

УДК 575:581.144.2:581.133.8:582.683.2

doi: 10.17223/19988591/23/12

С.Г. Хаблак

Луганский национальный аграрный университет (г. Луганск, Украина)

ВЛИЯНИЕ МУТАЦИЙ ПО ГЕНАМ ВОСПРИЯТИЯ И ПЕРЕДАЧИ СВЕТОВОГО СИГНАЛА НА СТРОЕНИЕ КОРНЕВЫХ ВОЛОСКОВ *Arabidopsis thaliana* (L.) HEYNH.

Представлены результаты исследований, отражающие особенности строения корневых волосков у растений мутантных линий *rhd3-1*, *rhd4-1*, *rhd6-1*, *shv3-1*, *bst1-1*, *phyA*, *phyB*, *cpc-1*, *gl-2*, *rhl1-1*, *rhl2-1*, *rhl3-1*, *ttg-1*, *wer-1*, *cow1-1* с нарушенной передачей светового сигнала. Установлено, что мутации генов восприятия и передачи светового сигнала вызывают изменение морфологии волосков эпиблемы корня. У растений всех анализируемых мутантных линий корни значительно отличаются от исходной расы Col-0 по ряду признаков: форме корневых волосков, их длине, числу и степени разветвления. Длина и количество волосков эпиблемы у растений данных мутантных линий колеблется в широких пределах. Диаметр корневых волосков у растений исследуемых мутантных линий изменяется в меньшей степени, чем их длина и количество. Показано, что свет наряду с регулированием многих процессов роста и развития растений контролирует параметры образования корневых волосков.

Ключевые слова: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.; корневой волосок; свет; ген; мутация; мутантная линия.

Введение

Важным фактором окружающей среды, регулирующим у растений *A. thaliana* большинство процессов роста и развития, является свет. Он участвует в прорастании семян, удлинении гипокотили проростков, раскрывании апикальной петельки, развитии семядолей, дифференцировании эпидермиса и устьиц, ориентации в клетке хлоропластов, синтезе антоциана и хлорофилла, а также контролирует рост и развитие корней [1]. В то же время роль света в процессе формирования на корнях корневых волосков у растений до конца еще не определена. Вполне очевидно, что необходимо проведение специальных исследований для выяснения действия света на образование волосков эпиблемы у растений.

К настоящему времени молекулярно-генетические и физиологические исследования мутантных растений у *A. thaliana* позволили изолировать и секвенировать ряд генов, участвующих в восприятии и передаче светового сигнала. К ним относятся гены *RHD3*, *RHD4*, *RHD6*, *SHV3*, *BST1*, *PHYA*, *PHYB*, *CPC1*, *GL2*, *RHL1*, *RHL2*, *RHL3*, *TTG1*, *WER1* и *COW1* (табл. 1).

Восприятие светового информационного сигнала у растений осуществляется с помощью молекул-рецепторов – фоторецепторов [2]. Растения

имеют несколько групп фоторецепторов, различающихся по структуре и спектральным свойствам: фоторецепторы синего света и ближнего ультрафиолета (фототропины и криптохромы), фоторецепторы красного света (фитохромы) и др. [3]. Несмотря на интерес к передаче светового сигнала в растениях, процессы от восприятия света фоторецептором до конечного физиологического ответа мало исследованы.

