

БИОЛОГИЯ

УДК 581.143:581.132

А. С. Минич, И. Б. Минич, О. В. Шайтарова, Н. Л. Пермякова

МОРФОГЕНЕЗ И ГОРМОНАЛЬНЫЙ БАЛАНС *ARABIDOPSIS THALIANA* ПРИ ОБЛУЧЕНИИ УФ-А СВЕТОМ НИЗКОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ

Изучено влияние длинноволновой УФ (УФ-А) радиации низкой интенсивности в составе белого света (БС) на морфогенез, гормональный баланс, содержание фотосинтетических пигментов (ФСП) и аскорбиновой кислоты (АК) *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. дикого типа *Ler* и мутанта *hy4*, имеющего нарушения в синтезе криптохрома 1 (CRY1). У растений обеих линий ингибирование ростовых процессов и уменьшение реальной семенной продуктивности в ответ на дополнительное облучение УФ-А светом были связаны с изменением баланса эндогенных гормонов – уменьшением содержания индолилуксусной кислоты (ИУК) и повышением уровня абсцизовой кислоты (АБК), изменением содержания ФСП и АК. На основании различий в динамике семенной продуктивности растений сделано предположение о возможном участии фоторецептора CRY1 в регуляции морфогенеза растений на УФ-А свету низкой интенсивности.

Ключевые слова: *Arabidopsis thaliana Ler*; *hy4*, УФ-А излучение, эндогенные гормоны, фотосинтетические пигменты, аскорбиновая кислота, морфогенез, семенная продуктивность.

ВВЕДЕНИЕ

Важнейшим компонентом солнечной радиации, влияющим на морфогенез и продуктивность растений, особенно совместно с ФАР, является УФ-А радиация [1, 2]. Так как соотношение интенсивностей ФАР и УФ-А радиации в солнечном излучении имеет колебательный характер – определяется временем года и суток, географической широтой и состоянием атмосферы [3, 4], то изменение светового потока в данных областях спектра приводит к различиям в морфогенезе и продуктивности растений [5, 6].

Существует предположение, что наряду с пигментами эндогенные гормоны растений вовлечены в управление фотоморфогенезом, а их уровень зависит от спектрального состава и интенсивности света [7–9]. Однако связь между световым потоком, в том числе УФ-А излучения, и содержанием эндогенных гормонов в растениях изучена недостаточно [7, 8]. Исследования с использованием в качестве объектов морфогенетических мутантов *Arabidopsis thaliana*, обладающих пониженной чувствительностью и ослабленным морфогенетическим ответом на УФ-А радиацию, позволяют выявить такую связь [6, 9–13].

Целью работы явилось выяснение влияния УФ-А излучения низкой интенсивности на гормональный баланс, уровень АК, содержание ФСП, морфогенез и семенную продуктивность *Arabidopsis thaliana*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовали предоставленные «The University of Nottingham» (Великобритания) две

линии *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. экотипа *Landberg erecta*: дикий тип *Ler* и мутант по фоторецептору *hy4*, описанный М. Koornneef с соавторами [11]. Мутант *hy4* является дефектным по структуре гена *CRY1* и характеризуется ослабленным морфогенетическим ответом на синий и УФ-А свет при морфогенезе проростков [12, 13].

Опытные растения выращивали по схеме «8 ч темнота / 16 ч облучение» на комбинированном свету (КБС), состоящим из БС (плотность светового потока 63 Вт/м²) и УФ-А радиации, в двух вариантах (КБС-1 и КБС-2). Моделировали минимальные соотношения БС и УФ-А излучения, характерные для колебаний в природных условиях [3, 4]. Соотношение интенсивностей БС и УФ-А на КБС-1 и КБС-2 соответственно составляло 1:180 и 1:90 (плотность светового потока УФ-А излучения – 0,35 Вт/м² и 0,70 Вт/м² соответственно). Контролем служили растения, выращенные на БС.

В качестве источников света использовали люминесцентные лампы L 37 W/77 Fluora (Osram, Германия) и УФ лампы PL-S 9W/08 Black Light (Philips, Нидерланды). Интенсивность светового потока и спектральный состав излучения определены на спектрометре AvaSpec-2048FT-2-SPU (Avantes, Нидерланды). Интенсивность света была выровнена по падающим квантам с использованием данного спектрометра (рис. 1).

Семена *Arabidopsis* высевали в невысокие предварительно дренированные емкости с грунтом и проращивали в контроле и опыте. В качестве грунта использовали равную смесь чернозема, перегноя и торфа. Полив производили капиллярным

