

ОБРАЗОВАНИЕ РАЗВЕТВЛЕННЫХ КОРНЕВЫХ ВОЛОСКОВ У *ARABIDOPSIS THALIANA* ПРИ ПРОГРЕССИРУЮЩЕЙ ЗАСУХЕ

Ю. БОБРОВНИЦКИЙ

Институт ботаники НАН Украины, Киев

E-mail: cellbiol@ukr.net

Представлены данные относительно образования разветвленных корневых волосков в проростках *A. thaliana* при прогрессирующем водном дефиците. Процент разветвленных волосков в условиях водного стресса был высоким и составлял 8,27 %. В противоположность этому такая форма корневых волосков практически отсутствовала в контроле (0,27 %). Более всего разветвленных волосков образовывалось в начале действия стресса. Разветвленные волоски являются довольно однородными структурами с морфологической точки зрения. Для решения вопроса, как растут разветвленные волоски, изучали структуру актинового цитоскелета, которая отличалась у собственно волоска и в ответвлении, а это является указанием на то, что волосок прекращает рост в тот момент, когда возникает ответвление. В настоящей работе изучено образование разветвленных волосков у гормональных мутантов арабидопсиса и показана роль ауксина в процессе ветвления.

Ключевые слова: *Arabidopsis thaliana*, прогрессирующий водный стресс, разветвленные корневые волоски, актиновый цитоскелет, ауксин.

Введение. На рост растений значительной мерой влияют абиотические стрессы, такие как засуха, высокая соленость почвы и низкая температура. Эти стрессы вызывают разнообразные биохимические и физиологические реакции растений, направленные на приобретение устойчивости. Среди абиотических стрессов засуха или водный дефицит являются наиболее важными лимитирующими факторами роста и урожайности растений [1, 2].

Методы, используемые для поддержания роста растений и имитации стрессов, являются важным фактором, вызывающим несоответствия между разными экспериментами. Для того чтобы правильно понимать реакцию на засуху, экспериментальные условия должны имитировать развитие стресса в поле. Тем не менее эксперименты, описанные во многих публикациях, основываются на слишком интен-

сивных стрессовых воздействиях, с которыми растения редко сталкиваются в полевых условиях [1, 2]. К примеру, методы создания краткосрочной засухи могут создавать изменения экспрессии шоковых генов, не имеющих отношения к адаптивным реакциям и не экспрессирующихся при естественной засухе [4]. Несмотря на популярность *A. thaliana* как объекта, насколько нам известно было предпринято лишь несколько попыток имитировать условия пролонгированного водного дефицита на растениях, культивируемых на стерильной агаризированной среде [3].

В настоящей работе нами использован метод имитации водного стресса, позволяющий выращивать проростки *A. thaliana* на агаризированной среде при снижающемся водном потенциале и наблюдать корневую систему во время роста [5].

Корневые волоски являются трубчатymi структурами, развивающимися из определенных эпидермальных клеток корня. Сильно увеличивая поверхность корня, волоски обеспечивают поглощение воды и питательных веществ [6]. В определенных условиях, таких как дефицит железа [6] или влияние Nod-факторов у бобовых [7], корневые волоски ветвятся. Хотя механизм ветвления точно не известен, имеются предположения, что он включает изменения в распределении актиновых филаментов, важных агентов, опосредующих полярный рост [8–10].

Цель работы – изучить влияние прогрессирующего водного дефицита на образование разветвленных корневых волосков (РКВ) у проростков *A. thaliana*, а также количественно определить некоторые особенности их образования.

Материалы и методы. *Растительный материал.* В исследовании использовали *A. thaliana* экотипа Колумбия дикого типа и маркерную линию СуcВ1;1:CDB:GUS, а также мутанты: АБК-дефицитный *aba2-4*; АБК-нечувствитель-

ный *abi4-102*; ауксин-нечувствительный *axr1-3*; этилен-нечувствительный *ein2-1* и *ein3-1*; нечувствительный к салициловой кислоте (СК) *npr1-1* и нечувствительный к жасмоновой кислоте (ЖК) *coi1-16*.

