утворення стрижневої кореневої системи. Гібридні рослини першого покоління *SHR1 shr-1 GPA1 gpa1-3* мають кореневу систему змішаного типу. Нормальний тип кореневої системи

зумовлений взаємодією двох доміантних алелів *SHR1* і *GPA1* в гетерозиготному стані. Від самозапилення таких форм у другому поколінні з'являються рослини з трьома типами кореневих систем у відношенні 9/16 зі змішаною кореневою системою: 3/16 зі стрижневою кореневою системою: 3/16 з мичкуватою кореневою системою, тобто розщеплення не виявляється типовим для дигібридного схрещування.

Результати розщеплення в поколінні  $F_2$  за зазначеними ознаками наведені в табл. 5. З даних таблиці видно, що статистично не підтверджується збіг теоретично очікуваного розщеплення за фенотипом із спостережуваним в досліді:  $\chi^2 > \chi^2_{st}$ ,  $P < 0,95$ .

Таблиця 5

Розщеплення в поколінні  $F_2$  за генами *SHR1* і *GPA1*

Позначення	<i>SHR1</i> __ <i>GPA1</i> __	<i>SHR1</i> __ <i>gpa1-3 gpa1-3</i>	<i>shr-1 shr-1</i> <i>GPA1</i> __	<i>shr-1 shr-1</i> <i>gpa1-3 gpa1-3</i>	Всього
<i>f</i>	108	37	35	0	180
<i>f'</i>	101	34	34	11	180
<i>d</i>	7	3	1	-11	
<i>d'</i>	49	9	1	121	
$\chi^2$	0,49	0,26	0,03	11	11,78

У другому поколінні такого схрещування має місце розщеплення в незвичайному відношенні 9:3:3. Причиною, що змінює розщеплення у відношенні 9:3:3:1, є різна життєздатність рослин в поколінні  $F_2$ . Рослини, у яких рецесивні алелі двох генів *SHR1* і *GPA1* перебувають в гомозиготному стані (*shr-1 shr-1 gpa1-3 gpa1-3*), не виживають і гинуть на стадії проростка від припинення розвитку кореневої системи. У таких рослин спостерігається сильна редукція головного і додаткового коріння, що призводить до зниження життєздатності і швидкості їх росту. Це пов'язано з тим, що мутація *shr-1* за геном *SHR1* викликає в кореневій системі припинення росту головного кореня, а мутація *gpa1-3* в гені *GPA1* зумовлює – пригнічення утворення додаткових коренів.

Отже, гомозиготний стан за обома рецесивними генами *shr-1 shr-1 gpa1-3 gpa1-3* викликає у рослин їх загибель. У результаті цілий клас розщеплення випадає, даючи відношення 9:3:3 замість 9:3:3:1.

Загалом, результати гібридологічного аналізу гібридів  $F_1$  і  $F_2$  всіх проведених комбінацій схрещувань дозволяють зробити висновок про незалежне успадковування ознак кореневої системи при взаємодії генів *SHR1*, *GPA1* і *COB1*. Це свідчить про те, що гени *SHR1*, *GPA1* і *COB1* беруть участь у непов'язаних процесах формування ознак кореневої системи.



## ГЕНЕТИКА МОРФОГЕНЕЗУ КОРЕНЕВИХ ВОЛОСКІВ

**Вплив мутацій *axr1-1*, *axr2-1*, *axr3-1* і *aux1-7* за генами *AXR1*, *AXR2*, *AXR3* і *AUX1* на будову волосків епіблеми.** Отримані результати досліджень будови кореневих волосків у мутантних ліній *axr2-1*, *axr3-1*, *axr1-1* і *aux1-7* вказують на те, що мутації в генах сигналізації ауксину *AXR1*, *AXR2*, *AXR3* і *AUX1* викликають у рослин пригнічення утворення волосків епіблеми. Ці данні свідчать на користь того, що ауксин у рослин відіграє важливу роль в процесі розвитку кореневих волосків.

**Прояв впливу мутацій *ctr1-2*, *etr1-1*, *ein2-1* і *eto1-1* в генах *CTR1*, *ETR1*, *EIN2* і *ETO1* на будову кореневих волосків.** При розгляді особливостей морфології кореневих волосків у рослин мутантних ліній *ctr1-2*, *etr1-1*, *ein2-1* і *eto1-1* було встановлено, що мутації за генами сигналіngu етилену *CTR1*, *ETO1*, *ETR1* і *EIN2* неоднаково діють на кількість і довжину волосків епіблеми. Мутації *ctr1-1* і *eto1-1* викликають в кореневій системі посилення формування виростів клітин шкірки кореня, тоді як мутації *etr1-1* і *ein2-1* обумовлюють – зниження утворення кореневих волосків. Отримані данні свідчать про те, що поряд з ауксином важливу роль в утворенні виростів клітин шкірки кореня відіграє і етилен.

**Успадкування форми кореневих волосків при взаємодії генів *RHD3*, *RHD4*, *CEN1* і *SAR1*.** Нами було проведено ряд схрещувань між рослинами мутантних ліній арабідопсису, що відрізняються між собою за формою волосків епіблеми. Як вихідні батьківські форми для схрещування використовували наступні мутантні лінії: *rhd3-1*, *rhd4-1*, *cen1-1* і *sar-1*. У *A. thaliana* дикого типу на коренях розвиваються кореневі волоски трубчастої (циліндричної) форми. Для рослин мутантної лінії *sar-1* характерні розширені у верхній частині (голівчасті) вирости клітин шкірки кореня. Рослини мутантної лінії *cen1-1* формують гачкоподібні кореневі волоски, а рослини лінії *rhd3-1* утворюють хвилясті волоски епіблеми. Опуклі з перетяжками уздовж довжини кореневі волоски мають рослини мутантної лінії *rhd4-1*.

Результати вивчення особливостей успадкування форми волосків епіблеми, отриманих нами при схрещуванні рослин мутантних ліній, що розрізняються за цією ознакою, наведені в табл. 6. У всіх комбінаціях схрещування гібридні рослини першого покоління характеризуються наявністю на коренях кореневих волосків трубчастої (циліндричної) форми. У них спостерігається прояв дикої форми волосків епіблеми як домінуючої ознаки. У другому поколінні від самозапилення гібридів  $F_1$  з'являються рослини з чотирма фенотиповими класами у відношенні 9:3:3:1. Для даних схрещувань між фактично отриманими і теоретично обчисленими даними немає достовірних відмінностей.

Таким чином, розщеплення в  $F_2$  виявляється типовим для дигібридного схрещування. У той же час незважаючи на те, що схема дигібридного розщеплення не порушується і кожна пара алелів поводить у успадкуванні незалежно, проте у всіх комбінаціях схрещування у другому поколінні

спостерігається комплементарна дія генів. Гомозиготний стан за обома рецесивними генам обумовлює у 1/16 рослин появу нових форм кореневих волосків, які не характерні для волосків епіблеми *A. thaliana* дикого типу.

Таблиця 6

**Результати гібридологічного аналізу гібридів F<sub>1</sub> і F<sub>2</sub> за формою кореневих волосків**

Комбінація схрещування	Форма кореневих волосків в F <sub>1</sub>	Число рослин в F <sub>2</sub> , шт		Очікуване відношення	$\chi^2$	$\chi^2_{st}$ , P<0,95
		всього	в тому числі			
<i>rhd3-1</i> x <i>sar-1</i>	циліндрична	187	108 з циліндричною формою кореневих волосків, 33 з розширеними у верхній частині кореневими волосками, 36 з хвилястими кореневими волосками, 10 з хвилястими, розширеними у верхній частині, кореневими волосками	9:3:3:1	0,56	7,81
<i>cen1-1</i> x <i>sar-1</i>	циліндрична	186	109 з циліндричною формою кореневих волосків, 35 з розширеними у верхній частині кореневими волосками, 34 з гачкоподібними кореневими волосками, 8 з гачкоподібними, потовщеними на верхівці, кореневими волосками	9:3:3:1	1,6	7,81
<i>rhd3-1</i> x <i>rhd4-1</i>	циліндрична	188	110 з циліндричною формою кореневих волосків, 34 з опуклими з перетяжками уздовж довжини кореневими волосками, 35 з хвилястими кореневими волосками, 9 з хвилястими з опукlostями і перетяжками уздовж довжини кореневими волосками	9:3:3:1	0,93	7,81
<i>rhd4-1</i> x <i>cen1-1</i>	циліндрична	191	108 з циліндричною формою кореневих волосків, 35 з гачкоподібними кореневими волосками, 37 з опуклими з перетяжками уздовж довжини кореневими волосками, 11 з гачкоподібними з опукlostями і перетяжками уздовж довжини кореневими волосками	9:3:3:1	0,15	7,81

При схрещуванні рослини мутантної лінії *rhd3-1* з хвилястими кореневими волосками *rhd3-1 rhd3-1 SAR1 SAR1* з рослиною мутантної лінії *sar-1*, що має розширені у верхній частині (голівчасті) волоски епіблеми *RHD3 RHD3 sar-1 sar-1*, у першому поколінні виходять рослини, які мають циліндричну форму кореневих волосків. При самозапиленні гібридів першого покоління в F<sub>2</sub> з'являються чотири класи розщеплення у відношенні 9 *RHD3 \_ SAR1 \_* – з циліндричною формою волосків епіблеми, 3 *RHD3 \_ sar-1 sar-1* – з розширеними у верхній частині виростами клітин шкірки кореня, 3 *rhd3-1*

*rhd3-1 SAR1* \_ – з хвилястими кореневими волосками, 1 *rhd3-1 rhd3-1 sar-1 sar-1* – з хвилястими, розширеними у верхній частині, виростами поверхневих клітин кореня.

При схрещуванні рослини мутантної лінії *rhd3-1* з хвилястими кореневими волосками *rhd3-1 rhd3-1 SAR1 SAR1* з рослиною мутантної лінії *sar-1*, що має розширені у верхній частині (голівчасті) волоски епіблеми *RHD3 RHD3 sar-1 sar-1*, у першому поколінні виходять рослини, які мають циліндричну форму кореневих волосків. При самозапиленні гібридів першого покоління в  $F_2$  з'являються чотири класи розщеплення у відношенні 9 *RHD3* \_ *SAR1* \_ – з циліндричною формою волосків епіблеми, 3 *RHD3* \_ *sar-1 sar-1* – з розширеними у верхній частині виростами клітин шкірки кореня, 3 *rhd3-1 rhd3-1 SAR1* \_ – з хвилястими кореневими волосками, 1 *rhd3-1 rhd3-1 sar-1 sar-1* – з хвилястими, розширеними у верхній частині, виростами поверхневих клітин кореня.