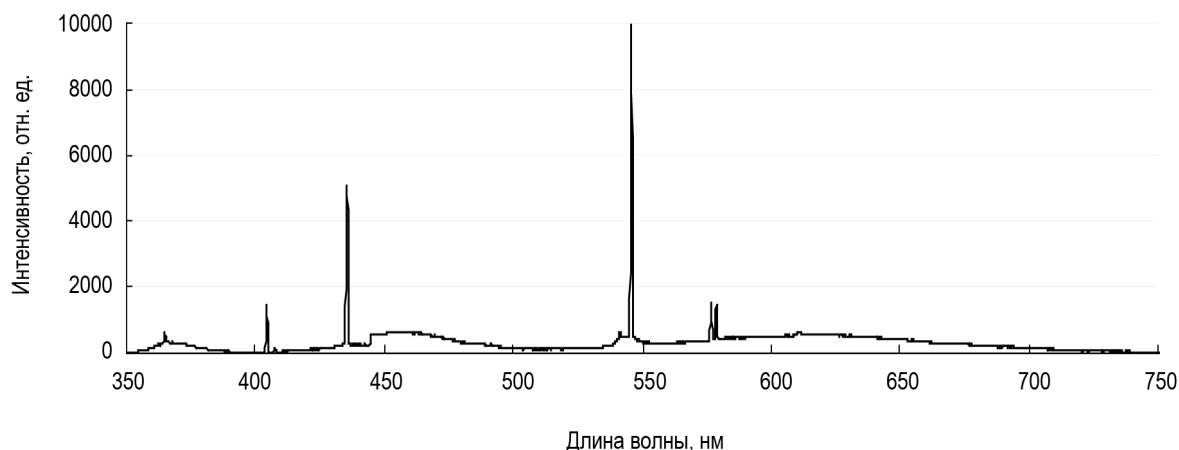


Рис. 1. Спектр комбинированного излучения от ламп L 37 W/77 Fluora и УФ лампы PL-S 9W/08 Black Light

способом. В процессе роста отмечали время появления всходов и раскрытия семядолей, формирования цветonoсного побега, настоящих листьев, образования бутонов, цветков и стручков, а также проводили измерения морфометрических параметров растений и биохимических показателей.

Для определения содержания эндогенных гормонов растительный материал отбирали в момент четко проявляющихся различий в морфометрических параметрах опытных и контрольных растений. Эндогенные гормоны выделяли из точной навески сырого растительного материала, который фиксировали жидким азотом, гомогенизировали и экстрагировали 70 %-м этанолом [14]. Для выделения свободных ИУК и АБК экстракт упаривали до водного остатка и экстрагировали диэтиловым эфиром при $\text{pH} = 3,0$ [15]. Разделение свободных ИУК и АБК проводили с помощью ТСХ на пластинах Sorbfil ПТСХ-АФ-В-УФ (Имид, Россия) в системе растворителей: диэтиловый эфир – хлороформ – уксусная кислота (100 : 100 : 1, по объему). Идентификацию гормонов на хроматограмме проводили по положению метчиков ИУК и АБК (Sigma-Aldrich, США). После разделения хроматографические зоны ИУК и АБК элюировали 96 %-м этанолом и использовали для количественного определения гормона, которое проводили с помощью твердофазного иммуноферментного метода [16] с применением реактивов отечественного производства (Фармхиминвест, Россия).

Для определения содержания АК в листьях *Arabidopsis* растительный материал точной навески фиксировали 2 %-м раствором соляной кислоты и гомогенизировали. После добавления 2 %-го раствора метафосфорной кислоты содержимое фильтровали. Фильтрат титровали 0,001 Н раствором 2,6-дихлорфенолиндофенола (краской Тильманса), титр которого определяли по аскорбиновой кислоте с использованием 0,001 Н раствором

йодата калия, содержащего несколько кристаллов йодида калия и капле 1 %-го раствора крахмала. Параллельно определяли восстанавливающую способность кислот, используемых для экстракции, титруя их смесь краской Тильманса. Полученную величину вычитали от значений титрования фильтрата, затем высчитывали содержание АК [17].

Содержание ФСП в листьях растений определяли на спектрометре AvaSpec-2048FT-2-SPU (Avantes, Нидерланды) в 100 %-х ацетоновых экстрактах, рассчитывая по формуле Хольма [18].

Для статистической обработки экспериментальных результатов использовали Microsoft Office Excel. Оценку достоверности результатов исследований проводили при 95 %-м уровне надежности (уровень значимости – 0,05). В таблицах и рисунках приведены средние арифметические значения с двухсторонним доверительным интервалом из трех независимых экспериментов, каждый из которых проведен в трех биологических повторностях минимум на 30 растениях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

С начальных этапов онтогенеза у *Arabidopsis* обеих линий отметили ингибирующее действие УФ-А излучения на ростовые процессы растений (табл. 1). У *Arabidopsis Ler* и *hy4* на КБС прорастание семян, распрямление изгиба гипокотилия и раскрытие семядолей наблюдали на 1–2 суток позже по сравнению с растениями соответствующих линий на БС.

В дальнейшем это привело к более сильному торможению роста и развития *Arabidopsis* на КБС, причем с повышением интенсивности УФ-А излучения отметили его усиливающее ингибирующее действие на растения. Это способствовало увеличению срока вегетации растений на КБС на 3–11 сутки в зависимости от линии *Arabidopsis* и интенсивности УФ-А радиации.

Таблица 1
Фенологические фазы *Arabidopsis thaliana* (L.)
Heunh. Ler и hy4 на белом свете (БС)
и на комбинированном свете (КБС), состоящему
из БС и УФ-А излучения

Фенологические фазы		Время от посева, сутки					
		Ler			hy4		
		БС	КБС-1	КБС-2	БС	КБС-1	КБС-2
Всходы	единично	2	4	3	3	4	4
	массово	3	5	5	4	6	5
Раскрытие семядолей	единично	3	5	4	4	5	5
	массово	4	6	6	5	7	6
Появление первого настоящего листа	единично	7	11	13	8	12	14
	массово	8	11	14	9	13	15
Формирова- ние главного цветоносного побега	единично	16	18	21	17	19	22
	массово	17	19	23	18	20	24
Бутонизация	единично	19	21	23	20	22	24
	массово	20	22	25	21	24	26
Цветение	единично	22	25	27	23	28	29
	массово	23	28	30	24	33	34
Формирова- ние стручков	единично	28	30	32	30	34	37
	массово	33	35	36	33	37	41
Раскрытие стручков	единично	39	42	44	42	46	49
	массово	41	44	46	44	48	53
Гибель растения	единично	48	52	58	54	56	58
	массово	54	57	65	66	69	71

Фенотипические изменения сопряжены с изменениями морфометрических параметров растений (рис. 2).