Условия роста. Семена *A. thaliana* стерилизовали в 5 % NaClO на протяжении 7 мин, три раза промывали в стерильной воде и распределяли в 1% агарозе с низкой температурой плавления. Затем семена высевали на стандартные пластиковые чашки Петри (12 × 12), содержащие 1× смесь солей Мурасиге и Скуга (МС) с добавлением 4,5 % сахарозы, pH 5,7, и оставляли для набухания 2 сут при 4 °С в темноте. Растения культивировали в вертикальном положении в ростовых камерах при 22 °С, 16-часовом световом дне (интенсивность света 80 мкмоль·м⁻²·с⁻¹) до возраста 6 сут, что соответствует стадии полностью раскрытой семядоли. Сахарозу добавляли в среду, поскольку она способствует росту [11, 12]. Как известно, при отсутствии сахарозы в среде прорастание и рост неравномерны, поэтому сложно было отобрать достаточное количество однотипных растений для пересадки [12]. Затем растения пересаживали на чашки с пониженной концентрацией солей МС (0,25×) и без сахара для минимизации последствий осмотического стресса.

Чашки, предназначенные для имитации условий естественной засухи, модифицировали следующим образом (рис. 1, а). Заливали строго определенное количество среды (80 мл) под небольшим углом, чтобы толщина слоя агара сверху чашки была меньше, чем внизу, и создавался градиент высыхания. Наконец, стандартную пластиковую крышку чашки заменили на целлофановую пленку («Roth», Германия), пропускающую водный пар. Контрольные чашки содержали 40 мл 0,25× среды МС и были накрыты обычной пластиковой крышкой. В этих условиях растения выращивали пять дней после пересадки (рис. 1, б, в).

Окрашивание актиновых филаментов. Для этого эксперимента брали растения в возрасте двух дней после пересадки, выращенные в условиях водного стресса. Корни зафиксировали на протяжении 2 мин в растворе, состоящем из 1 % свежеприготовленного параформальдегида и 0,025 % глютаральдегида в деминерализованной воде, а затем — на протяжении 10 мин

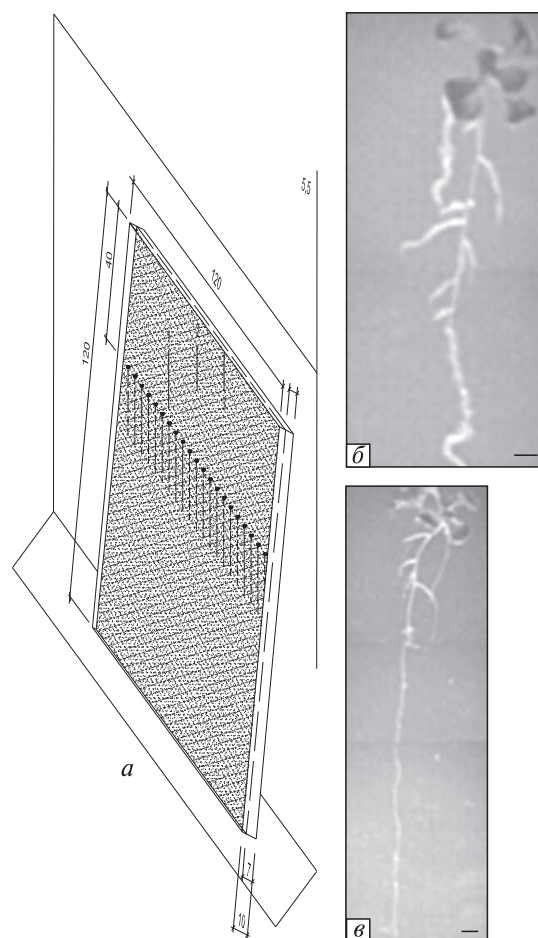


Рис. 1. Модель имитации прогрессирующей засухи (схема чашки) (а) и растения на 5-й день после пересадки: б — стресс; в — контроль. Масштаб — 1 мм