Т а б л и ц а 1

Общая характеристика генов

Локус	Продукт гена	Ссылка на литературный источник
<i>PHYTOCHROME A (PHYA)</i>	Фоторецептор (фитохром) PHYA	Robson et al., 2010
<i>PHYTOCHROME B (PHYB)</i>	Фоторецептор (фитохром) PHYB	Shen et al., 2009
<i>ROOT HAIR DEFECTIVE3 (RHD3)</i>	α -субъединица гетеротримерных ГТФ-связывающих белков (G-белки)	Chen et al., 2011
<i>SHAVEN3 (SHV3)</i>	Фермент киназа	Hayashi et al., 2008
<i>BRISTLED1 (BST1)</i>	Минорный фосфолипид внутреннего слоя мембран	Thole et al., 2008
<i>ROOT HAIR DEFECTIVE4 (RHD4)</i>	Минорный фосфолипид внутреннего слоя мембран	Thole et al., 2008
<i>CANOFWORMS1 (COW1)</i>	Минорный фосфолипид внутреннего слоя мембран	Thole et al., 2008
<i>GLABRA 2 (GL2)</i>	Транскрипционный фактор GL2	Ohashi et al., 2003
<i>TRANSPARENT TESTA GLABRA1 (TTG1)</i>	Транскрипционный фактор TTG1	Tominaga et al., 2007
<i>WEREWOLF (WER)</i>	Транскрипционный фактор WER1	Tominaga et al., 2007
<i>CAPRICE (CPC)</i>	Транскрипционный фактор CPC	Tominaga et al., 2007
<i>ROOT HAIR DEFECTIVE6 (RHD6)</i>	Транскрипционный фактор RHD6	Heim et al., 2003
<i>ROOTHAIRLESS1 (RHL1)</i>	ДНК-топоизомераза типа II	Kirik et al., 2007
<i>ROOTHAIRLESS2 (RHL2)</i>	ДНК-топоизомераза типа II	Kirik et al., 2007
<i>ROOTHAIRLESS3 (RHL3)</i>	ДНК-топоизомераза типа II	Kirik et al., 2007

Наиболее изученными являются фоторецепторы красного и дальнего красного света – фитохромы, сложный белок, простетической группой которого служит разомкнутый тетрапиррол. Он обнаружен практически во

всем царстве растений [4]. У *A. thaliana* имеются пять фитохромов: PHYA, PHYB, PHYC, PHYL и PHYE, представляющих собой цитозольные белки, включающие в себя N-концевой сенсорный светочувствительный домен, содержащий тетрапиррольный хромофор, и расположенные в С-концевой части молекулы два PAS-домена и гистидинкиназный домен [5]. Гены *PHYA* и *PHYB* кодируют фитохромы PHYA и PHYB, которые являются мажорными фоторецепторами красного/дальнего красного света. PhyA воспринимает свет низкой интенсивности, PhyB – высокой [6].

У растений и животных в путь передачи светового сигнала от рецепторов на внутриклеточные эффекторные системы вовлечены небольшие ГТФ-связывающие белки. Эти белки являются объектом интенсивного изучения в связи с их участием во многих важных генетических и физиологических процессах [7]. Ген *RHD3* кодирует одну из α -субъединиц ГТФ-связывающих белков, являющихся универсальными посредниками при передаче световых сигналов от рецепторов к эффекторным белкам, вызывающим конечный клеточный ответ [8].

В клетках позвоночных животных, человека и растений интегральную роль в передаче сигналов в геном выполняют также каскады протеинкиназ [9]. Ген *SHV3* кодирует киназу (фосфотрансферазу) – фермент, катализирующий перенос фосфатной группы от молекулы аденозинтрифосфата (АТФ) на различные субстраты [10].

Гены *BST1*, *RHD4* и *COW1* кодируют минорные фосфолипиды внутреннего слоя мембран эукариотических клеток, принадлежащие к ферментам класса гидролаз. Продукты этих генов являются важными компонентами внутриклеточных сигнальных путей [11].

В последнее время в растениях определены практически все типы транскрипционных факторов, которые функционируют у животных и дрожжей. У арабидопсиса установлены более 1 800 белков-регуляторов транскрипции, которые обычно классифицируют по строению ДНК-связывающих доменов [12].

Гены *WER1*, *CPC1* и *TTG1* кодируют белки-регуляторы, принадлежащие к самому многочисленному типу транскрипционных факторов (ТФ) растений MYB-белкам [13]. Это семейство ТФ включает около 200 белков, контролирующих такие процессы, как развитие корня, образование листа, формирование трихом, клеточный цикл, циркадные ритмы, передачу светового сигнала [14]. Ген *WER1* в основном экспрессируется в поверхностных клетках эпидермиса корня. В отличие от генов *TTG1* и *GL2*, ген *WER1* не влияет на развитие трихом, оболочку семян и их антоциановую окраску [15].

