

УДК 575:581.144.2:581.133.8:582.683.2

**ВЗАИМОСВЯЗЬ СИГНАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ РЕГУЛЯЦИИ  
РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЯ И ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГЕНОВ  
ПРИ НАСЛЕДОВАНИИ ПРИЗНАКОВ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ  
У *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.**

© 2013 г. С. Г. Хаблак<sup>1</sup>, Ф. Н. Парий<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Луганский национальный аграрный университет  
(Луганск, Украина)

<sup>2</sup>Уманский национальный университет садоводства  
(Умань, Черкасская обл., Украина)

Представлены результаты изучения влияния сигнальной системы регуляции развития растения на взаимодействие генов в процессе наследования признаков корневой системы у арабидопсиса. Установлено, что во втором поколении скрещивания растений мутантных линий *rhd3-1* × *sar-1* отмечается комплементарное взаимодействие генов *RHD3* и *SAR1*. При скрещивании растений мутантных линий *gpa1-3* × *slr-1* в поколении F<sub>2</sub> происходит рецессивный эпистаз (*slr-1 slr-1* > *GPA1*). В F<sub>2</sub> скрещивания растений мутантных линий *shy2-2* × *mshy1-2* наблюдается полимерное взаимодействие генов *SHY2* и *MSG1*.

**Ключевые слова:** *Arabidopsis thaliana* L. Heynh., корневая система, мутация, взаимодействие генов, сигнальная система

В последние годы благодаря стремительно развивающимся исследованиям молекулярных механизмов регуляции экспрессии генов становится все более ясным, что проявление большинства, а может быть и всех признаков растений и животных, в онтогенезе является результатом взаимодействия многих генов. При этом часто наблюдаемый так называемый плейотропный эффект генов, заключающийся во влиянии одного гена на развитие двух и большего числа признаков, определяется сложным взаимодействием между генами (Генетика ..., 2000).

За последнее столетие удалось установить, что все разнообразие межгенных взаимодействий проявляется в четырех основных формах: комплементарности, эпистаза, полимерии и модифицирующего действия генов. Каждая из этих форм приводит к характерным изменениям известных числовых отношений при

расщеплении в дигибридном скрещивании (Лобашев, 1985).

Однако механизм взаимодействия генов, который отражается на характере расщепления гибридов различных скрещиваний, изучен недостаточно. Без учета молекулярной генетики, биохимии и физиологии отдельно взятый генетический анализ наследования признаков при взаимодействии генов не может раскрыть природу этого взаимодействия.

Известно, что активность эндогенных регуляторов роста тесно связана с функцией генетического аппарата растительной клетки, с одной стороны, и с процессами дифференцировки и ростом самих клеток – с другой (Кефели, 1974; Демкив, 1981; Кулаева, 1998).

Большую роль в раскрытии функций фитогормонов сыграло изучение взаимодействия между генной и гормональной регуляцией роста у карликовых мутантов различных видов растений (Муромцев, Агнестикова, 1973; Чайлахян и др., 1977). Показано, что возможность образования каждого из фитогормонов регулируется экспрессией определенных генов (Кулаева, 1978; Шпаков, 2009).

---

Адрес для корреспонденции: Хаблак Сергей Григорьевич, Луганский национальный аграрный университет, Луганск, 91008, Украина;  
e-mail: serhab\_211981@rambler.ru

## ВЗАИМОСВЯЗЬ СИГНАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ РЕГУЛЯЦИИ

К настоящему времени определены некоторые ключевые гены, содержащие промоторы, чувствительные и специфические к фитогормонам, свету и другим факторам, и контролирующие многие важные процессы и этапы жизнедеятельности растений (фотосинтез, фотоморфогенез, формирование листьев, цветков, азотфиксация, эмбриогенез, старение и т.д.) (Шестаков, 1998; Инге-Вечтомов и др., 2000).