в растворе, состоящем из 2 % свежеприготовленного параформальдегида и 0,025 % глютаральдегида в деминерализованной воде. Корни постфиксировали 20 мин в растворе, состоящем из 3 % параформальдегида и 0,075 % глютаральдегида в актин-стабилизирующем буфере: 100 мМ Pipes, 1 мМ MgCl₂, 1 мМ CaCl₂, 75 мМ KCl. Для увеличения проницаемости цитоплазматической мембраны для краски корни обрабатывали 100 мкг/мл L-α-лизофосфатидилхолином в актин-стабилизирующем буфере. Актиновые филаменты окрашивали 0,20 мкМ фалоидин-FITC в течение 1 ч. Во время наблюдения под микроскопом корни находились в смеси глицерола и 1 % (в./об.) раствора



Рис. 2. Изображение части корня с большим количеством РКВ, световая микроскопия. Масштаб — 100 мкм

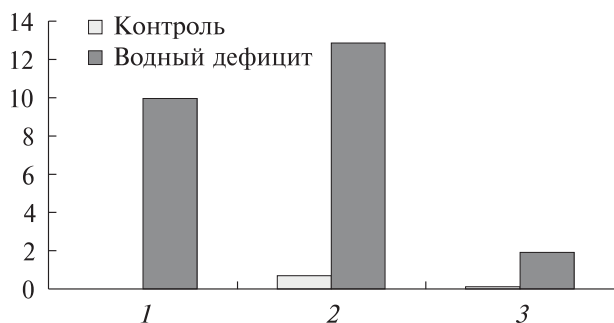


Рис. 3. Суточное образование РКВ (по вертикали, %): 1–3 — дни после пересадки

o-фенилендиамина в актин-стабилизирующем буфере, смешанных в соотношении 4:1.

Конфокальная микроскопия. Снимки РКВ получали с помощью сканирующего лазерного микроскопа Zeiss LSM 5 PASCAL, используя сухой 40× объектив (нумерическая апертура = 0,75). Снимки каждого волоска были получены как z-срезы с интервалом 1–2 мкм и усреднены. Длина волны возбуждения составляла 488 нм, эмиссии — диапазон 505–750 нм. Снимки, полученные в этом эксперименте, использовали также для морфометрических измерений РКВ.

Результаты исследований и их обсуждение.

При наблюдении растений на 5-й день после пересадки с помощью светового микроскопа обнаружили, что в условиях прогрессирующей засухи значительная часть корневых волосков были разветвленными (рис. 2).

Образование РКВ в условиях стресса было довольно высоким и составляло 8,27 %; в контрольной группе эта форма корневых волосков встречалась очень редко (0,27 %). В контроле все обнаруженные РКВ образовывались на 1-е и 2-е сутки, а на 3-и сутки РКВ не обнаружены. В условиях водного дефицита самое высокое содержание РКВ зафиксировано на 2-е сутки. На 3-и сутки, в более жестких стрессовых условиях, число новообразованных РКВ значительно снизилось. Позже, на 4-е и 5-е сутки, рост первичного корня и плотность корневых волосков значительно снизились (данные не приведены). По этой причине нам не удалось обнаружить достаточное для измерения число корневых волосков на 4-е и 5-е сутки.

Зрелые РКВ с морфологической точки зрения выглядели как достаточно однородные структуры. Расстояние от основания волоска к ответвлению всегда превышало 20 мкм. В типичном случае (74 % волосков) этот параметр находился в пределах 20–25 мкм. Среднее расстояние составляло $24,85 \pm 5,32$ мкм, расстояние от ответвления до верхушки — $86,21 \pm 4,86$ мкм (рис. 4).

Сумма этих двух значений (111,06 мкм) весьма близка к средней длине обычного волоска ($126,44 \pm 4,43$ мкм). Поэтому можно сделать вывод, что ответвление начинает расти тогда, когда корневой волосок заканчивает активный рост. Чтобы проанализировать процесс роста разветвленного волоска, изучали его актиновый цитоскелет, который является важным фактором для создания полярности и поддержания механизма верхушечного роста в апексе растущего нормального (неразветвленного) корневых волоска. Структура актинового цитоскелета отличается в растущих частях клетки и в тех, которые прекратили рост. В зрелых корневых волосках актиновые микрофиламенты образуют толстые тяжи в кортикальной цитоплазме. В противоположность этому субапикальная область активно растущих волосков содержит тонкий филаментарный актин (F-актин), который представляет собой тонкие пучки актиновых волокон [13, 14]. Чтобы визуализировать актиновые филаменты в разветвленных волосках арабидопсиса, использовали технику конфокальной микроскопии. Во

время активного роста ответвления актиновые филаменты волоска в виде толстых тяжей размещались в кортикальной цитоплазме. В ответвлении окраска была более интенсивной, толстые актиновые тяжи отсутствовали, а тонкие актиновые филаменты равномерно распределялись по цитоплазме (рис. 5).