Ген *GL2* контролирует транскрипционный фактор, содержащий ДНК-связывающий домен, имеющий последовательность из 60 аминокислотных остатков, которую называют гомеодоменом [16]. У арабидопсиса выявлено около 90 белков этого типа. К ним относятся, в частности, HOMEBOX-2, ATHB-8, ATHB-13, BEL1 (BELL1), KNAT1, LD (LUMINIDEPEN – DEN), PHB (PHABULOSA), PHV (PHAVOLU – TA), STM (SHOOT MERISTEMLESS) [17].

Ген *RHD6* контролирует фактор транскрипции с основным доменом типа спираль – петля – спираль. ДНК-связывающий участок гена состоит из 9–11 положительно заряженных аминокислот, что обеспечивает распознавание специфической нуклеотидной последовательности, называемой Е-боксом, в то время как HLH-домен обеспечивает возможность для гомо- и гетеродимеризации белка и взаимодействие с ДНК [18]. В это семейство ТФ входят около 140 белков, включая такие белки арабидопсиса, как GL3 (GLABRA3), SPT (SPATULA) и TT8 (TRANSPARENT TESTA8). Белки bHLH участвуют в регуляции развития корней, трихом и плодolistиков, в передаче светового сигнала, а также в формировании устьиц [19].

Практически любой процесс, связанный с передачей или реализацией наследственной информации, приводит к появлению положительной и отрицательной сверхспирализации ДНК, образованию «закрученных» молекул – катенанов и узлов. Все эти топологические проблемы, появляющиеся в процессах репликации, транскрипции и рекомбинации, успешно решаются особыми ферментами – ДНК-топоизомеразы. Все ДНК-топоизомеразы разделяют на два типа: I и II [20]. Гены *RHL1*, *RHL2* и *RHL3* кодируют ДНК-топоизомеразы типа II, являющиеся ключевыми ферментами, которые изменяют и регулируют топологическое состояние ДНК [21]. ДНК-топоизомеразы II необходимы для разрешения сложных топологических проблем, возникающих при изменении структуры хроматина в процессах репликации ДНК, транскрипции генов и сегрегации хромосом в митозе и мейозе. Они принимают участие практически во всех жизненно важных процессах клетки и обнаружены у всех про- и эукариот, а также некоторых вирусов [22].

Цель исследования – изучение влияния мутантных аллелей *rhb3-1*, *rhb4-1*, *rhb6-1*, *shv3-1*, *bst1-1*, *phyA*, *phyB*, *cpc-1*, *gl-2*, *rhl1-1*, *rhl2-1*, *rhl3-1*, *ttg-1*, *wer-1*, *cow1-1* генов *RHD3*, *RHD4*, *RHD6*, *SHV3*, *BST1*, *PHYA*, *PHYB*, *CPC1*, *GL2*, *RHL1*, *RHL2*, *RHL3*, *TTG1*, *WER1*, *COW1* на строение корневых волосков *Arabidopsis Thaliana* (L.) Heynh.

Материалы и методы исследования

Материалом для исследований послужили растения *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. экотипа Columbia (Col-0) и мутантных линий *rhb3-1*, *rhb4-1*, *rhb6-1*, *shv3-1*, *bst1-1*, *phyA*, *phyB*, *cpc-1*, *gl-2*, *rhl1-1*, *rhl2-1*, *rhl3-1*, *ttg-1*, *wer-1*, *cow1-1*. Семена мутантных линий были получены из Ноттингемского центра *Arabidopsis* (Nottingham Arabidopsis Stock Centre (NASC), UK).

Растения выращивали в асептической пробирочной культуре на агаризованной питательной среде Кнопа, обогащенной микроэлементами [23]. Питательную смесь разливали в химические пробирки размером 14×120 мм и закрывали плотными ватными пробками.