Достигнуты успехи в изучении путей биосинтеза некоторых классов фитогормонов, механизма их действия на молекулярном уровне (McCourt, 1999; Kevin et al., 2002; Новикова и др., 2009; Романов, 2009). С помощью молекулярно-генетических методов определены отдельные гены, контролирующие регуляторные белки-ферменты, участвующие в каскадном механизме регуляции этапов синтеза фитогормонов (Романов, Медведев, 2006; Шемарова, 2006).

Частично изучены пути передачи сигналов от фитогормонов по цепи: рецепторы – вторичные мессенджеры – специфические гены. В общих чертах исследованы механизмы сигнальных взаимодействий между разными классами фитогормонов и установлена их физиологическая роль в регуляции онтогенетических стадий развития растений (как эмбриональной, так и постэмбриональной). Раскрыто участие фитогормонов в фотоморфогенетических процессах, в повышении устойчивости растений к неблагоприятным факторам окружающей среды и к патогенам (Цыганкова и др., 2005).

В последнее время молекулярно-генетические и физиологические исследования мутантов у *A. thaliana* позволили изолировать и секвенировать целый ряд генов, контролирующих определенные звенья сигнальной цепи. К ним относятся гены *SLR1*, *SHY2*, *MSG1*, *SHR1*, *GPA1*, *RHD3* и *SAR1*. В то же время влияние сигнальной системы регуляции развития растения на взаимодействие этих генов при наследовании признаков корневой системы у арабидопсиса до сих пор не рассматривалось, что и послужило поводом для наших исследований.

### МЕТОДИКА

Материалом для исследований служили растения *Arabidopsis thaliana* L. Heynh. экотипа (расы) Columbia (Col-O) и мутантных линий *gpa1-3*, *rhd3-1*, *slr-1*, *shy2-2*, *shr-1*, *msg1-2* и *sar-1*. 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 (Чернавина и др., 1978).

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

Кастрацию и принудительную гибридизацию проводили с помощью бинокулярного микроскопа. Генетический анализ наследования признаков корневой у растений проводили в F<sub>1</sub> и F<sub>2</sub>. Объем выборки в каждом опыте составлял 196 растений. При проведении наблюдений за растениями руководствовались общепринятыми методиками вегетационных и сравнительно-морфологических исследований (Доспехов, 1985).

Математическую обработку результатов проводили по методам, описанным Б.А. Доспеховым (1985) и Г.Ф. Лакиным (1990), а также по В. Боровикову (2003) с использованием компьютерной программы «Statistica».

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 1 приведены некоторые гены арабидопсиса, контролирующие сигнальную цепь передачи сигнала внутрь клетки и вызываемые под влиянием мутаций в этих генах нарушения в проявлении отдельных признаков.

При наследовании таких признаков, как правило, наблюдается как аллельное, так и неаллельное взаимодействие генов. Простейшим примером аллельного взаимодействия генов является полное подавление доминантным геном проявления рецессивного гена одной аллельной пары, которое наблюдается практически во всех скрещиваниях у гибридов первого поколения.

Так, например, у *A. thaliana* ген *SHR1* кодирует транскрипционный фактор, который контролирует экспрессию генов в ядре клетки (Abel et al., 1995; Helariutta et al., 2000). Мутация *shr-1* гена *SHR1* приводит у растений к развитию мочковатой корневой системы, которая характеризуется замиранием главного корня и

Таблица 1. Гены *A. thaliana*, регулирующие определенные звенья сигнальной цепи

Локус	Продукт гена, ссылка на литературный источник	Функция продукта гена	Мутация	Морфологическое изменение
<i>GPA1</i>	$\alpha$ -субъединица G-белков (Weiss et al., 1993)	передача сигнала	<i>gpa1-3</i>	подавление развития придаточных корней
<i>RHD3</i>	$\alpha$ -субъединица G-белков (Shan et al., 2008)	передача сигнала	<i>rhd3-1</i>	волнистые волоски эпibleмы
<i>SLR1, SHY2, MSG1, SHR1</i>	транскрипционный фактор (Abel et al., 1995; Helariutta et al., 2000)	регуляция экспрессии генов	<i>slr-1, shy2-2, msg1-1, shr-1</i>	нарушения в ветвлении корней
<i>SAR1</i>	белок синаптобrevин (Ono et al., 2006)	реализация ответа на сигнал	<i>sar-1</i>	головчатые корневые волоски