В зрелых РКВ распределение актиновых филаментов было таким, как в зрелом обычном волоске, т.е. присутствовали толстые кортикальные тяжи (рис. 6).

С целью анализа гормональной регуляции образования РКВ у *A. thaliana* измеряли содержание РКВ у гормональных мутантов, дефицитных по сигналингу АБК, этилена, ауксина, ЖК и СК в условиях прогрессирующего водного дефицита. В контроле содержание РКВ было выше у АБК-дефицитного *aba2-4*, этилен-нечувствительного *ein2-1*, ауксин-нечувствительного *axr1-3* и особенно у ЖК-нечувствительного *coi1-16* (рис. 7).

В противоположность этому АБК-нечувствительный *abi4-102* и СК-нечувствительный *npr1-5* не образовывали РКВ в контрольных условиях. В эксперименте содержание РКВ было ниже по сравнению с диким типом у *npr1-5*, *aba2-4*, *abi4-102*, *ein2-1*, и *ein3-1*. Самое низкое относительное содержание РКВ зафиксировано у *axr1-3*, мутанта по сигналингу ауксина (почти в 10 раз ниже, чем у растений дикого типа).

Корневые волоски принадлежат к наиболее пластичным клеткам растений [15]. Показано, что многие минеральные питательные вещества, включая фосфаты, железо, марганец и цинк, вызывают инициацию и удлинение корневых волосков, что в свою очередь прямо или опосредованно влияет на поглощение питательных веществ корнями [16]. В условиях низкой доступности питательных веществ плотность корневых волосков и их длина обычно возрастают. Например, в условиях дефицита железа на корнях образуются эктопические волоски, а их длина удваивается [17]. Подобная тенденция наблюдается при разных водных режимах. Как правило, плотность волосков возрастает при умеренной засухе и снижается при чрезмерном обводнении, а также при сильном вод-

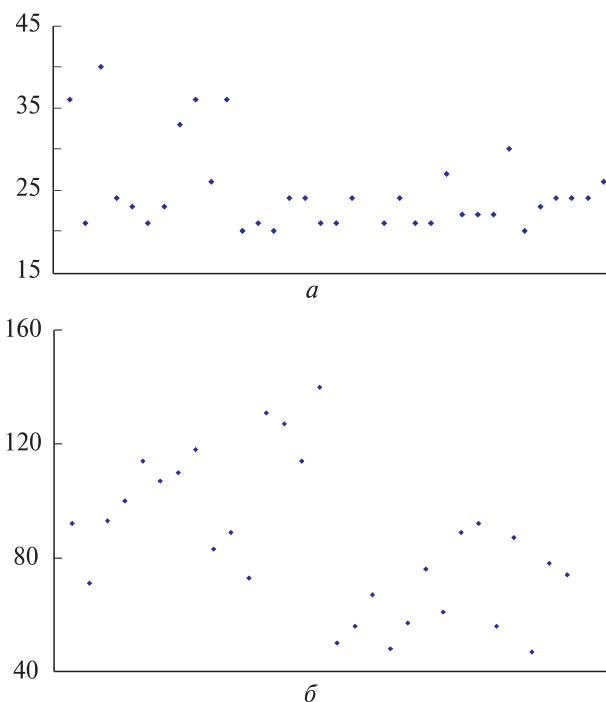


Рис. 4. Расстояние от основания волоска к ответвлению (а) и расстояние от основания волоска к верхушке (б), мкм

