СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ БИОЛОГИЯ, 2017, том 52, № 5, с. 856-868

УДК 631.522/.524:581.1:581.144.2 doi: 10.15389/agrobiology.2017.5.856rus

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ГОРМОНАЛЬНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ВЕТВЛЕНИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ*

(обзор)

Е.Л. ИЛЬИНА[1], А.С. КИРЮШКИН[1], В.Е. ЦЫГАНОВ[2], K. PAWLOWSKI[3], К.Н. ДЕМЧЕНКО[1, 2]

Важнейшая функция корня любого наземного растения — обеспечение минерального питания в гетерогенной среде с неравномерным распределением питательных веществ. Необходимость компенсации этой неравномерности приводит к ветвлению корня и формированию корневой системы. Типы корневых систем отражают различные стратегии выживания наземных сосудистых растений (L. Kutschera с соавт., 1997). Исследования молекулярно-генетических и физиологических механизмов инициации бокового корня проводятся в основном на модельном объекте *Arabidopsis thaliana* (J.G. Dubrovsky с соавт., 2001; B. Parizot с соавт., 2012; J.G. Dubrovsky с соавт., 2017). В последнее время в изучение ветвления корня вовлекаются важные сельскохозяйственные культуры (злаки, крестоцветные, бахчевые культуры, гречиха и др.). Полученные результаты позволяют выявить хозяйственно значимые признаки корневых систем и использовать их в селекционном процессе. В нашем обзоре представлен анализ современных данных о клеточных, молекулярно-генетических и физиологических механизмах инициации и формирования боковых корней. Фитогормон ауксин выполняет множественные функции при инициации бокового корня (Y. Du с соавт., 2017). Он участвует в начальных этапах формирования компетенции клеток перицикла к первым делениям, в образовании примордия, а также обеспечивает его успешное продвижение наружу через кору материнского корня. Образование бокового корня начинается с осцилляции концентрации ауксина в базальной части меристемы материнского корня и формирования в некоторых клетках его центрального цилиндра максимума клеточного ответа на ауксин (I. De Smet с соавт., 2007; K.H. ten Tusscher с соавт., 2017). Следующий этап — специализация клеток-основательниц (founder cells) в перицикле и образование точки ветвления (prebranch site) (M.A. Moreno-Risueno с соавт., 2010). Мы рассматриваем начальные этапы детерминации клеток перицикла, приводящие к образованию бокового корня, механизмы регуляции пролиферации клеток перицикла и окружающих тканей, положение места инициации боковых корней вдоль оси материнского корня, а также гормональные факторы и их мишени, осуществляющие последовательную программу развития бокового корня. Приводятся данные о роли ауксина в этом процессе, а также о механизмах передачи гормонального сигнала на молекулярные мишени, обеспечивающие закладку боковых корней. Ключевыми факторами, участвующими в образовании локальной компетенции клеток перицикла к инициации примордия бокового корня, служат транскрипционный фактор GATA23 (B. De Rybel с соавт., 2010) и мембранно-ассоциированный киназный регулятор MAKR4 (W. Xuan с соавт., 2015). Особое внимание уделяется роли тканей корня, окружающих перицикл, в регуляции начальных этапов пролиферации клеток при инициации бокового корня. Однако среди цветковых растений имеются семейства, у которых инициация и развитие примордия бокового корня происходит непосредственно в меристеме родительского корня (И.Г. Дубровский, 1986, 1987; K.N. Demchenko с соавт., 2001; E.L. Ilina с соавт., 2012). Мы впервые приводим данные о ключевой роли ауксина на начальных этапах инициации бокового корня у таких растений, в частности у тыквенных (*Cucurbitaceae*). Также обсуждаются механизмы, позволяющие некоторым видам создавать обширную корневую систему в кратчайшие сроки после прорастания. Рассматриваются возможные эволюционные механизмы определения места инициации бокового корня у цветковых растений.

Ключевые слова: ауксин, ветвление корня, инициация бокового корня, меристема, пролиферация клеток, развитие корня, транскрипционные факторы.

В многочисленных исследованиях показана связь между генетически детерминированными признаками корня и продуктивностью сельскохозяйственных культур (1-3), в том числе в условиях засухи (4). Для селекции на улучшение свойств корневых систем необходимо выявление тех особенностей корня, которые позволяют растению наиболее эффективно использовать воду и питательные вещества в различных условиях. Важно определить генетически детерминируемые признаки корня, обусловлива-

* Работа финансово поддержана Российским научным фондом (грант № 16-16-00089). Исследования роли ауксина в инициации боковых корней у тыквенных были поддержаны Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 14-04-01413-а).

ющие повышение урожайности и устойчивость к стрессам. Успех селекционного изменения архитектуры корневой системы у культур зависит от конкретного признака и характера его наследования, а также от использования определенной системы земледелия и характеристик почвы (5).

Корневая система растения обеспечивает поглощение воды и питательных веществ, необходимых для роста и развития, закрепление растения в почве, хранение запасных веществ. Помимо этого, она вступает в многочисленные взаимодействия с корнями других растений, почвенными микроорганизмами и грибами. Корневая система — это динамичное образование, которое подвержено влиянию факторов окружающей среды (6-8). Способность корня к адаптациям в ответ на изменение влажности и количества питательных веществ в почве позволяет изучать природную пластичность корня для выяснения тех его особенностей, которые могут повысить урожайность (9-11). Интерес также представляет изучение молекулярных механизмов, которые управляют архитектурой корневой системы у сельскохозяйственных культур (5). Стратегии исследования развития корневой системы включают методы прямой и обратной генетики, использование мутантов *Arabidopsis thaliana*, *Medicago truncatula* и *Brachypodium distachyon*, а также идентификацию локусов количественных признаков, определяющих фенотипическую изменчивость корня в популяциях (12, 13).

В настоящем обзоре изложены современные представления о молекулярно-генетических механизмах и ключевых генах, вовлеченных в самые ранние этапы инициации примордия бокового корня. Мы впервые представляем сравнительные данные о гормональных механизмах инициации бокового корня в различных корневых зонах. Особое внимание уделяется эволюционным механизмам определения места инициации бокового корня.

Клеточные основы механизма инициации бокового корня. Корневая система состоит из главного корня и боковых корней разных порядков. У большинства видов цветковых растений (двудольных и однодольных) боковые корни закладываются эндогенно в перицикле и выходят на поверхность значительно выше зоны растяжения материнского корня (14, 15). В апикальной меристеме корня инициальные клетки пролиферируют, отделяя сестринские клетки, которые постоянно отодвигаются от кончика корня (возрастная организация клеток вдоль оси корня), переходят из апикальной меристемы в зону растяжения, достигая конечного размера, и приобретают функциональные особенности своего типа в зоне дифференциации (16-18). Изучение мутантов *lhw*, *wol* и *ivad* у *Arabidopsis* показало, что гетерогенность перицикла и организация проводящих тканей регулируются одним и тем же каскадом генов и детерминируются в меристеме на ранних этапах развития (19). Первые клеточные события в инициации бокового корня, к которым относят миграцию ядер двух соседних в ряду клеток перицикла и последующее неравное деление этих клеток, у *Arabidopsis* детектируются на расстоянии нескольких миллиметров от кончика корня (20, 21). Несмотря на это, группа клеток перицикла напротив ксилемного полюса, которая будет принимать участие в инициации, определяется еще в базальной части апикальной меристемы корня (22-24).

