Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(2):227-233
DOI 10.18699/VJ17.241

Полимерное взаимодействие генов *SHY2* и *MSG1*, *NPH4* и *IAR2* при наследовании признаков корневой системы *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.

С.Г. Хаблак

Харьковский национальный аграрный университет им. В.В. Докучаева, Харьков, Украина

Регуляция ветвления корней – важный адаптивный механизм, обеспечивающий приспособление растений к среде обитания корней. Выяснение генетических механизмов, вызывающих у растений увеличение степени ветвления корней, имеет существенное значение в повышении отзывчивости сельскохозяйственных культур на элементы питания. Целью исследования было изучение взаимодействия генов *SHY2* и *MSG1*, *NPH4* и *IAR2* при наследовании признаков корневой системы *Arabidopsis thaliana*. При скрещивании растений мутантных линий *shy2-2*×*msg1-2*, *nph4-1*×*iar2-1* в F_2 получено расщепление, позволяющее предполагать полимерное взаимодействие генов *SHY2* и *MSG1*, *NPH4* и *IAR2*. Расщепление по фенотипу в поколении F_2 происходит в соотношении 15:1. Описанные в работе результаты исследований представляют интерес для практического использования хозяйственно ценного признака «ветвление корней» в селекции растений для создания сортов и гибридов с заданными свойствами минерального питания. В данной работе показано, что способность растений увеличивать степень ветвления корней зависит от отдельных генов и может наследоваться по типу полимерного взаимодействия генов. Зная полимерный характер наследования в корневой системе длины боковых корней при взаимодействии генов, можно комбинировать гены путем скрещивания и увеличивать степень ветвления корней у культурных растений при создании сортов и гибридов, более отзывчивых на элементы питания.

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

Polymer interaction of the genes *SHY2* and *MSG1*, *NPH4* and *IAR2* in the inheritance of the *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. root system

S.G. Hablak

V.V. Dokuchaev Kharkov National Agrarian University, Kharkov, Ukraine

Roots branching regulation is an important adaptive mechanism for the adaptation of plants to root environments. Elucidation of the genetic mechanisms involved in increase in the degree of plant root branching is essential in improving the responsiveness of crops to supply elements. The aim was to study the interaction of the genes *SHY2* and *MSG1*, *NPH4* and *IAR2* as attributes of the root system of *A. thaliana* are inherited. By crossing plants of the mutant lines *shy2-2*×*msg1-2*, *nph4-1*×*iar2-1*, a segregation in F_2 was observed, suggesting an interaction between the polymer *SHY2* and *MSG1*, *NPH4* and *IAR2* genes. The segregation ratio of the phenotypes in F_2 is 15:1. The results presented are of interest for practical use of the economically valuable trait «branching roots» in plant breeding to create varieties and hybrids with the desired properties of mineral nutrition. Our data indicate that the ability of plant roots to increase the degree of branching depends on individual genes and can be inherited through polymer gene interactions. Knowing the polymeric nature of inheritance in the root system, the length of lateral roots in the interaction of genes can be combined by crossing genes and increase the degree of branching of the roots from cultivated plants to create agrochemically effective varieties and hybrids.

Key words: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.; root system; gene; mutation; gene interaction.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:
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; 21(2):227-233. DOI 10.18699/VJ17.241

HOW TO CITE THIS ARTICLE:
Hablak S.G. Polymer interaction of the genes *SHY2* and *MSG1*, *NPH4* and *IAR2* in the inheritance of the *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. root system. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017;21(2):227-233. DOI 10.18699/VJ17.241

Received 16.06.2016
Accepted for publication 30.06.2016
© AUTHOR, 2017

e-mail: serhab211981@yandex.ua

Корень – вегетативный орган растения, служащий для поглощения из почвы воды и минеральных веществ и закрепления растения в почве. Одно из общих биологических свойств корня – ветвление, приводящее к кардинальному увеличению поглощающей поверхности корня (Тарановская, 1957). Регуляция ветвления корней является важным адаптивным механизмом, обеспечивающим приспособление растений к среде обитания корней, что позволяет им реагировать на изменяющиеся условия окружающей среды и выживать в различных экологических нишах (Robinson, 1996). Выяснение генетических механизмов, вызывающих у растений увеличение степени ветвления корней, имеет существенное значение в повышении отзывчивости сельскохозяйственных культур на элементы питания и к их адаптации к стрессам минерального питания.