Результати, отримані у другому поколінні, показують, що за наявності домінантних алелів *RHD3* і *SAR1* в гомо- чи гетерозиготному стані (*RHD3* \_ *SAR1* \_ ) 9/16 рослин належать до дикого типу за формою кореневих волосків. Присутність тільки одного рецесивного алеля *sar-1* в гомозиготному стані (*RHD3* \_ *sar-1 sar-1*) призводить до утворення у 3/16 рослин волосків епіблеми, розширених у верхній частині, а гомозиготність за іншим рецесивним геном *rhd3-1* (*rhd3-1 rhd3-1 SAR1* \_ ) зумовлює розвиток хвилястих виростів клітин шкірки кореня також у 3/16 рослин. Подвійний гомозиготний рецесив (*rhd3-1 rhd3-1 sar-1 sar-1*) визначає утворення нової форми кореневих волосків – хвилястих, розширених у верхній частині, волосків епіблеми у 1/16 рослин.

Таким чином, поява у рослин в  $F_2$  хвилястих виростів клітин поверхневої тканини кореня, потовщених на верхівці, є результатом комплементарної взаємодії двох рецесивних алелів *rhd3-1* і *sar-1* в гомозиготному стані. Крім того, в першому поколінні даного дигібридного схрещування також спостерігається комплементарна взаємодія генів *RHD3* і *SAR1*, зумовлена тим, що домінантні алелі обох цих генів у гетерозиготному стані викликають утворення нормального фенотипу з типовою формою кореневих волосків.

Аналогічним чином відбувається формування у арабідопсису гачкоподібних, потовщених на верхівці, кореневих волосків (комбінація схрещування *cen1-1* x *sar-1*), хвилястих з опукlostями і перетяжками уздовж довжини виростів клітин шкірки кореня (*rhd3-1* x *rhd4-1*) і гачкоподібних з опукlostями і перетяжками уздовж довжини волосків епіблеми (*rhd4-1* x *cen1-1*). Це підтверджується характером розщеплення гібридів в  $F_2$  даних схрещувань.

При схрещуванні рослини мутантної лінії *cen1-1*, що має гачкоподібні кореневі волоски *cen1-1 cen1-1 SAR1 SAR1*, з рослиною мутантної лінії *sar-1*, яка має розширені у верхній частині (голівчасті) кореневі волоски *CEN1 CEN1 sar-1 sar-1*, у гібридних рослин  $F_1$  волоски епіблеми виявляються

циліндричної форми. Це пояснюється комплементарною взаємодією у гетерозигот *CEN1 cen1-1 SAR1 sar-1* домінантних алелів двох різних генів *CEN1* і *SAR1*. При самозапиленні рослин  $F_1$  в  $F_2$  спостерігається розщеплення за формою кореневих волосків у відношенні  $9/16$  *CEN1* \_ *SAR1* \_ :  $3/16$  *CEN1* \_ *sar-1 sar-1* :  $3/16$  *cen1-1 cen1-1 SAR1* \_ :  $1/16$  *cen1-1 cen1-1 sar-1 sar-1*.

Перший фенотиповий клас ( $9/16$ ) має такі ж кореневі волоски, як і у гібридів першого покоління, другий ( $3/16$ ) – розширені у верхній частині (голівчасті) волоски епілеми, подібні до материнської форми, третій ( $3/16$ ) – гачкоподібні вирости клітин шкірки кореня, подібні до батьківської форми, а четвертий ( $1/16$ ) – гачкоподібні, потовщені на верхівці, кореневі волоски, які відсутні у батьківських рослин. Ці результати вказують на те, що взаємно доповнюючий вплив двох рецесивних генів *cen1-1* і *sar-1* в генотипі в гомозиготному стані (*cen1-1 cen1-1 sar-1 sar-1*) зумовлює у рослин розвиток нової ознаки (гачкоподібних, розширених у верхній частині, волосків епілеми).

Схрещування рослин мутантної лінії *rhd3-1* з хвилястими кореневими волосками *rhd3-1 rhd3-1 RHD4 RHD4* з рослинами мутантної лінії *rhd4-1*, що мають опуклі з перетяжками уздовж довжини кореневі волоски *RHD3 RHD3 rhd4-1 rhd4-1*, дає подібні результати.

У гібридів  $F_1$  (*RHD3 rhd3-1 RHD4 rhd4-1*) внаслідок взаємодії домінантних алелів обох генів *RHD3* і *RHD4* розвивається циліндрична форма кореневих волосків. Такий же тип волосків епілеми характерний і для  $9/16$  рослин в  $F_2$  з генотипом *RHD3* \_ *RHD4* \_ . З опуклими і з перетяжками уздовж довжини кореневими волосками у другому поколінні виявляються коріння рослин, що мають генотип *RHD3* \_ *rhd4-1 rhd4-1*, а з хвилястими виростами клітин поверхневої тканини – коріння рослин генотипу *rhd3-1 rhd3-1 RHD4* \_ . Всі інші рослини з генотипом *rhd3-1 rhd3-1 rhd4-1 rhd4-1* утворюють корені, що мають хвилясті з опуклостями і перетяжками уздовж довжини волоски епілеми. Так само, як в попередній комбінації схрещування *cen1-1 x sar-1*, в даному випадку має місце комплементарна взаємодія рецесивних алелів двох генів *RHD3* і *RHD4* в гомозиготному стані.

При схрещуванні рослини мутантної лінії *rhd4-1*, що має опуклі з перетяжками уздовж довжини кореневі волоски *rhd4-1 rhd4-1 CEN1 CEN1*, з рослиною мутантної лінії *cen1-1* з гачкоподібними кореневими волосками *RHD4 RHD4 cen1-1 cen1-1* в  $F_1$  домінує циліндрична форма волосків епілеми. В  $F_2$  відбувається розщеплення рослин на  $9/16$  з циліндричною формою кореневих волосків,  $3/16$  з гачкоподібними виростами клітин шкірки кореня,  $3/16$  з опуклими з перетяжками уздовж довжини волосками епілеми і  $1/16$  з гачкоподібними з опуклостями і перетяжками уздовж довжини кореневими волосками. З 191 рослин у другому поколінні 108 виявилися з циліндричною формою кореневих волосків, 35 – з гачкоподібними волосками епілеми, 37 – з опуклими з перетяжками уздовж довжини виростами клітин шкірки кореня і 11 – з гачкоподібними з опуклостями і перетяжками уздовж

довжини кореневими волосками. Це достовірно відповідає теоретично очікуваному розщепленню. У даному випадку знову-таки у подвійного гомозиготного рецесиву (*rhd4-1 rhd4-1 cen1-1 cen1-1*), у фенотипі якого утворюються кореневі волоски з формою, яка відсутня у батьківських рослин, спостерігається комплементарна взаємодія рецесивних алелів *rhd4-1* і *cen1-1* в гомозиготному стані.

В цілому, результати аналізу всіх проведених схрещувань дають можливість зробити висновок, що успадкування форми корневих волосків у *A. thaliana* при взаємодії генів *RHD3*, *RHD4*, *CEN1* і *SAR1* відбувається за типом комплементарної дії генів, при якій кожний з генів характеризується власним специфічним ефектом.

### **ВЗАЄМОЗВ'ЯЗОК СИГНАЛЬНИХ СИСТЕМ РОСЛИНИ ТА ВЗАЄМОДІЇ ГЕНІВ ПРИ УСПАДКУВАННІ ОЗНАК КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ**

**Взаємодія генів *RHD3* і *SAR1*, *GPA1* і *SLR1* та *SHY2* і *MSG1* при успадкуванні ознак кореневої системи.** Проблема взаємодії генів тісно пов'язана з сигнальними системами регуляції розвитку рослини. Пояснити механізми, за допомогою яких відбувається взаємодія генів, можна виходячи з сучасних уявлень про молекулярні принципи біологічної відповіді.

Будь-яка ознака, властивість або реакція на несприятливі умови середовища в організмі розвивається в результаті функціонування багатьох генів, які можуть взаємодіяти різним чином. Регуляція експресії цих генів контролюється ендогенними і екзогенними сигналами. Сприйняття сигналів у організмів здійснюється сигнальними системами, здатними викликати активацію клітинних механізмів регуляції, які зумовлюють зміну експресії генів, їх перепрограмування і призводять зрештою до реакції-відповіді.

Під впливом мутацій, що виникають у різних генах, регулюючих певні ланки сигнального ланцюга, частково або повністю блокується шлях передачі сигналу в генетичний апарат клітини і відповідна реакція, що викликає на рівні рослини в цілому та її органів порушення в прояві ознаки. Таке явище спостерігається в реалізації багатьох ознак у тварин і рослин, в тому числі і у *A. thaliana*.

При успадкуванні таких ознак спостерігаються всі основні форми взаємодії генів: комплементарна дія генів, епістаз і полімерія. Комплементарна дія генів у *A. thaliana* простежується при успадкуванні форми корневих волосків при взаємодії генів *RHD3* і *SAR1*, коли обидва гени проявляються самостійно. Поява у другому поколінні в 1/16 рослин хвилястих, розширених у верхній частині, корневих волосків у арабідопсиса зумовлена спільною дією в генотипі двох комплементарних рецесивних генів *rhd3-1* і *sar-1*, кожен з яких окремо може проявлятися самостійно. За відсутності в генотипі будь-якого з мутантних неалельних генів розвиток нової ознаки не відбувається.

Епістатична дія генів у арабідопсиса спостерігається на прикладі успадковування бічних і додаткових коренів у кореневій системі при взаємодії генів *GPA1* і *SLR1*. У *A. thaliana* рецесивний алель *gpa1-3* гена *GPA1* в гомозиготному стані блокує в кореневій системі розвиток додаткових коренів, а рецесивний алель *slr-1* іншого гена – *SLR1* також у гомозиготному стані пригнічує утворення додаткових і бічних коренів головного кореня. Від схрещування рослин мутантних ліній *gpa1-3* x *slr-1* всі гібриди першого покоління виявляються дикого типу, тобто мають бічні корені головного кореня і додаткові корені.

У другому поколінні від самоzapилення гібридів  $F_1$  спостерігається розщеплення рослин на три фенотипових класи у відношенні 9/16 з бічним корінням головного кореня і додатковим корінням (*GPA1\_ SLR1\_*): 3/16 з бічним корінням головного кореня, але без додаткового коріння (*gpa1-3 gpa1 -3 SLR1\_*): 4/16 без бічних коренів головного кореня і додаткових коренів (*GPA1\_ slr-1 slr-1, gpa1-3 gpa1-3 slr-1 slr-1*) (табл. 7).