Роль ауксина в регуляции начальных этапов инициации бокового корня. Ауксин играет ведущую роль в контроле развития бокового корня (25-28). Семейство белков-репрессоров ауксинового сигналинга Aux/IAA подавляет работу группы транскрипционных факторов ARF (Auxin Response Factor) (29). При физиологически низком содержании ауксина белки Aux/IAA образуют димеры с транскрипционными факторами ARF, предотвращая их связывание с ДНК и транскрипцию ауксин-чув-

ствительных генов. Ауксин регулирует морфогенетические процессы через быструю убиквитин-опосредованную деградацию белков Aux/IAA. При физиологически высоком количестве он связывается с рецепторным F-бокс-белком TIR1 (Transport Inhibitor Response 1), который входит в олигомерный комплекс SCF^{TIR1} с убиквитин-лигазной активностью (30), что приводит к протеолитической деградации Aux/IAA в 26S-протеасоме и высвобождению транскрипционных факторов ARF (31). У *Arabidopsis* белки Aux/IAA и ARF кодируются обширными генными семействами. Ростовые процессы регулируются через специфическое взаимодействие между сопряженно синтезирующимися белками ARF и Aux/IAA (32).

Наиболее важным в изучении морфогенеза корневой системы остается вопрос о том, какой генетический фактор или группа определяют программу развития клеток-основательниц (founder cells) бокового корня и регулируют пространственное распределение примордиев вдоль его продольной оси. I. De Smet с соавт. (23) показали, что клеточный ответ на ауксин осциллирует в базальной части меристемы корня с интервалами в 15 ч, что отражают пики активности ауксин-чувствительного промотора DR5. Считается, что именно эта осцилляция служит механизмом, определяющим разметку инициальных клеток примордия бокового корня (33).

Генетические мишени для ауксинов. Транскрипционный фактор GATA23 — одна из мишеней опосредованного ARF действия ауксинов в клетках-основательницах бокового корня у *Arabidopsis* (34-36). GATA23 относится к B-классу GATA белков и характеризуется дегенерированным доменом LLM (лейцин-лейцин-метионин). Ген *GATA23* специфичен для *Brassicaceae*, его ортологи до сих пор не обнаружены в других семействах (37, 38). *GATA23*, выявленный в связи с инициацией бокового корня при метаанализе транскриптомных баз данных у *Arabidopsis*, — наиболее ранний индикатор развития бокового корня (36, 39). *GATA23* экспрессируется во всех клетках перицикла в конце зоны растяжения, а в перициклических клетках-основательницах — перед их первым асимметричным делением, инициирующим боковой корень. У RNAi растений с подавлением экспрессии *GATA23* уменьшается число примордиев бокового корня (как вышедших из материнского корня, так и остановившихся в развитии на более ранних стадиях). Повышенная экспрессия *GATA23* приводит к увеличению частоты образования эктопических примордиев и предшествующему увеличению числа клеток-основательниц бокового корня.

В результате изучения последовательных временных точек экспрессии ауксин-чувствительных конструкций *pDR5::GUS* и *pGATA23::GUS* в корнях *Arabidopsis* была установлена взаимосвязь между экспрессией *GATA23* и клеточным ответом на экзогенную обработку ауксином (36). В базальной части меристемы осциллирующие пики активности *pDR5::GUS* в клетках протоксилемы и сопутствующая локальная экспрессия *pGATA23::GUS* в клетках перицикла ксилемного полюса начинаются через 10 ч после пика клеточного ответа на ауксин, что примерно равно длительности митотического цикла. Следовательно, экспрессия *pGATA23::GUS* зависит от TIR1-опосредованного пути передачи ауксинового сигнала в базальной части меристемы.

Изучение экспрессии *GATA23* у мутантов *aux/iaa Arabidopsis* показало, что и относительная степень экспрессии, и активность промотора гена *GATA23* были снижены только у мутанта со сверхэкспрессией гена *iaa28-1*. У мутантов *iaa28-1* число примордиев боковых корней уменьшалось, следовательно, экспрессия гена *IAA28* связана с механизмом формирования компетенции клеток перицикла к образованию бокового корня. Эктопическая экспрессия *GATA23* в клетках перицикла ксилемного полюса у *iaa28-1*

приводит к фенокопии дикого типа (34). То есть белок GATA23 как компонент сигнальной системы TIR1–IAA28 работает после IAA28. Также обнаружен ряд ARF факторов (ARF5, ARF6, ARF7, ARF8 и ARF19), взаимодействующих с белком IAA28 и синтезирующихся в базальной части меристемы. Экспрессия *GATA23* полностью отсутствовала у двойных мутантов *arf7arf19*, что указывает на участие ARF7 и ARF19 в активации *GATA23* и инициации бокового корня. Так был выявлен первый молекулярный компонент спецификации клетки перицикла, устанавливающий компетенцию клеток перицикла в базальной части меристемы к участию в инициации бокового корня. Экспрессия гена *GATA23* считается наиболее ранним событием, связанным с инициацией примордия бокового корня. *GATA23* контролирует начальный этап спецификации клеток-основательниц бокового корня, хотя его экспрессия и не локализована только в них. Представляет интерес механизм, посредством которого осцилляция максимумов концентрации ауксина и экспрессия *GATA23* точно устанавливаются и соотносятся в меристеме и зоне растяжения (15). Необходима идентификация позиционных сигналов, благодаря которым происходит спецификация клеток перицикла и формируется компетенция к образованию бокового корня.

Также показано, что индолилуксусная кислота (ИУК), образующаяся в корневом чехлике из индол-3-масляной кислоты (ИМК), модулирует амплитуду осцилляции концентрации ИУК в меристеме корня (40, 41). Эта осцилляция, в свою очередь, определяет, будет ли создана зона компетентности для образования бокового корня (так называемый prebranch site) (42). Исследования транскриптома *Arabidopsis* позволили идентифицировать новый, регулируемый ИМК компонент разметки корня — MEMBRANE-ASSOCIATED KINASE REGULATOR4 (MAKR4) (41). Он превращает компетентные клетки в инициальные клетки будущего примордия бокового корня. По мнению авторов, пространственно-временная разметка корня определяется превращением ИМК в ИУК в чехлике и последующим запуском экспрессии *MAKR4* (41). Кроме того, AtMYB93 из подсемейства R2R3 MYB (MYELOBLASTOSIS), экспрессия которого индуцируется экзогенным ауксином в базальной меристеме, может быть потенциально вовлечен в формирование осцилляции эндогенного ауксина и спецификацию инициальных клеток примордия (43). Эти исследования позволили предложить концепцию prebranch sites, появление которых регулируется циклическим апоптозом клеток чехлика корня (44).