Вопросы селекции растений по корням не являются новыми. Представления об использовании мощности, характера развития корневой системы и других ее признаков при подборе растений и других смежных вопросах (генетики, физиологии, агрохимии) были высказаны еще в начале XIX в. Однако эти положения остались почти не замеченными селекционерами, и в настоящее время такая селекция практически не ведется. Это связано с определенными техническими трудностями при изучении корневых систем растений (Городний и др., 1975).

Для изучения генетики корневой системы, генетического контроля поглощения и усвоения элементов питания ученые рекомендуют использовать в качестве объекта для исследований модельное растение *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Braaksma et al., 1975; Doddema et al., 1978). Исследования на модельных объектах могут быть опережающими – они позволяют разрабатывать новые генетические подходы, которые в дальнейшем могут быть использованы на других объектах.

К настоящему времени молекулярно-генетические и физиологические исследования мутантов *A. thaliana* позволили изолировать ряд генов, принимающих участие в развитии корневой системы. К ним относятся гены *SHY2* (*SHORT HYPOCOTIL2*), *MSG1* (*MASSUGU1*), *NPH4* (*NON-PHOTOTROPHIC HYPOCOTYL4*) и *IAR2* (*IAA-ALANINE RESISTANT2*). Эти гены кодируют транскрипционные факторы, участвующие в ответе на ауксин (Abel et al., 1995; Harper et al., 2000; Tian et al., 2002; Wilmoth et al., 2005).

Ген *NPH4*/*ARF7* входит в состав семейства *ARF* (*AUXIN RESPONSE FACTOR*) генов. *ARF* семейство транскрипционных факторов участвует в передаче ауксинового сигнала, эмбриогенезе, регуляции формирования цветков и сосудов. ARF-белки специфически связываются с TGTCTC-последовательностями ауксин-регулируемых генов и функционируют вместе с репрессором этих генов *AUX/IAA* (*AUXIN/INDOLE-3-ACETIC ACID*). Связывание ARF-факторов с регуляторными районами генов-мишеней обеспечивает быстрое (в течение десятков минут) изменение экспрессии ауксин-регулируемых генов (Wilmoth et al., 2005).

Гены *SHY2*/*IAA3*, *MSG1*/*IAA19* и *IAR2*/*IAA28* входят в состав семейства *AUX/IAA* генов. Белки, кодируемые генами из семейства *AUX/IAA*, имеют молекулярную массу 20–36 кДа, локализованы в ядре и являются короткоживущими. Они характеризуются наличием четырех консервативных доменов – I, II, III и IV. Домены II и III имеют функциональное значение, отвечают за убиквитинизацию белков (домен II) и димеризацию/мультимеризацию (домен III), а также взаимодействие с белками ARF. Значение доменов I и IV пока не установлено. Предполагается, что домен I может участвовать в гомодимеризации белков AUX/IAA. Белки AUX/IAA считаются негативными регуляторами ауксинзависимой экспрессии генов благодаря своей способности к связыванию с белками ARF (Abel et al., 1995).

В основе регуляторного действия ауксина лежит регуляция им экспрессии сотен генов, определяющих все важнейшие стороны жизнедеятельности растений. У *A. thaliana* ауксин специфически взаимодействует с TIR1-белком и структурно родственными ему AFB-белками олигомерного SCF-комплекса, в состав которого наряду с TIR1/AFB-белком входят еще три белка – CUL1, ASK1 и RBX1. SCF-комплекс наделен убиквитинлигазной активностью. Он модифицирует AUX/IAA-белки, относящиеся к семейству репрессоров транскрипции, которые блокируют экспрессию множества генов, контролируемых ауксином. Связываясь с TIR1-белком, ауксин повышает аффинность активированного им SCF-комплекса к AUX/IAA-белку, что приводит к запуску реакции модификации AUX/IAA-белка убиквитином, вследствие чего происходит его ускоренная деградация в 26S-протеасоме. Таким образом, ауксин вызывает разрушение репрессора транскрипции и стимулирует экспрессию зависимых от него генов (Walker, Estelle, 1998; Шпаков, 2009).