Адаптация *Arabidopsis* на дополнительную экспозицию УФ-А светом по сравнению с облучением БС у обеих линий сопровождалась изменением их габитуса – формированием меньшего размера листовых пластинок, длины главного и боковых цветоносных побегов. Так, для *Arabidopsis Ler* на КБС относительно контроля отметили меньшую

2,0–4,0 раза площадь поверхности листьев и длину главного цветоносного побега, для растений *hy4* – в 2,0–14,0 раза и в 1,5–3,0 раза соответственно.

Динамика сырой массы и массы сухого вещества растений сопряжена с динамикой изменения морфометрических параметров и определяется меньшими размерами поверхности листьев и длины цветоносных побегов.

Торможение процессов роста и развития *Arabidopsis* обеих линий на КБС по сравнению с культивируемыми на БС растениями привело к формированию меньшего числа репродуктивных органов (табл. 2).

Это способствовало снижению реальной семенной продуктивности растений *Ler* в 2,3 и в 2,8 раза, *hy4* – в 2,0 и в 2,5 раза на КБС-1 и КБС-2 соответственно. Для обеих линий *Arabidopsis* на КБС-2 по сравнению с выращенными на БС растениями отметили снижение данного параметра как за счет уменьшения числа стручков, так и семян в стручке: у *Ler* – в 1,5 и 1,8 раза, у *hy4* – в 1,5 и 2,5 раза соответственно. Хотя у мутанта *hy4* на КБС-1 наблюдали увеличение числа семян в стручке в 1,6 раза, однако установили уменьшение реальной семенной продуктивности в 2,0 раза, причем только за счет меньшего числа сформированных стручков. Так как различия в реальной семенной продуктивности *Arabidopsis hy4* от *Ler* на КБС определяются только его дефектом по структуре гена *CRY1*, можно предположить, что в регуляции морфогенеза растений на свету, содержащим УФ-А составляющую, участвует фоторецептор *CRY1*.

Изменение морфометрических параметров и продуктивности *Arabidopsis* на КБС связано с уровнем накопления эндогенных гормонов, ФСП и АК (табл. 3, рис. 3).

Нарушение синтеза фоторецептора *CRY1*, отвечающего за поглощение синего света и УФ-А радиации, изменяет у мутанта реакцию на свет. Это выражается в различном уровне накопления ИУК и АБК *Arabidopsis* дикого типа *Ler* и мутанта *hy4*. Однако облучение растений УФ-А светом низкой интенсивности у обеих линий приводит к одной тенденции – способствует торможению синтеза

Таблица 2
Реальная семенная продуктивность *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. Ler и hy4 на белом свете (БС) и на комбинированном свете (КБС), состоящем из БС и УФ-А излучения, на момент окончания вегетации

Вариант освещения растений	Количество, шт.					
	стручков на растении		семян в стручке		семян с растения	
	Ler	hy4	Ler	hy4	Ler	hy4
БС	28,8 ± 1,4	48,2 ± 1,9	39,2 ± 3,6	10,6 ± 3,4	1128,9 ± 172,1	510,9 ± 56,0
КБС-1	21,4 ± 1,1	15,7 ± 1,1	22,6 ± 2,1	16,6 ± 2,7	483,6 ± 51,1	260,6 ± 29,1
КБС-2	18,8 ± 1,5	27,8 ± 1,9	21,5 ± 3,3	7,3 ± 1,6	403,8 ± 42,2	202,9 ± 23,9

