

УДК 577.2 : 581.132 : 575.24

РОЛЬ КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ В ПОСУХОТОЛЕРАНТНОСТІ КУКУРУДЗИ: АНАТОМІЧНІ, ФІЗІОЛОГІЧНІ, МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧНІ АСПЕКТИ

Н. Е. ВОЛКОВА, Г. І. СЛІЩУК

Селекційно-генетичний інститут — Національний центр насіннєзнавства та сортовивчення
Україна, 65036, м. Одеса, вул. Овідіопольська дорога, 3
e-mail: natavolki@ukr.net

Огляд присвячено сучасному стану досліджень кореневої системи кукурудзи з точки зору її ролі в забезпеченні посухотолерантності та врожайності. Подається опис ідіотипу кореневої системи кукурудзи — оптимальної архітектури кореневої системи для ґрунтів з водним дефіцитом. Розглянуто молекулярно-генетичні аспекти зв'язку ознак кореневої системи кукурудзи з проявом посухотолерантності. Проаналізовано результати досліджень генів та локусів ознак кореневої системи кукурудзи, пов'язаних з забезпеченням посухотолерантності. Представлено інноваційний підхід, за допомогою якого оцінюють кореневі морфологічні ознаки, — автоматичний фенотиповий аналіз цифрового зображення корневих систем рослин за використання програмного забезпечення; надано інформацію про відповідне програмне забезпечення. Створення «глибококорневих» (deeperooted) рослин вважається важливою стратегією для поліпшення отримання води і стабільності врожаю. Представлено програму Roots Power™, яка розроблена компанією «Евраліс Семенс» (Франція), в рамках якої створено перший гібрид кукурудзи ЕС Сенсор (FAO 370), зі зміненими характеристиками кореневої системи, що забезпечує значну стійкість до посухи та вилітання, стабільність урожайності.

Ключові слова: посухотолерантність, коренева система, кукурудза, гени, локуси кількісної ознаки.

Зростаюча нестабільність характеру сезонних опадів і температурних умов, що пов'язана з глобальним потеплінням, викликає підвищену увагу до поліпшення тих ознак у сільськогосподарських культур, які сприяють стабілізації врожайності, особливо в умовах дефіциту води. Посуха — один з найбільш комплексних і руйнівних у глобальному масштабі абіотичних стресорів, який супроводжує всю історію землеробства в багатьох країнах світу. Збиток від неї перевищує збиток від будь-якого іншого стресора [1].

Україна є регіоном, де існують сприятливі умови для вирощування багатьох сільськогосподарських культур, що забезпечується балансом тепла і вологи на більшій частині території держави. Разом з тим значна частина території України — Степова зона — характеризується недостатньою кількістю опадів, що зумовлює існування регіонів ризикованого землеробства [2].

В Україні в ХХ столітті посухи, що стали однією з причин суттєвого недобору врожаю, зафіксовано понад 20 разів. В ХХІ столітті значне зниження врожаю через несприятливі метеорологічні умови відмічено в 2003 і 2007 рр. Посуха 2007 р. була сильною й тривалою, яку не спостерігали протягом останніх 60 років. Приблизно стільки ж років не було такої низької врожайності зерна з одного гектара [3].

В агрономії поняття кліматичного явища «посуха» — не один лише дефіцит води, а складна комбінація дефіциту води, температурного стресу, сухості повітря («суховій»), засолення ґрунту й інших абіотичних та біотичних факторів. За часом настання й тривалістю посуха може бути короткостроковою (на початку, всередині або наприкінці вегетації) і довгостроковою (протягом усього вегетаційного періоду), та характеризуватися різним ступенем інтенсивності.

Для виживання в умовах посухи дикорослі рослини використовують складний комплекс механізмів, з яких в селекції і рослинництві широко використовуються лише два: уникнення посухи і толерантність до неї. Слід зазначити, що на дефіцит води негативно реагують будь-які сорти (в тому числі «посухостійкі»), і у кожного з них брак води обмежує продуктивність, тобто у всіх випадках йдеться про пом'якшення негативного впливу дефіциту води на урожай. Тому коректніше говорити про «толерантність до посухи», а не «стійкість до посухи».

На нестачу води рослини реагують на рівні популяції, організму і клітин. При цьому закриваються продири, пошкоджуються мембрани, знижується активність різних ензимів, особливо тих, з якими пов'язаний процес фотосинтезу. Незважаючи на активацію всіх механізмів пристосування до дефіциту води (посилення поглинання води з глибоких шарів ґрунту, зниження транспіраційних втрат і набуття «ксероморфності»), у рослин різко гальмується ріст, зменшуються розміри листя, довжина пагонів, поширення коренів, порушується асиміляція і метаболізм, знижується ефективність використання води.

На кожному етапі росту й розвитку рослин ключову роль в посухотолерантності відіграють різні морфологічні та фізіологічні ознаки. Одним з механізмів, який дійсно може надати культурним рослинам певні переваги у формуванні продуктивності в умовах посухи завдяки накопиченню осмотично активних речовин, є зростання кореневої системи в глибину для досягнення шарів ґрунту з великим вмістом води, а отже, і поліпшення водозабезпечення всієї рослини.

Ознаки коріння вже давно були запропоновані в якості основного напрямку досліджень з метою поліпшення адаптації сільськогосподарських культур до нестачі води. Просте припущення, що рослина з більш глибокою і більш розгалуженою кореневою системою може використати додаткову воду з ґрунту, що пом'якшить наслідки посухи. Проте після кількох десятиліть досліджень успіхи в селекції сортів з поліпшеною кореневою системою незначні [4].

У дослідженнях будови і розвитку кореня часто використовують поняття архітектури кореневої системи (Root System Architecture, RSA), що є 3D конфігурацією кореня і включає такі характеристики: довжина коренів, їхній діаметр, характер галуження, різні типи коренів,

кут росту, а також довжина і густина корневих волосків [5].