Семена к посеву готовили путем яровизации в течение 5 сут при температуре 4–6°C и последующего односуточного проращивания при комнатной

температуре. Пробирки для предохранения от нагревания и попадания света на корни растений обертывали двумя слоями бумаги. Растения культивировали при температуре 18–20°C, освещенность круглосуточная в пределах 4 000–7 000 Лк.

При проведении наблюдений за растениями руководствовались общепринятыми методиками вегетационных и сравнительно-морфологических исследований [24]. Учет количества корневых волосков и их длину в корневых системах у растений экотипа Col-0 и исследуемых мутантных линий проводили в фазе второй пары настоящих листьев под микроскопом типа МБС-9 («Модуль Плюс», Украина). Объем выборки у расы Col-0 и мутантных линий, нарушающих сигнализацию светового сигнала, составлял по 30 растений. Математическую обработку результатов проводили по методам, описанным Б.А. Доспеховым [24] и Г.Ф. Лакиным [25].

Результаты исследования и обсуждение

У *Arabidopsis thaliana* кончик корня снаружи покрыт однослойной эпидермой (кожицей). Поверх кожицы корня из клеток эпидермы вырастают корневые волоски трубчатой формы. Они являются настоящими выростами внешних стенок поверхностных клеток корня, которые не ограничиваются от них перегородками. Корневые волоски поглощают из почвы воду с растворенными в ней минеральными веществами.

Волоски эпидермы появляются в поглощающей зоне в виде небольших выростов клеток кожицы корня. В процессе формирования волоска эпидермы внешняя стенка клетки трихобласта выпячивается и образует его кончик. По мере его роста растяжением происходит удлинение корневого волоска. Длина полностью закончившего рост выроста поверхностной клетки корня достигает 997,8 мкм.

У растений мутантных линий *rhd3-1*, *rhd4-1*, *rhd6-1*, *shv3-1*, *bst1-1*, *phyA*, *phyB*, *cpc-1*, *gl-2*, *rhl1-1*, *rhl2-1*, *rhl3-1*, *tig-1*, *wer-1*, *cow1-1* корни в значительной степени отличались от исходной расы Col-0 по ряду признаков: форме волосков эпидермы, их длине, числу и степени разветвления. Длина выростов клеток кожицы корня у растений данных мутантных линий колебалась в большом интервале (от 42,4 до 1 497,7 мкм) (табл. 2).

Короткие волоски эпидермы были характерны для растений линии *shv3-1*. Крупные корневые волоски имели растения мутантных линий *rhd6-1*, *cpc-1*, *rhl1-1*, *rhl2-1*, *rhl3-1*, *rhd3-1*, *rhd4-1*, *bst1-1* и *cow1-1*. Самые длинные волоски эпидермы наблюдались у мутантных линий *phyA* и *phyB*. Растения трех линий (*gl-2*, *tig-1* и *wer-1*) имели величину выростов поверхностных клеток корня на уровне дикого типа Col-0. Наибольшей длиной корневых волосков характеризовалась линия *phyA*, а наименьшей – линия *shv3-1*.

Количество волосков эпидермы у растений исследуемых мутантных линий также варьировало в широких пределах (от 1,1 до 100,3 шт./мм²). У мутант-

ных линий *gl-2*, *ttg-1*, *wer-1*, *phyA* и *phyB* на 1 мм² зоны всасывания приходилось большее число корневых волосков, чем у контроля (Col-0). Исключение составляли линии *rhd6-1*, *cpc-1*, *rhl1-1*, *rhl2-1*, *rhl3-1*, *shv3-1*, *rhd3-1*, *bst1-1* и *cow1-1*, у которых количество выростов клеток кожицы корня на 1 мм² поглощающей зоны было меньше по сравнению с диким типом Col-0. Максимальное число волосков эпидермы на 1 мм² зоны всасывания было характерно для мутантной линии *wer-1*, тогда как минимальное – для мутантной линии *cpc-1*.