Контроль возобновления клеточного цикла. Асимметричные деления клеток перицикла, которые в будущем дадут начало примордию бокового корня, контролируются активностью клеточного цикла (45-50). У *Arabidopsis* и других цветковых, у которых примордии образуются выше зоны растяжения, для реализации программы инициации бокового корня необходимо, чтобы в конце меристемы клетки перицикла вышли из клеточного цикла в фазе G_1 (46, 51, 52). Однако перед асимметричным делением они должны быть готовы к возобновлению пролиферации (51, 53). Предполагается, что для определения способности клеток перицикла к продолжению пролиферации важен ген *ABERRANT LATERAL ROOT FORMATION 4* (*ALF4*), кодирующий малоизученный белок с ядерной локализацией (47). У мутантов *alf4* нарушена инициация бокового корня (27, 45, 47). Функциональная роль ALF4 остается все еще слабо изученной. У мутантов *alf4* также нарушено образование каллусов (54). Вероятно, ALF4 необходим для обеспечения компетенции клеток перицикла к возобновлению пролиферации при закладке бокового корня выше зоны растяжения. Наличие продукта этого гена позволяет клеткам находиться в состоянии

временного покоя перед первым делением, инициирующим примордий бокового корня.

Переход части клеток перицикла на ксилемном полюсе выше зоны растяжения из стадии G_1 в стадию S (возобновление пролиферации) и их последующее деление стимулируются ауксином. Эти клетки возобновляют митотический цикл, только достигнув зону инициации боковых корней (51, 55). Вероятнее всего, гены-переключатели, активирующие митотический цикл, не способны запустить процесс закладки бокового корня без дополнительной стимуляции ауксином (48).

SKP2A (S-Phase Kinase-Associated Protein 2A) — F-box-белок *Arabidopsis*, который регулирует протеолиз транскрипционных факторов, влияющих на митотический цикл. Ауксин активирует убиквитин-зависимую деградацию белка SKP2A, напрямую связываясь с ним. SKP2A стимулирует деградацию E2FC/DPB и индуцирует пролиферацию клеток меристемы корня. Также ауксин усиливает взаимодействие между SKP2A и DPB. То есть SKP2A — это ауксин-связывающий белок, который согласовывает передачу ауксинового сигнала с пролиферацией клеток (56).

Транскрипционный фактор E2F стимулирует переход к асимметричным клеточным делениям в процессе инициации бокового корня (49, 57). Экспрессия *E2Fa* регулируется димером транскрипционных факторов LBD18/LBD33, который, в свою очередь, ассоциирован с передачей ауксинового сигнала (57). LBD18/LBD33 служит связующим звеном для образования бокового корня посредством активации транскрипции *E2Fa*. Запуск транскрипции *E2Fa* с помощью факторов LBD — общий механизм ауксин-зависимой активации митотического цикла (57).

Формирование у клеток перицикла в базальной части меристемы компетенции к инициации бокового корня (prebranch sites) происходит, по мнению некоторых авторов, за счет образования локального максимума ауксина в прилежащих клетках протоксилемы (23). Это блокирует переход к S-фазе в клетках перицикла. Такие клетки покидают меристему в G_1-фазе и в конце зоны растяжения способны возобновить движение по циклу, приводящее к двум синхронным делениям, инициирующим боковой корень (51). В дальнейшем способность клеток перицикла возобновить пролиферацию определяется при участии циклина D-типа CYCD4;1 (58). Снижение экспрессии *CYCD4;1* в перицикле под влиянием локального максимума ауксина в базальной части меристемы приводит к остановке пролиферации некоторых клеток перицикла в G_1 (перед синтезом ДНК) (59). При образовании примордиев бокового корня выше зоны растяжения возобновление продвижения клеток перицикла по S-фазе сопровождается формированием нового локального максимума ауксина за счет его транспорта из эндодермы (60). Это позволяет продолжить пролиферацию клеток и сформировать позднее ось примордия. Таким образом, синхронная предразметка (priming) двух прилежащих в ряду клеток перицикла определяет точку инициации бокового корня. По нашему мнению, именно одновременное возобновление пролиферации посредством перехода из G_1 в S в этих клетках и клетках двух соседних рядов перицикла обусловливает точное место инициации формирования бокового корня.

Роль клеточного окружения при инициации бокового корня. В последнее время в литературе широко обсуждается регуляторная роль клеточного окружения перицикла в зоне инициации бокового корня (60-64). Изучена функция механических взаимодействий между клетками перицикла и эндодермы в процессе инициации и развития бокового корня (64). Показано, что еще до первого деления, приводящего к его инициа-

ции, происходят рост и увеличение в объеме (выпячивание) двух соседних клеток перицикла и одновременное уменьшение прилегающих к ним клеток эндодермы. Далее активируется экспрессия гена *GATA23* и проходит первое неравное антиклинальное деление (28). Ауксиновый сигнал из клеток перицикла должен быть воспринят в клетках эндодермы. Для изучения этой связи была создана линия *Arabidopsis CASP1pro::shy2-2* со специфическим подавлением ответа на ауксин в клетках эндодермы (64). Ген репрессора ауксинового ответа — *SHORT HYPOCOTYL 2* (*SHY2*) находился под управлением промотора гена *CASP1*, белок которого ассоциирован с поясками Каспари. У растений, экспрессирующих *CASP1pro::shy2-2*, развитие боковых корней блокировалось до первого асимметричного деления. При обработке таких растений экзогенным ауксином (нафтилуксусной кислотой) индуцировалось развитие небольшого числа боковых корней, но примордии не выходили на поверхность корня и были плоскими, что указывает на необходимость ответа на ауксин в клетках эндодермы для высвобождения бокового корня. Действительно, клетки эндодермы у растений *CASP1pro::shy2-2* оставались объемными, хотя в норме они уменьшаются и дают возможность расти развивающемуся боковому корню.

При разрушении клеток эндодермы лазером возобновлялась пролиферация в перицикле, однако план делений менялся с антиклинального на периклинальный, и программа развития примордия бокового корня не запускалась (63). Возобновление пролиферации в клетках перицикла происходило вне зависимости от их положения на продольной оси корня. Разрушение клеток ксилемы, коры и ризодермы не влияло на возобновление делений в перицикле. По мнению авторов, все клетки перицикла у *Arabidopsis* потенциально способны к возобновлению пролиферации, однако прилегающие клетки эндодермы блокируют этот переход (63). Косвенно это подтверждается способностью корней *Arabidopsis*, а также других представителей *Brassicaceae* формировать множественные боковые корни при обработке ауксинами в высоких (до 90 мкМ) концентрациях (65, 66).

У мутантов *Arabidopsis yucca* с повышенным биосинтезом ауксина (67, 68) разрушение эндодермы не приводило к смене плана делений клеток перицикла с антиклинальных на периклинальные (63). У мутантов по передаче ауксинового сигнала *tir1/afb2/afb3* (*transport inhibitor1/auxin signaling f-box2/afb3*) и *slr/iaa14* (*solitary root/indole-3-acetic acid14*) с множественными нарушениями развития корня при разрушении эндодермы клетки перицикла меняли план деления на периклинальный, как и в корнях дикого типа. Однако при обработке экзогенным ауксином корней мутанта *tir1/afb2/afb3* число переориентаций делений снижалось. Обработка корней дикого типа с разрушенной эндодермой нафтилфталамовой кислотой (блокатор транспорта ауксина) не влияла на смену плана делений клеток перицикла. При разрушении эндодермы они становились периклинальными, как и у контрольных растений. Возможно, смена плана делений клеток перицикла зависит от сохранения пути передачи ауксинового сигнала, но не от транспорта ауксина (63).