Таку поведінку ознак в успадкуванні можна пояснити рецесивним епістазом типу *slr-1 slr-1* > *GPA1\_*, коли рецесивний алель одного гена – *SLR1* в гомозиготному стані пригнічує дію домінантного алеля іншого гена – *GPA1* в гомо- чи гетерозиготному стані. Причому рослини генотипу *slr-1 slr-1 GPA1\_* виявляються без бічних коренів головного кореня і додаткових коренів, як і подвійний гомозиготний рецесив *slr-1 slr-1 gpa1-3 gpa1-3*, оскільки рецесивний ген *slr-1* в гомозиготному стані викликає формування тільки головного кореня, що не розгалужується на бічні корені, тим самим не дає можливості проявитися домінантному гену *GPA1* в гомо- чи гетерозиготному стані, який зумовлює розвиток в кореневій системі додаткових і бічних коренів головного кореня.

Таблиця 7

Розщеплення в поколінні  $F_2$  за генами *GPA1* і *SLR1*

Позначення	<i>GPA1_ SLR1_</i>	<i>gpa1-3 gpa1-3 SLR1_</i>	<i>GPA1_ slr-1 slr-1; gpa1-3 gpa1-3 slr-1 slr-1</i>	Всього
<i>f</i>	107	30	45	182
<i>f'</i>	102	34	46	182
<i>d</i>	5	-4	-1	
<i>d'</i>	25	16	1	
$\chi^2$	0,25	0,47	0,02	0,74

Полімерна дія генів у *A. thaliana* спостерігається в процесі успадковування в кореневій системі довжини бічних коренів головного кореня при взаємодії генів *SHY2* і *MSG1*. У арабідопсису рослини деяких мутантних ліній – *msg1-2, shy2-2* та інших мають зменшений ступінь розгалуження коренів, який визначається кількома різними генами.

Нормальна довжина бічних коренів головного кореня визначається домінантними генами *SHY2* і *MSG1*, а укорочена – рецесивними генами *shy2-2* і *msg1-2*. При схрещуванні двох рослин мутантних ліній *shy2-2* і *msg1-2*, що мають зменшену порівняно з диким типом величиною бічних коренів різних порядків розгалуження головного кореня, всі гібриди  $F_1$  (*SHY2 shy2-2 MSG1 msg1-2*) мають нормальну довжину бічних коренів. Від самозапилення таких форм у  $F_2$  15/16 всіх рослин виявляються з різною довжиною бічних коренів головного кореня і 1/16 без бічних коренів (табл. 8).

Таблиця 8

Розщеплення в поколінні  $F_2$  за генами *SHY2* і *MSG1*

Позначення	<i>SHY2_ MSG1 _</i> ; <i>SHY2_ msg1-2 msg1-2</i> ; <i>shy2-2 shy2-2 MSG1 _</i>	<i>shy2-2 shy2-2</i> <i>msg1-2 msg1-2</i>	Всього
<i>F</i>	171	15	186
<i>f'</i>	174	12	186
<i>D</i>	-3	3	
<i>d</i> <sup>2</sup>	9	9	
$\chi^2$	0,05	0,75	0,8

У даному випадку у гібридів другого покоління найбільшу довжину бічних коренів зумовлюють два домінантних алелі *SHY2* і *MSG1* в гомо- чи гетерозиготному стані, тоді як об'єднання рецесивних алелів *shy2-2* і *msg1-2* в гомозиготному стані визначає повну їх відсутність. При цьому величина бічних коренів залежить від кількості домінантних і рецесивних генів у генотипі. Наявність домінантних алелів двох різних генів *SHY2* і *MSG1* в гомо- чи гетерозиготному стані (*SHY2\_ MSG1\_*) зумовлює у 9/16 рослин максимальну довжину бічних коренів. Присутність тільки одного рецесивного алеля *msg1-2* в гомозиготному стані (*SHY2\_ msg1-2 msg1-2*) або тільки іншого рецесивного алеля *shy2-2* також у гомозиготному стані (*shy2-2 shy2-2 MSG1\_*) визначає у 6/16 рослин різну проміжну величину бічних коренів. Гомозиготний стан за обома рецесивним генам *shy2-2 shy2-2 msg1-2 msg1-2* призводить до редукції у 1/16 рослин бічних коренів. Ці результати можна пояснити полімерною дією двох різних генів *SHY2* і *MSG1* на розвиток однієї і тієї ж ознаки «довжина бічних коренів головного кореня».

Полімерний характер дії генів широко використовується в селекції і має пряме відношення до гетерозису. Зазвичай за типом полімерної взаємодії генів у рослин успадковуються багато господарсько корисних ознак, в тому числі і довжина коренів. Знаючи закономірності успадковування в кореневій системі довжини бічних коренів при взаємодії генів можна шляхом схрещування при правильному підборі вихідних батьківських пар в результаті генетичної рекомбінації отримувати рослини з позитивним трансгресивним поєднанням в одному генотипі полімерних генів адитивної

дії, що визначають більш сильну ступінь розгалуження коренів у порівнянні з обома батьківськими формами. Ці рослини будуть цінним матеріалом в селекційних програмах зі створення сортів і гібридів, що ефективно використовують мінеральні елементи ґрунту і добрив.

**Роль домінантних мутацій *Etr1-1*, *Etr2-1* генів *ETR1* та *ETR2* у виникненні гетерозису.** У *A. thaliana* рослини деяких мутантних ліній – *Etr1-1* і *Etr2-1*, що мають у своєму генотипі домінантні мутації, мають збільшений порівняно з диким типом ступінь розгалуження коренів, який визначається кількома різними генами. Типова довжина бічних коренів головного кореня, що характерна для рослин, поширених в природі, обумовлюється нормальними генами *ETR1* і *ETR2*, тоді як збільшена – мутантними генами *Etr1-1* і *Etr2-1*, які є домінантними по відношенню до генів дикого типу.

При схрещуванні рослин мутантних ліній *Etr1-1* і *Etr2-1* все перше покоління гібридів *ETR1 Etr1-1 ETR2 Etr2-1* складалося з рослин, що мали більшу довжину бічних коренів різних порядків розгалуження, ніж батьківські форми. У них спостерігався соматичний гетерозис, який проявлявся в більш потужному розвитку бічних коренів у порівнянні з вихідними формами. У  $F_1$  за генам *ETR1* і *ETR2* в кожній парі алелів відбувалося домінування мутантного гена над геном дикого типу (*ETR1* < *Etr1-1* *ETR2* < *Etr2-1*). Крім того, у гібридних рослин першого покоління спостерігався адитивний ефект неалельних домінантних мутантних генів *Etr1-1* і *Etr2-1*.

У другому поколінні рослин розщеплення за фенотипом відбувалося у такому співвідношенні: максимальна довжина бічних коренів – 103 рослини, середня величина бічних коренів – 75 рослин, коротка довжина бічних коренів – 8 рослин (табл. 9).

Таблиця 9

**Розщеплення в поколінні  $F_2$  за генами *ETR1* та *ETR2***

Позначення	<i>ETR1 Etr1-1 ETR2 Etr2-1</i> , <i>ETR1 Etr1-1 Etr2-1 Etr2-1</i> , <i>Etr1-1 Etr1-1 ETR2 Etr2-1</i> , <i>Etr1-1 Etr1-1 Etr2-1 Etr2-1</i>	<i>ETR1 ETR1 ETR2 Etr2-1</i> , <i>ETR1 Etr1-1 ETR2 ETR2</i> , <i>ETR1 ETR1 Etr2-1 Etr2-1</i> , <i>Etr1-1 Etr1-1 ETR2 ETR2</i>	<i>ETR1 ETR1</i> <i>ETR2 ETR2</i>	Всього
<i>f</i>	103	75	8	186
<i>f'</i>	104	70	12	186
<i>d</i>	-1	5	-4	
<i>d</i> <sup>2</sup>	1	25	16	
$\chi^2$	0,01	0,36	1,33	1,7



У даному випадку у гібридів другого покоління довжина бічних коренів залежала від присутності відразу двох різних домінантних мутантних алелів *Etr1-1* і *Etr2-1*, або однієї – незалежно *Etr1-1* або *Etr2-1*. Таким чином, домінантні мутантні гени *Etr1-1* і *Etr2-1* справляли адитивну дію на ознаку, тобто кумулятивний ефект. У такому випадку розщеплення в  $F_2$  проходило відносно 9: 6: 1. Ці данні можна пояснити полімерною дією генів *ETR1* і *ETR2* на розвиток ознаки «довжина бічних коренів».

Загалом, отримані результати досліджень свідчать, що при схрещуванні рослин мутантних ліній *Etr1-1* і *Etr2-1* у гібридів першого покоління спостерігався соматичний гетерозис з більш потужним розвитком бічних коренів у порівнянні з батьківськими формами. У другому поколінні відбувався процес розщеплення гібридів, і їх перевага за довжиною бічних коренів над вихідними формами знижувалася. Це пов'язано зі зменшенням гетерозиготності рослин у поколінні  $F_2$ .

**Особливості успадкування ознак кореневої системи при взаємодії генів *CTR1* і *ALF3* та *NPH4* і *IAR2*.** Нами були проведені схрещування між рослинами мутантних ліній арабідопсиса (*ctr1-1 x alf3-1* та *nph4-1 x iar2-1*), що мають у своєму генотипі мутації за генами, котрі кодують певні ланки сигнального ланцюга.

У арабідопсису рослини мутантної лінії *ctr1-1* мають зменшений ступінь галуження коренів, а рослини мутантної лінії *alf3-1* не мають додаткового і бічного коренів головного кореня, тобто формують тільки головний корінь. Домінантний алель *CTR1*, що зумовлює нормальну довжину бічного коріння, домінує над алелем *ctr1-1*, який визначає укорочену їх величину. Інша алельна пара, що знаходиться в іншій парі гомологічних хромосом, визначає наявність додаткового і бічного коріння головного кореня. Ця особливість регулюється домінантним алелем *ALF3*. Рецесивний алель *alf3-1* визначає їх відсутність.

При схрещуванні рослин мутантних ліній *ctr1-1* і *alf3-1* у гібридів першого покоління *CTR1 ctr1-1 ALF3 alf3-1* розвивається нормальне бічне коріння головного кореня і додаткове коріння. У другому поколінні від самозапилення таких рослин відбувається розщеплення на три фенотипових класи в співвідношенні 105 з типовим додатковим і бічним корінням головного кореня, 31 з укороченою їх довжиною, 44 без додаткового і бічного коріння головного кореня.

Проведена статистична оцінка відмінностей між експериментально отриманими і теоретично очікуваними результатами розщеплення в поколінні  $F_2$  за допомогою критерію відповідності  $\chi^2$  показала, що гіпотеза про розщеплення за схемою 9:3:4 підтверджується (табл. 10).

Ці результати можна пояснити рецесивним епістазом типу *alf3-1 alf3-1 > CTR1\_*, коли рецесивний алель одного гена – *ALF3* в гомозиготному стані пригнічує вплив домінантною алеля іншого гена – *CTR1* в гомо- або гетерозиготному стані.

