

УДК 575:581.144.2:581.133.8:582.683.2

СТРОЕНИЕ КОРНЕВЫХ ВОЛОСКОВ У РАСТЕНИЙ МУТАНТНЫХ ЛИНИЙ *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.

© 2013 г. С. Г. Хаблак, Я. А. Абдуллаева

Луганский национальный аграрный университет

(Луганск, Украина)

Представлены результаты изучения особенностей строения корневых волосков у растений мутантных линий *A. Thaliana* с нарушенным их формированием. В соответствии с характером влияния на строение волосков эпиблемы, гены мутантных линий, принимающие участие в их развитии, разделены на две большие группы: гены, вызывающие формирование выростов клеток кожицы корня и гены, подавляющие образование корневых волосков. К первой группе относятся гены *RHD6, AXR2, AXR3, KEU, CPC, RHL1, RHL2, RHL3, TRN1, TRN2, SHV1, SHV2, SHV3, RHD2, TRH1, KIK, TIP1, AUX1, AXR1, AXR2, ETR1, LRX1, EIN2, RHD1, RHD3, RHD4, BST1, COW1, CEN1, CEN2, CEN3, SCN1* и *SAR1*. Во вторую группу входят гены *GL2, TTG, WER, ERH1, ERH2 (POM1), ERH3, CTR1, ETO1, PHYA, PHYB* и *PFN1*.

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

Основой любого роста растений является рост клеток. Важную роль в стимуляции роста клеток играют ауксины. Однако механизмы посредством которого эти гормоны стимулируют растяжение клеток изучены недостаточно.

В 20-40 годы прошлого века немецкие ученые С. Штруггер и У. Ругге на основании опытов с отрезками проростков подсолнечника высказали идею о влиянии ростовых веществ на кислотно-щелочные градиенты в тканях растений. Позднее американские ученые А. Хагер, Г. Менцель и А. Краусс, исследуя эффект "кислого роста" у проростков подсолнечника и отрезков колеоптилей овса, разработали теорию так называемого «кислого роста» (Rayle, Cleland, 1992).

Суть этой теории заключается в том, что в плазмалемме ауксины, индуцируют работу H^+ помпы и секрецию ионов водорода в клеточную стенку, вследствие чего матрикс клеточных стенок закисляется. Снижение величины рН в апопласте усиливает активность гидролитических ферментов, «разрыхляющих» клеточные стенки, что является необходимым услови-

ем для роста клеток растяжением (Luthen et al., 1990).

Тем не менее, в 80-90 годах прошлого столетия было установлено, что существование ауксин-зависимой активации H^+ -помпы и роста клеток растяжением наблюдается не всегда и поэтому сейчас теория «кислого роста» ставится под сомнение (Kutschera, Schopfer, 1985). В этой связи исследования зависимости между процессами роста и выделения протонов клетками растений продолжают.

Корневые волоски у растений являются удобным объектом для изучения механизма ауксин-регулируемой элонгации клеток. В последние годы большие успехи были достигнуты в получении мутантных растений у *A. thaliana*, с нарушенным образованием корневых волосков. В то же время генетический контроль развития волосков эпиблемы у арабидопсиса остается практически не исследованным. Очень мало известно о молекулярно-генетических механизмах, регулирующих морфогенез выростов клеток кожицы корня.

Целью настоящей работы было изучение особенностей строения корневых волосков у растений мутантных линий *A. Thaliana* с измененным их развитием.

МЕТОДИКА

Материалом для исследований служили растения *A. thaliana* экотипа (расы) Columbia (Col-O) и мутантных линий с нарушенным развитием корневых волосков. Семена линий были получены из Ноттингемского центра образцов арабидопсиса (Nottingham Arabidopsis Stock Centre, UK).

Растения выращивали в асептической пробирочной культуре на агаризованной питательной среде Кнопа, обогащенной микроэлементами (Чернавина и др., 1978). Питательную смесь разливали в химические пробирки размером 14x120 мм и закрывали их плотными ватными пробками.