Незважаючи на велику кількість експериментів, які продемонстрували значне генетичне варіювання ознак архітектури кореневої системи, досягнуто незначного прогресу у використанні цих ознак як критеріїв добору для підвищення врожайності. Знання генетичних детермінант ознак кореня, їхньої взаємодії та впливу на формування врожаю зерна дозволить розробити та впровадити в селекційні програми сучасні цільові підходи на основі молекулярних маркерів, зокрема, маркер-супутній добір (marker assisted selection, MAS).

Отже, **мета** статті — огляд сучасного стану досліджень генів та локусів ознак кореневої системи кукурудзи у зв'язку з посухотолерантністю.

Рослини мають високий ступінь фенотипової пластичності, що дозволяє їм «налаштувати» свою форму і функції до постійно змінюваних умов довкілля. В процесі еволюції розвинулися механізми для закріплення рослин і ефективного використання ґрунтових ресурсів у вигляді кореневої системи, основою яких є здатність до пластичності тих ознак, що формують кореневу систему та визначають розподіл коренів у ґрунті [6].

Нагадаємо будову кореневої системи кукурудзи. Вона мичкувата, доволі розвинута, багаторусна, має п'ять типів коріння. Зерно проростає одним зародковим корінцем. Бічні зародкові (гіпокотильні) корінці розгалужуються і разом з зародковим корінцем утворюють первинну (зародкову) кореневу систему. Її роль особливо важлива в перші фази росту — до формування 6–8 листків. Епікотильні корені розвиваються на першому міжвузлі. Вони ростуть горизонтально, не розгалужуються. Їх роль у живленні рослин незначна. Основну частину кореневої системи становить вузлове коріння, що утворюється ярусами з підземних стеблових вузлів після формування на рослині 3–4 листків. Найбільшого розвитку це коріння досягає у фазі цвітіння кукурудзи. З нижніх надземних стеблових вузлів можуть розвиватися опірні, або повітряні, корені. Заглиблюючись в ґрунт, вони підсилюють стійкість рослин до вилягання і поліпшують їхнє живлення. Так утворюється багаторусна потужна коренева система. Основна маса коріння (до 60 %) знаходиться в орному шарі ґрунту (30–60 см). За сприятливих

умов коріння кукурудзи проникають у ґрунт на глибину 2–3 м, в сторони — на 1,0–1,5 м.

Важливість добре розвиненої кореневої системи для кукурудзи науковці усвідомили з самого початку сучасної селекції цієї культури [7]. Потужна глибокопроникаюча коренева система — найважливіша умова отримання високого врожаю зерна і зеленої маси кукурудзи.

Кукурудза виділяється відносною стійкістю до посухи. Коефіцієнт транспірації 170–406, але оскільки врожай зерна і зеленої маси з одиниці площі значно вищий, ніж у більшості інших зернових культур, вона потребує і більше води. Протягом вегетації з гектара посіву витрачається 3000–6000 м³ води. У період від сходів до виходу в трубку кукурудза використовує мало вологи, потім потреба в ній зростає. Найбільшу кількість води вона витрачає у період, що починається за 10 днів до викидання і закінчується через 20 днів після виходу волоті. В цей час рослини накопичують до 75 % органічної маси. Нестача вологи в цей період призводить до різкого зниження врожаю. Отже, кукурудза є одним з видів, який використовує воду ефективно, але дуже чутливий до її нестачі в певний етап розвитку [8].

У період найбільшого споживання вологи у кукурудзи має бути добре розвинена коренева система, що забезпечує рослину водою з великої глибини. Отож, корені є важливим компонентом посухотолерантності на різних стадіях розвитку рослини.

Швидкий розвиток коріння відбувається протягом перших восьми тижнів після посіву [9]. За нормальної кількості опадів коренева система рослини кукурудзи, яка сформувалася протягом перших 60 днів, може забезпечити розвиток рослини до стадії стиглості. Якщо ж волога лімітована, ріст коренів може тривати протягом усього життя рослини кукурудзи. У той час як ріст пагонів гальмується в разі водного стресу, зростання коренів менш залежить від цього впливу. В даному випадку рослина буде сприяти створенню довгого коріння для доступу до більш глибоких ресурсів підземних вод.

З'ясовано, якщо посуха відбувається на стадії проростків, то підвищується інтенсивність росту коренів і, відповідно, адаптація рослин кукурудзи до посухи [10]. Маса коренів збільшується, тоді як маса паростків зменшується через дефіцит води. За обмеженим запасом водних ресурсів тканини кореня отри-

мують більше асимілятів у порівнянні з тканинами листя (якщо посухострес переважає в ранній стадії — в порівнянні з проростком). Визначено, що посухотолерантні зразки кукурудзи мали більшу масу і об'єм коренів та більш довге коріння у порівнянні з менш посухотолерантними зразками, а також те, що коріння менш чутливі до дефіциту води, ніж проростки. Така адаптація до низьких запасів води відбувається завдяки ролі ксилоглюкан-ендо-трансглікозилази, пероксидази і деяких інших ензимів стінок коренів рослин.

Кореневу систему розглянуто з точки зору екстракції води за використання даних лізиметричної (lysimetric) системи, яка є набором довгих і великих трубок з ПВХ, в яких рослини вирощують індивідуально в близьких до польових умовах (зокрема, інтервал між рослинами, обсяг ґрунту) [11]. Ця система дозволяє провадити моніторинг споживання рослиною води протягом усього життєвого циклу і врожайності, а також з'ясувати, яким чином відмінності в здатності екстракції води призводять до підвищення врожайності різних зернових культур, в т. ч. кукурудзи. Основною ідеєю цього аналізу є те, що добування води під час розмноження і наливу зерна має вирішальне значення і залежить від цілого ряду ознак, які впливають на швидкість використання рослиною наявної води до і під час стресу. Вплив коріння залежить не тільки, як традиційно вважається, від щільності або глибини, а від гідравлічних характеристик. Рослини, дійсно, можуть регулювати використання води, контролюючи розвиток площі листя (це «довгостроковий» контроль) та відкриття продихів. І розвиток листя, і відкриття продихів, в основному, контролюються гідравлічними процесами. Роль коренів у адаптації до посухи, спільно з ґрунтом, може бути саме у створенні гідравлічного середовища, яке дозволяє рослинам використовувати воду таким чином, щоб домогтися максимальної ефективності її використання у критичних етапах життєвого розвитку.