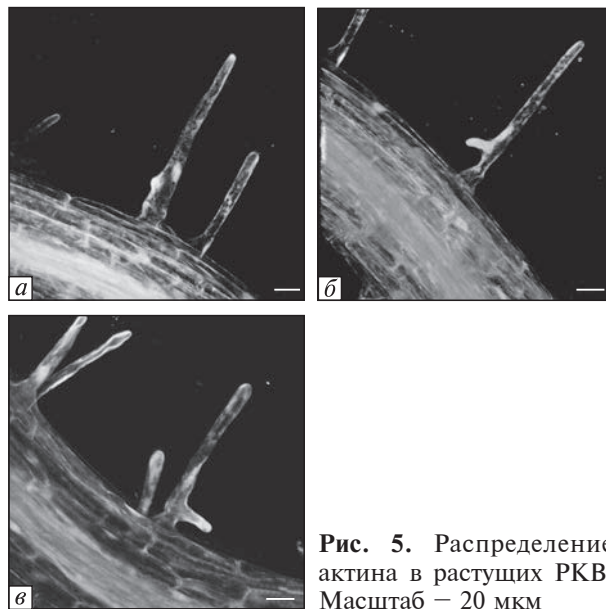


Рис. 5. Распределение актина в растущих РКВ. Масштаб – 20 мкм

ном дефиците [18, 19]. Возросшая плотность корневых волосков при умеренном водном дефиците является компенсаторной реакцией на более низкую доступность воды [19]. Об-

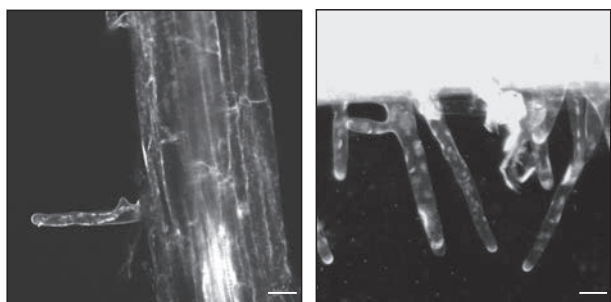


Рис. 6. Распределение актина в зрелых РКВ. Масштаб – 20 мкм

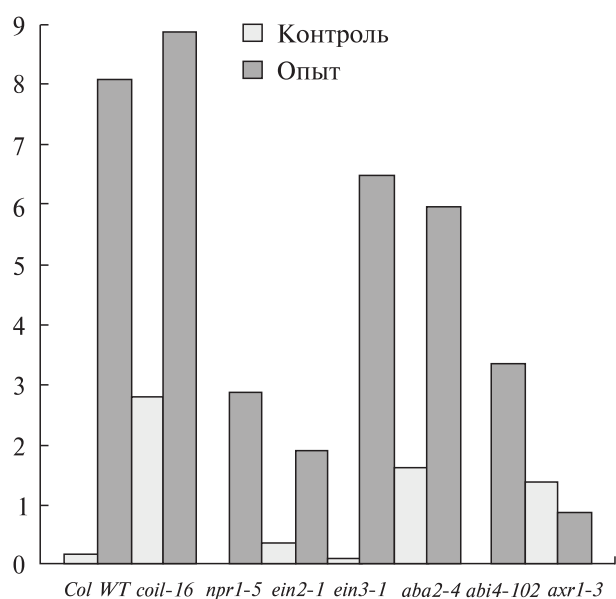


Рис. 7. Содержание РКВ у гормональных мутантов *A. thaliana* (по вертикали, %)

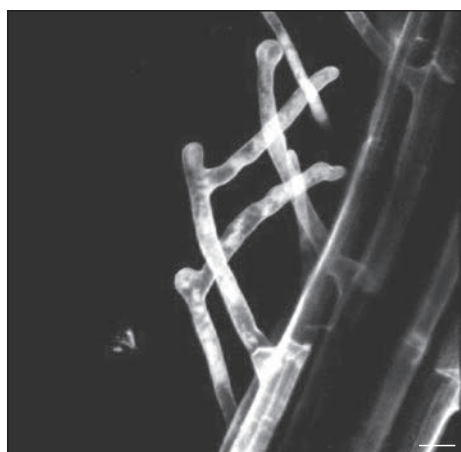


Рис. 8. Волнистый волосок, конфокальная микроскопия

разование РКВ в настоящее время интерпретируется как адаптация к засушливым условиям [20]. Тем не менее данных относительно образования РКВ при абиотических стрессах недостаточно [6, 21].