Семена к посеву готовили путем яровизации в течение 5 суток при температуре 4-6°C и последующего односуточного проращивания при комнатной температуре. Пробирки для предохранения от нагревания и попадания света на корни растений обвертывали двумя слоями бумаги. Растения культивировали при температуре 18-20°C, освещенность круглосуточная в пределах 4000–7000 лк.

При проведении наблюдений за растениями руководствовались общепринятыми методиками вегетационных и сравнительно-морфологических исследований (Доспехов, 1985). Учет количества корневых волосков, их длину и толщину в корневых системах у растений экотипа Col-O и исследуемых мутантных линий проводили в фазе второй пары настоящих листьев под микроскопом типа МБС-9. Объем выборки составлял по 30 растений. Математическую обработку результатов проводили по методам, описанным Б.А. Доспеховым (1985).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ строения выростов клеток эпibleмы кожицы корня у растений мутантных линий *rhd1-1*, *rhd2-1*, *rhd3-1*, *rhd4-1*, *rhd6-1*, *axr-1*, *axr2-1/iaa7*, *axr3-1/iaa17*, *keu-1*, *etr1-1*, *eto1-1*, *trh1-1*, *tip1-1*, *kjk3-1*, *shv1-1*, *shv2-1*, *shv3-1*, *bst1-1*, *cow1-1*, *cen1-1*, *cen2-1*, *cen3-1*, *scn1-1*, *aux1-7*, *lrx-1*, *phyA*, *phyB*, *sar-1*, *cpc-1*, *erh1-1*, *gl-2*, *rhl1-1*, *ttg-1*, *wer-1*, *ctr1-2*, *ein2-1*, *pfn1-1*, *lrx-1*, *trn1-1* и *trn2-1* показал, что у них корневые волоски очень разнообразны в очертании и отличаются между собой по длине, количеству, форме и степени ветвления (табл. 1).

Величина волосков эпibleмы у растений исследуемых мутантных линий колеблется в

широких пределах (от 10,8 до 1497,7 мкм). Обычно у исходной расы Col-O длина полностью закончившего рост корневого волоска в среднем составляет около 998 мкм. У растений мутантных линий *rhd6-1*, *axr2-1/iaa7*, *axr3-1/iaa17*, *keu-1*, *cpc-1*, *rhl1-1*, *trn1-1* и *trn2-1* волоски эпibleмы практически полностью отсутствуют. У них функцию всасывания воды, растворенных минеральных солей и передачи их тканям коровой паренхимы выполняют непосредственно сами клетки кожицы корня.

Ряд мутантных линий имеет едва заметные выросты поверхностных клеток корня – до 15,1 мкм длиной, например растения линий *shv1-1*, *shv2-1*, *rhd2-1* и *trh1-1*. Короткие корневые волоски имеют мутантные линии *axr-1* (110,7 мкм), *etr1-1* (116,3 мкм), *ein2-1* (102,3 мкм), *aux1-7* (119,7 мкм), *kjk3-1* (34,7 мкм) и *shv3-1* (42,4 мкм). Такие выросты клеток эпibleмы корня называют сосочками.

Самые длинные корневые волоски (до 1497,7 мкм) отмечены у растений линий *ctr1-1*, *eto1-1*, *phyA*, *phyB* и *pfn1-1*. Весьма крупными, но меньшими чем у дикого типа Col-O, волосками эпibleмы характеризуются растения мутантных линий *rhd1-1* (701,6 мкм), *rhd3-1* (628,4 мкм), *rhd4-1* (747,3 мкм), *bst1-1* (600,6 мкм), *cow1-1* (738,4 мкм), *cen1-1* (648,4 мкм), *cen2-1* (578,4 мкм), *cen3-1* (658,9 мкм), *scn1-1* (701,3 мкм), *sar-1* (677,3 мкм), *lrx-1* (730,0 мкм), *tip1-1* (507,3 мкм), *rhd6-1* (432,9 мкм), *axr2-1/iaa7* (553,2 мкм), *axr3-1/iaa17* (414,1 мкм), *keu-1* (651,7 мкм), *cpc-1* (641,0 мкм), *rhl1-1* (559,6 мкм), *trn1-1* (403,7 мкм) и *trn2-1* (407,1 мкм). Одинаковую длину с диким типом Col-O выростов клеток кожицы корня имеют растения линий *gl-2*, *ttg-1*, *wer-1* и *erh1-1*.