Локальное повышение содержания ауксина в группе клеток перицикла не только формирует в них компетенцию к инициации бокового корня, но и запускает ответ на ауксин в прилегающих клетках эндодермы (60). В последних происходит кратковременная экспрессия гена транспортера ауксина *PIN3*, и синтезируемый белок локализуется на мембране клетки эндодермы, контактирующей с клеткой перицикла. Это обеспечивает отток ауксина из клеток эндодермы в клетки перицикла. Уровень экспрессии *PIN3* в эндодерме начинает снижаться через 15 ч после первого инициирующего

деления, а еще через 2 ч белок полностью исчезает. У мутанта *pin3* наблюдалось увеличение количества клеток перицикла с максимумом ауксина и снижение числа первых асимметричных делений. Мутация по гену *PIN3* нарушает переход клеток-основательниц к делениям, инициирующим примордий. Следовательно, за счет PIN3-опосредованного оттока ауксина из эндодермы снова повышается количество этого гормона в клетках перицикла, что стимулирует их к переходу к первому асимметричному делению.

Механизм определения размера и формы примордия бокового корня. Число клеток, принимающих участие в делениях, которые задают диаметр примордия, ограничено рецептор-подобной киназой ACR4 (69). Объем примордия создается за счет периклинальных делений, увеличивающих число слоев. На этом этапе образование правильной куполообразной формы примордия регулируется несколькими механизмами, в том числе через направленный поток ауксина (63). Ген *MYB36* экспрессируется в перицикле в основании примордия, начиная с 5-й стадии развития (70). Показано, что MYB36 напрямую участвует в контроле границ примордия, поскольку у мутанта *myb36-5* увеличено число клеток по ширине примордия. MYB36 необходим для перехода от плоского к куполообразному примордию. При этом останавливаются клеточные деления на периферии и определяется конечная ширина примордия. Экспрессия *MYB36* на уровне мРНК и белка происходит в некоторых клетках перицикла без передачи сигналов окружающим клеткам эндодермы, как это было показано для SHY2-опосредованного ответа на ауксин (60, 64). Экспрессия генов пероксидазы *PER9* и *PER64*, относящихся к вторичным мишеням MYB36, сильно снижена у мутанта *myb36-5*. Вероятно, вследствие этого у него повышено содержание перекиси водорода, поскольку при обработке йодидом калия (поглотитель перекиси) у мутантных корней восстанавливалось развитие примордиев. Таким образом, окончательный размер и форма примордия зависят от суммы сигналов, которые стимулируют или угнетают пролиферацию его клеток. К этим сигналам относятся активные формы кислорода, количество которых опосредованно регулируется геном *MYB36*.

Представленные нами данные показывают, что основные генетические процессы определения компетенции клеток перицикла и инициации примордия бокового корня у *Arabidopsis* достаточно изучены. Однако есть группа растений, у которых инициация и развитие примордиев боковых корней происходят непосредственно в апикальной меристеме главного корня. Такой тип закладки боковых корней характерен для видов из семейств *Cucurbitaceae* (Тыквенные), (71-75), *Polygonaceae* (Гречишные) (76), *Convolvulaceae* (Вьюнковые) (77), а также некоторых водных растений из семейств *Pontederiaceae* (Понтедериевые) (75, 78) и *Araceae* (Ароидные) (79). Кроме того, вследствие закладки групп примордиев боковых корней в эмбриогенезе у этих видов происходит раннее ветвление главного корня при прорастании (72, 80). Быстрое развитие мощной корневой системы позволяет успешно конкурировать с представителями других видов за почвенные ресурсы и набирать значительную биомассу. Регуляция корнеобразования у этих растений практически не изучена.

Результаты, полученные нами при изучении клеточных и гормональных механизмов инициации бокового корня у кабачка (*Cucurbita pepo*), однозначно свидетельствуют, что начальные этапы детерминации клеток перицикла и эндодермы, а также их переход к первому антиклинальному делению у видов из семейства *Cucurbitaceae* идентичны с процессами у *Arabidopsis* и других растений, инициирующих боковой корень выше зоны растяжения (81). Так, первым этапом детерминации становится

появление локального максимума клеточного ответа на ауксин в парах сестринских клеток трех внутренних рядов перицикла, двух рядов наружного перицикла, а также ряда эндодермы. Для *Arabidopsis* показана одновременная активация пар клеток трех рядов перицикла на ксилемном полюсе (55). У кабачка первому антиклинальному делению предшествует формирование локального максимума клеточного ответа на ауксин в двух соседних в ряду клетках. У *Arabidopsis* и злаков, кроме того, происходит направленное движение ядер этих клеток навстречу друг другу (36, 73).

Следовательно, первые деления, инициирующие боковой корень, вне зависимости от места его инициации, — это антиклинальные деления пары сестринских клеток. Некоторое отличие представителей *Cucurbitaceae* состоит в отсутствии неравных антиклинальных делений и миграции ядер, поскольку все процессы инициации проходят в меристеме корня и клетки не растягиваются. По нашим данным, у кабачка при инициации бокового корня в меристеме родительского не происходит возобновления митотического цикла из G_1-фазы, как при формировании бокового корня выше зоны растяжения (51, 53). В результате одного из антиклинальных делений в ряду перицикла (как и для эндодермы) формируются две сестринские клетки-предшественницы. Их дальнейшее продвижение по митотическому циклу G1—S—G2 будет сопровождаться появлением локального максимума ауксина и завершится первым антиклинальным делением. Оно и будет первым делением в инициации примордия бокового корня.

Таким образом, мы предполагаем, что физиологические и молекулярно-генетические механизмы инициации бокового корня в различных группах наземных растений имеют единое происхождение. Предковые формы всех цветковых имели эндогенно формируемые зачатки боковых корней, а место инициации бокового корня располагалось в непосредственной близости от инициальных клеток апикальной меристемы. В процессе эволюции происходило постепенное смещение места инициации бокового корня от клеток апекса к базальной части: из меристемы родительского корня за пределы зоны растяжения. Однако в некоторых семействах цветковых растений сохранился архаичный тип инициации бокового корня — непосредственно в апикальной части меристемы родительского. При изменении места инициации происходило также уменьшение роли окружающих перицикл тканей в образовании временных структур примордия.

Итак, в исследованиях клеточных, молекулярно-генетических и физиологических механизмов инициации и формирования боковых корней накоплен обширный фактический материал, но многие процессы, сопровождающие появление нового органа на материнском корне, еще требуют изучения. Мы до сих пор не знаем, как клетки-предшественницы бокового корня получают сигнал и что приводит к определению компетентности клетки к дальнейшему образованию бокового корня именно в этом месте. Исследования регуляторных генных сетей только начаты. Скорейшее разрешение этих вопросов позволит перейти к селекции по признакам, определяющим способность корневых систем лучше адаптироваться к меняющимся условиям среды, и, в конечном итоге, повысить урожайность.

