

РЕГУЛЯЦИЯ РОСТА И ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ОРИЕНТАЦИИ
БОКОВЫХ КОРНЕЙ *ARABIDOPSIS THALIANA* L.А.С. КРИВОБОК¹, Т.Н. БИБИКОВА²¹ Государственный научный центр Российской Федерации –
Институт медико-биологических проблем РАН;² Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова)

*Боковые корни играют существенную роль в формировании разветвленной корневой сети, а значит определяют потенциал растения в поиске и потреблении ресурсов, механическом креплении в почве. В отличие от инициации, развитие боковых корней после их выхода из главного корня стало объектом рассмотрения ученых сравнительно недавно. На основании длины, угла по отношению к вектору гравитации и количества клеток в колумелле выделяют 6 стадий развития бокового корня. Как и в случае с главным корнем, ведущую роль в гомеостазе боковых корней несут растительные гормоны – ауксин и цитокинин. Но на отдельных стадиях развития отклики боковых корней на действие ауксина, цитокинина и абсцизовой кислоты значительно отличаются от известных процессов в главном корне, и оказывают существенное влияние на архитектуру корневой системы. Различия в организации эндогенной регуляции главного и боковых корней наглядно проявляются в их индивидуальной реакции на доступность отдельных элементов минерального питания и засоление. В данном обзоре собраны актуальные данные касательно скорости роста, ориентации и внутренних механизмов регуляции роста и развития боковых корней модельного растения *Arabidopsis thaliana*.*

Ключевые слова: боковые корни, GSA, ауксин, цитокинин, абсцизовая кислота, *Arabidopsis thaliana*.

Введение

Прикрепленный образ жизни растения определяет для него особую роль ростовых процессов, в результате которых растение не только обеспечивает себя минеральными ресурсами, но и формирует свой отклик на воздействие окружающей среды. Совокупность генетических и внешних факторов, начиная от действия силы тяжести и режима освещения и заканчивая механическими свойствами корнеобитаемой среды и распределением воды, кислорода и питательных веществ в прикорневой зоне, определяют скорость и направление роста главного корня. В то же время, закономерности развития боковых корней (БК) могут определяться дополнительными факторами и имеют существенные отличия. При формировании разветвленной корневой системы боковым и придаточным корням необходимо пространственно оттолкнуться от главного корня (ГК), вне зависимости от градиента питательных веществ и направления вектора силы тяжести. Большое количество работ посвящено вопросам инициации и раннего развития БК, вплоть до момента их выхода из ГК [21, 6], дальнейшее же развитие БК исследовалось мало. Интерес к этой области возрос

лишь за последние 10–15 лет: были выявлены заметные отличия в функционировании корней первого и второго порядков. Несмотря на то, что многие явления пока описаны лишь на феноменологическом уровне, к настоящему моменту сформировалось достаточное количество литературных данных, требующих системного анализа. В этом обзоре мы постарались собрать доступные в литературе сведения касательно скорости роста, ориентации и внутренних механизмов регуляции роста и развития боковых и придаточных корней модельного растения *Arabidopsis thaliana*. Представленный обзор поможет сформировать более четкие представления о боковом корне и глубже понять природу явлений, происходящих в корневой системе растений.

Морфометрические особенности формирования боковых корней

При исследовании заявленной тематики прежде всего необходима чёткая характеристики отдельных этапов формирования БК. Процессы, происходящие до прорезывания БК из ГК, относят к стадии инициации БК, что было подробно исследовано ранее [21, 6]. Дальнейшее развитие БК подразделяют на 6 стадий, в основе выделения которых лежат морфометрические характеристики и строение корневого чехлика *Arabidopsis thaliana* [14]. С некоторыми оговорками такое разделение сохраняется и до настоящего момента [31, 9].

На первой стадии развития БК большинства растений прорастает под углом 90° к ГК и, соответственно, к вектору силы тяжести [35]. В иностранной литературе величина наклона БК по отношению к вектору гравитации получила устойчивую аббревиатуру GSA – gravitropic set-point angle [23]. На второй стадии развития при длине БК более 100 микрон наблюдается асимметричный рост, в результате чего угол наклона БК к вектору гравитации постепенно уменьшается: среднее значение GSA составляет уже порядка 64° . На этой стадии Kiss и соавторы отмечают начало дифференциации клеток колумеллы, в которой уже визуализируются отдельные незрелые крахмальные зерна. Характерной особенностью третьей стадии является увеличение скорости роста корня и заметное повышение числа и размера амилопластов в колумелле, которая представлена уже двумя рядами клеток [14]. При длине БК в диапазоне от 0,4 до 1 мм происходит вращение флэзмы БК в магистраль ГК [9].

По данным [31] у 70–80% БК на второй-третьей стадии величина GSA сохраняет стабильное значение в диапазоне от 51 до 70° . Практическим результатом третьей стадии развития является формирование на дуге БК ровного плато. Протяженность этого плато во многом определяет радиальную экспансию корневой системы растения. Представляет интерес, что протяженность плато переменна в зависимости от времени появления БК [30]. БК, появившиеся раньше других, демонстрируют заметно большую протяженность плато (до 4–5 мм) по сравнению с БК, появившимися позднее. На IV стадии развития БК приступает к реализации новых ресурсов и возможностей: скорость роста увеличивается почти в 2 раза, апекс заметно изгибается в сторону ГК. Увеличивается переменность длины и расположения корня. Средняя длина корня в этом периоде составляет $2,4 \pm 0,3$ мм при значении $GSA 30 \pm 5^\circ$. Увеличение объема вакуолей колумеллы способствует перераспределению органоидов внутри клетки. Указанные тенденции сохраняются и на 5ой стадии: корень достигает $4,5 \pm 0,5$ мм в длину при значении $GSA 5^\circ \pm 5$, амилопласты визуализируются в дистальной части клеток. При длине БК более 10 мм и выраженном ортогравитропизме ($GSA = 0$) можно говорить о наступлении шестой, заключительной стадии развития БК, когда его строение, ориентация и физиологические возможности полностью эквиваленты ГК *A. thaliana* [36, 14].