У исходной расы Col-O не все клетки эпibleмы поглощающей зоны корня формируют корневые волоски. Исследования показали, что на 1 мм² поглощающей зоны у дикого типа Col-O приходится 51,4 корневых волоска. Ряд растений мутантных линий по сравнению с исходной расой Col-O имеет большее количество выростов клеток кожицы корня. У этих растений практически каждая клетка эпibleмы зоны всасывания корня образует корневой волосок. Такими мутантными линиями являются *gl-2*, *ttg-1*, *wer-1*, *erh1-1*, *ctr1-1*, *eto1-1*, *phyA*, *phyB* и *pfn1-1*. Однако, целая группа растений линий либо вовсе практически не формирует волоски эпibleмы в этой зоне, либо их образует, но в меньшем количестве, чем у контроля (Col-O). Это мутантные линии *rhd1-1*, *rhd2-1*, *rhd3-1*,

СТРОЕНИЕ КОРНЕВЫХ ВОЛОСКОВ

Таблица 1. Средние значения биометрических параметров (длины, толщины и количества) корневых волосков у экотипа Col-0 и мутантных линий с нарушенным их формированием в фазе второй пары настоящих листьев (на 10 день после прорастания семян)

Линия	Корневые волоски			
	длина, мкм	диаметр в основании, мкм	диаметр в средней части, мкм	количество, шт/1мм 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>axr2-1/iaa7</i>	553,2	19,2	9,8	1,5
<i>axr3-1/iaa17</i>	414,1	16,8	8,8	1,1
<i>keu-1</i>	651,7	21,5	16,3	1,9
<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>trn1-1</i>	403,7	17,2	6,9	1,7
<i>trn2-1</i>	407,1	17,3	7,8	1,2
<i>kjk3-1</i>	34,7	21,6	9,8	30,6
<i>shv1-1</i>	10,8	21,9	10,4	34,4
<i>shv2-1</i>	15,1	21,3	9,8	38,2
<i>shv3-1</i>	42,4	21,7	10,2	41,1
<i>rhd2-1</i>	11,0	21,9	9,0	38,3
<i>trh1-1</i>	13,0	21,4	10,0	30,7
<i>axr-1</i>	110,7	21,6	10,1	42,7
<i>etr1-1</i>	116,3	21,8	10,1	41,3
<i>ein2-1</i>	102,3	21,2	9,8	42,0
<i>aux1-7</i>	119,7	21,5	10,5	40,1
<i>rhd1-1</i>	701,6	40,6	10,2	35,3
<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>cen1-1</i>	648,4	21,8	15,1	35,3
<i>cen2-1</i>	578,4	21,9	15,4	40,3
<i>cen3-1</i>	658,9	21,9	15,2	41,4
<i>scn1-1</i>	701,3	21,8	15,4	41,3
<i>sar-1</i>	677,3	21,6	9,6	35,3
<i>lrx-1</i>	730,0	21,6	14,8	42,0
<i>tip1-1</i>	507,3	25,6	20,4	37,6
<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>erh1-1</i>	999,0	21,5	9,6	75,7
<i>ctr1-2</i>	1479,2	21,1	9,2	90,2
<i>eto1-1</i>	1458,8	21,3	9,4	83,8
<i>phyA</i>	1497,7	21,5	9,8	91,5
<i>phyB</i>	1491,2	21,7	9,7	84,1
<i>pfn1-1</i>	1409,1	21,3	9,6	73,4
НСР _{0,05} , мкм	82,37	3,32	1,68	1,71