В настоящем исследовании показано увеличение образования РКВ в условиях прогрессирующей засухи. Максимальное число РКВ отмечено вскоре после установления водного стресса на 1-е и 2-е сутки. Условия роста в этот период характеризовались низкой влажностью воздуха и все еще достаточно высокой влажностью субстрата, что позволяло растению увеличить приток воды путем увеличения поглощающей поверхности. На 3–5-е сутки с установлением водного режима, менее благоприятного для поглощения воды, количество РКВ, а также плотность нормальных волосков снижались.

Разветвленные волоски, описанные в эксперименте, морфологически характеризовались довольно однородной структурой. Они имели длину, типичную для нормального волоска. Разветвление в большинстве случаев располагалось на расстоянии 20–25 мкм от основания волоска. И волосок, и ответвление были прямыми по форме.

Некоторые корневые волоски, описанные на растениях арабидопсиса, также были названы разветвленными, хотя они отличаются морфологически от описанных в этой работе. Образование разветвленных волосков у растений, обработанных NH_4^+ , показано в работе [21]. Эти волоски имеют очень короткий период верхушечного роста. РКВ, описанные в нашей работе, имели нормальную длину и, как результат, увеличенный объем благодаря присутствию разветвления. Следует также различать разветвления, возникающие как бифуркация на конце волоска либо же образующиеся со стенки волоска [9, 22]. Наконец, ветвистые волоски могут быть прямыми или волнистыми. Последние описаны в эксперименте с одновременным применением веществ, деполимеризующих одновременно микротрубочки и микрофиламенты [8]. Волоски, подобные описанным в цитируемой работе, очень редко можно было наблюдать и в нашем эксперименте, а именно в условиях стресса (рис. 8).

Волнистые и неправильной формы с верхушкой, образующей две или более ветвей на конце, эти волоски сильно отличались от РКВ, описанных выше в нашей работе.

Относящимся к обсуждаемой проблеме является характер роста РКВ. Уже при наблюдении под световым микроскопом выявлено, что вздутие, предшествующее ветвлению, образовывалось на волоске, который почти достиг своей нормальной длины. Чтобы убедиться в этом, наблюдали структуру актинового цитоскелета, которая, как известно, отличается в растущих частях клетки и тех, которые прекратили рост. Результаты изучения актинового цитоскелета показали, что в момент образования вздутия волосок как раз прекращал рост.

Наши результаты противоречат данным, полученным в работе [8]. Авторы цитируемой работы показали, что в разветвленном волоске присутствуют две растущие верхушки, а ядро находится в постоянном движении, чтобы расположиться поблизости этих верхушек. Тем не менее внешний вид разветвленных волосков, описанных в этой работе, а именно волнистых, неправильной формы и с разветвлениями на конце, отличается от наших РКВ.

Образование ветви в самом конце процесса роста волоска может рассматриваться как последняя возможность увеличения адсорбирующей поверхности корня с сохранением нормальной длины волоска и без образования эктопических волосков.

Изучение гормональных мутантов *A. thaliana* продемонстрировало, что ауксин является основным регулятором образования РКВ. Этот результат является ожидаемым, поскольку в литературе описана роль ауксина в образовании ветвистых волосков у растений, страдающих от дефицита железа в субстрате [23]. Кроме того, большое количество мутантов, дефектных по инициации волоска, имеют отношение к ауксину [24, 25]. Наши результаты показали, что АБК, ЖК, СК и этилен могут рассматриваться как второстепенные регуляторы. Подобные факты относительно вовлеченности ЖК и этилена в образование разветвленных волосков в условиях избытка NH_4^+ получены Yang et al. [21].

PRODUCTION OF BRANCHED ROOT HAIRS UNDER PROGRESSIVE DROUGHT STRESS IN *ARABIDOPSIS THALIANA*

J. Bobrownyzky

Institute of Botany of the NAS of Ukraine, Kyiv
E-mail: cellbiol@ukr.net

In this study we presented data on the production of branched root hairs in the seedlings of *A. thaliana* under progressive water deficit. The overall production of branched hairs was quite high under stress conditions and amounted to 8,27 %. On the contrary, this form of root hairs was almost absent in the control group (0,27 %). The highest number of branched hairs was produced at the beginning of the stress action. Branched root hairs are quite uniform structures in the sense of their morphology. To solve the question how the branched hairs grow, the structure of actin cytoskeleton was explored. This structure was different in the root hair and in its branch, which is an indication that the hair stops its growth at the moment when the branching starts. We have also characterized the production of branched root hairs in hormonal mutants of *Arabidopsis* and found the involvement of auxin in this process.