Ідіотип (ideotype) кореневої системи кукурудзи — оптимальну архітектуру кореневої системи для ґрунтів з водним дефіцитом — представлено як «крутий, дешевий і глибокий» («steep, cheap, and deep») на основі більшої доступності води з більш глибоких шарів ґрунту [12]. Загальною передумовою отримання ресурсів з ґрунту є оптимізація шляхом збігу процесів кореневого поглинання й доступності

води у часі і просторі. Оскільки вода потрапляє в більш глибокі шари ґрунту через деякий час і спочатку виснажується в поверхневих шарах ґрунту, коренева система з можливістю швидкого використання води з глибокого ґрунту дозволить оптимізувати отримання води в більшості середовищ при виробництві кукурудзи. Специфічні ознаки, які можуть сприяти глибинному укоріненню у кукурудзи включають: (а) великий діаметр первинного кореня з небагатьма, але довгими бічними коренями і толерантністю до холодних температур ґрунту, (б) багато насінневих коренів з гострими кутами зростання, малого діаметра, багатьма бічними коренями, і довгими кореневими волосками, або, в якості альтернативи, проміжна кількість насінневих коренів з крутими кутами зростання, великого діаметра та кілька бічних коренів у поєднанні з рясним бічним розгалуженням первинних коренів, що ростуть з вузла кущення, (с) проміжна кількість коренів, що ростуть з вузла кущення, з крутими кутами зростання і небагато, але довгі бічні корені, (г) один виток опорних коренів високої місткості, що має кут росту, який трохи менший, ніж кут зростання для коренів, що ростуть з вузла кущення, з небагатьма, але довгими бічними коренями, (д) низьке кортикальне дихальне навантаження, створюване рясною кортикальною аеренхімою, великий розмір кортикальних клітин, оптимальне число кортикальних клітин і прискорене кортикальне старіння. Рослини з тонкими корінням можуть рости глибше. Менша кількість кортикальних клітин у зовнішньому шарі коренів є більш ефективною для доступу до води. Менша кількість кортикальних клітин означає, що рослини витрачають менше поживних речовин, вироблених проростками для підтримки клітин кореня.

Приймаючи за парадигму той факт, що ознаки коріння, які знижують метаболічні витрати на «розвідку» ґрунту, поліпшують отримання обмежених ґрунтових ресурсів, перевірено гіпотезу: знижена щільність розгалуження бічних коренів поліпшує посухотолерантність кукурудзи за рахунок зниження метаболічних витрат на розвідку ґрунту, чому сприяє більше подовження осьового кореня, більша глибина вкорінення, і тим самим отримання більшої кількості води з ґрунту [13]. Повністю підтверджено гіпотезу про те, що зниження щільності розгалуження бічних коренів підвищує посухотолерантність рослини кукурудзи. Щодо кількості та довжини бічних коренів, фенотип «небага-

то, але довгих» («few but long») на протигагу до «багато, але коротких» («many but short») заслуговує на розгляд в якості мети селекції для поліпшення посухостійкості кукурудзи і, можливо, інших зернових культур. Також це підтверджує ідіотип кореневої системи, опис якої наведений у попередньому абзаці.

Не зважаючи на те, що наявність кореневої системи є необхідною умовою для поглинання поживних речовин і води, вона недостатньо вивчена, зокрема у кукурудзи, через труднощі прямих вимірювань коренів під землею. Тому не дивно, що більшість генетичних досліджень було зосереджено на «надземних» ознаках, в той час як «прихована половина» рослини значно меншою мірою представлена в дослідженнях [14, 15].

Але на теперішній час існує можливість автоматичного фенотипового аналізу цифрового зображення корневих систем рослин за використання програмного забезпечення — інноваційний підхід (точний, об'єктивний, часо- і трудозберігаючий), за допомогою якого оцінюють кореневі морфологічні ознаки. Інтерес до фенотипування кореневої системи поступово еволюціонував від статичних (наприклад, кореневої маси або довжини) до динамічних ознак (наприклад, темпів зростання, тропізмів, кутів). Створено базу даних програмного забезпечення для аналізу зображень різних рослинних органів «Plant Image Analysis» (<http://www.plant-image-analysis.org>), яка містить 142 програми, з яких 32 — для кореневої системи. Наприклад, програми SmartRoot, DinamicRoots, RootDetection, RootReader 3D, Root System Analyzer та ін., як у вільному доступі, так і за ліцензійними угодами. З використанням цих програм можна оцінювати кількість, довжину, товщину, глибину, форму, діаметр, колір, кут, периметр, об'єм, площу поверхні коренів, проаналізувати топологію, гравітропізм, галуження, кривизну, опуклість, швидкість росту, здійснити 3D-реконструкцію та ін. Цифровий аналіз широко використовують для дослідження кореневої системи кукурудзи [16–18]. Наприклад, архітектуру кореневої системи проаналізовано за допомогою програми SmartRoot [19].

На рис. наведено рівні рослини, на яких необхідно провадити дослідження для визначення тих ознак кореня, що пов'язані з продуктивністю рослин при нестачі води, та їхніх генетичних детермінант [20].