Розщеплення в поколінні F<sub>2</sub> за генами *CTR1* і *ALF3*

Позначення	<i>CTR1</i> __ <i>ALF3</i> __	<i>ctr1-1 ctr1-1</i> <i>ALF3</i> __	<i>CTR1</i> __ <i>alf3-1 alf3-1</i> ; <i>ctr1-1 ctr1-1 alf3-1 alf3-1</i>	Всього
<i>f</i>	105	31	44	180
<i>f'</i>	101	34	45	180
<i>d</i>	4	-3	-1	
<i>d</i> <sup>2</sup>	16	9	1	
$\chi^2$	0,16	0,26	0,02	0,44

Із значною зміною розщеплення в F<sub>2</sub> відбувається успадковування ознак кореневої системи при наступному схрещуванні рослин мутантних ліній *nph4-1* і *iar2-1*. У арабідопсису розвиток нормальної довжини бічного коріння головного кореня визначається декількома доміантними генами – *NPH4*, *IAR2* та іншими, а укороченої – рецесивними генами *nph4-1*, *iar2-1* і так далі. При схрещуванні двох рослин мутантних ліній *nph4-1* і *iar2-1* із зменшеним ступенем галуження коріння утворюються гібриди F<sub>1</sub> з нормальною довжиною бічного коріння різних порядків галуження. У другому поколінні такого схрещування 15/16 всіх рослин виявляються з різною довжиною бічного коріння і 1/16 без бічного коріння (табл. 11). Пояснити даний факт можна полімерною взаємодією генів *NPH4* і *IAR2* на розвиток ознаки «довжина бічного коріння».

Таблиця 11

Розщеплення в поколінні F<sub>2</sub> за генами *NPH4* і *IAR2*

Позначення	<i>NPH4</i> __ <i>IAR2</i> __; <i>NPH4</i> __ <i>iar2-1 iar2-1</i> <i>nph4-1 nph4-1 IAR2</i> __	<i>nph4-1 nph4-1</i> <i>iar2-1 iar2-1</i>	Всього
<i>F</i>	172	12	184
<i>f'</i>	173	11	184
<i>D</i>	-1	1	
<i>d</i> <sup>2</sup>	1	1	
$\chi^2$	0,005	0,09	0,095

Таким чином, результати наших досліджень свідчать, що у F<sub>2</sub> схрещування рослин мутантних ліній *ctr1-1* x *alf3-1* спостерігається рецесивний епістаз (*alf3-1 alf3-1* > *CTR1*\_ ) у відношенні 9:3:4. При схрещуванні рослин мутантних ліній *nph4-1* x *iar2-1* в поколінні F<sub>2</sub> відбувається полімерна взаємодія генів *NPH4* і *IAR2* у відношенні 15:1.

## ГЕНЕТИКА МІНЕРАЛЬНОГО ЖИВЛЕННЯ У *ARABIDOPSIS THALIANA*

Відомо, що продуктивність рослин залежить від співвідношення між масою надземної частини і коренів. Дані, наведені на рис. 1, свідчать, що у рослин досліджуваних мутантних ліній коефіцієнт продуктивності неоднаковий. Співвідношення між масою надземної частини рослин і масою коренів у них варіює у великому інтервалі (від 0,5 до 6,3). Розмах варіювання ознаки становить 5,8.

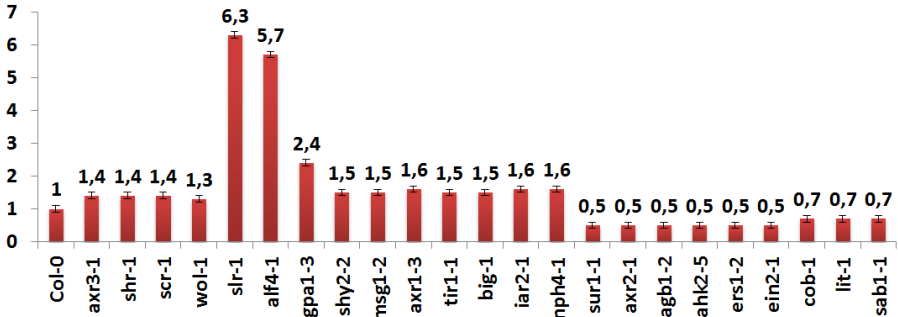


Рис. 1. Коефіцієнт продуктивності (співвідношення між масою надземної частини рослин і масою коренів) у рослин раси Col-0 і мутантних ліній, що впливають на будову кореневої системи, у фазу дозрівання насіння.

Достовірно перевищення коефіцієнта продуктивності по відношенню до контролю (Col-0) виявлено у рослин 14 мутантних ліній: *shr-1*, *scr-1*, *axr3-1*, *wol-1*, *slr-1*, *alf4-1*, *gpa1-3*, *shy2-2*, *msg1-2*, *axr1-3*, *tir1-1*, *big-1*, *iar2-1* і *nph4-1*. Всі вони мають зменшений порядок галуження коренів. Особливістю рослин даних мутантних ліній є те, що їх надземна маса у багато разів перевищує підземну частину – корені.

У мутантних ліній *shr-1*, *scr-1*, *axr3-1* і *wol-1* коефіцієнт продуктивності перевищує контроль на 30,0–40,0%, у мутантних ліній *shy2-2*, *msg1-2*, *axr1-3*, *tir1-1*, *big-1*, *iar2-1* і *nph4-1* – 50,0–60,0%, а у мутантних ліній *slr-1*, *alf4-1* і *gpa1-3* – 140,0–530,0%. Максимальним коефіцієнтом продуктивності володіє лінія *slr-1* – 6,3.

Рослини 11 мутантних ліній – *shr-1*, *scr-1*, *axr3-1*, *wol-1*, *shy2-2*, *msg1-2*, *axr1-3*, *tir1-1*, *big-1*, *iar2-1* і *nph4-1* мають близькі показники із співвідношення надземної маси і коренів. Коефіцієнт продуктивності у них коливається в одному інтервалі – від 1,3 до 1,6. Маса коренів становить 38,6–42,8%. У рослин мутантних ліній *shr-1*, *scr-1*, *axr3-1* і *wol-1* утворюється мичкувата коренева система, яка складається з додаткових і бічних коренів різних порядків галуження. Мичкувата коренева система зазвичай властива однодольним видам. Для рослин мутантних ліній *shy2-2*, *msg1-2*, *axr1-3*, *tir1-*

*1*, *big-1*, *iar2-1* і *nph4-1*, незважаючи на зменшену кількість бічних коренів різних порядків галуження, не характерна зміна типу кореневої системи. У цих мутантних ліній, як і у дикого типу Col-0, формується змішана коренева система, представлена системами головного і додаткового коріння.

Високу інтенсивність роботи кореневої системи має мутантна лінія *gpa1-3*. У рослин лінії *gpa1-3* розвивається стрижнева коренева система, у якій виділяється головний корінь, де формуються бічні корені різних порядків галуження. Маса коренів у них становить 29,5%, а коефіцієнт продуктивності – 2,4. Стрижнева коренева система, як правило, характерна для дводольних рослин.

Особливо високу продуктивність роботи кореневої системи мають рослини мутантних ліній *slr-1* і *alf4-1*. Вони володіють невеликою відносною масою коренів, а коефіцієнтом продуктивності – найвищим. Маса коренів у них становить відповідно 13,7 і 14,9%, тоді як коефіцієнт продуктивності – 6,3 і 5,7. Це й зрозуміло, якщо звернути увагу на те, що у рослин ліній *slr-1* і *alf4-1* утворюється тільки головний корінь, який зазвичай не здатний до формування бічних коренів. У таких випадках поняття корінь і коренева система збігаються. У цьому зв'язку у рослин *slr-1* і *alf4-1* коренева система працює з більшою інтенсивністю, ніж у інших мутантних ліній.

Як правило, така особливість характерна для високоврожайних зернових культур, у яких надземна маса у багато разів перевищує підземну частину рослини.

Достовірне зниження коефіцієнта продуктивності в порівнянні з вихідною расою Col-0 виявлено у 9 мутантних ліній: *sur1-1*, *axr2-1*, *agp1-2*, *ahk2-5*, *ers1-2*, *ein2-1*, *cob-1*, *lit-1* і *sab1-1*. З них рослини ліній *sur1-1*, *axr2-1*, *agp1-2*, *ahk2-5*, *ers1-2* і *ein2-1* характеризуються підвищеним ступенем галуження коренів. Важливою їх властивістю є те, що у них підземна маса у багато разів перевищує надземну частину. У рослин мутантних ліній *cob-1*, *lit-1* і *sab1-1* зменшення показника відбувається на 30%, а у рослин ліній *sur1-1*, *axr2-1*, *agp1-2*, *ahk2-5*, *ers1-2* і *ein2-1* – 50%. Мінімальний коефіцієнт продуктивності мають мутантні лінії *sur1-1*, *axr2-1*, *agp1-2*, *ahk2-5*, *ers1-2* і *ein2-1* – 0,5.

Рослини ліній *cob-1*, *lit-1* і *sab1-1* характеризуються однаковим коефіцієнтом продуктивності. Співвідношення надземної маси і коренів у них невисоке і дорівнює 0,7. Маса коренів варіює в межах від 57,2 до 58,4%. Суттєвою особливістю кореневих систем цих мутантних ліній є формування у них не типових коренів у вигляді корневих шишок, які являють собою потовщені бічні і додаткові корені. Видозміна коренів у рослин *cob-1*, *lit-1* і *sab1-1* пов'язана з порушенням росту кліток епілеми, первинної кори і центрального циліндра в радіальному напрямку.

Нижче співвідношення маси надземної частини і коренів характерне для мутантних ліній *sur1-1*, *axr2-1*, *agp1-2*, *ahk2-5*, *ers1-2* і *ein2-1*. Вони мають велику масу коренів, тоді як коефіцієнт продуктивності – найнижчий. Маса

коренів у них змінюється в межах 65,3–68,7%. Коефіцієнт продуктивності становить 0,5. Коренева система у даних ліній працює з меншою інтенсивністю в порівнянні з іншими мутантними лініями. Це пояснюється тим, що у рослин зазначених ліній розвивається потужна коренева система, здатна сильно галузитися і глибоко проникати в ґрунт.

Зазвичай у рослин така коренева система характеризується підвищеною життєздатністю і кращою пристосованістю до умов середовища у порівнянні з високоврожайними польовими культурами, у яких надземна маса у багато разів перевищує підземну частину.