формированием многочисленных придаточных корней (Хаблак, 2013). Ген *GPA1* участвует в передаче сигналов в двухкомпонентных хемосигнальных системах растений и кодирует  $\alpha$ -субъединицу G-белков (Weiss et al., 1993). Мутация *gpa1-3* по гену *GPA1* обуславливает у растений подавление развития придаточных корней, что приводит к образованию стержневой корневой системы (Хаблак, Абдуллаева, 2011). При скрещивании растения мутантной линии *shr-1* с мочковатой корневой системой с растением мутантной линии *gpa1-3*, имеющим стержневую корневую систему, у гибридов F<sub>1</sub> образуется корневая система смешанного типа, характерная для дикого типа, которая является результатом взаимодействия генов двух аллельных пар (*shr-1* < *SHR1*, *gpa1-3* < *GPA1*) (Хаблак, Абдуллаева, 2012б).

Примерами неаллельного взаимодействия при наследовании таких признаков являются эпистаз, полимерия, комплементарное и модифицирующее действие генов. Комплементарное действие генов у *A. thaliana* наблюдается при наследовании формы корневых волосков при взаимодействии генов *RHD3* и *SAR1*, когда оба дополнительных гена проявляются самостоятельно.

Ген *RHD3* кодируют  $\alpha$ -субъединицу G-белков (ГТФ-связывающих белков), которые осуществляют передачу сигнала от рецептора к эффекторным белкам, что стимулирует транскрипцию генов и обуславливает конечный ответ клетки (Weiss et al., 1993). Мутация *rhd3-1* гена *RHD3* обуславливает на корнях развитие волнистых волосков эпibleмы (Shan et al., 2008). Ген *SAR1* является геном, обеспечивающим реализацию ответа на сигнал, и кодирует белок (синаптобrevин), участвующий в основ-

ном в соединении внутриклеточных везикул с внешней клеточной мембранной (Ono et al., 2006). Мутация *sar-1* в гене *SAR1* приводит у растений к образованию расширенных в верхней части (головчатых) выростов клеток кожицы корня (Park et al., 2004).

Трубчатая (цилиндрическая) форма корневых волосков определяется гомозиготным состоянием аллеля *RHD3*, волнистая – аллеля *rhd3-1*. Другая аллельная пара в гомозиготном состоянии также определяет трубчатую форму корневых волосков *SAR1 SAR1*, тогда как рецессивное гомозиготное состояние гена *sar-1 sar-1* приводит к образованию головчатой формы волосков эпibleмы. При скрещивании двух растений мутантных линий *rhd3-1* и *sar-1* арабидопсиса, обладающих волнистыми и головчатými корневыми волосками, гибриды первого поколения *RHD3 rhd3-1 SAR1 sar-1* оказываются с цилиндрической формой волосков эпibleмы. От самоопыления таких форм во втором поколении наблюдается расщепление растений по фенотипу в отношении 9 с цилиндрической формой корневых волосков : 3 с головчатой формой выростов клеток кожицы корня : 3 с волнистой формой волосков эпibleмы : 1 с волнистой, утолщенной на верхушке, формой выростов поверхностных клеток корня (табл. 2).

Несмотря на то, что в F<sub>2</sub> данного дигибридного скрещивания характер расщепления по фенотипу не нарушается, однако у 1/16 растений наблюдается комплементарное действие генов. Появление у растений во втором поколении волнистых, расширенных в верхней части, корневых волосков у *A. thaliana* обусловлено совместным действием в генотипе двух комплементарных рецессивных генов *rhd3-1* и *sar-*