ЛИТЕРАТУРА

1. Kell D.B. Breeding crop plants with deep roots: their role in sustainable carbon, nutrient and water sequestration. Ann. Bot., 2011, 108(3): 407-418 (doi: 10.1093/aob/mcr175).
2. Hufnagel B., de Sousa S.M., Assis L., Guimaraes C.T., Leiser W., Azevedo G.C., Negri B., Larson B.G., Shaff J.E., Pastina M.M., Barros B.A., Weltzien E., Rattunde H.F.W., Viana J.H., Clark R.T., Falcão A., Gazaffi R., Garcia A.A.F.,

Schaffert R.E., Kochian L.V., Magalhaes J.V. Duplicate and conquer: Multiple homologs of *PHOSPHORUS-STARVATION TOLERANCE1* enhance phosphorus acquisition and sorghum performance on low-phosphorus soils. Plant Physiol., 2014, 166(2): 659-677 (doi: 10.1104/pp.114.243949).
3. Narayanan S., Mohan A., Gill K.S., Prasad P.V.V. Variability of root traits in spring wheat germplasm. PLoS ONE, 2014, 9(6): e100317 (doi: 10.1371/journal.pone.0100317).
4. Uga Y., Sugimoto K., Ogawa S., Rane J., Ishitani M., Hara N., Kitomi Y., Inukai Y., Ono K., Kanno N., Inoue H., Takehisa H., Motoyama R., Nagamura Y., Wu J., Matsumoto T., Takai T., Okuno K., Yano M. Control of root system architecture by *DEEPER ROOTING 1* increases rice yield under drought conditions. Nat. Genet., 2013, 45(9): 1097-1102 (doi: 10.1038/ng.2725).
5. Meister R., Rajani M.S., Ruzicka D., Schachtman D.P. Challenges of modifying root traits in crops for agriculture. Trends Plant Sci., 2014, 19(12): 779-788 (doi: 10.1016/j.tplants.2014.08.005).
6. Bao Y., Aggarwal P., Robbins N.E., Sturrock C.J., Thompson M.C., Tan H.Q., Tham C., Duan L., Rodriguez P.L., Vernoux T., Mooney S.J., Bennett M.J., Dinneny J.R. Plant roots use a patterning mechanism to position lateral root branches toward available water. PNAS, 2014, 111(25): 9319-9324 (doi: 10.1073/pnas.1400966111).
7. Tikhonovich I.A., Provorov N.A. Microbiology is the basis of sustainable agriculture: an opinion. Ann. Appl. Biol., 2011, 159(2): 155-168 (doi: 10.1111/j.1744-7348.2011.00489.x).
8. Pawlowski K., Demchenko K.N. The diversity of actinorhizal symbiosis. Protoplasma, 2012, 249(4): 967-979 (doi: 10.1007/s00709-012-0388-4).
9. Kano M., Inukai Y., Kitano H., Yamauchi A. Root plasticity as the key root trait for adaptation to various intensities of drought stress in rice. Plant Soil, 2011, 342(1-2): 117-128 (doi: 10.1007/s11104-010-0675-9).
10. Grossman J.D., Rice K.J. Evolution of root plasticity responses to variation in soil nutrient distribution and concentration. Evolutionary Applications, 2012, 5(8): 850-857 (doi: 10.1111/j.1752-4571.2012.00263.x).
11. Lynch J. Root architecture and plant productivity. Plant Physiol., 1995, 109(1): 7-13 (doi: 10.1104/pp.109.1.7).
12. Zhu J., Kaeppler S., Lynch J. Mapping of QTL controlling root hair length in maize (*Zea mays* L.) under phosphorus deficiency. Plant Soil, 2005, 270(1): 299-310 (doi: 10.1007/s11104-004-1697-y).
13. Kamoshita A., Zhang J., Siopongco J., Sarkarung S., Nguyen H.T., Wade L.J. Effects of phenotyping environment on identification of quantitative trait loci for rice root morphology under anaerobic conditions. Crop Sci., 2002, 42(1): 255-265 (doi: 10.2135/cropsci2002.2550).
14. Malamy J.E., Benfey P.N. Organization and cell differentiation in lateral roots of *Arabidopsis thaliana*. Development, 1997, 124(1): 33-44.
15. Yadav S.R., Bishopp A., Helariutta Y. Plant development: early events in lateral root initiation. Current Biology, 2010, 20(19): R843-R845 (doi: 10.1016/j.cub.2010.09.010).
16. Dolan L., Janmaat K., Willemsen V., Linstead P., Poethig S., Roberts K., Scheres B. Cellular organisation of the *Arabidopsis thaliana* root. Development, 1993, 119(1): 71-84.
17. Иванов В.Б. Клеточные основы роста растений. М., 1974.
18. Демченко Н.П. Митотический и эндоредупликационный циклы в развитии линии клеток метаксилемы корня пшеницы. Цитология, 1984, 26(4): 382-391.
19. Parizot B., Laplaze L., Ricaud L., Boucheron-Dubuisson E., Bayle V., Bonke M., De Smet I., Poethig S.R., Helariutta Y., Haseloff J., Chriqui D., Beeckman T., Nussaume L. Diarch symmetry of the vascular bundle in Arabidopsis root encompasses the pericycle and is reflected in distich lateral root initiation. Plant Physiol., 2008, 146(1): 140-148 (doi: 10.1104/pp.107.107870).
20. Peret B., Larrieu A., Bennett M.J. Lateral root emergence: a difficult birth. J. Exp. Bot., 2009, 60(13): 3637-3643 (doi: 10.1093/jxb/erp232).
21. Casimiro I., Marchant A., Bhalerao R.P., Beeckman T., Dhooge S., Swarup R., Graham N., Inze D., Sandberg G., Casero P.J., Bennett M. Auxin transport promotes Arabidopsis lateral root initiation. Plant Cell, 2001, 13(4): 843-852 (doi: 10.1105/tpc.13.4.843).
22. Beemster G.T.S., Fiorani F., Inze D. Cell cycle: the key to plant growth control? Trends Plant Sci., 2003, 8(4): 154-158 (doi: 10.1016/S1360-1385(03)00046-3).
23. De Smet I., Tetsumura T., De Rybel B., Frey N.F.d., Laplaze L., Casimiro I., Swarup R., Naudts M., Vanneste S., Audenaert D., Inze D., Bennett M.J., Beeckman T. Auxin-dependent regulation of lateral root positioning in the basal meristem of *Arabidopsis*. Development, 2007, 134(4): 681-690 (doi: 10.1242/dev.02753).
24. ten Tusscher K.H., Laskowski M. Periodic lateral root priming, what makes it tick. The Plant Cell, 2017 (doi: 10.1105/tpc.16.00638).