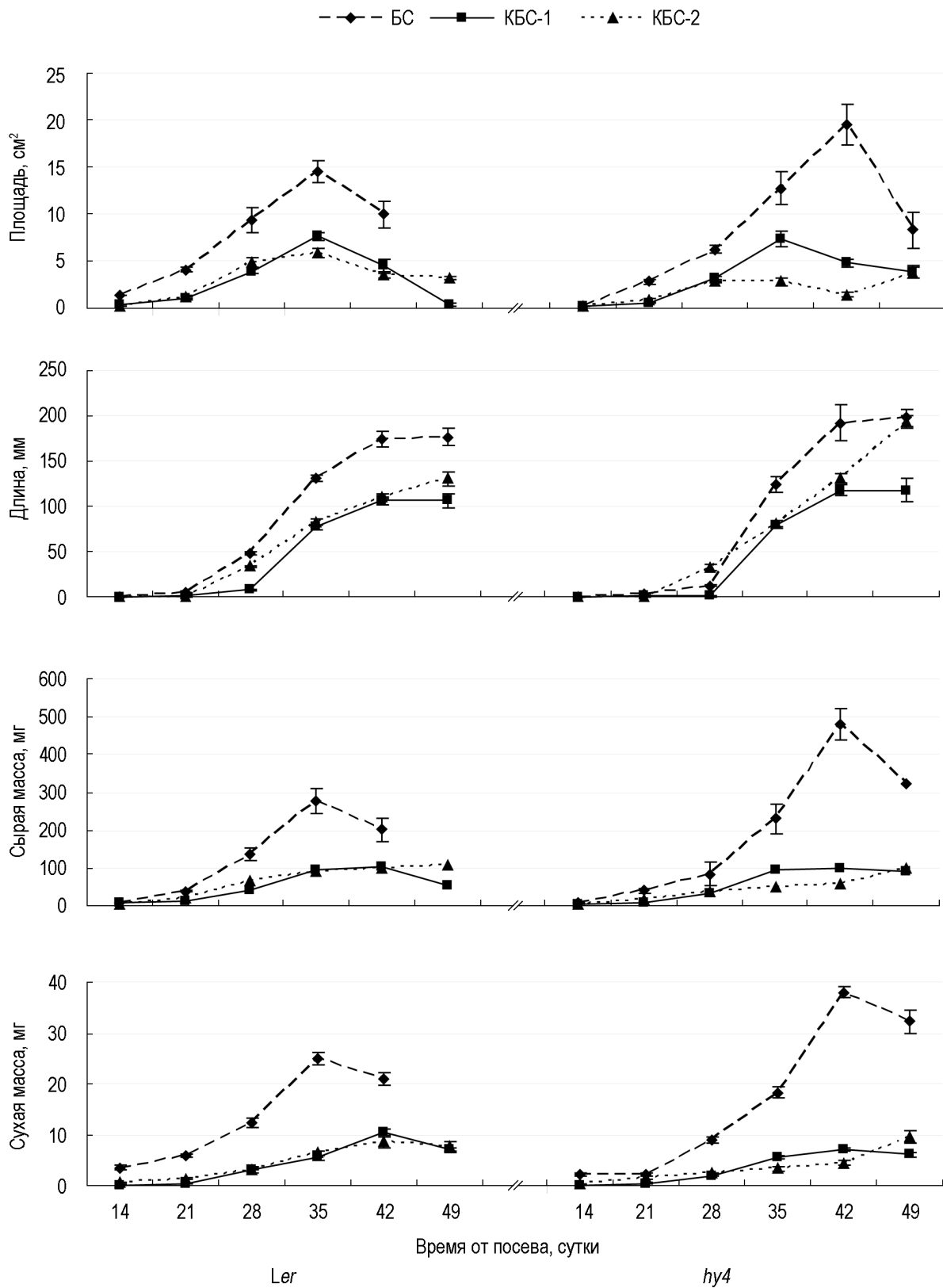


Рис. 2. Динамика площади поверхности листьев, длины главного цветonoсного побега, массы сырого и сухого вещества *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Ler и hy4 на белом свете (БС) и на комбинированном свете (КБС), состоящем из БС и УФ-А излучения