rhd4-1, *rhd6-1*, *axr-1*, *axr2-1/iaa7*, *axr3-1/iaa17*, *keu-1*, *etr1-1*, *ein2-1*, *trh1-1*, *tip1-1*, *kjk3-1*, *shv1-1*, *shv2-1*, *shv3-1*, *bst1-1*, *cow1-1*, *cen1-1*, *cen2-1*, *cen3-1*, *scn1-1*, *aux1-7*, *lrx-1*, *sar-1*, *cpc-1*, *rhl1-1*, *ein2-1* и *lrx-1*.

Следует подчеркнуть, что наибольшее количество корневых волосков на 1 мм² зоны всасывания выявлено у мутантной линии *wer* (100,3 шт/1мм²), а наименьшее – у мутантных линий *axr3-1/iaa17* и *cpc-1* (1,1 шт/1мм²).

Диаметр выростов клеток кожицы корня у растений исследуемых линий варьирует в меньшей степени, чем их длина. У экотипа Col-0 поперечник отдельно взятого корневого волоска в средней его части равен около 9,8 мкм. У мутантных линий волоски эпидермы имеют диаметр в средней их части 6,4-20,4 мкм. Самый маленький диаметр корневых волосков характерен для растений мутантной линии *rhd4-1* (6,4 мкм). Весьма крупным (большим чем у ис-

Таблица 2. Гены, участвующие в образовании корневых волосков

Локус	Продукт гена	Локус	Продукт гена	Локус	Продукт гена
<i>Гены, вызывающие развитие корневых волосков</i>					
<i>AXR2</i>	транскрипционный фактор AXR2	<i>SHV1</i>	неизвестный	<i>RHD6</i>	транскрипционный фактор RHD6
<i>AXR3</i>	транскрипционный фактор AXR3	<i>SHV2</i>	белок лектин	<i>SAR1</i>	белок синаптобrevин
<i>CPC</i>	транскрипционный фактор CPC	<i>SHV3</i>	фермент киназа	<i>RHD4</i>	минорный фосфолипид внутреннего слоя мембран
<i>BST1</i>	минорный фосфолипид внутреннего слоя мембран	<i>SCN1</i>	неизвестный	<i>EIN2</i>	ядерный мембранный белок EIN2
<i>COW1</i>	минорный фосфолипид внутреннего слоя мембран	<i>TRH1</i>	белок-переносчик ионов калия и натрия	<i>RHD3</i>	α -субъединица гетеротримерных ГТФ-связывающих белков (G-белки)
<i>CEN1</i>	неизвестный	<i>TIP1</i>	фермент S-ацилтрансфераза	<i>ETR1</i>	мембранный рецептор гистидинкиназа ETR1
<i>CEN2</i>	неизвестный	<i>RHL1</i>	ДНК топоизомераза типа II	<i>RHD2</i>	ферментный комплекс NADPH-оксидаза
<i>SAR1</i>	белок синаптобrevин	<i>RHL2</i>	ДНК топоизомераза типа II	<i>AXR1</i>	убиквитин-активирующий фермент E ₁
<i>KEU1</i>	белок <i>KEU1</i> , регулирующий транспорт везикул	<i>LRX1</i>	белок экстенсин	<i>RHD1</i>	фермент UDP-D-глюкоза-4-эпимераза
<i>KJK</i>	фермент целлюлозо-синтаза AtCSLD3	<i>TRN1</i>	белок семейства тетраспанинов	<i>AUX1</i>	белок-переносчик ауксина
<i>Гены, подавляющие формирование волосков эпиблемы</i>					
<i>GL2</i>	транскрипционный фактор GL2	<i>ERH3</i>	белок катанин р60	<i>TTG1</i>	транскрипционный фактор TTG1
<i>CTR1</i>	белок CTR1, блокирующий этиленовый сигнал	<i>WER</i>	транскрипционный фактор WER1	<i>ETO1</i>	белок ETO1, ингибирующий активность фермента биосинтеза этилена
<i>ERH1</i>	инозитолфосфат церамид синтаза	<i>PHYA</i>	фоторецептор (фитохром) PHYA	<i>PHYB</i>	фоторецептор (фитохром) PHYB

Примечание: информация о генах и их функциях взята с сервера (Information Hyperlinked over Proteins или ИНОР), предоставляющего генетическую информацию из базы данных PubMed (<http://www.ihop-net.org>).