Таблица 2

Средние значения биометрических параметров (длина, толщина и количество) корневых волосков у экотипа Col-0 и растений мутантных линий, нарушающих их формирование, в фазу второй пары настоящих листьев (на 10-й день после прорастания семян)

Название линии	Корневые волоски			
	Длина, мкм	Диаметр в основании, мкм	Диаметр в средней части, мкм	Количество, шт/мм ²
WT (Col-0)	997,8	21,3	9,8	51,4
<i>rhd6-1</i>	432,9	17,3	9,1	1,6
<i>cpc-1</i>	641,0	18,8	8,4	1,1
<i>rhl1-1</i>	559,6	19,6	8,8	1,8
<i>rhl2-1</i>	632,9	20,9	9,5	1,3
<i>rhl3-1</i>	499,2	17,2	7,8	1,1
<i>shv3-1</i>	42,4	21,7	10,2	41,1
<i>rhd3-1</i>	628,4	10,4	9,6	34,1
<i>rhd4-1</i>	747,3	21,8	6,4	40,8
<i>bst1-1</i>	600,6	21,7	10,0	36,6
<i>cow1-1</i>	738,4	22,5	15,8	34,4
<i>gl-2</i>	1000,3	21,8	9,9	80,4
<i>ttg-1</i>	1000,3	21,2	9,5	84,8
<i>wer-1</i>	1000,7	21,3	9,8	100,3
<i>phyA</i>	1497,7	21,5	9,8	91,5
<i>phyB</i>	1491,2	21,7	9,7	84,1
НСР ₀₅ , мкм	81,2	4,2	2,1	2,5

Диаметр корневых волосков у растений изучаемых мутантных линий изменялся в меньшей степени по сравнению с их длиной и количеством. Исследования показали, что только у трех линий (*rhd3-1*, *rhd4-1* и *cow1-1*) было обнаружено изменение параметров поперечника волосков эпидермы по сравнению с исходной расой Col-0.

Важно отметить, что мутантные линии *rhd3-1* и *rhd4-1* отличались от дикого типа Col-0 и формой выростов клеток кожицы корня. У растений линии *rhd3-1* на корнях образовывались волнистые волоски эпидермы, а у растений линии *rhd4-1* – выпуклые с перетяжками вдоль длины корневые волоски. Кроме того, обращает на себя внимание то, что для мутантных линий *bst1-1* и *cow1-1* были характерны разветвленные волоски эпидермы.

Таким образом, полученные результаты указывают на существование различий у мутантных линий *rhd3-1*, *rhd4-1*, *rhd6-1*, *shv3-1*, *bst1-1*, *phyA*, *phyB*, *cpc-1*, *gl-2*, *rhl1-1*, *rhl2-1*, *rhl3-1*, *ttg-1*, *wer-1* и *cow1-1* по длине, количеству, форме и степени ветвления корневых волосков. Это позволило разделить данные мутации по характеру влияния на строение волосков эпиблемы на две группы: мутации, подавляющие образование выростов клеток кожицы корня, и мутации, вызывающие формирование корневых волосков.

К первой группе можно отнести мутации, подавляющие развитие волосков эпиблемы. В этих случаях мутантные растения характеризовались уменьшенным по отношению к экотипу Col-О количеством и длиной выростов клеток кожицы корня. Такими мутациями являлись *rhd3-1*, *rhd4-1*, *rhd6-1*, *shv3-1*, *bst1-1*, *cpc-1*, *rhl1-1*, *rhl2-1*, *rhl3-1* и *cow1-1*.

Мутации *rhd3-1*, *rhd4-1*, *bst1-1* и *cow1-1* в генах *RHD3*, *RHD4*, *BST1* и *COW1* вызывали у растений нарушения компонентов внутриклеточных сигнальных путей; мутации *cpc-1* и *rhd6-1* соответствующих генов – в белках-регуляторах транскрипции, ответственных за экспрессию генов, контролирующих образование из клеток поверхностной ткани корня корневых волосков, тогда как мутации *rhl1-1*, *rhl2-1* и *rhl3-1* генов *RHL1*, *RHL2* и *RHL3* – в ДНК-топоизомеразах, регулирующих топологическое состояние ДНК. Это вызывало в корневой системе снижение формирования волосков эпиблемы.