УТВОРЕННЯ РОЗГАЛУЖЕНИХ КОРЕНЕВИХ ВОЛОСКІВ У *ARABIDOPSIS THALIANA* ПРИ ПРОГРЕСУЮЧІЙ ПОСУСІ

Ю. Бобровницький

Представлено дані стосовно утворення розгалужених корневих волосків в проростках *A. thaliana* при прогресуючому водному дефіциті. Відсоток розгалужених волосків в умовах водного стресу був високим і складав 8,27 %. В протилежність цьому дана форма корневих волосків була практично відсутньою в контролі (0,27 %). Найбільше розгалужених волосків утворювалося на початку дії стресу. Розгалужені волоски є доволі однорідними структурами з морфологічної точки зору. Для вирішення питання, як ростуть розгалужені волоски, вивчали структуру актинового цитоскелету. Остання відзначалась у власне волоску та в його відгалуженні, що вказує на те, що волосок припиняє рости в той момент, коли виникає відгалуження. У даній роботі вивчено утворення розгалужених волосків у гормональних мутантів арабідопсиса та доведено роль ауксину в процесі галуження.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Seki, M., Narusaka, M., Abe, H., Kasuga, M., Yamaguchi-Shinozaki, K., Carninci, P., Hayashizaki, Y., and Shinozaki, K., Monitoring the expression pattern of 1300 *Arabidopsis* genes under drought and cold stresses by using a full-length cDNA microarray, *Plant Cell*, 2001, vol. 13, no. 1, pp. 61–72.