Известно, что ауксин участвует в различных биохимических и физиологических процессах растений, в том числе регулирует корнеобразование, рост корней в длину и стимулирует их ветвление (Blakesley et al., 1991). Отбор мутантов, влияющих на метаболизм или чувствительность к ауксину, обычно основан на фенотипических изменениях, вызванных применением данного фитогормона. Эти изменения захватывают такие процессы, как рост растений, образование и утолщение корней, явления фото- и геотропизма, апикальное доминирование, цветение, созревание плодов, опадение листьев, завязей и плодов (Walker, Estelle, 1998).

В последние годы у *A. thaliana* получены мутанты, у которых нарушен метаболизм или чувствительность к ауксину (Цыганкова и др., 2005). К ним относятся мутантные растения *shy2-2*, *msg1-2*, *nph4-1* и *iar2-1*. Мутации *shy2-2*, *msg1-2*, *nph4-1* и *iar2-1* в генах *SHY2*, *MSG1*, *NPH4* и *IAR2* наряду с другими нарушениями вызывают у растений уменьшение ветвления корней (Хаблак, Абдуллаева, 2012).

В то же время информация о наследовании признаков корневой системы *A. thaliana* при взаимодействии генов *SHY2* и *MSG1*, *NPH4* и *IAR2* отсутствует, что и послужило поводом для наших исследований.

Материалы и методы

Исследовали растения *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. экотипа (расы) Columbia (Col-0) и мутантных линий *msg1-2/iaa19* (*massugu1-2*/*indole-3-acetic acid19*), *shy2-2/iaa3* (*short hypocotil2-2/indole-3-acetic acid3*), *nph4-1* (*non-*

phototrophic hypocotyl 4-1), *iar2-1* (*iaa-alanine resistant 2-1*). Семена мутантных линий были получены из Ноттингемского центра образцов арабидопсиса (Nottingham Arabidopsis Stock Centre (NASC), Великобритания) и Центра биологических ресурсов Arabidopsis при университете штата Огайо (Arabidopsis Biological Resource Centre, США).

Мутантная линия (мутация): *short hypocotil2-2* (*shy2-2*). Ген *SHORT HYPOCOTIL2/INDOLE-3-ACETIC ACID3* (*SHY2/IAA3*). Продукт гена – транскрипционный фактор SHY2/IAA3. Фенотип – увеличенные семядоли, короткий гипокотиль; взрослые растения с немного загнутыми вверх листьями, короткие корни (Seed List, 1994).

Мутантная линия (мутация): *non-phototrophic hypocotyl4-1* (*nph4-1*). Ген *NON-PHOTOTROPHIC HYPOCOTYL4/AUXIN RESPONSE FACTOR7* (*NPH4/ARF7*). Продукт гена – транскрипционный фактор NPH4/ARF7. Фенотип – образуется меньше боковых корней по сравнению с диким типом; при выращивании растений вертикально в условиях низкой освещенности ориентация роста гипокотиля нарушается по сравнению с диким типом (Seed List, 1994).

Мутантная линия (мутация): *massugu1-2/indole-3-acetic acid19* (*msg1-2*). Ген *MASSUGU1/INDOLE-3-ACETIC ACID19* (*MSG1/IAA19*). Продукт гена – транскрипционный фактор MSG1/IAA19. Фенотип – рост корней значительно снижен (примерно на две трети дикого типа) (Seed List, 1994).

Мутантная линия (мутация): *iaa-alanine resistant2-1/indole-3-acetic acid28* (*iar2-1*). Ген *IAA-ALANINE RESISTANT2/INDOLE-3-ACETIC ACID28* (*IAR2/IAA28*). Продукт гена – транскрипционный фактор IAR2/IAA28. Фенотип – образуется меньше боковых корней по сравнению с диким типом (Seed List, 1994).

Растения выращивали в лаборатории в асептической пробирочной культуре на агаризованной питательной среде Кнопа, обогащенной микроэлементами (Рубина и др., 1978). Семена к посеву готовили путем яровизации в течение 5 сут при температуре 4–6 °С и последующего односуточного проращивания при комнатной температуре. Пробирки для предохранения от нагревания и попадания света на корни растений обвертывали двумя слоями бумаги. Растения культивировали при температуре 18–20 °С, освещенность круглосуточная в пределах 4000–7000 лк.