## ВЗАИМОСВЯЗЬ СИГНАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ РЕГУЛЯЦИИ

**Таблица 2. Результаты гибридологического анализа гибридов F<sub>1</sub> и F<sub>2</sub> по форме корневых волосков**

Комбинация скрещивания	Форма корневых волосков в F <sub>1</sub>	Число растений в F <sub>2</sub> , шт		Ожидаемое отношение	$\chi^2$	$\chi^2_{st}$ P<0,95
		всего	в том числе			
<i>rh3-1</i> x <i>sar-1</i>	Цилиндрическая	187	108 с цилиндрической формой корневых волосков, 33 с расширенными в верхней части корневыми волосками, 36 с волнистыми корневыми волосками, 10 с волнистыми, расширенными в верхней части, корневыми волосками	9:3:3:1	0,56	7,81

**Таблица 3. Расщепление в поколении F<sub>2</sub> по генам *GPA1* и *SLR1***

Обозначение	<i>GPA1_ SLR1_</i>	<i>gpa1-3 gpa1-3 SLR1_</i>	<i>GPA1_ slr-1 slr-1;</i> <i>gpa1-3 gpa1-3 slr-1 slr-1</i>	Всего
<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

*I*, каждый из которых в отдельности может проявляться самостоятельно. При отсутствии в генотипе любого из мутантных неаллельных генов развитие нового признака не происходит.

Эпистатическое действие генов у арабидопсиса наблюдается на примере наследования боковых и придаточных корней в корневой системе при взаимодействии генов *GPA1* и *SLR1*. Ген *SLR1* кодирует регуляторный белок, который контролирует экспрессию генов позднего ответа (Abel et al., 1995; Helariutta et al., 2000). Мутация *slr-1* по гену *SLR1* вызывает у растений образование только главного корня, который не разветвляется на боковые корни. Ген *GPA1* кодирует  $\alpha$ -субъединицу гетеротримерных ГТФ-связывающих белков (G-белки), ответственных за передачу сигнала от рецепторов серпантинного типа к транскрипционным факторам (Weiss et al., 1993). Мутация *gpa1-3* в этом гене обуславливает у растений формирование стержневой корневой системы, имеющей ясно выраженный главный корень, который длиннее и толще боковых корней (Хаблак, Абдуллаева, 2011).

У *A. thaliana* рецессивный аллель *gpa1-3* гена *GPA1* в гомозиготном состоянии блокирует в корневой системе развитие придаточных корней, а рецессивный аллель *slr-1* другого ге-

на – *SLR1* также в гомозиготном состоянии подавляет образование придаточных и боковых корней главного корня. От скрещивания растений мутантных линий *gpa1-3* x *slr-1* все гибриды первого поколения оказываются дикого типа, то есть имеют боковые корни главного корня и придаточные корни. Во втором поколении от самоопыления гибридов F<sub>1</sub> наблюдается расщепление растений на три фенотипических класса в отношении 9/16 с боковыми корнями главного корня и придаточными корнями (*GPA1\_ SLR1\_*) : 3/16 с боковыми корнями главного корня, но без придаточных корней (*gpa1-3 gpa1-3 SLR1\_*) : 4/16 без боковых корней главного корня и придаточных корней (*GPA1\_ slr-1 slr-1, gpa1-3 gpa1-3 slr-1 slr-1*) (табл. 3).

Такое поведение признаков в наследовании можно объяснить рецессивным эпистазом типа *slr-1 slr-1* > *GPA1\_*, когда рецессивная аллель одного гена – *SLR1* в гомозиготном состоянии подавляет действие доминантной аллели другого гена – *GPA1* в гомо- или гетерозиготном состоянии. Причем растения генотипа *slr-1 slr-1 GPA1\_* оказываются без боковых корней главного корня и придаточных корней, как и двойной гомозиготный рецессив *slr-1 slr-1 gpa1-3 gpa1-3*, поскольку рецессивный ген *slr-1* в гомозиготном состоянии вызывает фор-

Таблица 4. Расщепление в поколении F<sub>2</sub> по генам *SHY2* и *MSG1*

Обозначение	<i>SHY2</i> _ <i>MSG1</i> _; <i>SHY2</i> _ <i>msg1-2</i> <i>msg1-2</i> ; <i>shy2-2</i> <i>shy2-2</i> <i>MSG1</i> _	<i>shy2-2</i> <i>shy2-2</i> <i>msg1-2</i> <i>msg1-2</i>	Всего
<i>f</i>	171	15	186
<i>f'</i>	174	12	186
<i>d</i>	-3	3	
<i>d'</i>	9	9	
$\chi^2$	0,05	0,75	0,8

мирование только главного корня, который не разветвляется на боковые корни, тем самым не дает возможности проявиться доминантному гену *GPA1* в гомо- или гетерозиготном состоянии, обуславливающему развитие в корневой системе придаточных и боковых корней главного корня.