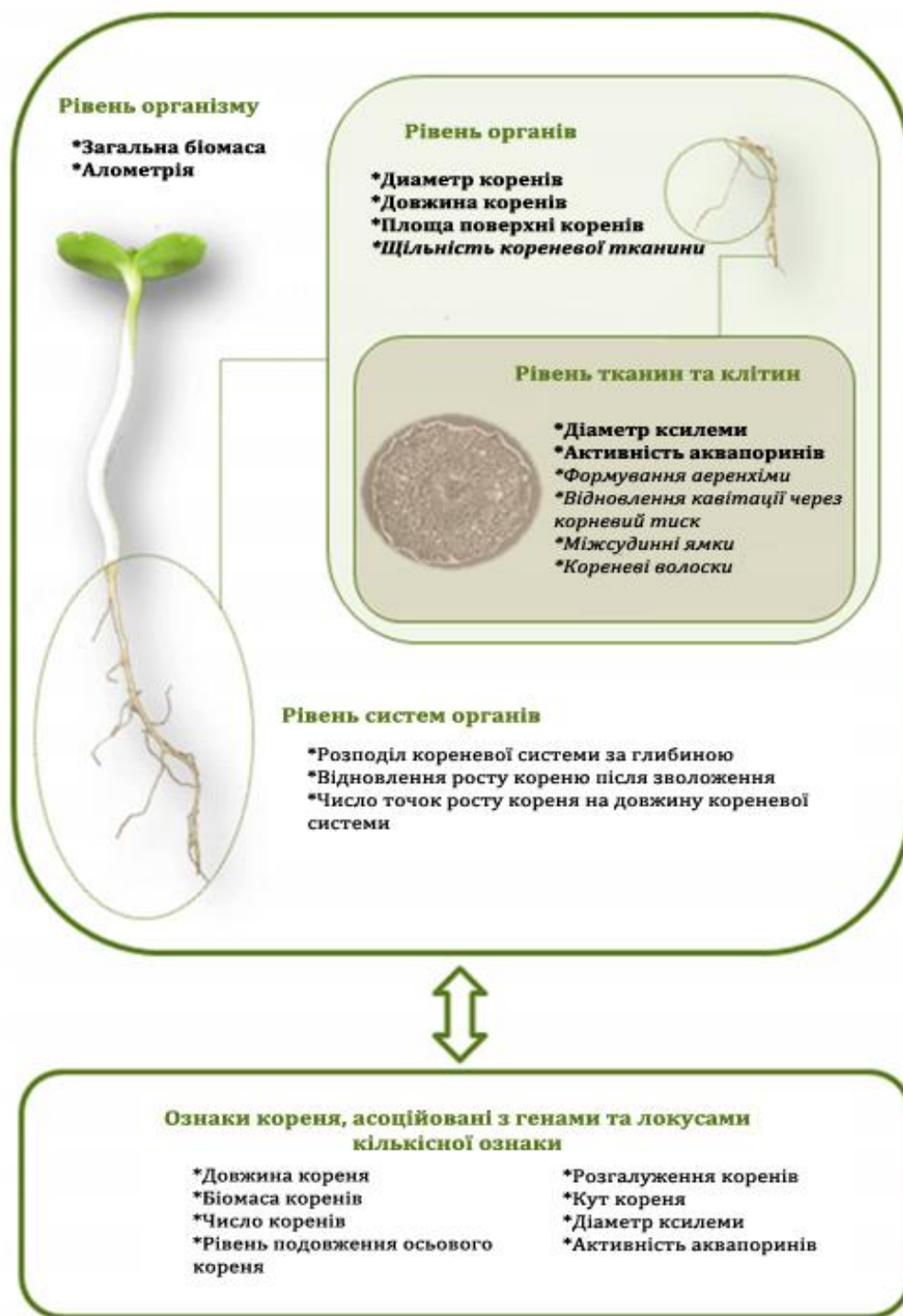


Рис. Основні рівні рослини, на яких необхідно провадити дослідження для розуміння ознак кореня, пов'язаних з продуктивністю рослин при нестачі води, і для скринінгу їхніх генетичних детермінант [20]. Рівні: *організму* — ознаки всієї рослини, *системи органів* — ознаки всієї кореневої системи, *органу* — ознаки однотипних коренів, *тканини* або *клітини* — для однотипних клітин. Жирним шрифтом представлено ознаки кореня, для яких вже виявлений зв'язок з посухотолерантністю, курсивом — ті, які можуть бути пов'язані з посухотолерантністю, але або вимагають додаткових досліджень, або були сумнівними.

Гени та локуси, пов'язані з ознаками кореневої системи. Архітектурний комплекс і пластичність кореневої системи кукурудзи контролюються множинними генами (з малими ефектами, часто з ефектом епістазу або взаємодії, які можуть змінюватися за умовами довкілля) [21]. Нижче наведено приклади досліджень локусів кількісної ознаки (quantitative trait loci, QTL) та генів, що детермінують ознаки кореневої системи кукурудзи та пов'язані з посухотолерантністю та врожайністю.

База даних з геноміки кукурудзи MaizeGDB містить інформацію про такі гени, пов'язані з формуванням та розвитком кореневої системи: *rth1-rth3*, *rth5* (roothair defective), *asr1* (absence of seminal root), *bic1* (bilateral coleoptile), *lpr1* (large primary root), *lrt1* (lateral rootless), *rcp1*, *rcp2* (root-cap periphery), *rt1* (rootless), *rtcs1* (rootless concerning crown and seminal roots), *slr1*, *slr2* (short lateral root), *srs1-srs8* (lateral root primordia like) та ін. Аналіз мутантів виявив гени, що регулюють ініціацію коренів, які беруть походження з пагона, (*rtcs*) і елонгацію корневих волосків (*rth1* і *rth3*) [22].

Проведено дослідження щодо ідентифікації маркерів генів та локусів (зокрема *Rtcl*, *Rth3*, *Rum1*, *Rul*), пов'язаних з ознаками кореня на стадії паростків, на основі однонуклеотидного поліморфізму (Single Nucleotide Polymorphism) — SNP-маркерів [23].