Во вторую группу входили мутации, которые вызывали образование выростов клеток кожицы корня. К ним относились мутанты *Arabidopsis gl-2*, *ttg-1*, *wer-1*, *phyA* и *phyB*. В таких случаях у растений под влиянием мутации развивались большие, по сравнению с исходной расой Col-О, число или длина корневых волосков.

Мутации *phyA* и *phyB* вызывали у растений нарушения в фоторецепторах, воспринимающих и передающих световой сигнал к транскрипционным факторам, а мутации *gl-2*, *ttg-1* и *wer-1* в генах *GL2*, *TTG1* и *WER1* – в белках-регуляторах транскрипции, блокирующих транскрипцию генов, участвующих в процессе формирования корневых волосков. В результате в корневой системе повышалось образование волосков эпиблемы.

При изучении строения корневых волосков у растений мутантных линий, характеризующихся нарушением световых сигнальных путей, нами был сделан вывод о том, что свет наравне с регулированием многих процессов роста и развития растений контролирует параметры образования волосков эпиблемы. Эти результаты вполне согласуются с имеющимися литературными данными о том, что свет является внешним фактором, регулирующим рост и развитие растения [1–6]. В нормальных условиях прямое действие света на корни не проявляется, однако их формирование ослабевает при снижении освещенности надземных, фотосинтетически активных частей как однолетних полевых культур, так и многолетних травостоев [26].

Заключение

На основании вышеизложенного можно сделать следующие выводы:

У мутантных линий *rhd3-1*, *rhd4-1*, *rhd6-1*, *shv3-1*, *bst1-1*, *phyA*, *phyB*, *cpc-1*, *gl-2*, *rhl1-1*, *rhl2-1*, *rhl3-1*, *ttg-1*, *wer-1* и *cow1-1* корневые системы значительно отличались от исходной расы Col-О по количеству корневых волосков и их длине.

Мутации *rhd3-1*, *rhd4-1*, *rhd6-1*, *shv3-1*, *bst1-1*, *phyA*, *phyB*, *cpc-1*, *gl-2*, *rhl1-1*, *rhl2-1*, *rhl3-1*, *ttg-1*, *wer-1*, *cow1-1* генов *RHD3*, *RHD4*, *RHD6*, *SHV3*, *BST1*, *PHYA*, *PHYB*, *CPC1*, *GL2*, *RHL1*, *RHL2*, *RHL3*, *TTG1*, *WER1*, *COW1* по-разному отражались на количестве и длине волосков эпидлемы. Мутации *gl-2*, *ttg-1*, *wer-1*, *phyA* и *phyB* обуславливали стимуляцию образования выростов клеток кожицы корня, а мутации *rhd3-1*, *rhd4-1*, *rhd6-1*, *shv3-1*, *bst1-1*, *cpc-1*, *rhl1-1*, *rhl2-1*, *rhl3-1* и *cow1-1* подавляли формирование корневых волосков.

Свет наравне с регулированием многих процессов роста и развития растений контролирует параметры образования волосков эпидлемы.