25. Overvoorde P., Fukaki H., Beeckman T. Auxin control of root development. Cold Spring Harbor Perspectives in Biology, 2010, 2(6): 2:a001537 (doi: 10.1101/cshperspect.a001537).
26. Parizot B., Beeckman T. Genomics of root development. In: Root genomics and soil interactions /M. Crespi (ed.). Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK, 2012: 3-28 (doi: 10.1002/9781118447093.ch1).
27. Dubrovsky J.G., Sauer M., Napsucialy-Mendivil S., Ivanchenko M.G., Friml J., Shishkova S., Celenza J., Benkova E. Auxin acts as a local morphogenetic trigger to specify lateral root founder cells. PNAS, 2008, 105(25): 8790-8794 (doi: 10.1073/pnas.0712307105).
28. Du Y., Scheres B. Lateral root formation and the multiple roles of auxin. Journal of Experimental Botany, 2017 (doi: 10.1093/jxb/erx223).
29. Tiwari S.B., Wang X.-J., Hagen G., Guilfoyle T.J. AUX/IAA proteins are active repressors, and their stability and activity are modulated by auxin. The Plant Cell, 2001, 13(12): 2809-2822 (doi: 10.1105/tpc.010289).
30. Dharmasiri N., Dharmasiri S., Estelle M. The F-box protein TIR1 is an auxin receptor. Nature, 2005, 435(7041): 441-445 (doi: 10.1038/nature03543).
31. Mockaitis K., Estelle M. Auxin receptors and plant development: A new signaling paradigm. Ann. Rev. Cell Dev. Biol., 2008, 24(1): 55-80 (doi: 10.1146/annurev.cellbio.23.090506.123214).
32. Hamann T., Benkova E., Baurle I., Kientz M., Jurgens G. The *Arabidopsis BODENLOS* gene encodes an auxin response protein inhibiting MONOPTEROS-mediated embryo patterning. Genes and Development, 2002, 16: 1610-1615 (doi: 10.1101/gad.229402).
33. Moreno-Risueno M.A., Van Norman J.M., Moreno A., Zhang J., Ahnert S.E., Benfey P.N. Oscillating gene expression determines competence for periodic Arabidopsis root branching. Science, 2010, 329(5997): 1306-1311 (doi: 10.1126/science.1191937).
34. Rogg L.E., Lasswell J., Bartel B. A gain-of-function mutation in *IAA28* suppresses lateral root development. Plant Cell, 2001, 13(3): 465-480 (doi: 10.1105/tpc.13.3.465).
35. Brady S.M., Orlando D.A., Lee J.-Y., Wang J.Y., Koch J., Dinneny J.R., Mace D., Ohler U., Benfey P.N. A high-resolution root spatiotemporal map reveals dominant expression patterns. Science, 2007, 318(5851): 801-806 (doi: 10.1126/science.1146265).
36. De Rybel B., Vassileva V., Parizot B., Demeulenaere M., Grunewald W., Audenaert D., Van Campenhout J., Overvoorde P., Jansen L., Vanneste S., Möller B., Wilson M., Holman T., Van Isterdael G., Brunoud G., Vuylsteke M., Vernoux T., De Veylder L., Inzé D., Weijers D., Bennett M.J., Beeckman T. A novel Aux/IAA28 signaling cascade activates GATA23-dependent specification of lateral root founder cell identity. Curr. Biol., 2010, 20(19): 1697-1706 (doi: 10.1016/j.cub.2010.09.007).
37. Behringer C., Bastakis E., Ranftl Q.L., Mayer K.F.X., Schwechheimer C. Functional diversification within the family of B-GATA transcription factors through the leucine-leucine-methionine domain. Plant Physiol., 2014, 166(1): 293-305 (doi: 10.1104/pp.114.246660).
38. Schwechheimer C., Behringer C. B-GATA transcription factors — insights into their structure, regulation and role in plant development. Front. Plant Sci., 2015, 6 (doi: 10.3389/fpls.2015.00090).
39. Parizot B., De Rybel B., Beeckman T. VisuaLRTC: a new view on lateral root initiation by combining specific transcriptome datasets. Plant Physiol., 2010, 153(1): 34-40 (doi: 10.1104/pp.109.148676).
40. De Rybel B., Audenaert D., Xuan W., Overvoorde P., Strader L.C., Kepinski S., Hoye R., Brisbois R., Parizot B., Vanneste S., Liu X., Gilday A., Graham I.A., Nguyen L., Jansen L., Njo M.F., Inzé D., Bartel B., Beeckman T. A role for the root cap in root branching revealed by the non-auxin probe naxillin. Nat. Chem. Biol., 2012, 8(9): 798-805 (doi: 10.1038/nchembio.1044).
41. Xuan W., Audenaert D., Parizot B., Möller B.K., Njo Maria F., De Rybel B., De Rop G., Van Isterdael G., Mähönen Ari P., Vanneste S., Beeckman T. Root cap-derived auxin pre-patterns the longitudinal axis of the *Arabidopsis* root. Curr. Biol., 2015, 25(10): 1381-1388 (doi: 10.1016/j.cub.2015.03.046).
42. Van Norman J.M., Xuan W., Beeckman T., Benfey P.N. To branch or not to branch: the role of pre-patterning in lateral root formation. Development, 2013, 140(21): 4301-4310 (doi: 10.1242/dev.090548).
43. Gibbs D.J., Voß U., Harding S.A., Fannon J., Moody L.A., Yamada E., Swarup K., Nibau C., Bassel G.W., Choudhary A., Lavenus J., Bradshaw S.J., Stekel D.J., Bennett M.J., Coates J.C. *At*MYB93 is a novel negative regulator of lateral root development in *Arabidopsis*. New Phytologist, 2014, 203(4): 1194-1207 (doi: 10.1111/nph.12879).
44. Möller B.K., Xuan W., Beeckman T. Dynamic control of lateral root positioning. Curr. Opin. Plant Biol., 2017, 35: 1-7 (doi: 10.1016/j.pbi.2016.09.001).
45. Beeckman T., Burssens S., Inze D. The peri-*cell*-cycle in *Arabidopsis*. J. Exp. Bot., 2001, 52(Roots Special Issue): 403-411 (doi: 10.1093/jexbot/52.suppl_1.403).
46. Himanen K., Boucheron E., Vanneste S., de Almeida Engler J., Inze D.,