У ряді робіт повідомляється про дослідження QTL, пов'язаних з нарощуванням потужності кореневої системи. Так, основний конститутивний QTL, позначений Root-ABA1, був асоційований з розгалуженням коренів, що походять від вузла кущення, діаметром і кутом, а також з сухою масою всього коріння [24]. Визначено, що збільшення поглинання води пов'язано з регуляцією генів аквапоринів PIP1 і RWC-3, що демонструє: фізіологія коріння, на додаток до або одночасно зі змінами в розмірі кореневої системи, може бути пов'язана з підвищеною потужністю кореневої системи для отримання води [25]. Збільшення кореневої біомаси, щільності довжини коренів (довжина коренів на одиницю об'єму ґрунту) і глибини вкорінення часто вважають основними факторами уникнення посухи.

Дослідження QTL, пов'язаних з розвитком і архітектурою коренів, показали їхній вплив на врожайність за умов різних водних режимів і затоплення. За даними аналізу протеому й транскриптому з'ясовано суть розвитку кореневої системи кукурудзи й ідентифіковано гени-кандидати, пов'язані зі специфікацією

клітин та ініціацією бічних коренів у клітинах перичиклу [26].

Показано зв'язок QTL кореневої системи, що впливають на збільшення її потужності: збільшені кількість коренів, розгалуження, суха маса, зменшені діаметр і кут кореня, довжина бокового й осьового коренів та ступінь подовження осьового кореня [27, 28].

Виявлено 22 QTL та чотири основних кластери QTL кореня (ознак «щільність кореня», «суха маса кореня», «загальна біомаса», «відносний вміст води», «осмотичний потенціал» та ін.), пов'язаних з посухотолерантністю, на хромосомах 1, 3, 5, 6, 7, 9 [29]. Встановлено спільне розміщення QTL для ознаки «врожайність» на хромосомі 1 з QTL для корневих ознак «загальна біомаса», «осмотичний потенціал», в області близько 15 cM. Спільне розміщення QTL для різних ознак вказує на потенційний плейотропізм або тісний зв'язок, що може бути корисним для непрямой селекції в поліпшенні кукурудзи щодо посухотолерантності.

У дослідіах з виявлення QTL, які контролюють кореневі ознаки на стадіях паростка (I), викидання волоті (II), дозрівання (III), виявлено 30 QTL, з яких тільки 13,3% — для стадії III [30]. Найбільш важливі QTL для корневих ознак розташовані на хромосомі 6 (поблизу локусу umc1257) для стадії I, хромосомі 10 (поблизу локусу umc2003) для всіх трьох стадій розвитку, хромосомі 1 (поблизу локусу bnlg1556) для стадії II.

Виявлено шість QTL, пов'язаних з анатомічними ознаками кореня: площа поперекового перерізу, відсоток площі живих кортикальних клітин, площа аеренхіми і площа центрального циліндра [31].

Основними групами транскрипційних факторів, що беруть участь у контролі розвитку кореневої системи є: Auxin Response Factor (ARF) — транскрипційні фактори, що відповідають за зміну концентрації ауксину (до речі, ауксин є головним фітогормоном, що бере участь у регуляції розвитку коренів); SHORTROOT (SHR) та SCARECROW (SCR) — транскрипційні фактори, що беруть участь у специфікації та визначенні локалізації стовбурових клітин кореня; протеїни DELLA, які є негативними регуляторами сигналювання за участю гіберелінів. Нещодавно доведено, що MADS box — транскрипційні фактори родини AGL (AGAMOUS-LIKE) — AGL14 та AGL21 — регулюють розвиток коренів через вплив на ауксин (його біосинтез — AGL21 та транспорт — AGL14).

Окремо слід сказати про гени, що кодують аквапорини [32]. В геномі кукурудзи виявлено 31 ген аквапоринів: 14 PIP (Plasma membrane Intrinsic Protein, характерні протеїни плазматичної мембрани), 13 TIP (Tonoplast Intrinsic Protein, характерні протеїни тонопласта), п'ять NIP (Nodulin Intrinsic Proteins, характерні нодулін-подібні протеїни), три SIP (Small Intrinsic Proteins, малі характерні протеїни) [33–35]. Аквапорини, що формують водні канали, різняться за інтенсивністю експресії їхніх генів. Так, у коренях кукурудзи експресується 16 генів аквапоринів, серед них — чотири гена TIP, з яких найбільш інтенсивно експресується TIP2;1. З 12 генів плазмалемних аквапоринів активніше транскрибуються гени аквапоринів PIP1;1, PIP1;5, PIP2;1 і PIP2;5, сумарна експресія яких сягає 75 % від експресії всіх генів аквапоринів в первинних коренях. З аквапоринів плазмалеми продуктивніше інших транспортує воду PIP2;5, а PIP1;1, PIP1;2 та ін. — значно слабкіше [36].

Ріст органів і розтягнення клітин пов'язані з посиленням експресії генів аквапоринів і накопиченням протеїнів аквапоринів як плазмалеми, так і тонопласта. Зв'язок аквапоринів з ростом клітин наочно показаний на прикладі розтягування клітин в корінні кукурудзи [37]. Для довго функціонуючої меристеми коріння кукурудзи характерна експресія генів аквапоринів плазмалеми, а саме: PIP2;1, PIP1;2, PIP1;1, PIP2;4 і PIP2;6. В зачатках бічних коренів кукурудзи, які теж складаються з типово меристематичних клітин, експресія TIP1 виявляється тільки навколо зачатка, але немає експресії в самому зародку. Після того, як бічний корінь починає інтенсивно рости поза материнським, в ньому синтезуються аквапорини тонопласта в зоні розтягування. Отже, для меристем характерний синтез аквапоринів плазмалеми, що регулюють надходження води в клітини, але відсутня експресія тонопластних аквапоринів, яка починається тільки при переході меристематичних клітин до розтягнення.