*Векторы ориентации органов второго порядка:
гравитропизм и антигравитропный сдвиг боковых корней*

Гравичувствительность ГК активно проявляется еще на этапе зародышевого корешка, а видимый гравитропический отклик в ответ на гравистимуляцию растущего корня происходит в течение нескольких часов [38]. Для боковых корней дело обстоит несколько иначе. Как уже было отмечено выше, на 3 сутки с момента прорастания БК становится анатомически схож с главным корнем и полностью готов к гравитропизму [9,14]. Представляет интерес тот факт, что боковые корни также способны ориентироваться в гравитационном поле ещё до формирования зрелой колумеллы [31], а в дальнейшем, в зависимости от стадии развития и факторов среды, могут расти как сонаправленно вектору силы тяжести, так и заметно отклоняясь от него. Невертикальный рост БК на ранних стадиях едва ли можно объяснить недоразвитием аппарата гравитационной ориентации. Вероятнее всего имеет место последовательная стратегия развития радиальной корневой системы. Стоит отметить, что это свойство видоспецифично: боковые корни отдельных видов могут отличаться характерными величинами GSA, либо вообще не проявлять гравичувствительность [29]. Этот факт указывает на эндогенные механизмы регуляции гравитропизма БК, которые наиболее полно адаптируют корневую систему растения к соответствующей экологической нише и жизненному циклу. Среди растений *A. thaliana* известны мутанты *gsa1*, *gsa2* и *gsa3*, в которых избирательно подавлен гравитропизм боковых корней [23]. Это позволяет предположить, что сайты регуляции гравитропизма могут различаться для главного и боковых корней. По-видимому, в БК происходит интеграция собственного гравитропного сигнала в общую систему апикального контроля. Таким образом, БК располагают как средствами гравитационной ориентации по известному принципу Холодного-Вента, так и другими, малоизученными пока механизмами.

В работе [22] было проведено несколько примечательных экспериментов по гравистимуляции БК. В первом случае гравистимуляции (поворот на 90°) подвергался ГК вместе с растущими на нем боковыми корнями. Спустя 24 часа с момента гравистимуляции БК на нижней стороне главного корня приняли близкую к вертикальной ориентацию и росли быстрее контроля. А БК на верхней стороне отклонились вниз от горизонтали и замедлились в росте. Т.е. корни смогли существенно изменить ориентацию в пространстве, несмотря на снижение скорости роста почти в два раза. Как оказалось, наблюдаемое в эксперименте явление можно объяснить тем, что гравитропическая реакция корня реализуется быстрее ингибирования роста [23]. Показательно, что анализ экспрессии DR5-GFP не выявил отличия в перераспределении ауксина для БК на верхней стороне ГК и БК в контроле. Следовательно, задержка ростовых процессов в данном случае не является следствием недостатка ауксина, поступающего от ГК. Хотя предложенная авторами гипотеза требует большей статистической проработки.

В другом эксперименте теми же авторами [22] была проведена избирательная гравистимуляция БК (поворот на 180°), при неизменном положении ГК. Скорость роста БК в этом случае не отличалась от контроля без гравистимуляции. В то время как совместная гравистимуляция главного и бокового корня замедляла рост БК. Полученные результаты авторы расценивают как подтверждение гипотезы о том, что гравитационный сигнал от ГК регулирует скорость роста БК. При этом вопрос о средствах регуляции остается открытым.

Не так давно в литературе появилось предположение, что особенности роста БК на ранних этапах развития являются результатом наложения дополнительного

вектора ориентации, который в иностранной литературе получил название – *antigravitropic offset* (AGO) [33].

При постановке первых экспериментов по клиностаტიрованию растений ещё в 1872 г Де Вериесом была отмечена измененная ориентация органов второго порядка для некоторых видов растений. В конце 1960 годов на аналогичный феномен обратили внимание во время первых полетных экспериментов с растениями в космосе [12, 11]. Более поздние опыты с клиностаტიрованием растений [33, 37] в наземных условиях позволили наглядно наблюдать проявление AGO-ориентации БК: при вращении на клиностате органы второго порядка ориентируются в инвертном направлении по отношению к вертикальной оси растения: боковые побеги изгибаются вниз, а БК – вверх. Этот эффект был отмечен не только для растений арабидопсиса, но и для представителей других видов [35]. В геометрическом плане результирующее направление роста БК условно можно представить в виде суммы векторов AGO и гравитации. При этом на метаболическом уровне наблюдается баланс двух ростовых процессов, механизм взаимодействия которых изучен мало.

*Агенты регуляции роста боковых корней:
ауксины, цитокинины, абсцизовая кислота*

Первое, на что обратили внимание исследователи при изучении ростовых процессов БК, оказалась очевидная роль ауксина. Помимо известного влияния ауксина на инициацию БК, было отмечено, что чем выше уровень ауксина, тем сильнее проявляется геотропическая ориентация БК, что ведет к формированию аксиальной корневой системы [31]. Низкий пул, либо уровень сигналинга ауксина ведет к закладке больших углов наклона боковых корней и формированию радиальной корневой системы. В зависимости от уровня ауксина может меняться не только пространственная ориентация БК, но и их скорость роста. Так, например, мутации MDR1 транспортеров ауксина, ответственных за формирование акропетального потока, вызвали остановку в развитии более 20% боковых корней, скорость роста остальных БК снизилась почти в два раза по сравнению с диким типом [47].

Большой массив данных посвящен влиянию ауксина на пространственную ориентацию БК. ИУК в концентрации 90–100 нМ индуцирует вертикальный рост БК, при концентрации 50–70 нМ такого эффекта не наблюдается [34]. Экзогенное применение L-кинуренина – ингибитора биосинтеза ауксина – напротив, увеличивало среднее значение GSA растущих БК [31]. Отмечено, что мутантам с повышенным уровнем ауксина (*yucca1-1D*, *yuc1D*) или с большей чувствительностью к ауксину (*axr3-10*, *arf10-3 arf16-2*, *arf10-3 arf16-2 axr3-10*) свойственно более вертикальное расположение боковых органов, а для мутантов с низким уровнем ауксина (*wei8 tar2*) или с низкой чувствительностью к ауксину (*tir1-1*, *afb4-2 afb5-5*) характерно обратное [35]. Результаты экспериментов с применением 2,4 -Д и N-1-нафтилфталамовой кислоты указывают на необходимость перераспределения ауксина при асимметричном росте клеток зоны растяжения БК [31; 33].

Итак, чем выше пул, либо уровень сигналинга ауксина, тем активнее проявляется геотропическая ориентация БК [31; 33]. Природа этого явления во многом была раскрыта в двух недавних работах [34; 30]. Подавление ARFs и Aux/IAAs репрессоров сигналинга ауксина ведет к развитию вертикального фенотипа корневой системы, а дефекты работы TIR1 способствуют закладке больших величин GSA [34]. При этом большие величины GSA на ранних стадиях развития БК связаны с увеличением концентрации ауксина, а не с различиями в чувствительности к ауксину на уровне рецепторных белков TIR1 / AFB. Ряд независимых наблюдений за распределением

ауксина и PIN-белков [31, 9] указывает на симметричный всплеск ауксиновой активности на I–II стадии развития БК, который согласуется с активностью PIN3 и первым гравитропическим откликом БК. Второе усиление гравитропической активности происходит при переходе от III к IV стадии, сопровождается всплеском передачи сигналов ауксина в ядре и активностью PIN7 [30]. Как экспрессия PIN3 на I–II стадии, так и экспрессия PIN7 на III–IV стадии имеют выраженный ауксин-зависимый характер, и, вероятно, именно это определяет известный эффект аксиального роста БК вдоль ГК в условиях повышенной концентрации ауксина. Таким образом, ауксин выступает в роли основного триггера работы PIN транспортеров и тем самым контролирует радиальную экспансию корневой системы.

