

## ГЕНЕТИКА

УДК 1575:581.144.2:581.133.8:582.683.2

С. Г. Хаблак

### СОВМЕСТНОЕ ВЛИЯНИЕ ГЕНОВ *SHR1* И *GPA1* НА СТРОЕНИЕ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ У *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH. ПРИ РАЗНОЙ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ РАСТЕНИЙ

Представлены результаты изучения наследования признаков корневой системы у *Arabidopsis thaliana* при взаимодействии генов *SHR1* и *GPA1*. Установлено, что при скрещивании растений мутантных линий *shr-1* × *gpa1-3* в поколении F<sub>2</sub> происходит видоизменение дигенного расщепления по фенотипу в отношении 9:3:3. Причиной этого является элиминация при расщеплении класса гомозигот по обоим рецессивным генам. Библиогр. 14 назв. Ил. 1. Табл. 1.

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

### THE JOINT INFLUENCE OF GENES *SHR1* AND *GPA1* ON THE STRUCTURE OF THE ROOT SYSTEM IN *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH. AT DIFFERENT PLANT HEALTH

S. G. Hablak

Lugansk National Agrarian University, 91008, Lugansk, Ukraine; serhab\_211981@rambler.ru

The article presents the results of the study of inheritance of the root system in *Arabidopsis thaliana* by the interaction of genes *SHR1* and *GPA1*. By crossing plants of mutant lines *shr-1* × *gpa1-3* F<sub>2</sub> generation is characterized by a modified digeni splitting of the phenotype with respect to 9:3:3. The reason for this is the elimination of the splitting of the class in both homozygous recessive genes. Refs 14. Figs 1. Tables 1.

*Keywords:* *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., root system, gene, mutation, gene interactions.

Корневая система — это совокупность всех корней растения, образующихся в результате их ветвления [1].

Функции корневой системы многообразны. Она закрепляет растение в почве, поглощает из нее воду и растворенные в ней вещества, синтезирует важнейшие органические соединения [2]. У некоторых растений корни служат местом отложения запасных органических веществ, а также органами вегетативного размножения [3].

Обычно большинство систематиков отдел Покрытосеменных разделяют на два класса: Двудольные и Однодольные [4]. Одним из характерных различий данных классов является разный тип корневой системы. Для двудольных растений обычно характерны стержневые и смешанные корневые системы, а для однодольных — мочковатые корневые системы. Выяснение принципов, лежащих в основе образования разных ти-

---

С. Г. Хаблак (serhab\_211981@rambler.ru): Луганский национальный аграрный университет, Украина, 91008, Луганск.

пов корневых систем у этих классов, является наиболее трудной и еще мало изученной проблемой генетики развития растений.

У модельного растительного объекта *Arabidopsis thaliana* образуется корневая система смешанного типа, объединяющая в себе систему главного корня и систему придаточных корней [5]. В последнее время генетические исследования мутантов *A. thaliana* позволили изолировать и секвенировать ряд генов, участвующих в образовании корневой системы. К ним относятся гены *SHORT-ROOT (SHR1)* [6] и *G PROTEIN ALPHA SUBUNIT1 (GPA1)* [7].

Ген *SHR1* кодирует фактор транскрипции *SHR1*, контролирующей активность апикальной меристемы корня [8]. Мутация *shr-1* по гену *SHR1* вызывает у растений развитие мочковатой корневой системы, которая не имеет ясно выраженного главного корня и состоит преимущественно из большого количества придаточных корней [9].

Ген *GPA1* кодирует  $\alpha$ -субъединицу гетеротримерных ГТФ-связывающих белков (*G*-белки), ответственных за передачу гормонального сигнала от рецепторов серпантинного типа к транскрипционным факторам [10]. Мутация *gpa1-3* в этом гене обуславливает формирование у растений стержневой корневой системы, имеющей ясно выраженный главный корень, который длиннее и толще боковых корней [11].

Информация о наследовании признаков корневой системы у *A. thaliana* при взаимодействии генов *SHR1* и *GPA1* отсутствует. В связи с этим целью настоящей работы было изучение влияния взаимодействия генов *SHR1* и *GPA1* на строение корневой системы.

### Материалы и методы исследования

Материалом для исследований послужили растения *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. экотипа (расы) *Columbia* (Col-O), мутантных линий *short-root-1 (shr-1)* и *g protein alpha subunit1-3 (gpa1-3)*. Семена мутантных линий были получены из Ноттингемского центра образцов арабидопсиса (Nottingham Arabidopsis Stock Centre (NASC), UK).