Зрозуміло, що пояснити рівень продуктивності тієї чи іншої мутантної лінії у *A. thaliana* тільки характером розвитку коренів неможливо. У зв'язку з цим досліджували вплив основних елементів живлення (N, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> і K<sub>2</sub>O) на врожайність рослин мутантних ліній, що порушують будову кореневої системи, при різних рівнях мінеральної забезпеченості (рис. 2).

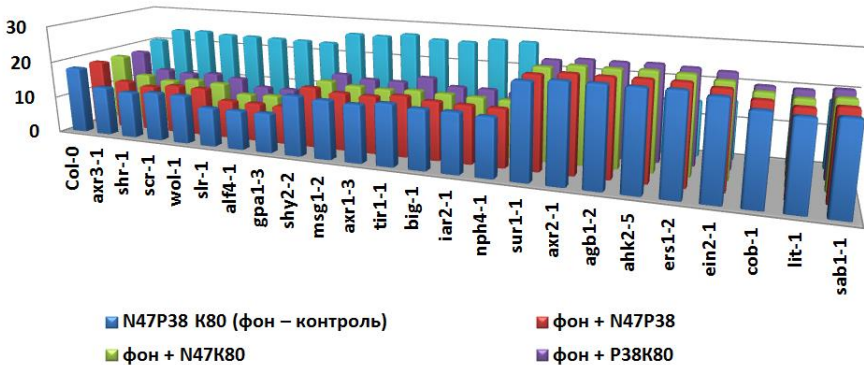


Рис. 2. Середня врожайність насіння з однієї рослини (мг).

Як показали наші дослідження, у контролі N<sub>47</sub>P<sub>38</sub> K<sub>80</sub>, де в живильній суміші була половина концентрації основних елементів живлення, і у трьох варіантах досліді – фон + N<sub>47</sub>P<sub>38</sub>, фон + N<sub>47</sub>K<sub>80</sub> і фон + P<sub>38</sub>K<sub>80</sub> з різним поєднанням додаткової кількості азоту, фосфору і калію досліджувані мутантні лінії розташовувалися за середньою врожайністю насіння з однієї рослини в такій послідовності: *ers1-2*, *agp1-2*, *axr2-1*, *ahk2-5*, *sur1-1*, *ein2-1* > *sab1-1*, *cob-1*, *lit-1* > Col-0 > *tir1-1*, *shy2-2*, *big-1*, *iar2-1*, *msg1-2*, *axr1-3*, *nph4-1* > *axr3-1*, *scr-1*, *wol-1*, *shr-1* > *gpa1-3*, *alf4-1*, *slr-1*.

Рослини ліній *ers1-2*, *ahk2-5*, *agp1-2*, *axr2-1*, *sur1-1*, *ein2-1*, *sab1-1*, *cob-1* і *lit-1* мали більшу врожайність насіння, ніж вихідна раса Col-0. У них врожайність насіння перевищувала контроль (Col-0) у варіанті досліді N<sub>47</sub>P<sub>38</sub> K<sub>80</sub> (фон) в середньому на 18,7–39,0%, на варіанті досліді фон + N<sub>47</sub>P<sub>38</sub> – 17,4–37,7%, у варіанті досліді фон + N<sub>47</sub>K<sub>80</sub> – 16,8–38,6%, а у варіанті досліді

фон + P<sub>38</sub>K<sub>80</sub> – 18,5–39,6%. Характерною особливістю цих мутантних ліній є низьке співвідношення між вагою надземної частини рослин і вагою коренів. Найбільшу врожайність насіння мали лінії *ahk2-5* і *axr2-1* у варіанті фон + N<sub>47</sub>P<sub>38</sub>.

Для рослин ліній *shy2-2*, *tir1-1*, *msg1-2*, *big-1*, *iar2-1/iaa28*, *nph4-1/arf7*, *axr1-3*, *scr-1*, *wol-1*, *axr3-1*, *shr-1*, *gpa1-3*, *alf4-1* і *slr-1* була характерна менша врожайність насіння у порівнянні з диким типом Col-0. У цих рослин зменшення врожайності насіння відносно до контролю відбувалося у варіанті досліду N<sub>47</sub>P<sub>38</sub>K<sub>80</sub> (фон) в середньому на 10,4–42,3%, на варіанті досліду фон + N<sub>47</sub>P<sub>38</sub> – 10,9–43,2%, у варіанті досліду фон + N<sub>47</sub>K<sub>80</sub> – 12,0–44,0%, тоді як у варіанті досліду фон + P<sub>38</sub>K<sub>80</sub> – 4,9–42,3%. Важливою властивістю даних мутантних ліній є високе співвідношення між масою надземної частини рослин і масою коренів. Найменшу врожайність насіння мали лінії *slr-1* і *gpa1-3* у варіанті досліду фон + N<sub>47</sub>K<sub>80</sub>.

При одночасному додаванні в живильну суміш додаткової кількості всіх трьох основних макроелементів на варіанті досліду фон + N<sub>47</sub>P<sub>38</sub>K<sub>80</sub> від дії азоту, фосфору і калію порядок розташування мутантних ліній за врожайністю насіння з 1 рослини ставав наступним: *iar2-1*, *axr1-3*, *nph4-1*, *shy2-2*, *tir1-1*, *msg1-2*, *big-1* > *shr-1*, *axr3-1*, *wol-1*, *scr-1*, *slr-1*, *alf4-1*, *gpa1-3* > Col-0 > *cob-1*, *lit-1*, *sab1-1* > *ein2-1*, *sur1-1*, *axr2-1*, *agp1-2*, *ers1-2*, *ahk2-5*.

У цьому випадку у рослин мутантних ліній *shy2-2*, *tir1-1*, *msg1-2*, *big-1*, *iar2-1*, *nph4-1*, *axr1-3*, *scr-1*, *wol-1*, *axr3-1*, *shr-1*, *gpa1-3*, *alf4-1* і *slr-1* врожайність насіння була на 13,7–33,2% вищою, ніж на контролі (Col-0). Виняток становили лінії *ers1-2*, *ahk2-5*, *agp1-2*, *axr2-1*, *sur1-1*, *ein2-1*, *sab1-1*, *cob-1* і *lit-1*, у яких врожайність насіння була на 10,7–28,8% нижчою у порівнянні з екотипом Col-0. Максимальна врожайність насіння була характерна для рослин мутантних ліній *iar2-1* і *axr3-1*, тоді як мінімальна – рослин мутантної лінії *ahk2-5*.

Таким чином, досліджувані мутантні лінії мають неоднакову реакцію за врожайністю насіння на рівень живлення, а значить розрізняються між собою за ознаками мінерального живлення. Залежно від характеру реакції досліджуваних мутантних ліній за врожайністю насіння на рівень живлення їх можна поділити на дві групи. До першої групи належать мутантні лінії, які в умовах високої забезпеченості живильної суміші елементами живлення, здатні ефективно поглинати і використовувати з неї необхідні речовини для свого росту і розвитку. Такими мутантними лініями є *axr1-3*, *nph4-1*, *iar2-1*, *big-1*, *msg1-2*, *tir1-1*, *shy2-2*, *shr-1*, *axr3-1*, *wol-1*, *scr-1*, *gpa1-3*, *slr-1* і *alf4-1*. Вони характеризуються низькою відносною вагою коренів, але високим коефіцієнтом продуктивності роботи кореневої системи. У таких рослин надземна маса у багато разів перевищує підземну частину.

У другу групу входять мутантні лінії, які в умовах недостатньої забезпеченості живильної суміші елементами живлення, можуть інтенсивно поглинати і використовувати з неї необхідні речовини для процесів свого

розвитку. До них належать мутантні лінії *ers1-2*, *ahk2-5*, *agp1-2*, *axr2-1*, *sur1-1*, *ein2-1*, *sab1-1*, *cob-1* і *lit-1*. Їм притаманна висока відносна вага коріння, але низький коефіцієнт інтенсивності роботи кореневої системи. У цих рослин підземна частина у багато разів перевищує надземну масу.

Загалом, аналіз експериментальних даних дозволяє зробити висновок про те, що у рослин досліджуваних мутантних ліній відзначається наявність генетичного поліморфізму за ознаками кореневого живлення і адаптації до стресів мінерального живлення. Наявність виявленого у мутантних ліній *A. thaliana* поліморфізму на чутливість до елементів живлення вказує на те, що культурні рослини містять велику різноманітність генів, які контролюють їх здатність ефективно поглинати і засвоювати мінеральні речовини з ґрунту і добрив. Використовуючи ефективні прийоми селекції та відповідні методики відбору, можна на основі прихованого в культурних формах і у диких їх родичів поліморфізму за ознаками мінерального живлення створити набір ліній, що інтенсивно поглинають і трансформують у продукцію елементи живлення. Ці лінії будуть цінним матеріалом для селекції агрохімічно ефективних сортів і гібридів культурних рослин.

## ВИСНОВКИ

У дисертації з'ясовано механізми генетичного контролю морфогенезу кореневої системи *Arabidopsis thaliana*.

1. Мутації *shr-1*, *scr-1*, *wol-1* і *axr3-1* за генами *SHRI*, *SCR1*, *WOL1* і *AXR3* викликають у рослин припинення росту головного кореня, що призводить до зміни в них типу кореневої системи. В результаті мутантні алелі *shr-1*, *scr-1*, *axr3-1* і *wol-1* зумовлюють у рослин розвиток мичкуватої кореневої системи, у якій основну масу коренів складають додаткові корені.

2. Мутації *cob-1*, *lit-1* і *sab1-1* в генах *COB1*, *LIT1* і *SAB1* призводять до формування в кореневій системі нетипових коренів у вигляді кореневих шишок, які утворюються внаслідок метаморфозу бічних і додаткових коренів.

3. За характером впливу на ступінь розгалуження коренів мутації, що впливають на метаболізм ауксину або чутливість до нього, розділено на дві групи: мутації, які зменшують порядок галуження коренів і мутації, що підвищують ступінь галуження 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*.

4. Мутації *slr-1/iaa14*, *alf4-1* і *alf3-1* за генами *SLR1/IAA14*, *ALF4* і *ALF3* зумовлюють відсутність бічних коренів на головному і додаткових коренях, серія мутацій *gpa1-1*, *gpa1-2*, *gpa1-3* і *gpa1-4* в гені *GPA1* приводить до пригнічення формування додаткових коренів, а мутації *axr3-1/iaa17*, *axr3-3/iaa17* гена *AXR3/IAA17* викликають недорозвинення головного кореня.

5. Серія мутацій *gpa1-1*, *gpa1-2*, *gpa1-3* і *gpa1-4* в гені *GPA1* забезпечує утворення у рослин стрижневої кореневої системи, яка представлена

головним коренем з бічними коренями першого і наступних порядків галуження.