В настоящее время мало известно о факторах транскрипции, которые могут оказывать влияние на экспрессию PIN-белков в колумелле БК. По предварительным данным, транскрипционные факторы MYB88 и FOUR LIPS регулируют экспрессию PIN3 и PIN7 в БК [45]. При этом FLP преимущественно контролируют работу PIN3 и PIN7 в кончике ГК и молодых БК, а MYB88 организует работу PIN7 в зрелых БК. Недавно были обнаружены также гены LAZY / DEEPER ROOTING (DRO), которые регулируют поляризацию PIN-белков в аксиальном направлении для ГК и БК [49, 8].

Ещё одним регулятором работы PIN-транспортеров выступает другой растительный гормон – цитокинин [16; 40]. В работе [28] предложена модель эндогенного влияния цитокининов на экспрессию и перераспределение транспортеров ауксина PIN3 и PIN7, которые принимают непосредственное участие в формировании изгиба БК. Обнаружено положительное влияние эндогенных цитокининов на работу PIN3 и подавление PIN7 транспортеров. Возможно, общий пул цитокининов в кончике корня влияет на экспрессию и перераспределение транспортеров ауксина вне зависимости от сигнала с гравичувствительных клеток колумеллы. Исследование БК *Oryza sativa* L. показало, что цитокинины способны ингибировать инициацию БК и стимулировать рост зрелых БК [3]. После формирования примордия применение 1 мМ кинетина и зеатина не оказывало негативного влияния на выход БК из ГК. Дальнейшая обработка корневой системы растений *A. thaliana* этими препаратами в широком диапазоне концентраций вызывает заметный прирост БК за счет увеличения длины клеток в зоне растяжения. Максимум удлинения наблюдался при использовании 0.01 мМ раствора кинетина и 0.001 мМ раствора зеатина. Удивительно также, что экзогенное применение ауксина подавляло все описанные эффекты, что указывает на ауксин-зависимый путь влияния цитокининов.

Рассуждая о средствах регуляции архитектуры боковых корней важно отметить, что в естественной среде ингибирование роста отдельных ветвлений корневой системы является довольно распространенным явлением. Активным регулятором в этой сфере является абсцизовая кислота (АБК). АБК относят к фитогормонам, регулирующим баланс и активность ростовых процессов в растении, его реакцию на стрессовые факторы. Биосинтез АБК является одним из самых быстрых стрессовых откликов, который запускает череду дальнейших ответных реакций. Основным антагонистом действия АБК в деле регуляции роста БК называют гиббереллиновую кислоту [5]. Экзогенное применение высоких концентраций АБК ингибирует как главный, так и боковые корни [2, 2003]. В диапазоне концентраций АБК 1–10 мМ отмечено снижение длины БК на 65–80%, длины ГК – на 20–45%, а также сокращение количества БК [5]. В работе [10], обнаружено, что АБК обратимо ингибирует развитие бокового корня после появления латерального корневого зачатка от родительского корня и до активации боковой меристемы, что согласуется с данными [2], где БК 1–2 стадии развития оказались наиболее чувствительными к действию АБК.

Известно, что ряд генов, ответственный за формирование ауксинового ответа, также задействованы в реакциях растения на стресс [13, 48]. Например, белки *ryl8-1*, *ryl9* отвечают за процесс выхода корня из состояния покоя и возобновление ростовой активности после воздействия АБК. Реактивация БК осуществляется быстрее в присутствии дополнительного источника ауксина. Как оказалось, *PYL9* является так же и фактором транскрипции для группы MYB белков, ответственных за ауксиновый отклик. И чем более искажена работа стрессовых генов АБК, тем большее количество ауксина требуется боковому корню для выхода из покоящегося состояния. Таким образом, в деле регуляции боковых корней *PYL8* и *PYL9* являются своеобразным диалоговым окном между абсцизовой кислотой и ауксином. Работа с мутантами, имеющими отличное от дикого типа распределение ауксина *arf2-101*, *HB33*, так же подтвердила, что АБК и ауксин могут действовать синергично в ингибировании роста корня [44]. В дополнение можно отметить, что стрессовый ответ с участием АБК и ауксина реализуется преимущественно в тканях эндодермиса [5], а в случае экзогенного воздействия АБК могут быть задействованы и клетки стеллии.

Влияние минерального питания на морфогенез боковых корней

Различия в организации эндогенной регуляции главного и боковых корней наглядно проявляются при смене факторов окружающей среды. В прикладной области одно из наиболее интересных проявлений этого процесса – реакция отдельных компонентов корневой системы на доступность элементов минерального питания в субстрате. Например, низкая доступность фосфора тормозит рост и гравитропический отклик главного корня, но стимулирует удлинение и инициацию боковых корней [42, 26, 46, 50, 18]. Это явление характерно как для растений дикого типа, так и для безкрахмальных мутантов *pgm1* [1]. Возможно, что дефицит фосфора может влиять на работу цепей гравитропического отклика, отличных от механизма Холодного-Вента. Более простым объяснением может быть опосредованное влияние перераспределения ауксина в условиях дефицита фосфора [24].

Реакция корневой системы на дефицит фосфора напоминает стратегию латерального поиска ресурса в богатых верхних горизонтах почвы, которая в чистом виде проявляется у представителей бобовых при доминирующем развитии горизонтально ориентированных придаточных корней на обедненной фосфором среде [34]. Заслуживает внимания факт, что у бобовых отличия боковых и придаточных корней в реакции на дефицит фосфора сопровождаются и соответствующими различиями к действию ауксина. Дефицит азота провоцирует ещё более горизонтальную ориентацию боковых корней, чем дефицит фосфора. Высокое содержание нитратов в среде тормозит рост боковых корней, а при попадании ГК в область низких концентраций нитратов наблюдается стимуляция роста и инициации боковых корней [20, 32]. В обзоре [42] приведены следующие данные: нитратный азот в концентрации 50 мМ замедляет вертикальное распространение боковых корней в толще грунта, а в концентрации 1 мМ – стимулирует рост боковых корней. Исследователи отмечают также, что локальная аппликация нитратов в питательной среде проявляется на боковых корнях сильнее, чем равномерное их распределение по субстрату [50, 18]. При этом главный корень не чувствителен к такому диапазону концентраций. Реакцию боковых корней на повышенное содержание нитратов связывают с работой АБК-сигналинга боковых корней [39].