Учет количества корней и их длины в корневых системах у растений экотипа Col-O и исследуемых мутантных линий осуществляли в фазе бутонизации. Длину корней измеряли с помощью электронного штангенциркуля типа ШЦЦ-1. Разграничение придаточных корней от боковых корней главного корня проводили по характеру эпидермиса (с устьицами на гипокотиле и без устьиц на главном корне).

Кастрацию и принудительную гибридизацию делали под микроскопом типа МБС-9. Генетический анализ наследования признаков корневой системы у растений проводили в F_1 и F_2. Объем выборки во втором поколении составлял 184 и 186 растений. Математическую обработку результатов исследований осуществляли по Г.Ф. Лакину (1990), а также по В. Боровикову (2003) с использованием компьютерной программы Statistica.

Результаты

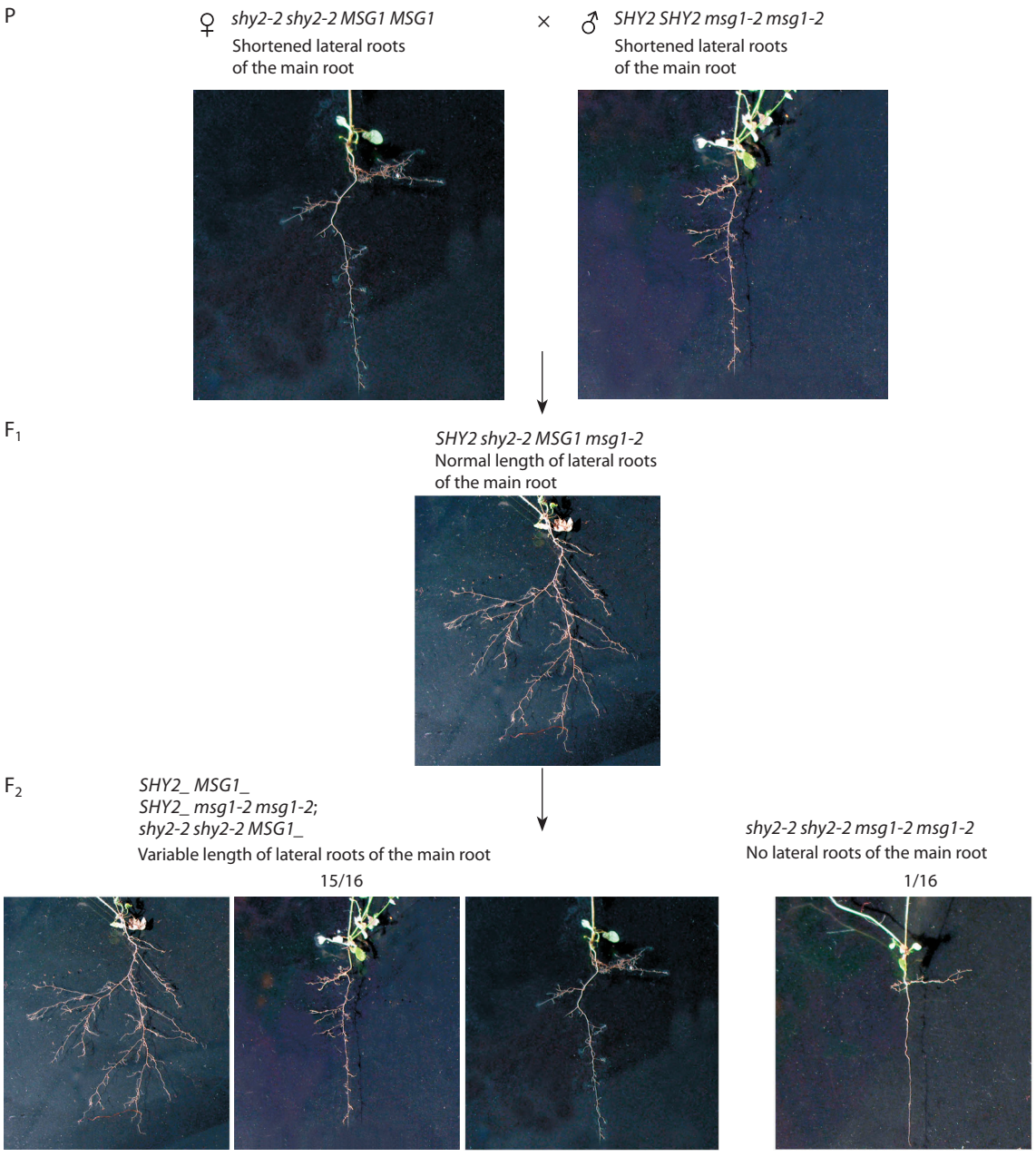
В связи с неизученностью вопроса о взаимодействии генов *SHY2* и *MSG1*, *NPH4* и *IAR2* при наследовании признаков корневой системы были проведены скрещивания между растениями мутантных линий арабидопсиса (*shy2-2* × *msg1-2*, *nph4-1* × *iar2-1*). У арабидопсиса растения некоторых мутантных форм – *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 сниженная – рецессивными *shy2-2* и *msg1-2* (табл. 1, рисунок).