ходной расы Col-O) поперечником волосков эпиблемы характеризуются растения линий *cow1-1* (15,8 мкм), *cen1-1* (15,1 мкм), *cen2-1* (15,4 мкм), *cen3-1* (15,2 мкм), *keu-1* (16,3 мкм), *lrx-1* (14,8 мкм) и *scn1-1* (15,4 мкм). Самый большой диаметр выростов клеток поверхностной ткани корня отмечен у линии *tip1-1* (20,4 мкм). Обращает на себя внимание также то, что у мутантных линий *rhd1-1* и *tip1-1* по сравнению с исходной расой Col-O корневые волоски резко расширены в основании.

Форма волосков эпиблемы у данных мутантных линий также крайне разнообразна и отличается друг от друга по общему очертанию, форме основания и верхушки. Как прави-

ло, у дикого типа Col-O из внешних стенок клеток трихобласт образуются длинные корневые волоски трубчатой (цилиндрической) формы. У изучаемых растений линий различили семь форм выростов клеток кожицы корня: цилиндрическую (*eto1-1*, *ctr1-1*, *bst1-1*, *cow1-1*, *tip1-1*, *lrx1-1*, *phyA*, *phyB*, *pfn1-1*, *gl-2*, *ttg-1*, *wer-1*, *erh1-1*, *rhd6-1*, *axr2-1/iaa7*, *axr3-1/iaa17*, *keu-1*, *cpc-1*, *rhl1-1*, *trn1-1* и *trn2-1*), волнистую (*rhd3-1*), крючкообразную (*cen1-1*, *cen2-1*, *cen3-1*, *scn1-1*), выпуклую с перетяжками вдоль длины (*rhd4-1*), утолщенную в основании (бутыльчатую) (*rhd1-1*), расширенную в верхней части (головчатую) (*sar-1*) и в виде сосочков (*kjk3-1*, *shv1-1*, *shv2-1*, *shv3-1*, *rhd2-1*, *trh1-1*, *axr-1*, *etr1-1*, *ein2-1* и *aux1-7*).

СТРОЕНИЕ КОРНЕВЫХ ВОЛОСКОВ

Менее разнообразна у рассматриваемых мутантных линий степень ветвления корневых волосков. Можно выделить линии с простыми и сложными (разветвленными) волосками эпibleмы. Простые выросты клеток кожицы корня имеют мутантные линии *kjk3-1*, *shv1-1*, *shv2-1*, *shv3-1*, *rhd2-1*, *trh1-1*, *rhd1-1*, *axr-1*, *etr1-1*, *eto1-1*, *aux1-7*, *phyA*, *phyB*, *sar-1*, *erh1-1*, *gl-2*, *ctr1-2*, *ein2-1*, *pfn1-1*, *ttg-1*, *wer-1*, *rhd3-1*, *rhd4-1*, *rhd6-1*, *axr2-1/iaa7*, *axr3-1/iaa17*, *keu-1*, *cpc-1*, *rhl1-1*, *trn1-1* и *trn2-1*. Для них характерны не ветвистые корневые волоски. Сложные волоски эпibleмы образуют линии *bst1-1*, *tip1-1*, *cow1-1*, *cen1-1*, *cen2-1*, *cen3-1*, *scn1-1* и *lrx-1*. В отличие от простых, сложные выросты клеток кожицы корня характеризуются разветвленными корневыми волосками.