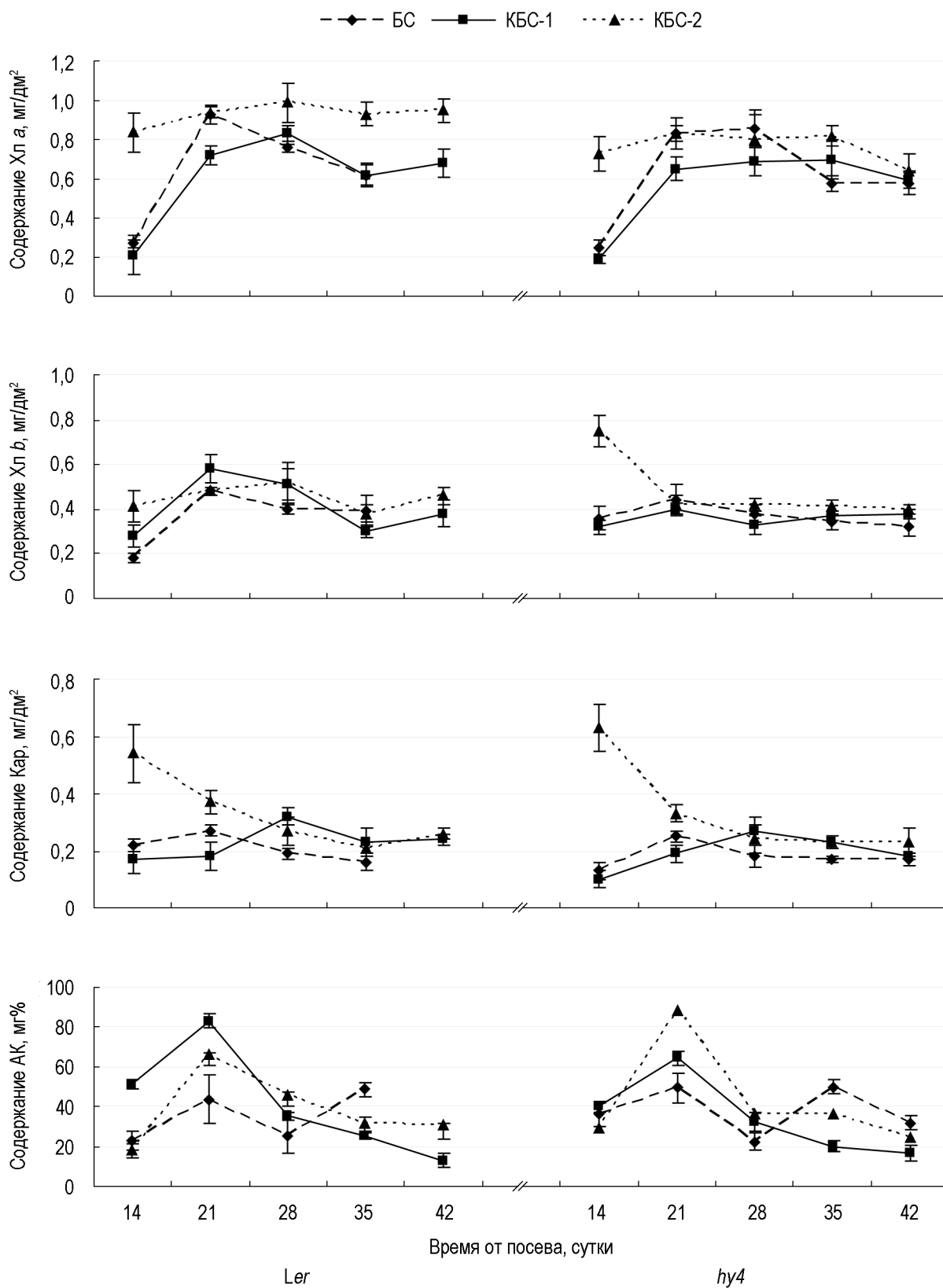


Рис. 3. Динамика уровня Хл а, Хл b, Кар и АК в листьях *Arabidopsis thaliana* (L.) Неупн. Ler и hy4 на белом свете (BC) и на комбинированном свете (КБС), состоящем из BC и УФ-А излучения

Содержание эндогенных ИУК и АБК в *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Ler* и *hy4* на белом свете (БС) и на комбинированном свете (КБС), состоящем из БС и УФ-А излучения

Вариант освещения растений	Возраст растений, сутки	Содержание гормонов, нг/растение			
		Свободная ИУК		Свободная АБК	
		<i>Ler</i>	<i>hy4</i>	<i>Ler</i>	<i>hy4</i>
БС	21	1,26 ± 0,12	Следы	1,54 ± 0,10	0,62 ± 0,03
	28	5,55 ± 0,17	6,89 ± 1,72	Следы	0,54 ± 0,04
	35	27,68 ± 0,61	2,53 ± 0,13	6,25 ± 0,33	Следы
КБС-1	21	1,37 ± 0,07	0,17 ± 0,03	1,26 ± 0,12	0,46 ± 0,02
	28	3,28 ± 0,02	0,05 ± 0,01	2,09 ± 0,21	0,68 ± 0,05
	35	6,92 ± 0,31	Следы	10,45 ± 0,50	5,72 ± 0,23
КБС-2	21	0,83 ± 0,6	3,54 ± 0,17	1,87 ± 0,07	0,68 ± 0,03
	28	1,04 ± 0,07	0,05 ± 0,01	3,20 ± 0,31	Следы
	35	0,28 ± 0,02	Следы	0,83 ± 0,14	15,26 ± 1,98

ИУК и усиливает накопление АБК. Максимальные изменения баланса данных эндогенных гормонов установили на момент цветения растений и формирования стручков (28–35 суток). С увеличением интенсивности УФ-А излучения в световом потоке отметили повышение уровня АБК и понижение содержания ИУК. Полученные результаты согласуются с опубликованными данными об ингибирующем действии УФ излучения на ростовые процессы растений, связанные с изменением уровня ростовых веществ [19].

Достоверные различия в содержании ФСП в розеточных листьях растений выявили начиная со второй недели. Максимальное накопление хлорофилла *a* (Хл *a*) и хлорофилла *b* (Хл *b*) у *Arabidopsis Ler* отметили в период активного роста и развития розеточных листьев и цветоносного побега (21–28 сутки), однако динамика и уровень накопления имели различия в зависимости от световых условий. Так, максимальное содержание Хл *a* и Хл *b*, а также каротиноидов (Кар) в листьях растений *Ler* на БС установили на 21-е сутки. В этот период в листьях растений данной линии под КБС-1 отметили пониженный уровень Хл *a* и Кар (меньше в 1,3 и 1,5 раза соответственно) по сравнению с контролем, что было сопряжено с увеличением содержания Хл *b* в 1,2 раза.

В условиях облучения КБС-2 в начале вегетации выявили повышенный уровень ФСП в листьях *Arabidopsis Ler* по сравнению с растениями, выращенными на БС и КБС-1. В данный период онтогенеза (14 суток) установили увеличение их накопления в 1,5–4,0 раза. В дальнейшем достоверных отличий в содержании ФСП в листьях опытных растений *Ler* относительно контроля не наблюдали.

Иную закономерность уровня ФПС отметили для мутанта *hy4*. На КБС-1 динамика их накопления была близкой к динамике на БС, но в период

активного роста и развития розеточных листьев и цветоносного побега содержание Хл *a* в и Кар было ниже в 1,2–1,3 и 0,7–1,5 раза соответственно. На КБС-2 в начале вегетации (14 суток) установили значительное увеличение содержания Хл *a* (в 2,9 раза), Хл *b* (в 2,1 раза) и Кар (в 4,9 раза). В дальнейшем, как и у растений *Ler* на КБС, выявили снижение их содержания до уровня контрольных растений.