Beeckman T. Auxin-mediated cell cycle activation during early lateral root initiation. Plant Cell, 2002, 14(10): 2339-2351 (doi: 10.1105/tpc.004960).
47. DiDonato R.J., Arbuckle E., Buker S., Sheets J., Tobar J., Totong R., Grisafi P., Fink G.R., Celenza J.L. *Arabidopsis ALF4* encodes a nuclear-localized protein required for lateral root formation. Plant J., 2004, 37(3): 340-353 (doi: 10.1046/j.1365-313X.2003.01964.x).
48. Vanneste S., De Rybel B., Beemster G.T.S., Ljung K., De Smet I., Van Isterdael G., Naudts M., Iida R., Gruissem W., Tasaka M., Inze D., Fukaki H., Beeckman T. Cell cycle progression in the pericycle is not sufficient for SOLITARY ROOT/IAA14-mediated lateral root initiation in *Arabidopsis thaliana*. Plant Cell, 2005, 17(11): 3035-3050 (doi: 10.1105/tpc.105.035493).
49. De Smet I., Lau S., Voß U., Vanneste S., Benjamins R., Rademacher E.H., Schlereth A., De Rybel B., Vassileva V., Grunewald W., Naudts M., Levesque M.P., Ehrismann J.S., Inzé D., Luschnig C., Benfey P.N., Weijers D., Van Montagu M.C.E., Bennett M.J., Jürgens G., Beeckman T. Bimodular auxin response controls organogenesis in *Arabidopsis*. PNAS, 2010, 107(6): 2705-2710 (doi: 10.1073/pnas.0915001107).
50. Sanz L., Dewitte W., Forzani C., Patell F., Nieuwland J., Wen B., Quelhas P., De Jager S., Titmus C., Campilho A., Ren H., Estelle M., Wang H., Murray J.A.H. The *Arabidopsis* D-type cyclin CYCD2;1 and the inhibitor ICK2/KRP2 modulate auxin-induced lateral root formation. Plant Cell, 2011, 23: 1-20 (doi: 10.1105/tpc.110.080002).
51. Demchenko N.P., Demchenko K.N. Resumption of DNA synthesis and cell division in wheat roots as related to lateral root initiation. Russian Journal of Plant Physiology, 2001, 48(6): 755-763 (doi: 10.1023/A:1012552307270).
52. Vanneste S., Maes L., De Smet I., Himanen K., Naudts M., Inzé D., Beeckman T. Auxin regulation of cell cycle and its role during lateral root initiation. Physiologia Plantarum, 2005, 123(2): 139-146 (doi: 10.1111/j.1399-3054.2005.00466.x).
53. Alarcyn M.V., Lloret P.G., Martín-Partido G., Salguero J. The initiation of lateral roots in the primary roots of maize (*Zea mays* L.) implies a reactivation of cell proliferation in a group of founder pericycle cells. J. Plant Physiol., 2016, 192: 105-110 (doi: 10.1016/j.jplph.2016.02.005).
54. Sugimoto K., Jiao Y., Meyerowitz E.M. *Arabidopsis* regeneration from multiple tissues occurs via a root development pathway. Dev. Cell, 2010, 18(3): 463-471 (doi: 10.1016/j.devcel.2010.02.004).
55. Casimiro I., Beeckman T., Graham N., Bhalerao R., Zhang H., Casero P., Sandberg G., Bennett M.J. Dissecting *Arabidopsis* lateral root development. Trends Plant Sci., 2003, 8(4): 165-171 (doi: 10.1016/S1360-1385(03)00051-7).
56. Jurado S., Abraham Z., Manzano C., Lypez-Torrejyn G., Pacios L.F., Del Pozo J.C. The *Arabidopsis* cell cycle F-box protein SKP2A binds to auxin. Plant Cell, 2010, 22(12): 3891-3904 (doi: 10.1105/tpc.110.078972).
57. Berckmans B., Vassileva V., Schmid S.P.C., Maes S., Parizot B., Naramoto S., Magyar Z., Kamei C.L.A., Koncz C., Bogre L., Persiau G., De Jaeger G., Friml J., Simon R., Beeckman T., De Veylder L. Auxin-dependent cell cycle reactivation through transcriptional regulation of *Arabidopsis E2Fa* by lateral organ boundary proteins. Plant Cell, 2011, 23(10): 3671-3683 (doi: 10.1105/tpc.111.088377).
58. Nieuwland J., Maughan S., Dewitte W., Scofield S., Sanz L., Murray J.A.H. The D-type cyclin CYCD4;1 modulates lateral root density in *Arabidopsis* by affecting the basal meristem region. PNAS, 2009, 106(52): 22528-22533 (doi: 10.1073/pnas.0906354106).
59. De Veylder L., Beeckman T., Inze D. The ins and outs of the plant cell cycle. Nat. Rev. Mol. Cell Biol., 2007, 8(8): 655-665 (doi: 10.1038/nrm2227).
60. Marhavý P., Vanstraelen M., De Rybel B., Zhaojun D., Bennett M.J., Beeckman T., Benkova E. Auxin reflux between the endodermis and pericycle promotes lateral root initiation. EMBO Journal, 2013, 32(1): 149-158 (doi: 10.1038/emboj.2012.303).
61. Swarup K., Benkova E., Swarup R., Casimiro I., Peret B., Yang Y., Parry G., Nielsen E., De Smet I., Vanneste S., Levesque M.P., Carrier D., James N., Calvo V., Ljung K., Kramer E., Roberts R., Graham N., Marillonnet S., Patel K., Jones J.D.G., Taylor C.G., Schachtman D.P., May S., Sandberg G., Benfey P., Friml J., Kerr I., Beeckman T., Laplaze L., Bennett M.J. The auxin influx carrier LAX3 promotes lateral root emergence. Nat. Cell Biol., 2008, 10(8): 946-954 (doi: 10.1038/ncb1754).
62. Lucas M., Kenobi K., von Wangenheim D., Voβ U., Swarup K., De Smet I., Van Damme D., Lawrence T., Péret B., Moscardi E., Barbeau D., Godin C., Salt D., Guyomarc'h S., Stelzer E.H.K., Maizel A., Laplaze L., Bennett M.J. Lateral root morphogenesis is dependent on the mechanical properties of the overlaying tissues. PNAS, 2013, 110(13): 5229-5234 (doi: 10.1073/pnas.1210807110).

63. Marhavý P., Montesinos J.C., Abuzeineh A., Van Damme D., Vermeer J.E.M., Duclercq J., Rakusová H., Nováková P., Friml J., Geldner N., Benková E. Targeted cell elimination reveals an auxin-guided biphasic mode of lateral root initiation. Genes & Development, 2016, 30(4): 471-483 (doi: 10.1101/gad.276964.115).
64. Vermeer J.E.M., von Wangenheim D., Barberon M., Lee Y., Stelzer E.H.K., Maizel A., Geldner N. A spatial accommodation by neighboring cells is required for organ initiation in *Arabidopsis*. Science, 2014, 343(6167): 178-183 (doi: 10.1126/science.1245871).
65. Blakely L.M., Durham M., Evans T.A., Blakely R.M. Experimental studies on lateral root formation in radish seedling roots. I. General methods, developmental stages, and spontaneous formation of laterals. Botanical Gazette, 1982, 143(3): 341-352.
66. Laskowski M.J., Williams M.E., Nusbaum H.C., Sussex I.M. Formation of lateral root meristems is a two-stage process. Development, 1995, 121(10): 3303-3310.
67. Zhao Y., Christensen S.K., Fankhauser C., Cashman J.R., Cohen J.D., Weigel D., Chory J. A role for flavin monooxygenase-like enzymes in auxin biosynthesis. Science, 2001, 291(5502): 306-309 (doi: 10.1126/science.291.5502.306).
68. Cheng Y., Dai X., Zhao Y. Auxin biosynthesis by the YUCCA flavin monooxygenases controls the formation of floral organs and vascular tissues in *Arabidopsis*. Genes & Development, 2006, 20(13): 1790-1799 (doi: 10.1101/gad.1415106).
69. De Smet I., Vassileva V., De Rybel B., Levesque M.P., Grunewald W., Van Damme D., Van Noorden G., Naudts M., Van Isterdael G., De Clercq R., Wang J.Y., Meuli N., Vanneste S., Friml J., Hilson P., Jurgens G., Ingram G.C., Inze D., Benfey P.N., Beeckman T. Receptor-like kinase ACR4 restricts formative cell divisions in the *Arabidopsis* root. Science, 2008, 322(5901): 594-597 (doi: 10.1126/science.1160158).
70. Fernández-Marcos M., Desvoyes B., Manzano C., Liberman L.M., Benfey P.N., del Pozo J.C., Gutierrez C. Control of *Arabidopsis* lateral root primordium boundaries by MYB36. New Phytologist, 2016, 213(1): 105-112 (doi: 10.1111/nph.14304).
71. Гуляев В.А. Заложение и формирование боковых корешков у некоторых растений семейства тыквенных. Ботанический журнал, 1964, 49(10): 1482-1485.
72. Дубровский И.Г. Латентная зародышевая корневая система огурца. Ботанический журнал, 1987, 72(2): 171-176.
73. Demchenko K.N., Demchenko N.P. Changes of root structure in connection with the development of lateral root primordia in wheat and pumpkins. In: Recent advances of plant root structure and function. Developments in plant and soil sciences. V. 90 /O. Gašparíková, M. Čiamporová, I. Mistrík, F. Baluška (eds.). Springer, Dordrecht, 2001: 39-47 (doi: 10.1007/978-94-017-2858-4_5).
74. Дубровский И.Г. Происхождение тканей зародышевого бокового корня огурца, межтканевые взаимодействия и позиционный контроль в его развитии. Онтогенез, 1986, 17(2): 176-189.
75. Mallory T.E., Chiang S.-H., Cutter E.G., Gifford E.M. Sequence and pattern of root formation in five selected species. Am. J. Bot., 1970, 57(7): 800-809.
76. O'Dell D.H., Foard D.E. Presence of lateral root primordia in the radicle of buckwheat embryos. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 1969, 96(1): 1-3 (doi: 10.2307/2484002).
77. Seago J.L. Developmental anatomy in roots of *Ipomoea purpurea*. 2. Initiation and development of secondary roots. Am. J. Bot., 1973, 60(7): 607-618.
78. Charlton W.A. Distribution of lateral roots and sequence of lateral initiation in *Potenderia cordata* L. Botanical Gazette, 1975, 136(3): 225-235.
79. Clowes F.A.L. Origin of epidermis and development of root primordia in *Pistia*, *Hydrocharis* and *Eichhornia*. Annals of Botany, 1985, 55(6): 849-857.
80. Dubrovsky J.G., Laskowski M. Lateral root initiation. In: Encyclopedia of applied plant sciences (Second edition) /B. Tomas, B.G. Murray, D.G. Murphy (eds.). Academic Press, Oxford, 2017: 256-264 (doi: 10.1016/B978-0-12-394807-6.00126-X).
81. Ilina E.L., Logachov A.A., Laplaze L., Demchenko N.P., Pawlowski K., Demchenko K.N. Composite *Cucurbita pepo* plants with transgenic roots as a tool to study root development. Annals of Botany, 2012, 110(2): 479-489 (doi: 10.1093/aob/mcs086).