Оскільки поглинання води рослиною лімітується радіальним, а не вертикальним її транспортом з кореня, який має більшу гідравлічну провідність, слід розглянути розподіл аквапоринів у корені в міру просування води із зовнішнього середовища в судини ксилеми по вже зрілим клітинам, які не ростуть. На прикладі коренів кукурудзи виявлено, що у всіх тканинах кореня експресуються гени PIP2;4, PIP2;6, але переважає експресія інших плазмалемних аквапоринів (PIP2;1/2;2 і PIP2;5) протягом руху води від кореневого волоска корою в ендодерму, причому в епідермісі та екзодермі

відмічена ще й активна експресія гена PIP1;1. У порівнянні з клітинами назовні від центрального циліндра в судинних пучках інтенсивніше експресуються гени PIP2;1/2;2 і PIP2;4. Розподіл тонопластних аквапоринів має зворотний характер: слабка експресія TIP в ендодермі і дуже активна експресія в паренхімі, що оточує судини ксилеми. Рушійною силою просування води є градієнт водного потенціалу між судинами ксилеми і зовнішнім розчином [38].

Взаємозв'язок між зміною арбускулярною мікоризою (AM) експресії аквапоринів в рослині-господарі і зміною в кореневій гідравлічній провідності, водним станом рослини і продуктивністю в стресових умовах не надто вивчений. Проведено дослідження, спрямоване з'ясувати, як AM симбіоз модулює експресію цілого набору генів аквапоринів в рослинах кукурудзи за різних умов зростання і посухи, охарактеризувати деякі з цих аквапоринів, щоб визначити молекули, які можуть бути залучені в мікоризні відповіді на посуху [39]. AM симбіоз регулює широкий спектр аквапоринів у рослині-господарі, експресія генів цих аквапоринів залежить від водних умов і ступеня тяжкості посухи. Деякі з цих аквапоринів транспортують не тільки воду, а також інші молекули, які мають фізіологічне значення для формування продуктивності рослини. Виявлено, що AM рослини розвивалися краще, ніж не-AM рослини за різних умов проведення аналізу. Доведено, що добре відома більш висока продуктивність AM рослин під час посухи пов'язана не тільки з рухом води в тканинах, а й з мобілізацією сполук азоту, гліцерину, сигнальних молекул або металоїдів при абіотичному стресі. Автори планують з'ясувати конкретну функцію кожної ізоформи аквапоринів у регулюванні AM симбіозу для визначення, як симбіоз змінює фізичну форму рослин у стресових умовах.

Отже, в багатьох дослідженнях показано, що кореневі ознаки пов'язані з адаптацією до водного дефіциту. Визначення генів та локусів цих ознак допомагає зрозуміти генетичну основу розвитку кореня і його внесок в підвищення врожайності в умовах водного дефіциту.

Створення «глибококореневих» (deerrooted) рослин вважається важливою стратегією для поліпшення отримання води і стабільності врожаю. Як приклад наведемо інноваційну програму Roots Power™, яка розроблена в департаменті науки та розвитку компанії «Евраліс Семенс» (Франція) — одного з лідерів серед насінницьких компаній Європи — для створення гібридів кукурудзи з більш потужною кореневою

системою. Програма базується на принципах: (1) довге і розгалужене коріння забезпечує підвищену стійкість до посухи завдяки його здатності краще поглинати воду та поживні речовини з глибших шарів ґрунту; (2) більша та потужна коренева система краще проникає в ущільнений ґрунт, рослина дає вищий врожай, незважаючи на те, яку технологію обробітку ґрунту застосовували; (3) більша величина кута розгалуження коріння забезпечує кращу стійкість до вилягання.

Дослідження в рамках програми Roots Power™ відбуваються таким чином. Щорічно по всій Європі у різних кліматичних умовах та типах ґрунтів викопують кілька тисяч ліній і гібридів кукурудзи. На основі певних критеріїв (діаметр первинної кореневої системи, довжина, ширина кута та розгалуження вторинної кореневої системи) здійснюється відбір найпотужніших та найдовших кореневих систем. Кожна рослина фотографується та піддається цифровому аналізу за спеціальною комп'ютерною програмою. Дані фенотипу та генотипу рослин порівнюються, далі відбувається ідентифікація та маркування генів, що відповідають за розвиток потужнішої кореневої системи.

Перший гібрид «ЕС Сенсор» (ФАО 370), створений за програмою Roots Power™, має такі характеристики: найдовша первинна коренева система, найбільш розгалужена вторинна коренева система, найширша величина кута розгалуження коріння, найкращий компенсаційний ефект, що забезпечує значну стійкість до посухи та вилягання, стабільність результатів урожайності. В умовах посухи 2012 року «ЕС Сенсор» підтвердив відмінні результати з врожайності.

Модифікації архітектури та функцій кореневої системи (зокрема методами генної інженерії) є багатообіцяючим напрямом для підвищення стресостійкості та врожайності кукурудзи [40].

Останні досягнення з генетики, молекулярної генетики, фізіології, біохімії в дослідках з посухотолерантності рослин узагальнено на конференції «Сучасний прогрес в посухотолерантності: від генетики до моделювання» (Монпельє, Франція, 08–12.06.2015 р.), яка базувалася на результатах виконання шестирічного (2010–2015 рр.) наукового проекту DROPS (DROught-tolerant yielding PlantS) Сьомої Рамкової Програми FP7 ЄС [41]. Цей проект спрямований на розробку методів і стратегій для генетичного поліпшення врожайності сільськогосподарських культур в посушливих умовах і для підвищення ефективності водокористування у рослин. Одним з чотирьох основ-

них напрямів досліджень було вивчення архітектури кореневої системи, відповідальної за кількість води та нутрієнтів, які рослина може отримати з ґрунту.