Дефицит железа сказывается на боковых корнях раньше, чем на главном корне [7]. В концентрации 10, 50, и 200 мМ Fe оказывало, соответственно: нейтральное,

стимулирующее и ингибирующее действие на скорость роста боковых корней в зоне присутствия железа. Наибольший эффект оказало локализованное применение среды с концентрацией железа 50 мМ – скорость роста боковых корней в зоне аппликации увеличивалась почти в четыре раза. Доступ к необходимым концентрациям железа повышает концентрацию ауксина в апексе боковых корней. Это происходит в основном за счёт увеличения экспрессии AUX1 [7] и расширения нисходящего потока ауксина.

Молекулярные механизмы ресурсного отклика корневой системы во многом еще только предстоит прояснить. Постепенно в литературе появляются сведения о работе отдельных звеньев этой системы. Известно, что недостаток фосфора увеличивает экспрессию рецепторов ауксина TIR1 и AFB (преимущественно AFB3). По данным [27, 34] при недостатке фосфора экспрессия TIR1 увеличивается почти в 2,5 раза для растений дикого типа. Двойные нокауты *tir1afb3* не реагируют на изменения в концентрации фосфора. Кроме того, в формировании ответа боковых корней на дефицит фосфора могут фигурировать гены LPR1 и LPR2 [41], а также гены фосфолипазы D z (PLDz), [17]. В работе Rouchaudry было показано, что, как и в случае с дефицитом фосфора, при азотном голодании задействована система TIR1/AFB сигналинга ауксина, при этом первоочередное значение имеют белки группы AFB3, роль которых не может компенсироваться работой TIR1. В условиях дефицита азота (0,1 мМ) боковые корни растут медленнее и в более вертикальной ориентации, нежели при концентрации 5 мМ, а у растений *afb3-4* указанных различий не возникает [34]. Т.е. в отличие от реакции на дефицит фосфора, дефицит азота в первую очередь влияет на белки группы AFB3, а система TIR1 при этом задействована в меньшей степени. Известно также, что фактор транскрипции (ANR1), ответственный за нитратный ответ в корнях *A. thaliana*, может регулировать и развитие боковых корней [50]. У кукурузы при повышении концентрации нитратного азота >0.2 мМ транспортер нитратов NRT1.1 вызывает аккумуляцию ауксина в нижней части боковых корней. Возможно, при этом имеет место межмолекулярное взаимодействие ауксина и нитратов [15]. С другой стороны, нитраты могут ингибировать рост БК за счет транспортной конкуренции с ауксином и влияния на митотическую активность меристемы БК [19, 25]. Среди прочих участников «азотного ответа боковых корней» в литературе упоминаются и микроРНК: miR393, miR167a, miR393–AFB3 [43].

В заключении данного раздела можно добавить, что главный и боковой корень по-разному реагируют и на повышение концентрации солей. Солевой стресс сказывается как на количестве, так и на темпах развития БК. Например, в работе [5] приведены следующие данные: присутствие в среде 100 мМ NaCl угнетает развитие порядка 84.3% БК и 49.6% корней первого порядка. Во многом подобное распределение является следствием отличий в АБК-сигналинге клеток главного и БК корня в ответ на солевой стресс [4]. Угнетение БК в виде изменения активности клеточного цикла имеет место в первую очередь для БК 1–2 стадии развития, т.е. чем длиннее БК, тем меньше он реагирует на солевой стресс. Кстати, реакция корней на солевой стресс может отличаться в зависимости от концентрации других элементов питания. В уже упомянутой работе [5] исследователи отмечают, что при использовании среды с большим содержанием MS (Murashige and Skoog) снижается пагубное действие хлорида натрия на ГК, но угнетение БК, наоборот, возрастает. Эффект полученный для главного корня можно объяснить, например, увеличением в среде доли ионов калия, замещающих нежеланный для растений натрий [51]. В чем суть явления, наблюдаемого для БК? Ответ на этот и многие другие вопросы касательно БК еще только предстоит получить.

Заключение

Усилиями нескольких групп исследователей за последние годы сложилось относительное понимание вопросов регулирования БК: был разработан набор инструментов и подходов, позволяющих разделять и моделировать отдельные процессы, определяющие архитектуру корневой системы.

БК обладают генетически детерминированной программой роста, состоящей из 6 стадий развития. Для каждой стадии свойственны определенные значения GSA и скорости роста корней, а также особые черты взаимодействия БК с окружающей средой и ГК. Собственно говоря, совокупность этих параметров и определяет радиальную экспансию корневой системы. Как и для ГК, ведущую роль в гомеостазе боковых корней играет ауксин. Он же, по-видимому, является и основным средством взаимодействия главного и боковых корней. В то же время, на начальных стадиях развития БК имеют ряд ауксиновых и цитокининовых откликов, не типичных для ГК, а различия в действии АБК и элементов минерального питания указывают на отдельные пути восприятия и передачи сигналов для данного типа корней. Не исключено, что дальнейшие исследования обнаружат новые неожиданные эффекты влияния гормонов и минеральных веществ на БК отдельных стадий.

Как видно из представленного обзора, довольно многое известно о воздействии ауксина на ориентацию БК и практически отсутствуют данные о взаимосвязи ауксина и дифференциальной скорости роста БК. В литературе часто встречается указание на большую или меньшую скорость роста БК, исходя из их конечной длины корня. Однако такой подход не вполне корректен, т.к. скорость БК может по-разному меняться на отдельных стадиях развития. А при отсутствии достоверных сведений в этой области трудно сложить целостную картину функционирования БК. И если современные исследования физиологии главного корня сосредоточены, в основном, на молекулярных механизмах клеточных реакций растений, то в исследовании боковых корней многое предстоит узнать не только на молекулярном, но и на феноменологическом уровне.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ Бел_мол_а 19–54–04015.

Библиографический список

1. Bai H., Muralli B., Barbaer K., Wolvertone C. Low phosphate alters lateral root setpoint angle and gravitropism. *American Journal of Botany*, 2013. 100(1): 000–000. 2013;
2. De Smet I., Signora L., Beeckman T., Inzé D., Foyer C.H., and Zhang H. An abscisic acid-sensitive checkpoint in lateral root development of *Arabidopsis*. *Plant J.*, 2003. 33: 543–555;
3. Debi R.B., Taketa S., Ichii M. Cytokinin inhibits lateral root initiation but stimulates lateral root elongation in rice (*Oryza sativa*). *J Plant Physiol.*, 2005 507–15;
4. Ding Z. and De Smet I. Localised ABA signalling mediates root growth plasticity. *Trends Plant Sci.*, 2013. 18, 533–535;
5. Duan L., Dietrich D., Ng Ch. H., Chan P.M.Y., Bhalerao R., Bennet M.J. Dinnyeny J.R. Endodermal ABA signaling promotes lateral root quiescence during salt stress in *Arabidopsis* seedlings, 2013. *Plant Cell* 25, 324–41;

6. Dubrovsky J.G., Forde B.G. Quantitative Analysis of Lateral Root Development: Pitfalls and How to Avoid Them. *The Plant Cell*, 2012. Vol. 24:4–14. www.plantcell.org/cgi/doi/10.1105/tpc.11.089698;