Таким образом, данные наших исследований свидетельствуют о существовании различий у линий с мутациями, затрагивающими выросты поверхностных клеток корня, по ряду таких признаков: степени разветвления корневых волосков, их длине, количеству и форме. В этой связи в зависимости от особенностей влияния этих мутаций на строение волосков эпibleмы гены, принимающие участие в их развитии, можно разделить на две большие группы (табл. 2).

В первую группу входят гены, вызывающие формирование корневых волосков. К ним относятся гены *RHD6*, *AXR2*, *AXR3*, *KEU*, *CPC*, *RHL1*, *TRN1*, *TRN2*, *SHV1*, *SHV2*, *SHV3*, *RHD2*, *TRH1*, *KIK*, *TIP1*, *AUX1*, *AXR1*, *AXR2*, *ETR1*, *LRX1*, *EIN2*, *RHD1*, *RHD3*, *RHD4*, *BST1*, *COW1*, *CEN1*, *CEN2*, *CEN3*, *SCN1* и *SAR1*. Ко второй группе относятся гены, подавляющие образование выростов клеток эпibleмы. Такими генами являются *GL2*, *TTG*, *WER*, *ERH1*, *CTR1*, *ETO1*, *PHYA*, *PHYB* и *PFN1*.

В соответствии с характером выполняемых функций данных генов их на молекулярном уровне можно условно поделить на четыре группы. К первой группе относятся гены, участвующие в метаболизме и транспорте гормона. Это гены *AUX1* и *ETO1* (Belin, 2009; Christians et al., 2009). Во вторую группу входят гены, контролирующие восприятие и передачу гормонального сигнала. К данной группе относятся гены *AXR1*, *ETR1*, *EIN2*, *CTR1*, *PHYA*, *PHYB*, *RHD3*, *BST1*, *SHV3*, *RHD4* и *COW1* (Pozo et al., 1998; Parker et al., 2000; Wang et al., 2002; Scharein et al., 2008; Shen et al., 2009).

К третьей группе относятся гены первичного ответа на гормон. Такими генами являют-

ся *WER1*, *TTG1*, *GL2*, *CPC1*, *RHD6*, *AXR2* и *AXR3* (Rerie et al., 1994; Heim et al., 2003; Tominaga et al., 2007; Belin et al., 2009). Эти гены кодируют транскрипционные факторы, которые запускают или подавляют процесс развития коревого волоска. Они контролируют активность большого числа других генов, участвующих в образовании волосков эпibleмы. Экспрессия данных генов регулируется различными внешними и внутренними сигналами. Это определяет смену этапов морфогенеза выростов клеток кожицы корня.

В четвертую группу объединены гены вторичного ответа на гормон. К ним относятся гены *RHL1*, *TRN1*, *TRN2*, *KEU1*, *SAR1*, *KJK1*, *RHD1*, *RHD2*, *SHV1*, *SHV2*, *LRX1*, *TRH1*, *ERH1*, *PFN1* и *TIP1* (Waizenegger et al., 2000; McKinney et al., 2001; Rigas et al., 2001; Stoppin-Mellet, 2002; Torres et al., 2002; Sugimoto-Shirasu, 2005). Данные гены вызывают биосинтез гидролитических ферментов, обуславливающих разрыхление клеточной стенки, регулируют цитоплазматический синтез микрофибрилл целлюлозы и компонентов матрикса, перенос этого материала через плазмалемму и включение его в клеточную оболочку.

В общем, вышеизложенные результаты исследований, несомненно, свидетельствуют о существовании гормон-регулируемой комплексной эндогенной программы образования волосков эпibleмы у растений *A. thaliana*. Однако, по-видимому, первичное действие ауксинов обусловлено не подкислением клеточной стенки, а активацией рецепторов в плазмалемме эпibleмных клеток, что приводит к изменению генной активности и синтезу гидролитических ферментов, вызывающих разрыхление оболочки клетки.