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_1 (*SHY2 shy2-2 MSG1 msg1-2*) имеют нормальную длину боковых корней. От самоопыления таких форм в F_2 15/16 всех растений оказываются с варьирующей длиной боковых корней главного корня и 1/16 – без боковых корней (табл. 2).

У гибридов второго поколения самую большую длину боковых корней обусловливают два доминантных аллеля,

Table 1. Mean values of biometric indices of root systems in ecotype Col-O, parental forms (*shy2-2* and *msg1-2*), and hybrids F_1 and F_2 in the bud stage (30 days after germination)

Line	Root type	
	Lateral roots of the main root	
	number of roots	root length, mm
WT (Col-0)	29.2 ± 0.6	12.3 ± 0.4
Maternal form *shy2-2*	20.6 ± 0.4	7.4 ± 0.2
Paternal form *msg1-2*	18.1 ± 0.4	6.5 ± 0.2
Hybrids F_1	30.2 ± 0.8	13.1 ± 0.5
Hybrids F_2		
*SHY2_MSG1_; SHY2_msg1-2 msg1-2; shy2-2 shy2-2 MSG1_*	28.6 ± 0.7	11.5 ± 0.4
shy2-2 shy2-2 msg1-2 msg1-2	0	0
LSD_{05} (least significant difference)	3.5	2.4



Inheritance of the length of lateral roots of the main root in *A. thaliana* with polymeric interaction of two pairs of genes: *SHY2* and *MSG1* (segregation 15 : 1).

SHY2, normal lateral root length; *shy2-2*, length of shortened lateral roots; *MSG1*, normal lateral root length; *msg1-2*, length of shortened lateral roots; P, parental forms.

Table 2. Segregation for the *SHY2* and *MSG1* genes in the F_2 generation

Index	Classes of plants		
	SHY2 _ MSG1 _; *SHY2_ msg1-2 msg1-2*; *shy2-2 shy2-2 MSG1_*	*shy2-2 shy2-2 msg1-2 msg1-2*	Total
Experimental data, *f*	171	15	186
Predicted data, f^1	174	12	186
Deviation of results from the prediction, *d*	–3	3	
Squared deviation, d^2	9	9	
χ^2	0.05	0.75	0.8

Table 3. Mean values of biometric indices of root systems in Col-O, parental forms (*nph4-1* and *iar2-1*), and hybrids F_1 and F_2 in the bud stage (30 days after germination)

Line	Root type	
	Lateral roots of the main root	
	number of roots	root length, mm
WT (Col-0)	29.8 ± 1.2	11.6 ± 0.7
Parent form *nph4-1*	12.5 ± 0.6	6.2 ± 0.4
Paternal form *iar2-1*	14.2 ± 0.8	5.1 ± 0.3
Hybrids F_1	29.3 ± 1.1	12.2 ± 0.8
Hybrids F_2		
*NPH4_ IAR2_*; *NPH4_ iar2-1 iar2-1*; *nph4-1 nph4-1 IAR2_*	28.2 ± 1.3	11.1 ± 0.6
nph4-1 nph4-1 iar2-1 iar2-1	0	0
LSD_{05}	3.1	2.6