7. Giehl R.F.H., Lima J.E., Wirén N. Localized Iron Supply Triggers Lateral Root Elongation in Arabidopsis by Altering the AUX1-Mediated Auxin Distribution, 2012. *The Plant Cell*, Vol. 24: 33–49;

8. Guseman J.M.; Webb K.; Srinivasan C.; Dardick C. DRO1 influences root system architecture in Arabidopsis and Prunus species. *Plant J.* 2017, 89(6):1093–1105;

9. Guyomarc'h S., Lérans S., Auzon-Cape M., Perrine-Walker F., Lucas M., Laplaze L. Early development and gravitropic response of lateral roots in Arabidopsis thaliana. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.*, 2012 Jun 5;367(1595):1509–16. doi: 10.1098/rstb.2011.0231;

10. He, Y., Hao Q., Li W., Yan C., Yan N., Yin P. Identification and characterization of ABA receptors in Oryza sativa. *PLoS One*, 2014 Apr 17;9(4): e95246. doi: 10.1371/journal.pone.0095246. ECollection 20;

11. Heathcote D.G., Chapman D.K., Brown A.H. Nastic curvatures of wheat coleoptiles that develop in true microgravity. *Plant Cell Environ.*, 1995. 18, 818–822;

12. Johnson S.P., and Tibbitts T.W. The liminal angle of a plagiotropic organ under weightlessness. *Bioscience*, 1968. 18, 655–661;

13. Jung C. Seo J.S., Han S.W., Koo Y.J., Kim C.H., Song S.I., Nahm B.H., Choi Y.D., Cheong J.J. Overexpression of AtMYB44 enhances stomatal closure to confer abiotic stress tolerance in transgenic Arabidopsis. *Plant Physiol.*, 2008. 146, 623–35;

14. Kiss J.Z., Miller K.M., Ogden L.A., and Roth K.K. Phototropism and gravitropism in lateral roots of Arabidopsis. *Plant Cell Physiol*, 2002. 43, 35–43;

15. Krouk G. et al. Nitrate-regulated auxin transport by NRT1.1 defines a mechanism for nutrient sensing in plants. *Dev. Cell.*, 2010. 18, 927–937;

16. Lavenus J., Guyomarc'h S., Laplaze L. PIN Transcriptional Regulation Shapes Root System Architecture. *Trends Plant Sci.* 2016 Mar;21(3):175–177. doi: 10.1016/j.tplants.2016.01.011.

17. Li, M. et al. Double knockouts of phospholipases D ζ 1 and D ζ 2 in Arabidopsis affect root elongation during phosphate-limited growth but do not affect root hair patterning. *Plant Physiol.*, 2006. 140, 761–770;

18. Linkohr B.I., Williamson L.C., Fitter A.H., Leyser H.M. Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of Arabidopsis. *Plant J.*, 2002. 29, 751–760;

19. Little D.Y., Rao H., Oliva S., Daniel-Vedele F., Krapp A., Malamy J.E. The putative high-affinity nitrate transporter NRT2.1 represses lateral root initiation in response to nutritional cues. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2005. 102: 13693–13698;

20. Lopez-Bucio J., Cruz-Ramirez A. & Herrera-Estrella L. The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Curr. Op. Plant Biol.*, 2003. 6, 280–287;

21. Malamy J.E., Benfey P.N. Organization and cell differentiation in lateral roots of Arabidopsis thaliana. *Development*, 1997. 124(1):33–44;

22. Mullen J.L., Wolverson C., Hangarter R.P. Apical control, gravitropic signaling, and the growth of lateral roots in Arabidopsis, 2005. *Adv Space Res*, V 36 1211–1217;

23. Mullen J.L., Hangarter R.P. Genetic analysis of the gravitropic set-point angle in lateral roots of Arabidopsis, 2003. *Adv Space Res.* 2003;31(10):2229–36;

24. Nacry Ph., Canivenc G., Muller B., Azmi A., Onckelen H., Rossignol M., Doumas P. A Role for Auxin Redistribution in the Responses of the Root System Architecture to Phosphate Starvation in Arabidopsis, 2005. *Plant Physiology*, 2005, Vol. 138, pp. 2061–2074;

25. Okushima Y., Inamoto H., Umeda M. A high concentration of nitrate causes temporal inhibition of lateral root growth by suppressing cell proliferation. *Plant Biotechnol.*, 2011. 28: 413–416;
26. Peret B., De Rybel B., Casimiro I., Benková E., Swarup R., Laplaze L., Beeckman T., Bennett M.J. Arabidopsis lateral root development: an emerging story. *Trends Plant Sci.*, 2009. 14, 399–408;
27. Perez-Torres C., López-Bucio J., Cruz-Ramírez A., Ibarra-Laclette E., Dharmasiri S., Estelle M., Herrera-Estrella L. Phosphate availability alters lateral root development in Arabidopsis by modulating auxin sensitivity via a mechanism involving the TIR1 auxin receptor. *Plant Cell.*, 2008 Dec;20(12):3258–72. doi: 10.1105/tpc.108.058719;
28. Pernisova M., Prat T., Grones P., Harustiaková D., Matonohova M., Spichal L., Nodzynski T., Friml J., Hejatková J. Cytokinins influence root gravitropism via differential regulation of auxin transporter expression and localization in Arabidopsis. *New Phytologist*, 2016. doi: 10.1111/nph.14049;
29. Ransom J., Moore R. Geoperception in primary and lateral roots of *Phaseolus vulgaris* (Fabaceae). I. Structure of columella cells. *Am. J. Bot.*, 1983. 70, 1048–1056;
30. Rosquete M.R., Kleine-Vehn J. PIN7 auxin carrier is a terminator of radial root expansion in Arabidopsis thaliana. *Int J Mol Sci.* 2018 Apr 19;19(4). pii: E1238. doi: 10.3390/ijms19041238. doi: <https://doi.org/10.1101/253807>;
31. Rosquete M.R., Wangenheim D., Marhavý P., Barbez E., Stelzer E.H.K., Benková E., et al. An auxin transport mechanism restricts positive orthogravitropism in lateral roots. *Curr Biol.* 2013 May 6;23(9):817–22. doi: 10.1016/j.cub.2013.03.064;
32. Roycewicz P. & Malamy J.E. Dissecting the effects of nitrate, sucrose and osmotic potential on Arabidopsis root and shoot system growth in laboratory assays. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 2012. 367(1595), 1489–1500;
33. Roychoudhry S., Del Bianco M., Kieffer M., Kepinski S. Auxin controls gravitropic setpoint angle in higher plant lateral branches. *Curr Biol.* 2013 Aug 5;23(15):1497–504. doi: 10.1016/j.cub.2013.06.034;
34. Roychoudhry S., Kieffer M., Del Bianco M., Liao C., Weijers D., Kepinski S. The developmental and environmental regulation of gravitropic setpoint angle in Arabidopsis and bean. *Sci Rep.* 2017 Mar 3;7:42664. doi: 10.1038/srep42664;
35. Roychoudhry S., Kepinski S. Shoot and Root Branch Growth Angle Control-The Wonderfulness of Lateralness. *Current Opinion in Plant Biology.* 2015 Feb;23:124–31. doi: 10.1016/j.pbi.2014.12.004;
36. Sack F.D., Kiss J.Z. Rootcap structure in wild type and in a starchless mutant of Arabidopsis. *Am J Bot.* 1989;76(3):454–64;
37. Salisbury S.B., Wheeler R.M. Interpreting plant responses to clinostating: I. MECHANICAL STRESSES AND ETHYLENE. *Plant Physiol.*, 1981. 67, 677–685;
38. Sato E.M., Hijazi H., Bennett M., Vissenberg K., Swarup R. New insights into root gravitropic signalling. *Journal of Experimental Botany*, 2015. Vol. 66, No. 8 pp. 2155–2165, doi:10.1093/jxb/eru515;
39. Signora L., De Smet I., Foyer C.H., and Zhang H. ABA plays a central role in mediating the regulatory effects of nitrate on root branching in Arabidopsis. *Plant J.*, 2001. 28: 655–662;
40. Šimášková M., O'Brien J.A., Khan M., Van Noorden G., Ötvös K., Vieten A., De Clercq I., Van Haperen J.M., Cuesta C., Hoyerová K., Vanneste S., Marhavý P., Wabnik K., Van Breusegem F., Nowack M., Murphy A., Friml J., Weijers D., Beeckman T., Benková E. Cytokinin response factors regulate PIN-FORMED auxin transporters. 2015 *Nat. Commun.* 6, 8717;