6. Мутації *ahk2-5* і *ahk3-7* за генами *AHK2* і *AHK3* викликають в кореневій системі збільшення порядків галуження коренів. Причому вплив рецесивних алелів *ahk2-5* і *ahk3-7* на рівні кореневої системи виявляється в двох напрямках: у збільшенні числа і довжини бічних коренів різних порядків галуження.

7. Мутації *ers1-2*, *ein2-1*, *ctr1-1* і *etol-1* в генах *CTR1*, *ERS1*, *EIN2* і *ETO1* по-різному впливають на кількість і довжину коренів у кореневій системі. Мутації *ctr1-1* і *etol-1* обумовлюють у кореневій системі зменшення ступеня галуження коренів, а мутації *ers1-2* і *ein2-1* – підвищення порядків галуження коренів.

8. Мутації *axr1-1*, *axr2-1*, *axr3-1* і *aux1-7* за генами *AXR1*, *AXR2*, *AXR3* і *AUX1* призводять на коренях до зниження формування кореневих волосків.

9. Мутації *ctr1-2* і *etol-1* в генах *CTR1* і *ETO1* викликають в кореневій системі підвищення утворення волосків епілеми, тоді як мутації *etr1-1* і *ein2-1* генів *ETR1* і *EIN2* – зниження формування виростів клітин шкірки кореня.

10. Успадковування ознак кореневої системи у *A. thaliana* при взаємодії генів *SHR1*, *GPA1* і *COB1* відбувається за типом незалежної дії генів. У  $F_2$  схрещувань рослин мутантних ліній *shr-1* x *cob-1* і *gpa1-3* x *cob-1* розщеплення за фенотипом відповідає формулі розщеплення  $(3:1)^2$ , або 9:3:3:1. При схрещуванні рослин мутантних ліній *shr-1* x *gpa1-3* в поколінні  $F_2$  відбувається видозміна дигенного розщеплення за фенотипом у відношенні 9:3:3. Причиною цього є елімінація при розщепленні класу гомозигот за обома рецесивними генам.

11. Успадковування форми кореневих волосків у *A. thaliana* при взаємодії генів *RHD3*, *RHD4*, *CEN1* і *SAR1* відбувається за типом комплементарної дії генів, при якому кожний з генів характеризується власним специфічним ефектом.

12. Комплементарна взаємодія рецесивних генів *rhd3-1*, *rhd4-1*, *cen1-1* і *sar-1* зумовлює розвиток у рослин складніших форм кореневих волосків: а) алелі *rhd3-1* і *sar-1* разом забезпечують утворення хвилястих, розширених у верхній частині, волосків епілеми; б) в результаті прояву алелів *cen1-1* і *sar-1* формуються гачкоподібні, потовщені на верхівці, вирости клітин шкірки кореня; в) вплив алелів *rhd3-1* і *rhd4-1* призводить до розвитку хвилястих з опукlostями і перетяжками уздовж довжини кореневих волосків г) спільна дія алелів *rhd4-1* і *cen1-1* сприяє утворенню гачкоподібних з опукlostями і перетяжками уздовж довжини виростів поверхневих клітин кореня.

13. При схрещуванні рослин мутантних ліній *gpa1-3* x *slr-1* і *ctr1-1* x *alf3-1* в поколінні  $F_2$  відбувається рецесивний епістаз (*slr-1 slr-1* > *GPA1* \_; *alf3-1 alf3-1* > *CTR1*\_) у відношенні 9:3:4. У  $F_2$  схрещувань рослин мутантних ліній



*shy2-2* x *msg1-2* і *nph4-1* x *iar2-1* спостерігається полімерна взаємодія генів *SHY2* і *MSG1* та *NPH4* і *IAR2* за розщепленням 15:1.

14. Успадковування довжини бічних коренів у *A. thaliana* при взаємодії двох пар генів *ETR1* і *ETR2* відбувається за типом полімерної дії генів при повному домінуванні генів у відношенні 9:6:1. У гібридів першого покоління спостерігається соматичний гетерозис, який проявляється в більш потужному розвитку бічних коренів у порівнянні з вихідними формами. У другому поколінні відбувається процес розщеплення гібридів, і їх перевага за довжиною бічних коренів над батьківськими формами знижується.

15. У рослин мутантних ліній, що впливають на будову кореневої системи, виявлено наявність генетичного поліморфізму за ознаками кореневого живлення і адаптації до стресів мінерального живлення. За оцінкою відповідної їх реакції на рівень мінерального живлення виділено лінії (*ers1-2*, *ahk2-5*, *agb 1-2*, *axr2-1/iaa7*, *sur1-1*, *ein2-1*, *sab1-1*, *cob-1* і *lit-1*), що здатні до адаптації до низького вмісту в живильній суміші елементів живлення, і лінії (*axr1-3*, *nph4-1/arf7*, *iar2-1/iaa28*, *big-1*, *msg1-2/iaa19*, *tir1-1*, *shy2-2/iaa3*, *shr-1*, *axr3-1/iaa17*, *wol-1*, *scr-1*, *gpa1-3*, *slr-1/iaa14* і *alf4-1*), які ефективно поглинають і використовують поживні речовини з живильної суміші з високим вмістом елементів живлення.

16. Наявність виявленого генетичного поліморфізму в мутантних ліній *A. thaliana*, що впливають на будову кореневої системи, на чутливість до вмісту елементів живлення свідчить про те, що у сортів і гібридів можна вести спрямовану селекцію за зміною рівня ознак, пов'язаних з ефективним використанням рослинами поживних речовин з ґрунту і добрив.

## СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

### Монографія

1. Генетична та гормональна регуляція розвитку кореневої системи у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. : монографія / С. Г. Хаблак. Луганськ : ЛНАУ, 2013. 355 с.

### Наукові статті у фахових виданнях України

2. Хаблак С. Г., Абдуллаєва Я. А. Модификационная изменчивость развития корневой системы у *Arabidopsis thaliana*. Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2011. Вып. 4 (23). С. 51–57. (Особистий внесок здобувача – проведення дослідів, аналіз та узагальнення результатів, написання та оформлення статті).

3. Хаблак С. Г., Абдуллаєва Я. А. Морфогенез кореневої системи дикого типу раси Landsberg в онтогенезі *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Науковий вісник Волинського національного університету імені Лесі Українки. Серія Біологічні науки. 2011. №9. С. 37–42. (Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, узагальнення даних, написання та оформлення статті).

4. Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А. Строение корневой системы у мутантной линии *wooden leg-1 (wol-1) Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. 2011. №1 (11). С. 122–127. (Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, узагальнення експериментальних даних, написання та оформлення статті).

5. Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А. Влияние ауксин-индуцированных генов на ветвление корней в корневой системе у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Вестник Харьковского национального аграрного университета. Серия Биология. 2012. Вып. 1(25). С. 57–63. (Особистий внесок здобувача – визначення завдання, проведення досліджень, узагальнення даних, написання статті).

6. Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А. Влияние мутаций генов сигнализации и метаболизма этилена *CTR1, ERS1, EIN2* и *ETO1* на ветвление корней в корневой системе у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Вестник Запорожского национального университета. Серия Биологические науки. 2012. № 1. С. 15–23. (Особистий внесок здобувача – отримання експериментальних даних, аналіз та узагальнення, написання статті).

7. Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А. Онтоморфогенез кореневої системи у раси *Columbia Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Науковий вісник Луганського національного аграрного університету. Серія Біологічні науки. 2012. № 38. С. 69–72. (Особистий внесок здобувача – проведення дослідів, аналіз та узагальнення результатів, написання та оформлення статті).

8. Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А. Особенности строения и развития корневых систем у растений мутантных линий *ahk2-5* и *ahk3-7 Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Вестник Одесского национального университета. Серия Биология. 2012. Т. 17, в. 1–2. С. 58–68. (Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, узагальнення даних, написання та оформлення статті).

9. Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А. Наследование признаков корневой системы у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. при взаимодействии генов *SHR1, GPA1* и *COB1*. Вестник Харьковского национального аграрного университета. Серия Биология. 2012. Вып. 3 (27). С. 91–97. (Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, узагальнення експериментальних даних, написання та оформлення статті).

10. Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А. Динамика роста корневых систем у растений экотипов *Columbia* и *Landsberg Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. в онтогенезе. Научный вестник Луганского национального аграрного университета. Серия Биологические науки. 2012. № 46. С. 64–70. (Особистий внесок здобувача – визначення завдання, проведення досліджень, узагальнення даних, написання статті).

11. Хаблак С. Г., Чеченева Т. Н., Абдуллаева Я. А. Наследование формы корневых волосков у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. при взаимодействии генов *RHD3, RHD4, CEN1* и *SAR1*. Вестник Запорожского национального

университета. Серия Биологические науки. 2012. № 3. С. 13–22. (*Особистий внесок здобувача – отримання експериментальних даних, аналіз та узагальнення, написання статті*).

12. Хаблак С. Г., Чеченева Т. Н., Абдуллаева Я. А. Генетическая модель развития корневой системы у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. 2012. №1 (12). С. 123–130. (*Особистий внесок здобувача – проведення дослідів, аналіз та узагальнення результатів, написання та оформлення статті*).

13. Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А. Видозміна коріння у кореневій системі *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. під впливом мутацій генів *COB1*, *LIT1* і *SAB1*. Вісник Київського національного університету ім. Тараса Шевченка. Серія Біологія. 2013. № 63. С. 22–24. (*Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, узагальнення даних, написання та оформлення статті*).

14. Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А. Строение корневых волосков у растений мутантных линий *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. Вестник Харьковского национального аграрного университета. Серия Биология. 2013. Вып. 1 (28). С. 78–84. (*Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, узагальнення експериментальних даних, написання та оформлення статті*).

15. Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А. Влияние мутаций генов сигнализации ауксинов *TIR1*, *GPA1*, *AGP1* и *AXR2* на ветвление корней в корневой системе у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. Вестник Запорожского национального университета. Серия Биологические науки. 2013. № 2. С. 5–9. (*Особистий внесок здобувача – визначення завдання, проведення досліджень, узагальнення даних, написання статті*).

16. Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А. Теория ферментативного роста клеток растяжением. Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2013. Вып. 9. С. 185–196. (*Особистий внесок здобувача – проведення дослідів, аналіз та узагальнення результатів, написання та оформлення статті*).

17. Хаблак С. Г., Парий Ф. Н. Взаимосвязь сигнальной системы регуляции развития растения и взаимодействия генов при наследовании признаков корневой системы у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. Вестник Харьковского национального аграрного университета. Серия Биология. 2013. Вып. 3 (30). С. 83–89. (*Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, узагальнення даних, написання та оформлення статті*).

18. Хаблак С. Г. Генетическая и гормональная регуляция развития корневого волоска в *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. Вісн. Укр. тов-ва генетиків і селекціонерів. 2013. Т. 11, №1. С. 137–143.