Полимерное действие генов у *A. thaliana* наблюдается в процессе наследования в корневой системе длины боковых корней главного корня при взаимодействии генов *SHY2* и *MSG1*. Гены *SHY2* и *MSG1* кодируют транскрипционные факторы, которые контролируют экспрессию генов в ядре клетки (Abel et al., 1995; Hellariutta et al., 2000). Мутации *shy2-2*, *msg1-1* в генах *SHY2*, *MSG1* обуславливают в корневой системе нарушения в ветвлении корней (Хаблак, Абдуллаева, 2012а).

У арабидопсиса растения некоторых мутантных линий – *msg1-2*, *shy2-2* и других имеют уменьшенную степень ветвления корней, которая определяется несколькими различными генами. Так, например, нормальная длина боковых корней главного корня определяется доминантными генами *SHY2* и *MSG1*, а укороченная – рецессивными генами *shy2-2* и *msg1-2*. При скрещивании двух растений мутантных линий *shy2-2* и *msg1-2*, обладающих уменьшенной по сравнению с диким типом величиной боковых корней разных порядков ветвления главного корня, все гибриды F<sub>1</sub> (*SHY2 shy2-2 MSG1 msg1-2*) имеют нормальную длину боковых корней. От самоопыления таких форм в F<sub>2</sub> 15/16 всех растений оказываются с варьирующей длиной боковых корней главного корня и 1/16 без боковых корней (табл. 4).

В данном случае у гибридов второго поколения самую большую длину боковых корней обуславливают две доминантные аллели *SHY2* и *MSG1* в гомо- или гетерозиготном состоянии, тогда как объединение рецессивных аллелей *shy2-2* и *msg1-2* в гомозиготном состоянии определяет полное их отсутствие. При этом величина боковых корней зависит от чис-

ла доминантных и рецессивных генов в генотипе. Наличие доминантных аллелей двух разных генов *SHY2* и *MSG1* в гомо- или гетерозиготном состоянии (*SHY2*\_ *MSG1*\_) обуславливает у 9/16 растений максимальную длину боковых корней. Присутствие только одного рецессивного аллеля *msg1-2* в гомозиготном состоянии (*SHY2*\_ *msg1-2 msg1-2*) или только другого рецессивного аллеля *shy2-2* также в гомозиготном состоянии (*shy2-2 shy2-2 MSG1*\_) определяет у 6/16 растений различную промежуточную величину боковых корней. Гомозиготное состояние по обоим рецессивным генам *shy2-2 shy2-2 msg1-2 msg1-2* приводит к редукции у 1/16 растений боковых корней. Эти результаты можно объяснить полимерным действием двух разных генов *SHY2* и *MSG1* на развитие одного и того же признака «длина боковых корней главного корня».

В общем, полученные результаты указывают на то, что проявление признаков корневой системы у *A. thaliana* при взаимодействии генов регулируется сигнальной системой. Наследование боковых и придаточных корней в корневой системе при взаимодействии генов *GPA1* и *SLR1* происходит по типу рецессивного эпистаза (*slr-1 slr-1 > GPA1*\_). При наследовании в корневой системе длины боковых корней в процессе взаимодействия генов *SHY2* и *MSG1* наблюдается полимерное действие генов. Комплементарное действие генов прослеживается при наследовании формы корневых волосков в процессе взаимодействия генов *RHD3* и *SAR1*.