41. Svistoonoff S., Creff A., Reymond M., Sigoillot-Claude C., Ricaud L., Blanchet A., Nussaume L., Desnos T. Root tip contact with low-phosphate media reprograms plant root architecture. *Nat. Genet.*, 2007. 39, 792–796;
42. Tian H., De smet I., Ding Zh. Shaping a root system: regulating lateral versus primary root growth. *Trends in Plant Science.*, 2014. Vol. 19, No. 7;
43. Vidal E.A., Moyano T.C., Riveras E., Contreras-López O., Gutiérrez R.A. Systems approaches map regulatory networks downstream of the auxin receptor AFB3 in the nitrate response of *Arabidopsis thaliana* roots. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 2013. 110, 12840–12845;
44. Wang L. Hua D., He J., Duan Y., Chen Z., Hong X., Gong Z. Auxin Response Factor2 (ARF2) and its regulated homeodomain gene HB33 mediate abscisic acid response in *Arabidopsis*. *PLoS Genet.*, 2011. Jul;7(7): e1002172. doi: 10.1371/journal.pgen.1002172. Epub 2011 Jul 14;
45. Wang H.Z.; Yang K.Z.; Zou J.J.; Zhu L.L.; Xie Z.D.; Morita M.T.; Tasaka M.; Friml J.; Grotewold E.; Beeckman T.; Vanneste S.; Sack F.; Le, J. Transcriptional regulation of PIN genes by FOUR LIPS and MYB88 during *Arabidopsis* root gravitropism. 2015 *Nat. Commun.* 6, 88222015 doi: 10.1038/ncomms9822;
46. Williamson L.C., Ribrioux S., Fitter A.H., Ottoline Leyser H.M. Phosphate availability regulates root system architecture in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 2001. 126, 875–882. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.126.2.875>;
47. Wu G., Lewis R.D., Spalding E.P. Mutations in *Arabidopsis* Multidrug Resistance-Like ABC Transporters Separate the Roles of Acropetal and Basipetal Auxin Transport in Lateral Root Development. *The Plant Cell*, 2007. Vol. 19: 1826–1837;
48. Xing L., Zhao Y., Gao J., Xiang C., Zhu J.K. The ABA receptor PYL9 together with PYL8 plays an important role in regulating lateral root growth. *Sci Rep.* 2016 Jun 3;6:27177. doi: 10.1038/srep27177;
49. Yoshihara T.; Spalding E.P. LAZY Genes Mediate the Effects of Gravity on Auxin Gradients and Plant Architecture. *Plant Physiol.*, 2017, 175(2):959–969;
50. Zhang H., Forde B.G. An *Arabidopsis* MADS box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture. *Science*, 1998. 279, 407–409;
51. Zhu J.K., Liu J., and Xiong L. Genetic analysis of salt tolerance in *Arabidopsis*. Evidence for a critical role of potassium nutrition. *Plant Cell*, 1998. 10: 1181–1191.

REGULATING GROWTH AND SPATIAL ORIENTATION OF LATERAL ROOTS OF *ARABIDOPSIS THALIANA* L.

A.S. KRIVOBOK¹, T.N. BIBIKOVA²

(¹ State Research Center of the Russian Federation –
Institute for Biomedical Problems of the Russian Academy of Sciences;

² Moscow Lomonosov State University)

Lateral roots play an important role in the formation of an extensive rootage, and therefore determine plant's potential in search and consumption of water and mineral nutrients and its mechanical attachment to the soil. In contrast to initiation, the development of lateral roots after their emergence from the main root has relatively recently become a separate object of scientific research. Based on the length, an angle relative to the gravity vector, and the number of cells in the columella, six stages of lateral root development have been distinguished. As in the case of the main root, the plant hormones, auxin and cytokinin, play a leading role in lateral root homeostasis. However, at different development stages, the responses of the lateral roots to auxin, cytokinin

and abscisic acid differ significantly from the responses of the main root and have a significant influence on the rootage. Differences in the organization of endogenous regulation of the main and lateral roots are clearly manifested in the individual response of the main root and lateral roots to the availability of certain elements of mineral nutrition and salt stress. This review discusses relevant data on the growth rate, orientation, and mechanisms regulating growth and development of lateral roots of the *Arabidopsis thaliana* model plant.

Key words: lateral roots, GSA, auxin, cytokinin, abscisic acid, *Arabidopsis thaliana*.