Уменьшение накопления Кар при отсутствии изменений в содержании Хл *a* у обеих линий *Arabidopsis* под КБС-2 в период активного роста цветоносных побегов, массового образования и развития листьев и репродуктивных органов (14–42 суток) определяется, вероятно, участием Кар в защите Хл от фотоокислительного повреждения в ответ на увеличение интенсивности УФ-А излучения. Это согласуется с представленными в литературе данными, в которых показано, что Кар могут выполнять функцию фотопротекторов, защищая фотосинтетический аппарат от фотоокислительного повреждения путем связывания свободных радикалов молекул Хл, т. е. могут предотвращать фотоокисление Хл под действием УФ радиации [20, 21].

УФ-А излучение изменяет соотношение Хл *a/b* и Хл (*a + b*)/Кар, что также может быть связано с адаптивными изменениями в содержании ССК у облученных КБС растений обеих линий [19–21]. По данным, опубликованным М. К. Ебрахимом, УФ-А радиация может влиять на развитие хлоропластов и приводить к изменениям в составе и строении Хл *a/b*-белкового комплекса, что является адаптивной реакцией растений на стресс [22].

Изменение скорости ростовых реакций и уровня ФСП в листьях растений сопряжено с динамикой накопления АК. УФ-А излучение в составе КБС в начале вегетации интенсифицирует процессы синтеза и накопления АК в листьях растений *Ler* и му-

танта *hy4* (рис. 3). У растений обеих линий максимальный уровень АК на КБС, как и на БС, наблюдали на начальном этапе перехода растений в репродуктивную фазу (начало бутонизации – 21 сутки). При этом у опытных растений содержание АК было в 1,5–2,0 раза больше, чем у контрольных растений. Повышенный уровень АК в растениях на КБС указывает на ее участие в процессах адаптации растений в ответ на УФ-А облучение, что может быть связано также с изменением соотношения эндогенных гормонов [23–25], в том числе АБК [26]. Известно, что накопление АК связано с ее включением в защитные механизмы растений в ответ на воздействие УФ радиацию, являющуюся для них стрессовым фактором [26, 27]. При этом повышенное содержание АК приводит к торможению роста и развития растений, так как изменение уровня АК определяет биохимические превращения, связанные с их процессами роста и старения [24–27].

В период массового цветения (28 суток) наблюдали уменьшение содержания АК в листьях растений обеих линий *Arabidopsis* как на КБС, так и на БС, что сопряжено с увеличением уровня Хл *a*. Это согласуется с данными, указывающими на важность и участие АК в защите фотосинтетического аппарата растительной клетки и стабилизации его фотохимической активности [27].

В фазу массового формирования стручков (35 суток) у *Arabidopsis* на КБС, в отличие от выращенных на БС растений, отметили снижение уровня АК в 1,5–2,5 раза в зависимости от используемой линии и интенсивности УФ-А излучения. Так как АК в растениях выполняет функцию антиоксиданта, а УФ-А лучи приводят к торможению их роста и развития, можно предположить, что постоянное снижение уровня АК при формировании генеративных органов связано с вовлечением ее в механизм адаптации *Arabidopsis*, что способствует удлинению репродуктивного периода растений. Такой вывод подтверждают данные, указывающие на возможный отток АК к семенам растения, с целью надления семян биосинтетической системой АК и способностью синтезировать ее для восстановления метаболической активности при прорастании [27, 28].

Сопоставительный анализ полученных результатов показывает, что световая адаптация растений *Arabidopsis Ler* и *hy4* к облучению их УФ-А светом различной интенсивности совместно с БС проявляется уже на начальном этапе онтогенеза. Это отражается в ингибировании ростовых реакций, в замедленном развитии репродуктивных органов растений и в целом в удлинении сроков вегетации и изменении семенной продуктивности исследуемых линий *Arabidopsis*. Увеличение интенсивности УФ-А излучения в комбинированном световом

потоке усиливает его ингибирующее влияние на протекание ростовых реакций, изменяя динамику и уровень накопления АК, эндогенных гормонов и ФСП, что является адаптивно-защитным ответом растений.

Адаптация растений к действию УФ-А излучения, изменяющая скорость ростовых процессов *Arabidopsis*, протекает за счет активного синтеза АК и изменения соотношения уровня эндогенных гормонов, отвечающих за активизацию и ингибирование этих процессов – снижения содержания ИУК и повышения уровня АБК.

УФ-А излучение исследуемой интенсивности приводит к снижению реальной семенной продуктивности *Arabidopsis*. Адаптация растений *Ler* к УФ-А излучению выражается в уменьшении семенной продуктивности растений за счет формирования меньшего числа репродуктивных органов (стручков и семян в стручке). У мутанта *hy4* адаптационные процессы регулирования семенной продуктивности сопряжены с интенсивностью УФ-А излучения в световом потоке. При интенсивности БС и УФ-А света соответственно 63 Вт/м² и 0,35 Вт/м² (КБС-1) понижение реальной семенной продуктивности растений связано с ингибированием процесса образования стручков. При этом у мутанта *hy4*, по нашему мнению, включаются компенсаторные механизмы, позволяющие снизить негативное влияние УФ-А излучения за счет увеличения числа семян в стручке. Повышение интенсивности УФ-А света до 0,70 Вт/м² (КБС-2) приводит к понижению реальной семенной продуктивности, что связано со значительным уменьшением формирования числа семян в стручках.