Литература

1. Shin D.H., Cho M.H., Kim T.L. A small GTPase activator protein interacts with cytoplasmic phytochromes in regulating root development // J. Biol. Chem. 2010. Vol. 285(42). P. 32151–32159.
2. Toledo-Ortiz G., Kiryu Y., Kobayashi J., Oka Y. Subcellular sites of the signal transduction and degradation of phytochrome A // Plant Cell. Physiol. 2010. Vol. 51(10). P. 1648–1660.
3. Qin Y., Guo M., Li X. Stress responsive gene *CIPK14* is involved in phytochrome A-mediated far-red light inhibition of greening in *Arabidopsis* // Sci China Life Sci. 2010. Vol. 53(11). P. 1307–1314.
4. Robson F., Okamoto H., Patrick E. Jasmonate and phytochrome A signaling in *Arabidopsis* wound and shade responses are integrated through JAZ1 stability // Plant Cell. 2010. Vol. 22(4). P. 1143–1160.
5. Shen Y., Zhou Z., Feng S. et al. Phytochrome A mediates rapid red light-induced phosphorylation of *Arabidopsis* FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL1 in a low fluence response // Plant Cell. 2009. Vol. 21, № 2. P. 494–506.
6. Saijo Y., Zhu D., Li J. et al. *Arabidopsis* COP1/SPA1 complex and FHY1/FHY3 associate with distinct phosphorylated forms of phytochrome A in balancing light signaling // Mol Cell. 2008. Vol. 31, № 4. P. 607–613.
7. Wei Q., Zhou W., Hu G. et al. Heterotrimeric G-protein is involved in phytochrome A-mediated cell death of *Arabidopsis* hypocotyls // Cell Res. 2008. Vol. 18, № 2. P. 949–960.
8. Chen J., Stefano G., Brandizzi F., Zheng H. *Arabidopsis* RHD3 mediates the generation of the tubular ER network and is required for Golgi distribution and motility in plant cells // J. Cell. Sci. 2011. Vol. 124(13). P. 2241–2252.
9. Шемарова И.В. Роль протеинкиназных каскадов в передаче стрессовых сигналов в клетках низших эукариот // Цитология. 2006. Т. 48, № 2. С. 95–113.
10. Hayashi S., Ishii T., Matsunaga T. et al. The glycerophosphoryl diester phosphodiesterase-like proteins *SHV3* and its homologs play important roles in cell wall organization // Plant Cell. Physiol. 2008. Vol. 49, № 1. P. 1522–1535.

11. Thole J.M., Vermeer J.E., Zhang Y. Root hair defective 4 encodes a phosphatidylinositol-4-phosphate phosphatase required for proper root hair development in *Arabidopsis thaliana* // Plant Cell. 2008. Vol. 20(2). P. 381–395.
12. Медведев С.С., Шарова Е.И. Генетическая и эпигенетическая регуляция развития растительных организмов (обзор) // Journal of Siberian Federal University Biology. 2010. Vol. 2, № 3. P. 109–129.
13. Tominaga R., Iwata M., Okada K., Wada T. Functional analysis of the epidermal-specific MYB genes *CAPRICE* and *WEREWOLF* in *Arabidopsis* // Plant Cell. 2007. Vol. 19, № 1. P. 2264–2277.
14. Kang Y.H., Kirik V., Hulskamp M. et al. The MYB23 gene provides a positive feedback loop for cell fate specification in the *Arabidopsis* root epidermis // Plant Cell. 2009. Vol. 21, № 1. P. 1080–1094.
15. Seo E., Yu E., Ryu K.H. et al. *WEREWOLF*, a regulator of root hair pattern formation, controls flowering time through the regulation of FT mRNA stability // Plant Physiol. 2011. Vol. 156, № 2. P. 1867–1877.
16. Ohashi Y., Oka A., Rodrigues-Pousada R. Modulation of phospholipid signaling by *GLA-BRA2* in root-hair pattern formation // Science. 2003. Vol. 300(5624). P. 1427–1430.
17. Ariel F.D., Manavella P.A., Carlos A. et al. The true story of the HD-Zip family // Trends in Plant Science. 2007. Vol. 12, № 1. P. 419–426.
18. Heim M.A., Jakoby M., Werber M. et al. The basic helix-loop-helix transcription factor family in plants: a genome-wide study of protein structure and functional diversity // Molecular Biology and Evolution. 2003. Vol. 20, № 1. P. 735–747.
19. Serna L. bHLH protein know when to make a stoma // Trends in Plant Science. 2007. Vol. 12, № 3. P. 483–485.
20. Shaw P., Dolan L. Chromatin and *Arabidopsis* root development // Semin. Cell. Dev. Biol. 2008. Vol. 19, № 1. P. 580–585.
21. Kirik V., Schrader A., Uhrig J.F., Hulskamp M. MIDGET unravels functions of the *Arabidopsis* topoisomerase VI complex in DNA endoreduplication, chromatin condensation, and transcriptional silencing // Plant Cell. 2007. Vol. 19(10). P. 3100–3110.
22. Sugimoto-Shirasu K., Roberts G.R. *RHL1* is an essential component of the plant DNA topoisomerase VI complex and is required for ploidy-dependent cell growth. // Proc Natl Acad Sci U S A. 2005. Vol. 102(51). P. 18736–41.
23. Рубин Б.А., Чернавина И.А., Потапов Н.Г. Большой практикум по физиологии растений. М. : Высш. шк., 1978. 408 с.
24. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М. : Агропромиздат, 1985. 351 с.
25. Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие для биол. спец. вузов. М. : Высш. шк., 1990. 352 с.
26. Saijo Y., Zhu D., Li J., Rubio V. et al. *Arabidopsis* COP1/SPA1 complex and FHY1/FHY3 associate with distinct phosphorylated forms of phytochrome A in balancing light signaling // Mol. Cell. 2008. Vol. 31, № 4. P. 607–613.