Перелік літератури

1. *Моргун В. В.* Экофизиологические и генетические аспекты адаптации культурных растений к глобальным изменениям климата / В. В. Моргун, Д. А. Киризий, Т. М. Шадчина // Физиол. биохим. культ. раст. — 2010. — Т. 42, № 1. — С. 3–22.
2. *Лялько В. І.* Дослідження проблем посушливості на території України з використанням наземної та супутникової інформації / В. І. Лялько, Л. О. Єлістратова, О. А. Апостолов // Укр. журнал дистанційного зондування Землі. — 2014. — Т. 2. — С. 18–28.
3. *Кульбіда М. І.* Клімат України: у минулому і майбутньому? : Монографія / М. І. Кульбіда, М. Б. Барабаш, Л. О. Єлістратова [та ін.]. — К. : Сталь, 2009. — С. 85–98.
4. *Ткаліч Ю. І.* Результати дослідження кореневих систем пшениці озимої, кукурудзи, соняшнику і гречки в Степу України / Ю. І. Ткаліч, І. Д. Ткаліч // Бюл. Інст. сільського госп. степ. зони НААН України. — 2015. — № 8. — С. 56–65.
5. *Єфіменко Т. С.* Генетичний контроль формування архітектури кореневої системи рослин та її зв'язок із зимостійкістю / Т. С. Єфіменко, Т. К. Терновська // Наукові записки НАУКМА : Біологія та екологія. — 2015. — Т. 171. — С. 10–17.
6. *Satbhai S.* Underground tuning: quantitative regulation of root growth / S. Satbhai, D. Ristova, W. Busch // J. Exp. Bot. — 2015. — Vol. 66, No. 4. — P. 1099–1112.
7. *Wilson H.* Plant characters as indices in relation to the ability of corn strains to withstand lodging / H. Wilson // J. Amer. Soc. Agron. — 1930. — Vol. 22. — P. 453–458.
8. *Gaufichon L.* What are the prospects for genetic improvement in drought-tolerant crops? / L. Gaufichon, J. Prioul, B. Bachelier // Fondation FARM, Paris, France, 2010. — 58 p.
9. *Anderson E.* Corn root growth and distribution as influenced by tillage and nitrogen fertilization / E. Anderson // Agronomy J. — 1987. — Vol. 79. — P. 544–549.
10. *Aslam M.* Drought stress, its effect on maize production and development of drought tolerance through potassium application / M. Aslam, M. Zamir, I. Afzal [et al.] // Cercetări Agronomice în Moldova. — 2013. — Vol. XLVI, No. 2 (154). — P. 99–114.
11. *Vadez V.* Root hydraulics: The forgotten side of roots in drought adaptation / Vadez V. // Field Crops Res. — 2014. — Vol. 165. — P. 15–24.
12. *Lynch J.* Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and n acquisition by maize root systems / J. Lynch // Ann. Bot. — 2013. — Vol. 112. — P. 347–357.
13. *Zhan A.* Reduced lateral root branching density improves drought tolerance in maize / A. Zhan, H. Schneider, J. Lynch // Plant Physiol. — 2015. — Vol. 168. — P. 1603–1615.
14. *Herder G.* The roots of a new green revolution / G. Herder, G. Van Isterdael, T. Beeckman [et al.] // Trends Plant Sci. — 2010. — Vol. 15. — P. 600–607.
15. *Plant roots.* The hidden half / A. Eshel, T. Beeckman (Eds.). CRC Press, NY, USA, 2013. — 450 p.
16. *Kumar B.* Genotypic variation for root architecture traits in seedlings of maize (*Zea mays* L.) inbred lines / B. Kumar, A. Abdel-Ghani, J. Reyes-Matamoros [et al.] // Plant Breed. — 2012. — Vol. 131. — P. 465–478.
17. *Pace J.* Analysis of maize (*Zea mays* L.) seedling roots with the high-throughput image analysis tool ARIA (Automatic Root Image Analysis) / J. Pace, N. Lee, H. Naik [et al.] // PLoS One. — 2014. — Vol. 9 (9). — e108255.