Уменьшение семенной продуктивности растений *Ler* и *hy4* в ответ на УФ-А облучение сопряжено с изменением соотношения Хл *a/b* и Хл (*a + b*)/Кар при сходной динамике накопления ФСП в листьях у *Arabidopsis* обеих линий. На основании этого факта и различий в ответах *Arabidopsis* дикого типа *Ler* и мутанта *hy4*, имеющего дефект по структуре гена *CRY1* [14, 15], выражающихся в формировании разного количества стручков и семян в стручках, можно предположить, что в адаптации растений к УФ-А излучению также принимают участие криптохром 1.

В целом полученные результаты исследований указывают на ингибирующее влияние УФ-А излучения низкой интенсивности на протекание биохимических процессов в растениях. УФ-А радиация способствует торможению роста и развития *Arabidopsis thaliana Ler* и *hy4*, уменьшению их биомассы и семенной продуктивности. Увеличение интенсивности УФ-А лучей в световом потоке усиливает его ингибирующее влияние на морфогенез растений.

Список литературы

1. Christie J. M., Briggs W. R. Blue Light Sensing in Higher Plants // *The Journal of Biological Chemistry*. 2001. V. 276. P. 11457–11460.
2. Данильченко О. А., Гродзинский Д. М., Власов В. Н. Значение ультрафиолетового излучения в жизнедеятельности растений // *Физиология и биохимия культурных растений*. 2002. Т. 34, № 3. С. 187–197.
3. Житорчук Ю. В., Стадник В. В., Шамина И. Н. Исследование линейных трендов во временных рядах солнечной радиации // *Изв. РАН*. 1994. Т. 30, № 3. С. 389–391.
4. Коваленко В. А., Молодых С. И. Долговременные вариации элементов радиационного баланса земной атмосферы и интенсивности космических лучей // *Исслед. по геомагнетизму, аэрон. и физике Солнца*. 1999. Вып. 106. С. 110–118.
5. Deng X.-W. Fresh View of Light Signal Transduction in Plants // *Cell*. 1994. V. 76 (3). P. 423–426.
6. Morales L. O., Brosche M., Vainonen J., Jenkins G. J., Wargent J. J., Sipari N., Strid A., Lindfors A. V., Tegelberg R., Aphalo P. J. Multiple Roles for UV RESISTANCE LOCUS8 in Regulating Gene Expression and Metabolite Accumulation in *Arabidopsis* under Solar Ultraviolet Radiation // *Plant Physiology*. 2013. V. 161. P. 744–759.
7. O'Brein T., Beall F. D., Smith H. De-Etiolation and Plant Hormones. Hormonal Regulation of Development III // *Encyclopedia of Plant Physiology*. 1985. V. 11. P. 282–307.
8. Карначук Р. А., Негрецкий В. А., Головацкая И. Ф. Гормональный баланс листа растений на свету различного спектрального состава // *Физиология растений*. 1990. Т. 37. С. 527–534.
9. Минич А. С., Минич И. Б., Зеленьчукова Н. С., Карначук Р. А., Головацкая И. Ф., Ефимова М. В., Райда В. С. Роль красного люминесцентного излучения низкой интенсивности в регуляции морфогенеза и гормонального баланса *Arabidopsis thaliana* // *Физиология растений*. 2006. Т. 53, № 6. С. 863–868.
10. Минич А. С., Минич И. Б., Зеленьчукова Н. С. Влияние УФ-А излучения и красного излучения низкой интенсивности на рост и развитие *Arabidopsis thaliana* // *Вестн. Том. гос. пед. ун-та*. 2006. № 6 (57). С. 73–79.
11. Koornneef M., Rolffand E., Spruit C. J. P. Genetic Control of Light-Inhibited Hypocotyl Elongation in *Arabidopsis thaliana* // *Z. Pflanzenphysiol.* 1980. V. 100. P. 147–160.
12. Seed and DNA Catalog / *Arabidopsis Biological Resource Center*. Internet Edition. 1997. V. 12. 266 p. <http://aims.cps.msu.edu/aims>.
13. Chun L., Kawakami A., Christopher D. A. Phytochrome A Mediates Blue Light and UV-A-Dependent Chloroplast Gene Transcription in Green Leaves // *Plant Physiology*. 2001. V. 125. P. 1957–1966.
14. Головацкая И. Ф., Карначук Р. А. Свет и растение. Томск: изд-во Томского гос. ун-та, 1999. 100 с.
15. Кефели В. И., Турецкая Р. Х., Коф Э. М., Власов П. В. Определение биологической активности свободных ауксинов и ингибиторов роста в растительном материале // *Методы определения фитогормонов, ингибиторов роста, дефолиантов и гербицидов* / под ред. Ю. В. Ракитина. М.: Наука, 1973. С. 7–22.
16. Кудоярова Г. Р., Веселов С. Ю., Каравайко Н. Н., Гюли-заде В. З., Чередова Е. П., Мустафина А. Р., Мотков И. Е., Кулаева О. Н. Иммуноферментная система для определения цитокининов // *Физиология растений*. 1990. Т. 37. С. 193–199.
17. Ермаков А. И., Арасимович И. Б. Методы биохимического исследования растений. Л.: Колос, 1972. 456 с.
18. Шлык А. А. Биосинтез хлорофилла и формирование фотосинтетических систем. В сб.: *Теоретические основы фотосинтетической продуктивности*. М.: Наука, 1972. 460 с.
19. Дубров А. П. Генетические и физиологические эффекты действия ультрафиолетовой радиации на высшие растения. М.: Наука, 1968. 251 с.
20. Choudhury N. K., Behera R. K. Photoinhibition of Photosynthesis: Role of Carotenoids in Photoprotection of Chloroplast Constituents // *Photosynthetica*. 2001. V. 39. I. 4. P. 481–488.
21. Edge R., McGarvey D. J., Truscott T. G. The carotenoids as antioxidants – a review // *Photochem. Photobiol. Ser. Biol.* 1997. V. 41 (3). P. 189–200.
22. Ебрахим М. К. Х. Проявление устойчивости двух сортов хлопчатника к облучению ультрафиолетом-А: фотосинтез и некоторые химические компоненты клеток // *Физиология растений*. 2005. Т. 52. № 5. С. 726–733.
23. Pastori G. M., Kiddle G., Antoni W. J., Bernard S., Veljovic-Jovanovic S., Verrier P. J., Noctor G., Foyer C. H. Leaf Vitamin C Contents Modulate Plant Defense Transcripts and Regulate Genes That Control Development through Hormone Signaling // *The Plant Cell*. 2003. V. 15. P. 939–951.
24. Conklin P. L., Barth C. Ascorbic acid, a familiar small molecule intertwined in the response of plants to ozone, pathogens, and the onset of senescence // *Plant, Cell and Environment*. 2004. V. 27. P. 959–970.
25. Puppo A., Groten K., Bastian F., Carzaniga R., Soussi M., Lucas M. M., De Felipe M. R., Harrison J., Vanacker H., Foyer C. H. Legume nodule senescence: roles for redox and hormone signalling in the orchestration of the natural aging process // *New Phytologist*. 2005. V. 165. I. 3. P. 683–701.
26. Noctor G. Metabolic signalling in defence and stress: the central roles of soluble redox couples // *Plant Cell and Environment*. 2006. Vol. 29. P. 409–425.
27. Gallie D. R. L-Ascorbic Acid: A Multifunctional Molecule Supporting Plant Growth and Development // *Scientifica*. V. 2013 (2013), Article ID 795964, 24 p. <http://dx.doi.org/10.1155/2013/795964>
28. Arrigoni O., De Gara L., Tommasi F., Liso R. Changes in the ascorbate system during seed development of *Vicia faba* L. // *Plant Physiology*. 1992. V. 99. I. 1. P. 235–238.