References

1. Bai H., Muralli B., Barbaer K., Wolvertone C. Low phosphate alters lateral root setpoint angle and gravitropism. *American Journal of Botany*, 2013. 100(1): 000–000. 2013; (In English)
2. De Smet I., Signora L., Beeckman T., Inzé D., Foyer C.H., and Zhang H. An abscisic acid-sensitive checkpoint in lateral root development of *Arabidopsis*. *Plant J.*, 2003. 33: 543–555; (In English)
3. Debi R.B., Taketa S., Ichii M. Cytokinin inhibits lateral root initiation but stimulates lateral root elongation in rice (*Oryza sativa*). *J Plant Physiol.*, 2005 507–15; (In English)
4. Ding Z. and De Smet I. Localised ABA signalling mediates root growth plasticity. *Trends Plant Sci.*, 2013. 18, 533–535; (In English)
5. Duan L., Dietrich D., Ng Ch. H., Chan P.M. Y., Bhalerao R., Bennet M.J. Dinnyeny J.R. Endodermal ABA signaling promotes lateral root quiescence during salt stress in *Arabidopsis* seedlings, 2013. *Plant Cell* 25, 324–41; (In English)
6. Dubrovsky J.G., Forde B.G. Quantitative Analysis of Lateral Root Development: Pitfalls and How to Avoid Them. *The Plant Cell*, 2012. Vol. 24:4–14. www.plantcell.org/cgi/doi/10.1105/tpc.11.089698; (In English)
7. Giehl R.F. H., Lima J.E., Wirén N. Localized Iron Supply Triggers Lateral Root Elongation in *Arabidopsis* by Altering the AUX1-Mediated Auxin Distribution, 2012. *The Plant Cell*, Vol. 24: 33–49; (In English)
8. Guseman J.M.; Webb K.; Srinivasan C.; Dardick C. DRO1 influences root system architecture in *Arabidopsis* and *Prunus* species. *Plant J.* 2017, 89(6):1093–1105; (In English)
9. Guyomarc'h S., Lérans S., Auzon-Cape M., Perrine-Walker F., Lucas M., Laplaze L. Early development and gravitropic response of lateral roots in *Arabidopsis thaliana*. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.*, 2012 Jun 5;367(1595):1509–16. doi: 10.1098/rstb.2011.0231; (In English)
10. He, Y., Hao Q., Li W., Yan C., Yan N., Yin P. Identification and characterization of ABA receptors in *Oryza sativa*. *PLoS One*, 2014 Apr 17;9(4): e95246. doi: 10.1371/journal.pone.0095246. ECollection 20; (In English)
11. Heathcote D.G., Chapman D.K., Brown A.H. Nastic curvatures of wheat coleoptiles that develop in true microgravity. *Plant Cell Environ.*, 1995. 18, 818–822; (In English)
12. Johnson S.P., and Tibbitts T.W. The liminal angle of a plagiotropic organ under weightlessness. *Bioscience*, 1968. 18, 655–661; (In English)
13. Jung C. Seo J.S., Han S.W., Koo Y.J., Kim C.H., Song S.I., Nahm B.H., Choi Y.D., Cheong J.J. Overexpression of AtMYB44 enhances stomatal closure to confer abiotic stress tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 2008. 146, 623–35; (In English)
- Krouk G. et al. Nitrate-regulated auxin transport by NRT1.1 defines a mechanism for nutrient sensing in plants. *Dev. Cell.*, 2010. 18, 927–937; (In English)

14. Kiss J.Z., Miller K.M., Ogden L.A., and Roth K.K. Phototropism and gravitropism in lateral roots of Arabidopsis. *Plant Cell Physiol*, 2002. 43, 35–43; (In English)
15. Krouk G. et al. Nitrate-regulated auxin transport by NRT1.1 defines a mechanism for nutrient sensing in plants. *Dev. Cell.*, 2010. 18, 927–937; (In English)
16. Lavenus J., Guyomarc'h S., Laplaze L. PIN Transcriptional Regulation Shapes Root System Architecture. *Trends Plant Sci.* 2016 Mar;21(3):175–177. doi: 10.1016/j.tplants.2016.01.011. (In English)
17. Li, M. et al. Double knockouts of phospholipases D ζ 1 and D ζ 2 in Arabidopsis affect root elongation during phosphate-limited growth but do not affect root hair patterning. *Plant Physiol.*, 2006. 140, 761–770; (In English)
18. Linkohr B.I., Williamson L.C., Fitter A.H., Leyser H.M. Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of Arabidopsis. *Plant J.*, 2002. 29, 751–760; (In English)
19. Little D.Y., Rao H., Oliva S., Daniel-Vedele F., Krapp A., Malamy J.E. The putative high-affinity nitrate transporter NRT2.1 represses lateral root initiation in response to nutritional cues. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2005. 102: 13693–13698; (In English)
20. Lopez-Bucio J., Cruz-Ramirez A. & Herrera-Estrella L. The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Curr. Op. Plant Biol.*, 2003. 6, 280–287; (In English)
21. Malamy J.E., Benfey P.N. Organization and cell differentiation in lateral roots of Arabidopsis thaliana. *Development*, 1997. 124(1):33–44; (In English)
22. Mullen J.L., Wolverson C., Hangarter R.P. Apical control, gravitropic signaling, and the growth of lateral roots in Arabidopsis, 2005. *Adv Space Res*, V 36 1211–1217; (In English)
23. Mullen J.L., Hangarter R.P. Genetic analysis of the gravitropic set-point angle in lateral roots of Arabidopsis, 2003. *Adv Space Res.* 2003;31(10):2229–36; (In English)
24. Nacry Ph., Canivenc G., Muller B., Azmi A., Onckelen H., Rossignol M., Dumas P. A Role for Auxin Redistribution in the Responses of the Root System Architecture to Phosphate Starvation in Arabidopsis, 2005. *Plant Physiology*, 2005, Vol. 138, pp. 2061–2074; (In English)
25. Okushima Y., Inamoto H., Umeda M. A high concentration of nitrate causes temporal inhibition of lateral root growth by suppressing cell proliferation. *Plant Biotechnol.*, 2011. 28: 413–416; (In English)
26. Peret B., De Rybel B., Casimiro I., Benková E., Swarup R., Laplaze L., Beekman T., Bennett M.J. Arabidopsis lateral root development: an emerging story. *Trends Plant Sci.*, 2009. 14, 399–408; (In English)
27. Perez-Torres C., López-Bucio J., Cruz-Ramírez A., Ibarra-Laclette E., Dharmasiri S., Estelle M., Herrera-Estrella L. Phosphate availability alters lateral root development in Arabidopsis by modulating auxin sensitivity via a mechanism involving the TIR1 auxin receptor. *Plant Cell.*, 2008 Dec;20(12):3258–72. doi: 10.1105/tpc.108.058719; (In English)
28. Pernisova M., Prat T., Gronos P, Harustiakova D., Matonohova M, Spichal L., Nodzynski T., Friml J., Hejatko J. Cytokinins influence root gravitropism via differential regulation of auxin transporter expression and localization in Arabidopsis. *New Phytologist*, 2016. doi: 10.1111/nph.14049; (In English)
29. Ransom J., Moore R. Geoperception in primary and lateral roots of *Phaseolus vulgaris* (Fabaceae). I. Structure of columella cells. *Am.J. Bot.*, 1983. 70, 1048–1056; (In English)
30. Rosquete M.R., Kleine-Vehn J. PIN7 auxin carrier is a terminator of radial root expansion in Arabidopsis thaliana. *Int J Mol Sci.* 2018 Apr 19;19(4). pii: E1238. doi: 10.3390/ijms19041238. doi: <https://doi.org/10.1101/253807>; (In English)