## ЛИТЕРАТУРА

- Боровиков В. STATISTICA. Искусство анализа данных на компьютере: для профессионалов. – СПб.: Питер, 2003. – 688 с.
- Генетика развития растений / Под ред. С. Г. Инге-Вечтомова. – СПб.: Наука, 2000. – 539 с.
- Демкив О.Т. Рост растений и дифференцировка. – М.: Наука, 1981. – 206 с.

## ВЗАИМОСВЯЗЬ СИГНАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ РЕГУЛЯЦИИ

- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
- Кефели В.И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны. – М.: Наука, 1974. – 253 с.
- Кулаева О.Н. О регуляции экспрессии генов в растительных клетках // Физиология растений. – 1978. – Т. 25, № 5. – С. 990-1008.
- Кулаева О.Н. Этилен в жизни растений // Соросовский образоват. журн. – 1998. – №11. – С. 78-84.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
- Лобашев М.Е. Генетика. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. – 485 с.
- Муромцев Г.С., Агнстикова В.Н. Гормоны растений гиббереллины. – М.: Наука, 1973. – 216 с.
- Новикова Г.В., Степанченко Н.С., Носов А.В., Мошков И.Е. В начале пути: восприятие АБК и передача ее сигнала у растений // Физиология растений. – 2009. – Т. 56, №6. – С. 806-823.
- Романов Г.А. Как цитокинины действуют на клетку // Физиология растений. – 2009. – Т. 56, №2. – С. 295-319.
- Романов Г.А., Медведев С.С. Ауксины и цитокинины в развитии растений // Физиология растений. – 2006. – Т. 53, №2. – С. 309-319.
- Хаблак С.Г. Влияние генов *SHR1* и *SCR1*, регулирующих активность апикальной меристемы корня, на строение корневой системы у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh // Вестн. Удмуртского ун-та. – 2013. – Вып. 1. – С. 46-51.
- 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.
- Хаблак С.Г., Абдуллаева Я.А. Влияние ауксининдуцированных генов на ветвление корней в корневой системе у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2012а. – Вип. 1 (25). – С. 57-63.
- Хаблак С.Г., Абдуллаева Я.А. Наследование признаков корневой системы у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. при взаимодействии генов *SHR1*, *GPA1* и *COB1* // Вісн. Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2012б. – Вип. 3 (27). – С. 91-97.
- Циганкова В.А., Галкина Л.А., Мусатенко Л.И., Сытник К.М. Генетический и эпигенетический контроль роста и развития растений. Гены биосинтеза ауксинов и ауксин-регулируемые гены, контролирующие деление и растяжение клеток растений // Биополимеры и клетка. – 2005. – Т. 21, № 2. – С. 107-133.
- Чайлахян М.Х., Ложникова В.Н., Хлопенкова Л.П., Сидорова К.К., Кефели В.И. Реакция карликовых мутантов гороха на действие гиббереллина и природных ингибиторов // Изв. АН СССР. – 1977. – № 4. – С. 485-495.
- Чернавина И.А., Потанов Н.Г., Косулина Л.Г., Кренделева Т.Е. Большой практикум по физиологии растений / Под ред. Б.А. Рубина. – М.: Высш. шк., 1978. – 408 с.
- Шемарова И.В. Роль протеинкиназных каскадов в передаче стрессовых сигналов в клетках низших эукариот // Цитология. – 2006. – Т. 48, №2. – С. 95-113.
- Шестаков С.В. Молекулярная генетика фотосинтеза // Соросовский образоват. журн. – 1998. – № 9. – С.22-27.
- Шпаков А.О. Хемосигнальные системы растений // Цитология. – 2009. – Т. 51, № 9. – С. 721-733.
- Abel S., Nguyen D., Theologis A. The PS-IAA415-like family of early auxin-inducible mRNAs in *Arabidopsis thaliana* // J. Mol. Biol. – 1995 – V. 251, № 2. – P. 533-549.
- Helariutta Y., Fukaki H., Wyszocka-Diller J., Nakajima K., Jung J., Sena G., Hauser M.T., Benfey P.N. The *SHORT-ROOT* gene controls radial patterning of the *Arabidopsis* root through radial signaling // Cell. – 2000. – V. 101, № 5. – P. 555-567.
- Kevin L.-C., Wang H.L., Ecker J.R. Ethylene biosynthesis and signaling networks // Plant Cell. – 2002. – V. 14, № 2. – P. 131-151.
- McCourt P. Genetic analysis of hormone signalling // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1999. – V. 50, № 2. – P. 219-243.
- Ono E., Hatayama M., Isono Y. Localization of a flavonoid biosynthetic polyphenol oxidase in vacuoles // Plant J. – 2006. – V. 45. – P. 133-143.
- Park M., Kim S. J., Vitale A., Hwang I. Identification of the protein storage vacuole and protein targeting to the vacuole in leaf cells of three plant species // Plant Physiol. – 2004. – V. 134. – P. 625-639.
- Shan L., Zhao S.-Y., Xia G.-M. Cloning of the full-length cDNA of the wheat involved in salt stress: *ROOT HAIR DEFECTIVE3* gene (*RHD3*) // Integrative Plant Biol. – 2008. – V. 47, №2. – P. 881-891.
- Weiss C.A., Huang H., Ma H. Immunolocalization of the G protein alpha subunit encoded by the *GPA1* gene in *Arabidopsis* // Plant Cell. – 1993. – V. 5, №10. – P. 1513-1528.