Table 4. Segregation for the *NPH4* and *IAR2* genes in F_2

Index	Genotypes		
	NPH4_ IAR2 _; *NPH4_ iar2-1 iar2-1*; *nph4-1 nph4-1 IAR2_*	*nph4-1 nph4-1 iar2-1 iar2-1*	Total
Experimental data, *f*	172	12	184
Predicted data, f^1	173	11	184
Deviation of experiments from prediction, *d*	–1	1	
Squared deviation, d^2	1	1	
χ^2	0.005	0.09	0.095

*SHY*2 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 числа доминантных и рецессивных генов в генотипе. Наличие доминантных аллелей двух разных генов, *SHY*2 и *MSG1*, в гомо- или гетерозиготном состоянии (*SHY*2_ *MSG1_*) обусловливает у 9/16 растений максимальную длину боковых корней (14.6 мм). Присутствие только одного рецессивного аллеля, *msg1-2*, в гомозиготном состоянии (*SHY*2_ *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 (8.4 мм). 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, *SHY*2 и *MSG1*, на развитие признака «длина боковых корней главного корня».

Подобным образом происходит наследование признаков корневой системы у *A. thaliana* при следующем скрещивании растений мутантных линий *nph4-1* × *iar2-1*. Развитие нормальной длины боковых корней главного корня у *A. thaliana* определяется несколькими доминантными генами – *NPH4*, *IAR2* и другими, а сниженной – рецессивными – *nph4-1*, *iar2-1* и т. д. При скрещивании двух растений мутантных линий *nph4-1* и *iar2-1* с уменьшенной степенью ветвления корней получаются гибриды F_1 с нормальной длиной боковых корней разных порядков ветвления (табл. 3). Во втором поколении такого скрещивания 15/16 всех растений оказываются с варьирующей длиной боковых корней и 1/16 – без боковых корней (табл. 4). Объяснить этот факт можно полимерным эффектом генов *NPH4* и *IAR2* на формирование признака «длина боковых корней».

Обсуждение

Развитие корневой системы у растений находится под сложным генетическим контролем. В настоящее время проблема генетического контроля ветвления корней у растений изучена слабо.

В последние годы благодаря стремительно развивающимся исследованиям молекулярных механизмов регуляции экспрессии генов становится все более ясным, что проблема генетики ветвления корней у растений тесно связана с сигнальной системой клеток (Хаблак, Парий, 2013). В клетках растений были найдены сигнальные пути, которые с помощью специальных белков-рецепторов, расположенных в плазмалемме, воспринимают сигнальные импульсы, преобразуют, усиливают и передают их в геном клетки, вызывая репрограммирование экспрессии генов и изменения в обмене веществ (в том числе кардинальные), связанные с включением ранее «молчавших» и выключением некоторых активных генов (Тарчевский, 2002).

В последнее десятилетие были получены важные достижения в изучении генома растений, выделения генов, ответственных за определенные этапы роста, развития, старения растений, ответ на стрессовые воздействия и патогены. Выделены гены, контролирующие регуляторные системы растений, обусловливающие включение генетических программ (Кулаева, 2000).

В настоящее время интенсивно исследуются МАР-киназная, аденилатциказная, фосфатидатная, кальциевая, липоксигеназная, НАДФН-оксидазная, NO-синтазная и протонная сигнальные системы и их роль в онтогенетическом развитии растений (Тарчевский, 2002).

За последние годы у *A. thaliana* достигнут существенный успех в идентификации генов, контролирующих путь передачи сигнала в ядро клетки и вызывающих развитие признака или ответной реакции. В геноме *A. thaliana* клонированы и в общих чертах сравнительно изучены гены, ответственные за восприятие и передачу сигнала внутрь клетки и обеспечивающие реализацию ответа на сигнал (Новикова и др., 2009; Романов, 2009).

Непосредственный контроль над развитием органов и тканей растений осуществляется транскрипционными факторами, которые после перемещения в ядро клетки регулируют транскрипцию, специфически взаимодействуя с ДНК либо с другими белками, которые могут образовывать комплекс белок–ДНК. В настоящее время у *A. thaliana* установлено более 1800 генов, кодирующих белки-регуляторы транскрипции, которые обычно классифицируют по строению ДНК-связывающих доменов (Медведев, Шарова, 2010). В частности, к ним относятся гены *SHY2/IAA3*, *NPH4*/*ARF7*, *MSG1/IAA19* и *IAR2/IAA28*, которые принадлежат к семействам ауксин-индуцируемых генов *AUX/IAA* (*AUXIN/INDOLE-3-ACETIC ACID*) и *AUXIN RESPONSE FACTOR* (*ARF*) (Abel et al., 1995; Wilmoth et al., 2005).