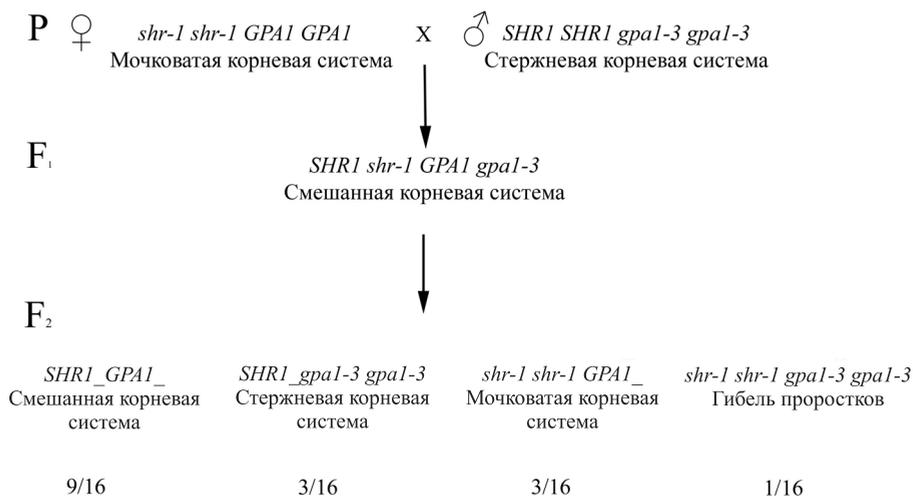
Растения выращивали в лаборатории в асептической пробирочной культуре на агаризованной питательной среде Кнопа, обогащенной микроэлементами [12].

Семена к посеву готовили путем яровизации в течение пяти суток при температуре 4–6 °С и последующего односуточного проращивания при комнатной температуре. Пробирки для предохранения от нагревания и попадания света на корни растений обертывали двумя слоями бумаги. Растения культивировали при температуре 18–20 °С, освещенность круглосуточная в пределах 4000–7000 лк.

Кастрацию и принудительную гибридизацию проводили под микроскопом типа МБС-9 («Модуль Плюс», Украина). Генетический анализ наследования признаков корневой системы у растений проводили в  $F_1$ ,  $F_2$ . Объем выборки во втором поколении составлял 196 растений. При проведении наблюдений за растениями руководствовались общепринятыми методиками вегетационных и сравнительно-морфологических исследований [13]. Математическую обработку результатов проводили по методам, описанным Б. А. Доспеховым [13] и Г. Ф. Лакиным [14].

### Результаты исследования и их обсуждение

Результаты скрещивания растения мутантной линии *shr-1*, имеющей мочковатую корневую систему *shr-1 shr-1 GPA1 GPA1*, с растением мутантной линии *gpa1-3* со стержневой корневой системой *SHR1 SHR1 gpa1-3 gpa1-3* представлены на рисунке.



Наследование типа корневой системы у *A. thaliana* при гибели проростков, гомозиготных по рецессивным аллелям двух генов *SHR1* и *GPA1*:

*SHR1* — смешанная корневая система; *shr-1* — мочковатая корневая система; *GPA1* — смешанная корневая система; *gpa1-3* — стержневая корневая система.

Смешанная корневая система определяется наличием доминантного аллеля *SHR1*, а мочковатая — наличием аллеля *shr-1*. Другая аллельная пара в гомозиготном состоянии также определяет смешанную корневую систему *GPA1 GPA1*, а рецессивное гомозиготное состояние гена *gpa1-3 gpa1-3* приводит к образованию стержневой корневой системы. Гибридные растения первого поколения *SHR1 shr-1 GPA1 gpa1-3* имеют корневую систему смешанного типа. Нормальный тип корневой системы обусловлен взаимодействием двух доминантных аллелей *SHR1* и *GPA1* в гетерозиготном состоянии. От самоопыления таких форм во втором поколении появляются растения с тремя типами корневых систем в отношении (9) со смешанной корневой системой: (3) со стержневой корневой системой: (3) с мочковатой корневой системой, т. е. расщепление не оказывается типичным для дигибридного скрещивания.

В таблице приведены результаты расщепления в поколении  $F_2$  по указанным признакам. Из данных таблицы видно, что статистически подтверждается совпадение теоретически ожидаемого расщепления по фенотипу с наблюдаемым в опыте:  $\chi^2 < \chi^2_{st}$ ,  $p < 0,95$ .