2. Kasuga, M., Liu, Q., Miura, S., Yamaguchi-Shinozaki, K., and Shinozaki, K., Improving plant drought, salt and freezing tolerance by gene transfer of a single stress-inducible transcription factor, *Nature Biotechnol.*, 1999, vol. 17, pp. 287–291.
3. Söderman, E., Hjellström, M., Fahleson, J., and Engström, P., The HD-Zip gene *ATHB6* in *Arabidopsis* is expressed in developing leaves, roots and carpels and up-regulated by water deficit conditions, *Plant Mol. Biol.*, 1999, vol. 40, no. 6, pp. 1073–1083.
4. Huang, D., Wu, W., Abrams, S.R., and Cutler, A.J., The relationship of drought-related gene expression in *Arabidopsis thaliana* to hormonal and environmental factors, *J. Exp. Bot.*, 2008, vol. 59, no. 11, pp. 2991–3007.
5. Bobrownizky, J., A method for the imitation of drought stress in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Plant Introd.*, 2006, no. 1, pp. 98–105.
6. Mueller, M., Schmidt, W., Environmentally induced plasticity of root hair development in *Arabidopsis*, *Plant Physiol.*, 2004, vol. 134, no. 1, pp. 409–419.
7. Duzan, H.M., Zhou, X., Souleimanov, A., and Smith, D.L., Perception of *Bradyrhizobium japonicum* Nod factor by soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] root hairs under abiotic stress conditions, *J. Exp. Bot.*, 2004, vol. 55, no. 408, pp. 2641–2646.
8. Ketelaar, T., de Ruijter, N.C., and Emons, A.M., Unstable F-actin specifies the area and microtubule direction of cell expansion in *Arabidopsis* root hair, *Plant Cell.*, 2003, vol. 15, no. 1, pp. 285–292.
9. Ketelaar, T., Faivre-Moskalenko, C., Esseling, J.J., de Ruijter N.C., Grierson, C.S., Dogterom M., and Emons, A.M.C., Positioning of nuclei in *Arabidopsis* root hairs: an actin-regulated process of tip growth, *Plant Cell*, 2002, vol. 14, no. 11, pp. 2941–2955.
10. Shaw, S.L., and Long, S.R., Nod factor elicits two separable calcium responses in *Medicago truncatula* root hair cells, *Plant Physiol.*, 2003, vol. 131, no. 3, pp. 976–984.
11. Baskin, T.I., and Wilson, J.E., Inhibitors of protein kinases and phosphatases alter root morphology and disorganize cortical microtubules, *Plant Physiol.*, 1997, vol. 113, no. 2, pp. 493–502.
12. Van der Weele, C.M., Spollen, W.G., Sharp, R.E., and Baskin, T.I., Growth of *Arabidopsis thaliana* seedlings under water deficit studied by control of water potential in nutrient-agar media, *J. Exp. Bot.*, 2000, vol. 51, no. 350, pp. 1555–1562.
13. Miller, D.D., de Ruijter, N.C.A., Bisseling, T., and Emons, A.M.C., The role of actin in root hair morphogenesis: studies with lipochito-oligosaccharide as a growth stimulator and cytochalasin as an actin perturbing drug, *Plant J.*, 1999, vol. 17, no. 2, pp. 141–154.
14. Ringli, C., Baumberger, N., Diet, A., Frey, B., and Keller, B., ACTIN2 is essential for bulge site selection and tip growth during root hair development of *Arabidopsis*, *Plant Physiol.*, 2002, vol. 129, no. 4, pp. 1464–1472.
15. Schiefelbein, J.W., Constructing a plant cell: the genetic control of root hair development, *Plant Physiol.*, 2000, vol. 124, no. 4, pp. 1525–1531.
16. Peterson, R.L., and Stevens, K.J., Evidence for the uptake of non-essential ions and essential nutrient ions by root hairs and their effect on root hair development, *Root hairs. Cell and molecular biology*, eds Ridge R.W., Emons A.M.C., Tokyo, Springer, 2000, pp. 179–195.
17. Schmidt, W., Tittel, J., and Schikora, J., Role of hormones in the induction of iron deficiency responses in *Arabidopsis* roots., *Plant Physiol.*, 2000, vol. 122, no. 4, pp. 1109–1118.
18. Uphof, J.C., and Hummel, K., Plant hairs, *Encyclopedia of plant anatomy*, vol. 5, eds W. Zimmerman, P.G. Ozenda, Berlin, 1962.
19. Vasellati, V., Oesterheld, M., Medan, D., and Loreti, J., Effects of flooding and drought on the anatomy *Paspalum dilatatum*, *Ann. Bot.*, 2001, vol. 88, no. 3, pp. 355–360.
20. Guimi, S., and Dunand, C., Cell growth and differentiation in *Arabidopsis* epidermal cells, *J. Exp. Bot.*, 2007, vol. 58, no. 14, pp. 3829–3840.
21. Yang, N., Zhu, C., Gan, L., Ng, D., and Xia, K., Ammonium-stimulated root hair branching is enhanced by methyl jasmonate and suppressed by ethylene in *Arabidopsis thaliana*, *J. Plant Biol.*, 2011, vol. 54, no. 2, pp. 92–100.
22. Zhu, C., Gan, L., Shen, Z., and Xia, K., Interactions between jasmonates and ethylene in the regulation of root hair development in *Arabidopsis*, *J. Exp. Bot.*, 2006, vol. 57, no. 6, pp. 1299–1308.
23. Thimm, O., Essigmann, B., Kloska, S., Altmann, T., and Buckhout, T.J., Response of *Arabidopsis* to iron deficiency stress as revealed by microarray analysis, *Plant Physiol.*, 2001, vol. 127, no. 3, pp. 1030–1043.
24. Wilson, A.K., Pickett, F.B., Turner, J.C., and Estelle, M., A dominant mutation in *Arabidopsis* confers resistance to auxin, ethylene, and abscisic acid, *Mol. Gen. Genet.*, 1990, vol. 222, no. 2–3, pp. 377–383.
25. Leyser, H.M.O., Pickett, F.B., Dharmasiri, S., and Estelle, M., Mutations in the *AXR3* gene of *Arabidopsis* result in altered auxin responses including ectopic expression of the *SAUR-AC1* promoter, *Plant J.*, 1996, vol. 10, no. 3, pp. 403–413.

Поступила 22.07.15