В последнее время у *A. thaliana* проводятся исследования по изучению влияния ауксин-индуцированных генов на ветвление корней. Изучены особенности строения корневых систем у растений мутантных линий *A. thaliana* с нарушением формирования боковых корней. По характеру влияния на степень разветвления корней мутации, затрагивающие метаболизм или чувствительность к ауксину, разделены на две группы: уменьшающие порядок ветвления корней и повышающие степень ветвления корней. В первую группу входят мутации *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*, ко второй группе относятся *sur1-1*, *sur-2*, *axr2-1/iaa7*, *agb1-2*. Установлено, что мутации в генах *SLR1/IAA14*, *ALF4*, *ALF3*, *GPA1*, *AXR3/IAA17* приводят к изменению типа корневой системы (Хаблак, Абдуллаева, 2012).

В данном исследовании показано, что наследование признака «длина корней» при взаимодействии генов *SHY2* и *MSG1*, *NPH4* и *IAR2* происходит по типу полимерного действия генов. При этом расщепление по фенотипу в поколении F_2 идет в соотношении 15 : 1.

Условно различают некумулятивную и кумулятивную полимерию. Некумулятивная полимерия характеризуется тем, что для полной выраженности признака достаточно доминантного аллеля одного из полимерных генов. Расщепление в F_2 по фенотипу при дигибридном скрещивании происходит в соотношении 15 : 1. При кумулятивной полимерии степень выраженности признака зависит от числа доминантных аллелей как одного и того же, так и разных полимерных генов. Расщепление в F_2 по фенотипу при дигибридном скрещивании происходит в соотношении 1 : 4 : 6 : 4 : 1. Обычно количественные признаки наследуются по типу кумулятивной полимерии (Глазко, Глазко, 1999).

Как правило, деление признаков на качественные и количественные носит условный характер. Любой количественный признак можно свести к качественному признаку. Тогда взаимодействие генов при наследовании такого признака происходит по некумулятивной полимерии в соотношении 15 : 1. Это происходит в исследовании при скрещивании растений мутантных линий *shy2-2* × *msg1-2*, *nph4-1* × *iar2-1*.

Полученные результаты представляют интерес для практического использования хозяйственно ценного признака «ветвление корней», который обеспечивает пластичность корневой системы в ответ на изменение условий окружающей среды, в селекции растений для создания сортов и гибридов с заданными свойствами минерального питания. Наши данные свидетельствуют о том, что способность растений увеличивать степень ветвления корней зависит от отдельных генов и может наследоваться по типу полимерного взаимодействия генов. Зная закономерности наследования в корневой системе длины боковых корней, можно путем скрещивания при правильном подборе исходных родительских пар получать растения с положительным трансгрессивным сочетанием в одном генотипе полимерных генов аддитивного действия, определяющих более сильную степень ветвления корней по сравнению с обеими родительскими формами. Эти растения будут ценным материалом в селекционных программах по созданию агрохимически эффективных сортов и гибридов.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

Abel S., Nguyen D., Theologis A. The PS-lAA415-like family of early auxin-inducible mRNAs in *Arabidopsis thaliana*. J. Mo1. Biol. 1995;251(2):533-549.

Blakesley D., Weston G.D., Hall J.F. The role of endogenous auxin in root initiation. Plant Growth Regul. 1991;10(1):341-353.

Borovikov V. STATISTICA. Iskusstvo analiza dannykh na komp'yutere: dlya professionalov [STATISTICA. Art of the computer analysis of data: for experts]. S.-Petersburg, Piter Publ., 2003. (in Russian)

Braaksma F.J., Feenstra W.J. Nitrate reduction in *Arabidopsis thaliana*. Arabid. Inf. Serv. 1975;12(1):16-17.