ЛИТЕРАТУРА

- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
- Чернавина И.А., Потанов Н.Г., Косулина Л.Г., Кренделева Т.Е. Большой практикум по физиологии растений / Под ред. Б.А. Рубина. – М.: Высш. шк., 1978. – 408 с.
- Belin C., Megies C., Hauserova E., Lopez-Molina L. Abscisic acid represses growth of the *Arabidopsis* embryonic axis after germination by enhancing auxin signaling // *Plant Cell*. – 2009. – V. 21, № 1. – P. 2253-2268.
- Christians M.J., Gingerich D.J., Hansen M., Binder B.M., Kieber J.J., Vierstra R.D. The BTB ubiquitin ligases *ETO1*, *EOL1* and *EOL2* act collectively

- to regulate ethylene biosynthesis in *Arabidopsis* by controlling type-2 ACC synthase levels // *Plant J.* – 2009. – V. 57, № 2. – P. 332-345.
- Heim M.A., Jakoby M., Werber M., Martin C., Weisshaar B., Bailey P.C. 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. – V. 20, № 1. – P. 735-747.
- Information Hyperlinked over Proteins* [Electronic resource]. – Access mode: <http://www.ihop-net.org>.
- Kutschera U., Schopfer P. Evidence against the acid-growth theory of auxin action // *Planta.* – 1985. – V. 163, № 4. – P. 483-493.
- Luthen H., Bigdon M., Bottger M. Reexamination of the Acid Growth Theory of Auxin Action // *Plant Physiol.* – 1990. – V. 93, № 1. – P. 931-939.
- McKinney E.C., Kandasamy M.K., Meagher R.B. Small changes in the regulation of one *Arabidopsis* profilin isovariant, PRF1, alter seedling development // *Plant Cell.* – 2001. – V. 13, № 2 – P. 1179-1191.
- Parker J.S., Cavell A.C., Dolan L., Roberts K., Grierson C.S. Genetic interactions during root hair morphogenesis in *Arabidopsis* // *Plant Cell.* – 2000. – V. 12, № 2. – P. 1961-1974.
- Pozo J.C., Timpte C., Tan S., Callis J., Estelle M. The ubiquitin-related protein RUB1 and auxin response in *Arabidopsis* // *Science.* – 1998. – V. 280, № 1. – P. 1760-1763.
- Rayle D.L., Cleland R.E. The Acid Growth Theory of auxin-induced cell elongation is alive and well // *Plant Physiol.* – 1992. – V. 99, № 1. – P. 1271-1274.
- Rerie W.G., Feldmann K.A., Marks M.D. The *GLABRA2* gene encodes a homeo domain protein required for normal trichome development in *Arabidopsis* // *Genes Dev.* – 1994. – V. 8, № 1. – P. 1388-1399.
- Rigas S., Debrosses G., Haralampidis K., Vicente-Agullo F., Feldmann K. A., Grabov A., Dolan L., Hatzopoulos P. *TRH1* encodes a potassium transporter required for tip growth in *Arabidopsis* root hairs // *Plant Cell.* – 2001. – V. 13, № 1. – P. 139-151.
- Scharein B., Voet-van-Vormizeele J., Harter K., Groth G. Ethylene signaling: identification of a putative ETR1-AHP1 phosphorelay complex by fluorescence spectroscopy // *Anal Biochem.* – 2008. – V. 377, № 1. – P. 72-76.
- Shen Y., Zhou Z., Feng S., Li J., Tan-Wilson A., Qu L.J., Wang H., Deng X.W. Phytochrome A mediates rapid red light-induced phosphorylation of *Arabidopsis* FAR-RED *ELONGATED HYPOCOTYLI* in a low fluence response // *Plant Cell.* – 2009. – V. 21, № 2. – P. 494-506.
- Stoppin-Mellet V., Gaillard J., Vantard M. Functional evidence for in vitro microtubule severing by the plant katanin homologue // *Biochem J.* – 2002. – V. 365, № 2. – P. 337-342.
- Sugimoto-Shirasu K., Roberts G.R., Stacey N.J., McCann M.C., Maxwell A., Roberts K. *RHL1* is an essential component of the plant DNA topoisomerase VI complex and is required for ploidy-dependent cell growth // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2005. – V. 102, № 2. – P. 18736-18741.
- Tominaga R., Iwata M., Okada K., Wada T. Functional analysis of the epidermal-specific MYB genes *CAPRICE* and *WEREWOLF* in *Arabidopsis* // *Plant Cell.* – 2007. – V. 19, № 1. – P. 2264-2277.
- Torres M.A., Dangl J.L., Jones J.D.G. *Arabidopsis* gp91phox homologues *AtRBOHD* and *AtRBOHF* are required for accumulation of reactive oxygen intermediates in the plant defense response // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2002. – V. 99. – P. 517-522.
- Waizenegger I., Lukowitz W., Assaad F., Schwarz H., Jurgens G., Mayer U. The *Arabidopsis* *KNOLLE* and *KEULE* genes interact to promote vesicle fusion during cytokinesis // *Curr Biol.* – 2000. – V. 10, № 2. – P. 1371-1374.
- Wang H., Lee M.M., Schiefelbein J. W. Regulation of the cell expansion gene *RHD3* during *Arabidopsis* development // *Plant Physiol.* – 2002. – V. 129, № 2. – P. 638-649.