Минич А. С., доктор биологических наук, доцент, зав. кафедрой.
Томский государственный педагогический университет.
Ул. Киевская, 60, Томск, Россия, 634061.
E-mail: minich@tspu.edu.ru

Минич И. Б., кандидат биологических наук, доцент, доцент кафедры.
Томский государственный педагогический университет.
Ул. Киевская, 60, Томск, Россия, 634061.
E-mail: minichirina@gmail.com

Шайтарова О. В., кандидат биологических наук, ассистент кафедры.
Томский государственный педагогический университет.
Ул. Киевская, 60, Томск, Россия, 634061.
E-mail: olgash2309@mail.ru

Пермякова Н. Л., аспирант.
Томский государственный педагогический университет.
Ул. Киевская, 60, Томск, Россия, 634061.
E-mail: permyakova2503@gmail.com

Материал поступил в редакцию 13.05.2013.

A. S. Minich, I. B. Minich, O. V. Shaytarova, N. L. Permyakova

MORPHOGENESIS AND HORMONAL BALANCE *ARABIDOPSIS THALIANA* BY EXPOSURE TO UV-A LIGHT LOW INTENSITY

The article deals with the effect of long-wave ultraviolet (UVA) radiation in the low-intensity white light (BS) on morphogenesis, hormonal balance, the content of photosynthetic pigments (SAF) and ascorbic acid (AA) *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. wild-type and mutant *Ler hy4*, having irregularities in the synthesis of cryptochrome 1 (CRY1). The plants of both lines inhibition of growth processes and reducing the real seed production in response to the additional exposure to UV-A light was associated with a change in the balance of endogenous hormones - decrease in the amount of indole acid (IAA), and increased levels of abscisic acid (ABA), change the content of FAK and AK. On the basis of differences in the dynamics of seed production plants has been suggested the possible involvement of the photoreceptor CRY1 in regulating morphogenesis of plants to UV-A light of low intensity.

Key words: *Arabidopsis thaliana Ler, hy4, UV-A radiation, endogenous hormones, photosynthetic pigments, ascorbic acid, morphogenesis, seed production*

Minich A. S.
Tomsk State Pedagogical University.
Ul. Kievskaya, 60, Tomsk, Russia, 634061.
E-mail: minich@tspu.edu.ru

Minich I. B.
Tomsk State Pedagogical University.
Ul. Kievskaya, 60, Tomsk, Russia, 634061.
E-mail: minichirina@gmail.com

Shaytarova O. V.
Tomsk State Pedagogical University.
Ul. Kievskaya, 60, Tomsk, Russia, 634061.
E-mail: olgash2309@mail.ru

Permyakova N. L.
Tomsk State Pedagogical University.
Ul. Kievskaya, 60, Tomsk, Russia, 634061.
E-mail: permyakova2503@gmail.com