[1]ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН,
197376 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2,
e-mail: demchenko@binran.ru;
[2]ФГБНУ Всероссийский НИИ сельскохозяйственной микробиологии,
196608 Россия, г. Санкт-Петербург—Пушкин, ш. Подбельского, 3,
e-mail: tsyganov@arriam.spb.ru;

Поступила в редакцию 15 ноября 2016 года

[3]*Department of Ecology, Environment and Plant Sciences, Stockholm University*,
SE-106 91 Stockholm, Sweden

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [*Agricultural Biology*], 2017, V. 52, № 5, pp. 856-868

MOLECULAR, GENETIC AND HORMONAL OUTLOOK IN ROOT BRANCHING
(review)

E.L. Ilina[1], *A.S. Kiryushkin*[1], *V.E. Tsyganov*[2], *K. Pawlowski*[3], *K.N. Demchenko*[1, 2]

[1]*V.L. Komarov Botanical Institute RAS*, Federal Agency of Scientific Organizations, 2, ul. Professora Popova, St. Petersburg, 197376 Russia, e-mail demchenko@binran.ru (corresponding author);
[2]*All-Russian Research Institute for Agricultural Microbiology,* Federal Agency of Scientific Organizations, 3, sh. Podbel'skogo, St. Petersburg, 196608 Russia, tsyganov@arriam.spb.ru;
[3]*Department of Ecology, Environment and Plant Sciences, Stockholm University,* SE-106 91 Stockholm, Sweden
ORCID:
Ilina E.L. orcid.org/0000-0003-2799-2014
Tsyganov V.E. orcid.org/0000-0003-3105-8689
Pawlowski K. orcid.org/0000-0003-2693-885X
Demchenko K.N. orcid.org/0000-0001-9422-3106
The authors declare no conflict of interests
Acknowledgements:
Supported financially by Russian Science Foundation (grant № 16-16-00089). Study of the role of auxin in lateral root initiation in *Cucurbitaceae* was supported by Russian Foundation for Basic Research (grant № 14-04-01413-a)
Received November 15, 2016 doi: 10.15389/agrobiology.2017.5.856eng

Abstract

The most important function of any plant root system is the supply of mineral nutrients. The soil is a heterogeneous environment characterized by irregular distribution of nutrients. The branching of the main root which leads to the formation of the root system is regulated by the necessity of compensation for this unpredictable environment. Different types of root systems may reflect different strategies of adaptation of vascular plants to land (L. Kutschera et al., 1997). In recent years, a vast array of experimental data on this subject has been collected. Investigations were carried out on the model plant *Arabidopsis thaliana* (J.G. Dubrovsky et al., 2001; B. Parizot et al., 2012; J.G. Dubrovsky et al., 2017) as well as on a wide range of crops (cereals, crucifers, gourds, buckwheat etc.). The accumulated data allow the identification of economically important traits of root systems that can be exploited to design breeding strategies to optimize root system function. This review contains an analysis of the current data on cellular, molecular genetic and physiological mechanisms of lateral root initiation and development. The phytohormone auxin performs multiple functions during lateral root initiation (Y. Du et al., 2017). It participates in the earliest stages by determining of competence for the first division by pericycle cells that leads to primordium formation. Furthermore, auxin facilitates the emergence of the primordium from the parental root cortex. Recent studies have shown that the formation of the lateral root begins with the oscillation of auxin concentrations in the basal part of the parental root meristem and the formation of an auxin response maximum in some cells of central cylinder (I. De Smet et al., 2007; K.H. ten Tusscher et al., 2017). The next stage is the specification of founder cells in the pericycle and the subsequent formation of the prebranch site (M.A. Moreno-Risueno et al., 2010). Questions ranging from the mechanisms that determine which pericycle cells can become founder cells for lateral root primordia, the mechanisms of regulation of cell proliferation, the positioning of lateral roots along the axis of the parental root, and hormonal factors and their targets, all leading to the successive development of lateral roots, are discussed in this review. Data on the role of auxin in this process and on the mechanisms of auxin signal transduction in the course of lateral root initiation are provided. The key factors involved in the determination of the competence of pericycle cells to initiate lateral root primordia are the transcription factor GATA23 (B. De Rybel et al., 2010) and the membrane-associated kinase regulator MAKR4 (W. Xuan et al., 2015). Special attention is paid to the role of neighboring cell layers in the control of the initial stages of cell proliferation in the pericycle that result in the formation of a new organ. However, there are a number of families among flowering plants in which the initiation and development of lateral root primordia occurs directly in the parental root meristem (J.G. Dubrovsky, 1986, 1987; K.N. Demchenko et al., 2001; E.L. Ilina et al., 2012). For the first time, data on the key role of auxin in lateral root primordia initiation in these species, in particular in *Cucurbitaceae*, are presented in this review, and the mechanisms that open the opportunity for early and rapid branching of the main root are discussed. Special attention is paid to evolutionary mechanisms of branching site determination in flowering plants.

Keywords: auxin, cell proliferation, lateral root initiation, meristem, root branching, root development, transcriptional factors.