Поступила в редакцию 11.05.2013 г.

Sergey G. Hablak

Lugansk National Agrarian University, Lugansk, Ukraine

THE EFFECT OF MUTATIONS IN GENES PERCEPTION AND TRANSMISSION FLARE ON STRUCTURE OF ROOT HAIRS OF *Arabidopsis thaliana* (L.) HEYNH.

An important environmental factor that regulates most of the processes of the growth and development of the plants *A. thaliana* is light. At the same time, the role of light during the formation of roots in the root hairs of plants are still not fully determined. To date, molecular genetic and physiological studies of mutant plants of *A. thaliana* allowed isolation and sequencing of a number of genes involved in the perception and transmission of the light signal. These include genes *RHD3*, *RHD4*, *RHD6*, *SHV3*, *BST1*, *PHYA*, *PHYB*, *SRS1*, *GL2*, *RHL1*, *RHL2*, *RHL3*, *TTG1*, *WER1* and *COW1*. The aim of this work was to study the effect of mutant alleles *rh3-1*, *rh4-1*, *rh6-1*, *shv3-1*, *bst1-1*, *phyA*, *phyB*, *cpc-1*, *gl-2*, *rhl1-1*, *rhl2-1*, *rhl3-1*, *ttg-1*, *wer-1*, *cow1-1* gene *RHD3*, *RHD4*, *RHD6*, *SHV3*, *BST1*, *PHYA*, *PHYB*, *SRS1*, *GL2*, *RHL1*, *RHL2*, *RHL3*, *TTG1*, *WER1*, *COW1* on the structure of root hairs. Plants were grown in aseptic test-tube culture on agar medium Knop, rich in trace elements. When conducting observations of the plants, conventional techniques of vegetation and comparative morphological studies were taken into consideration. The studies found that mutations in the genes of the perception and transmission of the light signal caused changing the morphology of the roots of the hair epiblemy. In plants of all the analyzed mutant lines, roots are very different from the original race Col-0 according to a number of different features: the form of root hairs, their length, the number and degree of branching. The length and number of hairs in plant epiblemy of these mutant strains vary widely. The diameter of the root hairs of plants of the studied mutant lines change less than their length and quantity. Three lines (*rh3-1*, *rh4-1* and *cow1-1*) revealed a change in the parameters of the diameter of the hair epiblemy. Mutant lines *rh3-1* and *rh4-1* differ from wild-type Col-0 cells form root skin outgrowths. The plants of line *rh3-1* form wavy hair epiblemy on the roots, and the plants of line *rh4-1* – bulging with constrictions along the length of root hairs. Mutant strains *bst1-1* and *cow1-1* are characterized by branched hairs epiblemy. It is shown that the light controls the parameters of the formation of root hairs together with the regulation of many processes of plant growth and development.

Key words: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.; root hairs; light; gene; mutation; mutant line.

Received May 11, 2013