Поступила в редакцию  
26.08.2013 г.

**ХАБЛАК, ПАРИЙ**

**LINK ALARM SYSTEM REGULATION OF PLANTS  
AND INTERACTION OF GENES IN INHERITANCE OF THE ROOT SYSTEM  
IN *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.**

S. G. Hablak<sup>1</sup>, F. N. Pariy<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Lugansky National Agrarian University  
(Lugansk, Ukraine)*

<sup>2</sup>*Umansky National University of Horticulture  
(Uman, Cherkassy region, Ukraine)*

The results of the study of the influence of the signaling system of regulation of plant development on the interaction of genes in the inheritance of the root system in *Arabidopsis*. Found that the second generation of mutant lines crossing plants *rhd3-1* x *sar-1* notes complementary interaction of genes *RHD3* and *SAR1*. When crossed plants mutant lines *gpa1-3* x *slr-1* in F<sub>2</sub> generation is recessive epistasis (*slr-1 slr-1* > *GPA1*\_). In the F<sub>2</sub> mutant lines crossing plants *shy2-2* x *msg1-2* there is a polymer interaction of genes *SHY2* and *MSG1*.

**Key words:** *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., root system, gene mutation, interactions, signaling system

**ВЗАЄМОЗВ'ЯЗОК СИГНАЛЬНОЇ СИСТЕМИ РЕГУЛЯЦІЇ РОЗВИТКУ РОСЛИНИ  
І ВЗАЄМОДІЇ ГЕНІВ ПРИ УСПАДКУВАННІ ОЗНАК КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ  
У *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.**

С. Г. Хаблак<sup>1</sup>, Ф. М. Парій<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Луганський національний аграрний університет  
(Луганськ, Україна)*

<sup>2</sup>*Уманський національний університет садівництва  
(Умань, Черкаська обл., Україна)*

Представлені результати вивчення впливу сигнальної системи регуляції розвитку рослини на взаємодію генів в процесі успадкування ознак кореневої системи у арабідопсиса. Встановлено, що в другому поколінні схрещування рослин мутантних ліній *rhd3-1* x *sar-1* відзначається комплементарна взаємодія генів *RHD3* і *SAR1*. При схрещуванні рослин мутантних ліній *gpa1-3* x *slr-1* в поколінні F<sub>2</sub> відбувається рецесивний епістаз (*slr-1 slr-1* > *GPA1*\_). У F<sub>2</sub> схрещування рослин мутантних ліній *shy2-2* x *msg1-2* спостерігається полімерна взаємодія генів *SHY2* і *MSG1*.

**Ключові слова:** *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., коренева система, мутація, взаємодія генів, сигнальна система