Doddema H., Hofstra J.J., Feenstra W.J. Uptake of nitrate by mutants of *Arabidopsis thaliana*, disturbed in uptake or reduction of nitrate. Physiol. Plantarum. 1978;43(4):343-350.

Glazko V.I., Glazko G.V. Slovar' terminov po prikladnoy genetike i DNK tekhnologiyam [Glossary of terms in applied genetics and DNA technology]. Kiev, Nora-Print Publ., 1999. (in Russian)

Gorodniy N.G., Ustimenko A.S., Danilchuk P.V. Kornevye sistemy i produktivnost' sel'skokhozyaystvennykh rasteniy [The root systems and productivity of agricultural crops]. Urozhay Publ., 1975. (in Russian)

Harper R.M., Stowe-Evans E.L., Luesse D.R., Muto H., Tatematsu K., Watahiki M.K., Yamamoto K., Liscum E. The *NPH4* locus encodes the auxin response factor *ARF7*, a conditional regulator of differential growth in aerial *Arabidopsis* tissue. Plant Cell. 2000;12(4): 757-770.

Khablak S.G., Abdullaeva J.A. Effect of auxin-induced genes on root branching in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Vestn. Khar'kovskogo natsional'nogo agrarnogo universiteta. Ser. Biologiya = Bulletin of the Kharkov National Agrarian University. Biology Series. 2012;1(25):57-63. (in Russian)

Khablak S.G., Pariy F.N. The relationship between the signaling system regulating plant development and gene interaction in the inheritance of root system traits in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Vestn. Khar'kovskogo natsional'nogo agrarnogo universiteta. Ser. Biologiya = Bulletin of the Kharkov National Agrarian University. Biology Series. 2013;3(30):83-89. (in Russian)

Kulaeva O.N. Dwarf mutants and their role in the "green revolution". Soros Educational Journal. 2000;8:18-23. (in Russian)

Lakin G.F. Biometriya [Biometrics]. Moscow, 1990. (in Russian)

Medvedev S.S., Sharova E.I. Genetic and epigenetic regulation of plant organisms (review). J. Siberian Federal University Biology. 2010;2(3):109-129. (in Russian)

Novikova G.V., Stepanchenko N.S., Nosov A.V., Moshkov I.E. At the beginning: the perception of ABA and the transduction of its signal in plants. Fiziologiya rasteniy = Plant Physiology (Moscow). 2009;56(6):806-823. (in Russian)

Robinson D. Resource capture by localized root proliferation: Why do plants bother? Ann. Bot. 1996;77(2):179-185.

Romanov G.A. How cytokinins act on the cell. Fiziologiya rasteniy = Plant Physiology (Moscow). 2009;56(2):295-319. (in Russian)

Rubina B.A., Chernavina I.A., Potapov N.G. Bol'shoy praktikum po fiziologii rasteniy [Major training course on plant physiology]. Moscow, 1978. (in Russian)

Seed List. The Nottingham Arabidopsis Stock Centre. Nottingham: The University of Nottingham, 1994.

Shpakov A.O. Chemosignaling systems in plants. Tsitologiya = Cytology. 2009;51(9):721-733. (in Russian)

Taranovskaya M.G. Metody izucheniya kornevykh sistem [Methods of studying root systems]. Moscow, Selkhozizdat Publ., 1957. (in Russian)

Tarchevskiy I.A. Signal'nye sistemy kletok rasteniy [Signalling systems of plant cells]. Moscow, Nauka Publ., 2002. (in Russian)

Tian Q., Uhlir N.J., Reed J.W. *Arabidopsis SHY2/IAA3* inhibits auxin-regulated gene expression. Plant Cell. 2002;14(2):301-319.

Tsygankova V.A., Galkina L.A., Musatenko L.I., Sytnik K.M. Genetic and epigenetic control of plant growth and development. The genes of the biosynthesis of auxins and auxin-regulated genes that control cell division and elongation of plant cells. Biopolimery i kletka = Biopolymers and the Cell. 2005;21(2):107-133. (in Russian)

Walker L., Estelle M. Molecular mechanisms of auxin action. Plant Biol. 1998;1(2):434-439.

Wilmoth J.C., Wang S., Tiwari S.B. *NPH4*/*ARF7* and *ARF19* promote leaf expansion and auxin-induced lateral root formation. Plant J. 2005;43(1):118-130.