19. Хаблак С. Г. Совместное влияние генов *CEN1* и *SAR1* на образование формы корневого волоска у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. Научный вестник Луганского национального аграрного университета. Серия Биологические науки. 2013. № 50. С. 73–77.

20. Хаблак С. Г. Эпистатическое взаимодействие генов *GPA1* и *SLR1*, *CTR1* и *ALF3* при наследовании признаков корневой системы арабидопсиса. Факторы экспериментальной эволюции организмов. 2016. Т. 18. С. 159–161.

21. Хаблак С. Г. Особливості морфології кореневої системи *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. і мутантних ліній, які впливають на будову коренів. Вісник Запорізького національного університету. Серія Біологічні науки. 2017. № 1. С. 18–27.

22. Хаблак С. Г. Совместное влияние генов *ETRI* и *ETR2* на ветвление корней *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. Факторы экспериментальной эволюции организмов. 2017. Т. 21. С. 216–220.

23. Хаблак С. Г. Особенности наследования признаков корневой системы *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. при взаимодействии генов *CTR1* і *ALF3*, *NPH4* і *IAR2*. Цитология и генетика. 2017. Т. 51, № 1. С. 41–50.

24. Хаблак С. Г. Поліморфізм ознак кореневої системи *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. на різних фонах живлення. Збірник наукових праць СГП – НЦНС. Вип. 29(69). 2017. С. 159–161.

#### **Наукові статті у періодичних фахових виданнях інших країн**

25. Хаблак С. Г. Влияние генов *SHR1* и *SCR1*, регулирующих активность апикальной меристемы корня, на строение корневой системы у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о земле. 2013. Вып. 1. С. 46–51.

26. Хаблак С. Г. Влияние мутаций по генам восприятия и передачи светового сигнала на строение корневых волосков у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. Вестник Томского государственного университета. Серия Биологические науки. 2013. № 3 (23). С. 127–136.

27. Хаблак С. Г. Генотипическая специфика чувствительности мутантных линий, влияющих на строение корневой системы, на элементы питания у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. Вестник Красноярского государственного аграрного университета. Серия Биология. 2013. № 10. С. 96–101.

28. Хаблак С. Г. Особенности ветвления корней у растений мутантных линий *ahk2-5*, *ahk3-7*, *ers1-2*, *ein2-1*, *ctr1-1* и *eto1-1* *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о земле. 2013. Вып. 4. С. 66–72.

29. Хаблак С. Г. Совместное влияние генов *SHR1* и *GPA1* на строение корневой системы у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. при разной жизнеспособности растений. Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия Биология. 2014. Вып. 1. С. 82–86.

30. Hablak S. G. Root development of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. *species*. British Journal of Science, Education and Culture. 2014. Vol. 1 (5). P. 94–100.

31. Hablak S. Role of a signalling system in gene interaction in inheritance of root system characteristics of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Open Journal of Genetics. 2016. Vol. 6. P. 51–60.

32. Хаблак С. Г. Полимерное взаимодействие генов *SHY2* и *MSG1*, *NPH4* и *IAR2* при наследовании признаков корневой системы *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. Т. 21. № 2. С. 227–233.

33. Hablak S, Riabovol I. Heterosis at Interaction in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh Genes *ETR1* and *ETR2*. Biochem Ind J. 2017. Vol. 11(4). P. 1–8. (Особистий внесок здобувача – отримання експериментальних даних, аналіз та узагальнення, написання статті).

**Матеріали наукових конференцій, які засвідчують  
апробацію матеріалів дисертації**

34. Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А. Морфологія кореневої системи раси Landsberg *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Матеріали міжнародної конференції молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології». Київ. 2011. С. 82–83. (Особистий внесок здобувача – проведення дослідів, аналіз та узагальнення результатів, написання та оформлення статті).

35. Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А. Морфогенез кореневої системи у раси Landsberg *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Матеріали міжнародної наукової конференції «Современная биология растений», посвященной 65-летию основания ЮНЕСКО, 340-летию становления анатомии растений и 145-летию выхода работы основоположника генетики Г. Менделя «Опыты над растительными гибридами», 100-летию основания гербария Луганского НАУ. Луганск, 2011. С. 99–100. (Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, узагальнення даних, написання та оформлення статті).

36. Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А. Загальні закономірності онтогенетичного розвитку кореневої системи у раси Columbia *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Матеріали II міжнародної наукової конференції студентів, аспірантів та молодих учених «Фундаментальні та прикладні дослідження в біології». Донецьк, 2011. С. 43–44. (Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, узагальнення експериментальних даних, написання та оформлення статті).

37. Hablak S. G., Abdullaeva J. A. The structure of the root system of race Columbia *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Proceedings of the V international young scientists conference «Biodiversity, ecology, adaptation, evolution», dedicated to 160 anniversary from the birth of profesor Frants Kamenskiy. Odesa, 2011. P. 18. (Особистий внесок здобувача – визначення завдання, проведення досліджень, узагальнення даних, написання статті).

38. Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А. Фітогормональна регуляція галуження коріння в кореневій системі у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Матеріали X Міжнародної науково-практичної конференції студентів, аспірантів та молодих учених «Шевченківська весна 2012: Біологічні науки».

Київ, 2012. С. 313–314. (*Особистий внесок здобувача – отримання експериментальних даних, аналіз та узагальнення, написання статті*).

39. Хаблак С. Г. Стрoение корневых волосков у растений мутантных линий *axr1-1*, *axr2-1*, *axr3-1* и *aux1-7 Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. Материалы научно-практической интернет-конференции «Наука на службе сельского хозяйства». Николаев, 2013. С. 184–185.

40. Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А. Будова корневих волосків у мутантних ліній *ctr1-2*, *etr1-1*, *ein2-1* и *eto1-1 Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. Матеріали IV міжнародної наукової конференції, присвяченої 260-річчю виходу творів К. Ліннея «Species plantarum», 115-річчю відкриття подвійного запліднення С.Г. Навашиним та 60-річчю створення моделі структури ДНК Д. Уотсоном і Ф. Криком. Луганськ, 2013. С. 95–97. (*Особистий внесок здобувача – проведення дослідів, аналіз та узагальнення результатів, написання та оформлення статті*).

41. Хаблак С. Г. Концепція ферментативного росту клітин розтягненням. Матеріали VI міжнародної конференції молодих вчених «Біорізноманіття. Екологія. Адаптація. Еволюція», присвяченій 150-річчю від дня народження В.І. Липського». Одеса, 2013. С. 147–148.

42. Хаблак С. Г. Влияние мутации *gpa1-3* гена *G PROTEIN ALPHA SUBUNIT1* на строение корневой системы *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. Материалы научно-практической интернет-конференции «Рациональное использование экосистем: борьба с опустыниванием и засухой». Николаев, 2013. С. 217–219.

43. Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А. Вплив сигнальної системи регуляції розвитку на взаємодію генів при успадкуванні ознак кореневої системи у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. Тези доповідей міжнародної наукової конференції «Генетика і селекція: досягнення та проблеми». Умань, 2014. С. 128–130. (*Особистий внесок здобувача – проведення дослідів, аналіз та узагальнення результатів, написання та оформлення статті*).

44. Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А. Взаимодействие генов *CTR1* и *ALF3*, *NRH4* и *IAR2* при наследовании признаков корневой системы арабидопсиса. Матеріали міжнародної наукової конференції «Селекційно-генетична наука і освіта». Умань, 2016. С. 335–336. (*Особистий внесок здобувача – проведення досліджень, узагальнення експериментальних даних, написання та оформлення статті*).

45. Хаблак С. Г. Гипотеза доминантных мутаций в возникновении гетерозиса. Матеріали XIII конференції молодих вчених «Наукові, прикладні та освітні аспекти фізіології, генетики, біотехнології рослин і мікроорганізмів». Київ, 2016. С. 75–77.

## АНОТАЦІЯ

**Хаблак С.Г. Генетичний контроль розвитку кореневої системи у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.**

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.15 – генетика. – ДУ «Інститут харчової біотехнології та геноміки Національної академії наук України». – Київ, 2019.

У дисертаційній роботі викладено результати багаторічних досліджень, присвячених питанням генетичного контролю морфогенезу кореневої системи у *A. thaliana*, які становлять інтерес для розвитку теоретичних основ генетики кореневих систем рослин і прикладних її аспектів, спрямованих на створення сортів і гібридів, ефективно використовуючих мінеральні елементи ґрунту і добрив.

Встановлено роль генів *SHR1*, *SCR1*, *WOL1*, *COB1*, *LIT1*, *SAB1* і *GPA1* в утворенні кореневої системи, на підставі чого доведено, що перехід кореневої системи від одного типу до іншого генетично обумовлений і залежить від генів, що регулюють активність апікальної меристеми кореня та функціонування клітин перициклу.

Виявлено вплив ауксин-, цитокинін- і етилен-індукованих мутацій на ступінь галуження коріння, що обумовлює в кореневій системі зменшення або збільшення порядку галуження коренів. Визначено характер взаємодії генів *SHR1*, *GPA1* і *COB1* на ознаки кореневої системи, який відбувається за типом незалежної дії генів.

З'ясовано особливості впливу взаємодії генів *RHD3*, *RHD4*, *CEN1* і *SARI* на характер утворення форми кореневих волосків, що проходить за типом комплементарної дії генів, при якому кожний з генів характеризується власним специфічним ефектом.

Розкрито вплив сигнальних систем регуляції розвитку рослини на взаємодію генів при успадкуванні ознак кореневої системи. Визначено характер взаємодії генів *GPA1* і *SLR1* та *CTR1* і *ALF3* на ознаки кореневої системи, який відбувається за типом рецесивного епістазу у відношенні 9:3:4. Встановлено роль домінантних мутацій *Etr1-1*, *Etr2-1* генів *ETR1* та *ETR2* у виникненні гетерозису, яка полягає у домінуванні у гібридів F<sub>1</sub> мутантного гена над геном дикого типу. З'ясовано особливості успадкування ознак кореневої системи при взаємодії генів *SHY2* і *MSG1*, *NPH4* і *IAR2* та *ETR1* і *ETR2*, що визначають полімерний характер дії генів.

На підставі взаємозв'язку сигнальної системи рослини і взаємодії генів при успадкуванні ознак удосконалено концепцію щодо механізму взаємодії генів. Поглиблено уявлення про природу явища гетерозису та визначено гени, які в гетерозиготному стані викликають перевагу гібридів F<sub>1</sub> над батьківськими формами.

На різних фонах живлення у рослин мутантних ліній, у яких порушено розвиток коріння, виявлено наявність генетичного поліморфізму за ознаками

кореневого живлення, на основі чого доведено необхідність ведення спрямованої селекції за зміною рівня ознак, пов'язаних з ефективним використанням рослинами поживних речовин з ґрунту і добрив.