18. Das A. Digital imaging of root traits (DIRT): a high-throughput computing and collaboration platform for field-based root phenomics / A. Das, H. Schneider, J. Burridge [et al.] // *Plant Methods*. — 2015. — Vol. 11 : 51. — 12 p.
19. Lobet G. A novel image-analysis toolbox enabling quantitative analysis of root system architecture / G. Lobet, L. Page's, X. Draye // *Plant Physiol*. — 2011. — Vol. 157. — P. 29–39.
20. Comas L. Root traits contributing to plant productivity under drought / L. Comas, S. Becker, V. Cruz [et al.] // *Front. Plant Sci*. — 2013. — Vol. 4. — Article 442. — 16 p.
21. Cooper M. Modeling QTL for complex traits: detection and context for plant breeding / M. Cooper, F. van Eeuwijk, G. Hammer [et al.] // *Curr. Opin. Plant Biol*. — 2009. — Vol. 12. — P. 231–240.
22. Hochholdinger F. The maize root system: morphology, anatomy, and genetics / J. Bennetzen, S. Hake (eds.) // In: *Handbook of maize: Its biology*. — Springer New York, USA, 2009. — P. 145–160.
23. Pace J. Genome-wide association analysis of seedling root development in maize (*Zea mays* L.) / J. Pace, C. Gardner, C. Romay [et al.] // *BMC Genomics*. — 2015. — Vol. 16, No. 47. — 12 p.
24. Giuliani S. Root-ABA1, a major constitutive QTL, affects maize root architecture and leaf ABA concentration at different water regimes / S. Giuliani, M. Sanguineti, R. Tuberosa [et al.] // *J. Exp. Bot*. — 2005. — Vol. 56. — P. 3061–3070.
25. Giuliani S. Microarray analysis of backcrossed-derived lines differing for root-ABA1, a major QTL controlling root characteristics and ABA concentration in maize / S. Giuliani, J. Clarke, J. Kreps [et al.] // In: *Proceedings of the International congress in the wake of the double helix: from the Green revolution to the gene revolution*. — R. Tuberosa, R. Phillips, M. Gale (eds). — Bologna: Avenue Media, 2005. — P. 463–490.
26. Hochholdinger F. Genetic and genomic dissection of maize root development and architecture / F. Hochholdinger, R. Tuberosa // *Curr. Opin. Plant Biol*. — 2009. — Vol. 12. — P. 172–177.
27. Landi P. Characterization of root-yield-1.06, a major constitutive QTL for root and agronomic traits in maize across water regimes / P. Landi, S. Giuliani, S. Salvi [et al.] // *J. Exp. Bot*. — 2010. — Vol. 61. — P. 3553–3562.
28. Ruta N. Collocations of QTLs for seedling traits and yield components of tropical maize under water stress conditions / N. Ruta, P. Stamp, M. Liedgens [et al.] // *Crop Sci*. — 2010. — Vol. 50. — P. 1385–1392.
29. Rahman H. Molecular mapping of quantitative trait loci for drought tolerance in maize plants / H. Rahman, S. Pekic, V. Lazic-Jancic [et al.] // *Gen. Mol. Res*. — 2011. — Vol. 10 (2). — P. 889–901.
30. Cai H. Mapping QTLs for root system architecture of maize (*Zea mays* L.) in the field at different developmental stages / H. Cai, F. Chen, G. Mi [et al.] // *Theor. Appl. Genet*. — 2012. — Vol. 125. — P. 1313–1324.
31. Burton A. QTL mapping and phenotypic variation of root anatomical traits in maize (*Zea mays* L.) / A. Burton, J. Johnson, J. Foerster [et al.] // *Theor. Appl. Genet*. — 2015. — Vol. 128. — P. 93–106.
32. Chaumont F. Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations / F. Chaumont, S. Tyerman // *Plant Physiol*. — 2014. — Vol. 164. — P. 1600–1618.
33. Chaumont F. Aquaporins constitute a large and highly divergent protein family in maize / F. Chaumont, F. Barrieu, E. Wojcik [et al.] // *Plant Physiol*. — 2001. — Vol. 125. — P. 1206–1215.
34. Gu R. Isolation and characterization of three maize aquaporin genes, mNIP2;1, ZmNIP2;4 and ZmTIP4;4 involved in urea transport / R. Gu, X. Chen, Y. Zhou [et al.] // *BMB reports*. — 2012. — Vol. 1. — P. 96–101.
35. Bienert G. Maize plasma membrane aquaporin ZmPIP2;5, but not ZmPIP1;2, facilitates transmembrane diffusion of hydrogen peroxide / G. Bienert, R. Heinen, M. Bery [et al.] // *Biochim. Biophys. Acta*. — 2014. — Vol. 1838. — P. 216–222.
36. Hachez C. Localization and quantification of plasma membrane aquaporin expression in maize primary root: a clue to understanding their role as cellular plumbers / C. Hachez, M. Moshelion, E. Zelazny [et al.] // *Plant Mol. Biol*. — 2006. — Vol. 62. — P. 305–323.
37. Hukin D. Sensitivity of cell hydraulic conductivity to mercury is coincident with symplasmic isolation and expression of plasmalemma aquaporin genes in growing maize roots / D. Hukin, C. Doering-Saad, C. Thomas [et al.] // *Planta*. — 2002. — Vol. 215. — P. 1047–1056.
38. Обручева Н. В. Аквапорины и рост клеток / Н. В. Обручева, И. А. Синькевич // *Физ. раст.* — 2010. — Т. 57, № 2. — С. 163–176.
39. Bárzana G. New insights into the regulation of aquaporins by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in maize plants under drought stress and possible implications for plant performance / G. Bárzana, R. Aroca, G. Bienert [et al.] // *Mol. Plant-Microbe Interact*. — 2014. — Vol. 27, No. 4. — P. 349–363.
40. Meister R. Challenges of modifying root traits in crops for agriculture / R. Meister, M. Rajani, D. Ruzicka [et al.] // *Trends Plant Sci*. — 2014. — Vol. 19, № 12. — P. 779–788.
41. *Recent progress in drought tolerance: from genetics to modeling* // Conference Handbook. — Montpellier, France, 08-12.06.2015. — 164 p.

Представлена Тищенко О. М., Дубровною О. В.
Надійшла 7.10.2016

ROOT SYSTEM FOR MAIZE DROUGHT TOLERANCE: ANATOMICAL, PHYSIOLOGICAL, MOLECULAR GENETIC ASPECTS (REVIEW)

N. Volkova, G. Slisichuk

Plant Breeding and Genetics Institute - National Center of Seed and Cultivar Investigation
Ukraine, 65036, Odesa, Str. Ovidiopol'skaya Doroga, 3
e-mail: natavolki@ukr.net

The review deals with the present state of maize root system research and its role in drought tolerance and productivity. Maize root system idiosyncrasy — the optimal architecture of the root system for soil with water deficiency is described. The molecular and genetic aspects of the maize root system traits and drought tolerance are demonstrated. There are the results of studies of genes and loci of maize root system traits associated with providing drought tolerance. It presents an innovative approach, with which estimated roots morphological traits — automatic phenotypic analysis of the digital image of the plants root systems by software. Creating deeprooted plants is considered to be an important strategy to improve water production and yield stability. Presenting the program Roots Power™, developed by «Euralis Semens» (France), under which the EU set up the first maize hybrid Sensor (FAO 370), with modified characteristics of the root system, which provides significant resistance to drought and lodging, yield stability.

Keywords: drought tolerance, root system, maize, genes, quantitative trait loci.