Поступила в редакцию
15.10.2012 г.

СТРОЕНИЕ КОРНЕВЫХ ВОЛОСКОВ

STRUCTURE OF ROOT HAIR IN PLANTS MUTANT LINES *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.

S. G. Hablak, J. A. Abdullaeva

*Lugansk National Agrarian University
(Lugansk, Ukraine)*

The results of the study of the structural features of the root hairs of plants mutant lines of *A. thaliana*, breaking their formation. In accordance with the nature of the effect of these mutant lines to the structure of the hair epiblemy genes take part in their development, are divided into two groups: genes that cause the formation of outgrowths of skin cells of the root and the genes that suppress the formation of root hairs. The first group includes genes *RHD6, AXR2, AXR3, KEU, CPC, RHL1, RHL2, RHL3, TRN1, TRN2, SHV1, SHV2, SHV3, RHD2, TRH1, KIK, TIP1, AUX1, AXR1, AXR2, ETR1, LRX1, EIN2, RHD1, RHD3, RHD4, BST1, COW1, CEN1, CEN2, CEN3, SCN1* and *SAR1*. The second group includes genes *GL2, TTG, WER, ERH1, ERH2 (POM1), ERH3, CTR1, ETO1, PHYA, PHYB* and *PFN1*.

Key words: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., root hair, gene, mutant line

БУДОВА КОРЕНЕВИХ ВОЛОСКІВ У РОСЛИН МУТАНТНИХ ЛІНІЙ *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.

С. Г. Хаблак, Я. А. Абдуллаєва

*Луганський національний аграрний університет
(Луганськ, Україна)*

Представлені результати вивчення особливостей будови кореневих волосків у рослин мутантних ліній *A. thaliana* з порушеним їх формуванням. У відповідності з характером впливу на будову волосків епіблеми, гени мутантних ліній, що беруть участь у їх розвитку, розділені на дві великі групи: гени, що викликають формування виростів клітин шкірки кореня і гени, що пригнічують утворення кореневих волосків. До першої групи відносяться гени *RHD6, AXR2, AXR3, KEU, CPC, RHL1, RHL2, RHL3, TRN1, TRN2, SHV1, SHV2, SHV3, RHD2, TRH1, KIK, TIP1, AUX1, AXR1, AXR2, ETR1, LRX1, EIN2, RHD1, RHD3, RHD4, BST1, COW1, CEN1, CEN2, CEN3, SCN1* і *SAR1*. У другу групу входять гени *GL2, TTG, WER, ERH1, ERH2 (POM1), ERH3, CTR1, ETO1, PHYA, PHYB* і *PFN1*.

Ключові слова: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., кореневий волосок, ген, мутантна лінія