Встановлено напрямки селекції культурних рослин у створенні сортів і гібридів, більш чутливих на елементи живлення, із заданими параметрами мінерального живлення, що дозволяє удосконалити оцінку селекційного матеріалу та ведення селекційної роботи.

Розширено уявлення щодо використання господарсько-цінної ознаки «галуження коренів» у селекції рослин, яка забезпечує пластичність кореневої системи у відповідь на зміну умов навколишнього середовища. Визначено напрямки пошуку рослин-донорів з високою адаптацією до несприятливих факторів середовища, що обумовлюють збільшення ступеня галуження коренів.

*Ключові слова: Arabidopsis thaliana, коренева система, корінь, кореневий волосок, мутантна лінія, мутація, ген, взаємодія генів.*

## АННОТАЦІЯ

**Хаблак С.Г. Генетический контроль развития корневой системы у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. – Квалификационная научная работа на правах рукописи.**

Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.00.15 – генетика. – ГУ «Институт пищевой биотехнологии и геномики Национальной академии наук Украины». – Киев, 2019.

В диссертационной работе изложены результаты многолетних исследований, посвященных вопросам генетического контроля морфогенеза корневой системы у *A. thaliana*, которые представляют интерес для развития теоретических основ генетики корневых систем растений и прикладных ее аспектов, направленных на создание сортов и гибридов, эффективно использующих минеральные элементы почвы и удобрений.

Установлено роль генов *SHR1*, *SCR1*, *WOL1*, *COB1*, *LIT1*, *SAB1* и *GPA1* в образовании корневой системы у *A. thaliana*, на основании чего доказано, что переход корневой системы от одного типа к другому генетически обусловлен и зависит от генов, регулирующих активность апикальной меристемы корня и функционирование клеток перикакла.

Выявлено влияние ауксин-, цитокинин- и этилен-индуцированных мутаций на степень ветвления корней, обуславливающих в корневой системе уменьшение или увеличение порядка ветвления корней. Определен характер взаимодействия генов *SHR1*, *GPA1* и *COB1* на признаки корневой системы. Установлено, что при скрещивании растений мутантных линий *shr-1 x cob-1*, *gpa1-3 x cob-1* и *shr-1 x gpa1-3* в поколении F<sub>2</sub> наблюдается независимое



действие генов *SHR1*, *GPA1* и *COB1* на признаки корневой системы. F<sub>2</sub> скрещиваний растений мутантных линий *shr-1 x cob-1*, *gpa1-3 x cob-1* расщепление по фенотипу происходит по обычному отношению 9: 3: 3: 1. В поколении F<sub>2</sub> скрещивания растений мутантных линий *shr-1 x gpa1-3* расщепление по фенотипу идет по нетипичному отношению 9: 3: 3. Это связано с разной жизнеспособностью растений во втором поколении.

Выяснены особенности взаимодействия генов *RHD3*, *RHD4*, *CEN1* и *SAR1* на характер образования формы корневых волосков. Установлено, что при скрещивании растений мутантных линий *rhd 3-1 x sar-1*, *cen1-1 x sar-1*, *rhd3-1 x rhd4-1* и *rhd4-1 x cen1-1* в поколении F<sub>2</sub> наблюдается комплементарное взаимодействие рецессивных генов *rhd3-1* и *sar-1*, *cen1-1* и *sar-1*, *rhd3-1* и *rhd4-1*, *rhd4-1* и *cen1-1*. Определено, что комплементарное взаимодействие рецессивных генов *rhd3-1*, *rhd4-1*, *cen1-1* и *sar-1* обуславливает развитие у растений более сложных форм корневых волосков.

Раскрыто влияние сигнальных систем регуляции развития растения на взаимодействие генов при наследовании признаков корневой системы. Определен характер взаимодействия генов *RHD3* и *SAR1*, *GPA1* и *SLR1*, *SHY2* и *MSG1* на признаки корневой системы. Установлено роль доминантных мутаций *Etr1-1*, *Etr2-1* генов *ETR1* и *ETR2* в возникновении гетерозиса, которая заключается в доминировании у гибридов F<sub>1</sub> мутантного гена над геном дикого типа. Выяснены особенности наследования признаков корневой системы при взаимодействии генов *CTR1* и *ALF3*, *NPH4* и *IAR2*. Установлено, что проявление признаков корневой систем у *A. thaliana* при взаимодействии генов регулируется сигнальными системами растения. Определено, что при скрещивании растений мутантных линий *gpa1-3 x slr-1* и *ctr1-1 x alf3-1* в поколении F<sub>2</sub> происходит рецессивный эпистаз (*slr-1 slr-1* > *GPA1* \_; *alf3-1 alf3-1* > *CTR1* \_). В таком случае расщепление в F<sub>2</sub> идет в отношении 9: 3: 4. В F<sub>2</sub> скрещиваний растений мутантных линий *shy2-2 x msg1-2*, *nph4-1 x iar2-1* и *Etr1-1 x Etr2-1* наблюдается полимерное взаимодействие генов *SHY2* и *MSG1*, *NPH4* и *IAR2*, *ETR1* и *ETR2*. При этом расщепление по фенотипу в поколении F<sub>2</sub> происходит в отношении 15: 1 (*shy2-2 x msg1-2* и *nph4-1 x iar2-1*) и 9: 6: 1 (*Etr1-1 x Etr2-1*).

На основании взаимосвязи сигнальных систем растения и взаимодействия генов при наследовании признаков усовершенствована концепция о механизме взаимодействия генов. Углубленно представлено о природе явления гетерозиса и определены гены, которые в гетерозиготном состоянии вызывают преимущество гибридов F<sub>1</sub> над родительскими формами.

На разных фонах питания у растений мутантных линий, в которых нарушено развитие корней, выявлено наличие генетического полиморфизма по признакам корневого питания, на основе чего доказана необходимость ведения направленной селекции по изменению уровня признаков, связанных

с эффективным использованием растениями питательных веществ из почвы и удобрений.

Установлены направления селекции культурных растений в создании сортов и гибридов, более чувствительных на элементы питания, с заданными параметрами минерального питания, что позволяет усовершенствовать оценку селекционного материала и ведение селекционной работы. Выяснено, что селекция культурных растений на чувствительность к удобрениям должна вестись в сторону создания интенсивных сортов и гибридов, наиболее рационально поглощающих и трансформирующих в продукцию элементы питания, для выращивания их на высоких фонах питания и в сторону получения экологически стабильных (полуинтенсивных) сортов и гибридов с высокой адаптацией к неблагоприятным факторам среды, обладающих энергетически эффективным поглощением и утилизацией веществ в экстремальных условиях существования.

Расширено представление об использовании хозяйственно-ценного признака «ветвление корней» в селекции растений, которое обеспечивает пластичность корневой системы в ответ на изменение условий окружающей среды. Доказано, что способность растений увеличивать степень ветвления корней зависит от отдельных генов и может наследоваться как рецессивный признак по типу полимерного взаимодействия генов.

Определены направления поиска растений-доноров с высокой адаптацией к неблагоприятным факторам среды, обуславливающих увеличение степени ветвления корней. Выяснено, что поиск растений-доноров с более мощным развитием боковых корней необходимо проводить среди гормональных мутантов с повышенным уровнем и чувствительностью к ауксину, мутантов с пониженным содержанием и блокированной сигнализацией цитокининов и этилена.

*Ключевые слова:* *Arabidopsis thaliana*, корневая система, корень, корневой волосок, мутантная линия, мутация, ген, взаимодействие генов.

## SUMMARY

**Hablak S. G. Genetic control of root development in *Arabidopsis thaliana* (L.) Neynh.** – Qualification scientific work as the manuscript.

Dissertation for the degree of doctor of biological sciences, specialty 03.00.15 – genetics. – Institute of food biotechnology and genomics of the National Academy of Sciences of Ukraine. – Kyiv, 2019.

This thesis presents the results of long-term studies on the genetic control of morphogenesis of the root system in *A. thaliana* that are of interest for the development of theoretical basics of the plant root system genetics and its applications aimed at creating varieties and hybrids that use mineral elements of soil and fertilizers efficiently.

The role of the *SHR1*, *SCR1*, *WOL1*, *COB1*, *LIT1*, *SAB1* and *GPA1* genes in the root system formation was established, on the basis of which it was proven that the root system transition from one type to another is genetically determined and depends on the genes regulating the activity of root apical meristem and functioning of pericycle cells.

The influence of auxin-, cytokinin- and ethylene-induced mutations on the degree of root branching that causes root system to reduce or increase the root branching order was revealed. The character of the *SHR1*, *GPA1* and *COB1* gene interaction effect on root system features that is produced by the type of independent action of genes was determined.

The peculiarities of the *RHD3*, *RHD4*, *CEN1* and *SAR1* gene interaction effect on the nature of root hair form formation that is produced by the type of gene complementary action when each of the genes is characterized by its own specific effect were established.

The influence of the signal system of plant development regulation on the gene interaction when inheriting root system features was revealed. The character of the *GPA1* and *SLR1*, *CTR1* and *ALF3* gene interaction effect on root system features that is produced by the type of recessive epistasis in ratio of 9:3:4 was determined. The role of the *Etr1-1* and *Etr2-1* dominant mutations of the *ETR1* and *ETR2* genes in heterosis that consists in the mutant gene domination in the F<sub>1</sub> hybrids over the wild-type gene was established. The peculiarities of inheritance of the root system features with the *SHY2* and *MSG1*, *NPH4* and *IAR2*, *ETR1* and *ETR2* gene interactions that determine the polymeric character of the gene actions were determined.

On the basis of relationship between plant signal system and gene interaction when inheriting the features, a concept of the gene interaction mechanism was improved. An understanding of heterosis phenomenon nature was deepened, and genes that cause advantage of the F<sub>1</sub> hybrids over the parental forms in heterozygous state were found.

The presence of genetic polymorphism on the basis of root nutrition and adaptation to mineral nutrition stresses was identified in different nutrition patterns of plant mutant strains with root development disorder, based on which the necessity of controlled breeding by changes in the level of features associated with the effective use of nutrients from soil and fertilizers by plants was justified.

The breeding directions for cultivated plants in creation of varieties and hybrids, more sensitive to fertilizer elements, with specified parameters of mineral nutrition that allows to improve the evaluation of breeding material and breeding were established.

The understanding of using the economically valuable feature of “root branching” in plant breeding was broadened that ensures the root system flexibility in response to changing environmental conditions, providing a breeder with a specific tool for creation of varieties and hybrids of the cultivated plants that are well adapted to soil conditions and capable of absorbing and using nutrients of soil

and fertilizers effectively. The directions of searches for donor plants with high adaptation to unfavorable environmental factors that increase the degree of root branching were determined.

*Key words: Arabidopsis thaliana, root system, root, root hair, mutant line, mutation, gene, gene interactions.*