31. Rosquete M.R., Wangenheim D., Marhavý P, Barbez E, Stelzer EHK, Benková E, et al. An auxin transport mechanism restricts positive orthogravitropism in lateral roots. *Curr Biol.* 2013 May 6;23(9):817–22. doi: 10.1016/j.cub.2013.03.064; (In English)
32. Roycewicz P. & Malamy J.E. Dissecting the effects of nitrate, sucrose and osmotic potential on Arabidopsis root and shoot system growth in laboratory assays. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 2012. 367(1595), 1489–1500; (In English)
33. Roychoudhry S, Del Bianco M, Kieffer M, Kepinski S Auxin controls gravitropic setpoint angle in higher plant lateral branches *Curr Biol.* 2013 Aug 5;23(15):1497–504. doi: 10.1016/j.cub.2013.06.034; (In English)
34. Roychoudhry S, Kieffer M., Del Bianco M., Liao C., Weijers D., Kepinski S. The developmental and environmental regulation of gravitropic setpoint angle in Arabidopsis and bean. *Sci Rep.* 2017 Mar 3;7:42664. doi: 10.1038/srep42664; (In English)
35. Roychoudhry S., Kepinski S. Shoot and Root Branch Growth Angle Control-The Wonderfulness of Lateralness. *Current Opinion in Plant Biology.* 2015 Feb;23:124–31. doi: 10.1016/j.pbi.2014.12.004; (In English)
36. Sack F.D., Kiss J.Z. Rootcap structure in wild type and in a starchless mutant of Arabidopsis. *Am J Bot.* 1989;76(3):454–64; (In English)
37. Salisbury S.B., Wheeler R.M. Interpreting plant responses to clinostating: I. MECHANICAL STRESSES AND ETHYLENE. *Plant Physiol.*, 1981. 67, 677–685; (In English)
38. Sato E.M., Hijazi H., Bennett M., Vissenberg K., Swarup R. New insights into root gravitropic signalling. *Journal of Experimental Botany*, 2015. Vol. 66, No. 8 pp. 2155–2165, doi:10.1093/jxb/eru515; (In English)
39. Signora L., De Smet I., Foyer C.H., and Zhang H. ABA plays a central role in mediating the regulatory effects of nitrate on root branching in Arabidopsis. *Plant J.*, 2001. 28: 655–662; (In English)
40. Šimášková M., O'Brien J.A., Khan M, Van Noorden G., Ötvös K., Vieten A., De Clercq I., Van Haperen J.M., Cuesta C., Hoyerová K., Vanneste S., Marhavý P., Wabnik K., Van Breusegem F, Nowack M., Murphy A., Friml J., Weijers D., Beeckman T., Benková E. Cytokinin response factors regulate PIN-FORMED auxin transporters. 2015 *Nat. Commun.* 6, 8717; (In English)
41. Svistoonoff S., Creff A., Reymond M., Sigoillot-Claude C., Ricaud L., Blanchet A., Nussaume L., Desnos T. Root tip contact with low-phosphate media reprograms plant root architecture. *Nat. Genet.*, 2007. 39, 792–796; (In English)
42. Tian H., De smet I., Ding Zh. Shaping a root system: regulating lateral versus primary root growth. *Trends in Plant Science.*, 2014. Vol. 19, No. 7; (In English)
43. Vidal E.A., Moyano T.C., Riveras E., Contreras-López O., Gutiérrez R.A. Systems approaches map regulatory networks downstream of the auxin receptor AFB3 in the nitrate response of Arabidopsis thaliana roots. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 2013. 110, 12840–12845; (In English)
44. Wang L. Hua D., He J., Duan Y., Chen Z., Hong X., Gong Z. Auxin Response Factor2 (ARF2) and its regulated homeodomain gene HB33 mediate abscisic acid response in Arabidopsis. *PLoS Genet.*, 2011. Jul;7(7): e1002172. doi: 10.1371/journal.pgen.1002172. Epub 2011 Jul 14; (In English)
45. Wang H.Z.; Yang K.Z.; Zou J.J.; Zhu L.L.; Xie Z.D.; Morita M.T.; Tasaka M.; Friml J.; Grotewold E.; Beeckman T.; Vanneste S.; Sack F.; Le, J. Transcriptional regulation of PIN genes by FOUR LIPS and MYB88 during Arabidopsis root gravitropism. 2015 *Nat. Commun.* 6, 88222015 doi: 10.1038/ncomms9822; (In English)
46. Williamson L.C., Ribrioux S., Fitter A.H., Ottoline Leyser H.M. Phosphate availability regulates root system architecture in Arabidopsis. *Plant Physiol.*, 2001. 126, 875–882. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.126.2.875>; (In English)

47. Wu G., Lewis R.D., Spalding E.P. Mutations in Arabidopsis Multidrug Resistance-Like ABC Transporters Separate the Roles of Acropetal and Basipetal Auxin Transport in Lateral Root Development. *The Plant Cell*, 2007. Vol. 19: 1826–1837; (In English)
48. Xing L., Zhao Y., Gao J., Xiang C., Zhu J.K. The ABA receptor PYL9 together with PYL8 plays an important role in regulating lateral root growth. *Sci Rep.* 2016 Jun 3;6:27177. doi: 10.1038/srep27177; (In English)
49. Yoshihara T.; Spalding E.P. LAZY Genes Mediate the Effects of Gravity on Auxin Gradients and Plant Architecture. *Plant Physiol.*, 2017, 175(2):959–969; (In English)
50. Zhang H., Forde B.G. An Arabidopsis MADS box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture. *Science*, 1998. 279, 407–409; (In English)
51. Zhu J.K., Liu J., and Xiong L. Genetic analysis of salt tolerance in Arabidopsis. Evidence for a critical role of potassium nutrition. *Plant Cell*, 1998. 10: 1181–1191. (In English)

Кривобок Анна Святославовна – к.б.н., научный сотрудник. Место работы: Государственный научный центр Российской Федерации – Институт медико-биологических проблем Российской академии наук. 123007 Россия, Москва, Хорошевское шоссе 76 А.

Бибикова Татьяна Николаевна – к.б.н., старший научный сотрудник. Место работы: Кафедра физиологии растений биологического факультета Московского Государственного университета им. М.В. Ломоносова. 119234, Россия, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Биологический факультет МГУ.

Anna S. Krivobok – PhD (Bio), Research Associate, State Scientific Center of the Russian Federation – Institute of Medical and Biological Problems of the Russian Academy of Sciences. 123007, Russia, Moscow, Khoroshevskoe Shosse, 76 A; nuxin@yandex.ru

Tat'yana N. Bibikova – PhD (Bio), Senior Research Associate, the Department of Plant Physiology, the Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University. 119991, Russia, Moscow, 1–12 Leninskie Gory; tbibik@yahoo.com.