Расщепление в поколении  $F_2$  по генам *SHR1* и *GPA1*

Обозначение	<i>SHR1_</i> <i>GPA1_</i>	<i>SHR1_</i> <i>gpa1-3 gpa1-3</i>	<i>shr-1 shr-1</i> <i>GPA1_</i>	Всего
<i>f</i>	108	37	35	180
<i>f</i> <sup>1</sup>	101	34	34	180
<i>d</i>	7	3	1	
<i>d</i> <sup>2</sup>	49	9	1	
$\chi^2 = \frac{d^2}{f^1}$	0,49	0,26	0,03	0,78

Во втором поколении такого скрещивания имеет место расщепление в необычном отношении 9:3:3. Однако при самоопылении гибридных растений первого поколения в потомстве должно было бы получаться расщепление типичное для дигибридного скрещивания: (9) *SHR1* \_ *GPA1* \_ : (3) *SHR1* \_ *gpa1-3 gpa1-3* : (3) *shr-1 shr-1 GPA1* \_ : (1) *shr-1 shr-1 gpa1-3 gpa1-3*, а получилось (9) *SHR1* \_ *GPA1* \_ : (3) *SHR1* \_ *gpa1-3 gpa1-3* : (3) *shr-1 shr-1 GPA1* \_.

Причиной, изменяющей расщепление в отношении 9:3:3:1, является разная жизнеспособность растений в поколении  $F_2$ . Растения, у которых рецессивные аллели двух генов *SHR1* и *GPA1* находятся в гомозиготном состоянии (*shr-1 shr-1 gpa1-3 gpa1-3*), не выживают и гибнут на стадии проростка от прекращения развития корневой системы. У таких растений наблюдается сильная редукция главного и придаточных корней, что приводит к снижению жизнеспособности и скорости их роста. Это связано с тем, что мутация *shr-1* по гену *SHR1* вызывает в корневой системе прекращение роста главного корня, а мутация *gpa1-3* в гене *GPA1* обуславливает подавление образования придаточных корней.

Следовательно, гомозиготное состояние по обоим рецессивным генам *shr-1 shr-1 gpa1-3 gpa1-3* вызывает у растений их гибель. В результате целый класс расщепления выпадает, давая отношение 9:3:3 вместо 9:3:3:1.

Таким образом, полученные результаты позволяют сделать вывод о том, что при скрещивании растений мутантных линий *shr-1* × *gpa1-3* в поколении  $F_2$  происходит видоизменение расщепления по фенотипу в отношении 9:3:3. Причиной этого является разная жизнеспособность растений во втором поколении.

## Литература

1. Сельскохозяйственный энциклопедический словарь / гл. ред. В. К. Месяц. М.: Сов. энциклопедия, 1989. 656 с.
2. Жизнь растений: в 6 т. / под ред. А. Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1980. Т. 5. Ч. 1: Цветковые растения. 430 с.
3. Тихомиров Ф. К. Ботаника. М.: Высш. школа, 1974. 397 с.
4. Андреева И. И., Родман Л. С. Ботаника. М.: Колос, 1999. 488 с.
5. Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А. Корневая система *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. дикого типа расы Landsberg // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2010. Вып. 2 (21). С. 92–98.
6. Benfey P. N., Linstead P. J., Roberts K. Root development in *Arabidopsis*: four mutants with dramatically altered root morphogenesis // Development. 1993. Vol. 119, N 5. P. 57–70.
7. Ma H., Yanofsky M. F., Meyerowitz E. M. Molecular cloning and characterization of *GPA1*, a G protein alpha subunit gene from *Arabidopsis thaliana* // Proc Natl. Acad. Sci. USA. 1990. Vol. 87, N 10. P. 3821–3825.
8. Helariutta Y., Fukaki H., Wysocka-Diller J. The *SHORT-ROOT* gene controls radial patterning of the *Arabidopsis* root through radial signaling // Cell. 2000. Vol. 101, N 5. P. 555–567.
9. Хаблак С. Г. Влияние генов *SHR1* и *SCR1*, регулирующих активность апикальной меристемы корня, на строение корневой системы у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Вестн. Удмурт. ун-та. 2013. Вып. 1. С. 46–51.
10. Okamoto H., Matsui M., Deng X. W. Overexpression of the heterotrimeric G-protein alpha-subunit enhances phytochrome-mediated inhibition of hypocotyl elongation in *Arabidopsis* // Plant Cell. 2001. Vol. 13, N 7. P. 1639–1652.
11. Хаблак С. Г., Абдуллаева Я. А. Строение корневой системы у мутантной линии *g protein alpha subunit1-3 (gpa1-3)* *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2011. Вып. 5 (24). С. 71–78.
12. Рубин Б. А., Чернавина И. А., Потапов Н. Г. Большой практикум по физиологии растений. М.: Высш. школа, 1978. 408 с.

13. *Доспехов Б. А.* Методика полевого опыта. М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.  
14. *Лакин Г. Ф.* Биометрия. М.: Высш. школа, 1990. 352 с.

Статья поступила в редакцию 14 октября 2013 г.

#### Сведения об авторах

*Хаблак Сергей Григорьевич* — кандидат биологических наук, доцент

*Hablak S. G.* — Ph.D., Associate Professor