

ОРИЕНТАЦИЯ ЦИТОСКЕЛЕТА В КЛЕТКАХ ЭПИДЕРМЫ КОРНЕЙ, ОБРАЗОВАННЫХ *DE NOVO* НА ЛИСТОВЫХ ЭКСПЛАНТАХ В УСЛОВИЯХ КЛИНОСТАТИРОВАНИЯ

И.В. БУЛАВИН

Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины, Киев
E-mail: iliyabulavin@rambler.ru

Исследована анатомия, ориентация цитоскелета и толщина клеточных стенок ростовых зон корней, образованных de novo in vitro в условиях клиноста-тирования (моделированной микрогравитации). Анато-мическая структура корней, образованных de novo из клеток камбия черешка листовых эксплантов, по-добна структуре эмбриональных корней. Дифферен-цировка клеток корней in vitro при клиноста-тировании в основных чертах не отличается от контроля. Из-менения ориентации тубулинового цитоскелета в ус-ловиях клиноста-тирования выявлены в эпидерме дис-тальной зоны растяжения, что, по-видимому, связано со специфическими физиологическими свойствами кле-ток этой зоны. Установлена тенденция к утончению клеточных стенок корней in vitro в условиях модели-рованной микрогравитации.

Ключевые слова: *Arabidopsis thaliana*, корни *in vitro*, цитоскелет, клеточные стенки, клиноста-тирование.

Введение. Цитоскелет растений — сеть фила-ментных белков, состоящая из тубулиновых микротрубочек, актиновых микрофиламентов и ассоциированных с ней белков [1]. Эле-менты цитоскелета участвуют в процессах кле-точного деления, эндо- и экзоцитоза, везику-лярном транспорте [2, 3]. Процессы сборки микрофиламентов и микротрубочек, а также их ориентация в различных типах клеток в той или иной степени являются гравичувстви-тельными [4–7]. В связи с этим возникает вопрос, как изменения величины гравитации или ее отсутствие могут влиять на рост и диф-ференцировку клеток. Ответ на этот вопрос имеет непосредственное значение для разра-ботки технологий выращивания растений в длительных космических полетах, так как рас-тения являются неотъемлемым компонентом биорегенеративных систем жизнеобеспечения космонавтов [8, 9]. Имеющиеся литературные данные по гравичувствительности растительно-

го цитоскелета получены в космических и мо-дельных экспериментах на проростках *in vivo*, где объектами исследований служили клетки эмбриональных корней. Поэтому мы исследо-вали организацию цитоскелета в клетках раз-личных ростовых зон корней, полученных *in vitro* в условиях моделированной микрогравитации (клиноста-тирования). Преимущество подобных экспериментов заключается в том, что клино-ста-тирование действует с момента первых деле-ний клеток экспланта до полного формирова-ния органа *in vitro*, что позволяет установить степень влияния моделированной микрогравита-ции на организацию клеток в полной мере.

Материал и методы. В исследованиях были использованы растения *Arabidopsis thaliana* ди-кого типа (Columbia) и трансгенные, транс-формированные конструкциями GFP-FABD2 и GFP-MAP4. Растения *A. thaliana* GFP-FABD2 конститутивно экспрессируют GFP, слитый со вторым (С-концевым) актинсвязывающим до-меном фимбрина 1, что обеспечивает визуали-зацию актинового цитоскелета *in vivo* [7, 10]. *A. thaliana* GFP-MAP4 экспрессирует химерный ген GFP, слитый с одним из генов белка, ко-торый ассоциирован с микротрубочками, что также способствует прижизненно выявить эле-менты тубулинового цитоскелета [11, 12]. Для получения стерильных растений поверхность семян последовательно обрабатывали раство-рами 70%-ного спирта (45 с) и 5%-ного гипохлорита натрия (7 мин), трижды промывали стерильной дистиллированной водой и поме-щали на агаризованную питательную среду Му-расиге и Скуга (МС), не содержащую регуля-торов роста. Культивирование проводили при температуре 22–24 °С, фотопериоде 16 ч/8 ч (свет/темнота) и освещенности 93 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ на протяжении 21 сут. Для индукции ризогене-за от розеточных листьев 22-суточных растений отрезали верхнюю часть (1–2 мм), и оставший-

ся базальный сегмент вместе с черешком переносили в стеклянные чашки Петри на модифицированную среду МС, содержащую 1/10 часть минеральных солей, без витаминов и гормонов [13]. В металлические контейнеры цилиндрической формы ($d = 10$, $l = 10$) помещали одну чашку Петри с эксплантатами. Способ размещения чашек показан на рис. 1. Часть контейнеров устанавливали горизонтально (контроль), другие закрепляли на медленном горизонтальном клиностате (2 об./мин). Культивирование осуществляли при температуре 22–24 °С, освещенности 7,4–9,3 мкмоль·м⁻²·с⁻¹, светопериоде 16 ч/8 ч (свет/темнота).

Для визуализации элементов цитоскелета корни, полученные *de novo* на листовых эксплантатах трансгенных растений, помещали в каплю воды на предметное стекло и накрывали покровным стеклом. В качестве спейсеров для уменьшения механического воздействия на материал использовали парафилм. Препараты исследовали с помощью лазерного сканирующего конфокального микроскопа LSM 5 Pascal («Carl Zeiss», Германия), оснащенного аргоновым лазером (возбуждение 488 нм/эмиссия 505–530 нм) и объективами Plan Neofluar.

От корней, образованных *de novo* на листовых эксплантатах дикого типа, отрезали апексы длиной 0,5 см, фиксировали в растворе 2,5%-ного глутарового альдегида на 0,1 М какодилатном буфере (рН 7,2). Постфиксацию осуществляли 1 % OsO₄ на том же буфере. Материал обезвоживали в спиртах восходящей концентрации и ацетоне, заливали в смесь эпоксидных смол эпон – аралдит [14]. Срезы толщиной 50–60 нм изготавливали на ультрамикротоме MT-XL (RMR Instruments, США), помещали на бленды с подложкой из формвара, контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца, исследовали при помощи электронного микроскопа JEM 1230 («Jeol», Япония). Полученные негативы сканировали, используя сканер HP Scanjet 5470c и программное обеспечение HP Precisionscan Pro 3.1. На цифровых изображениях, в ПО UTHSCSA ImageTool v. 3.00, измеряли толщину клеточных стенок. Данные обрабатывали статистически при помощи ПО Statistica 7.0.: выборки проверяли на нормальность распределения, применяя критерий Колмогорова–Смирнова и Ли-

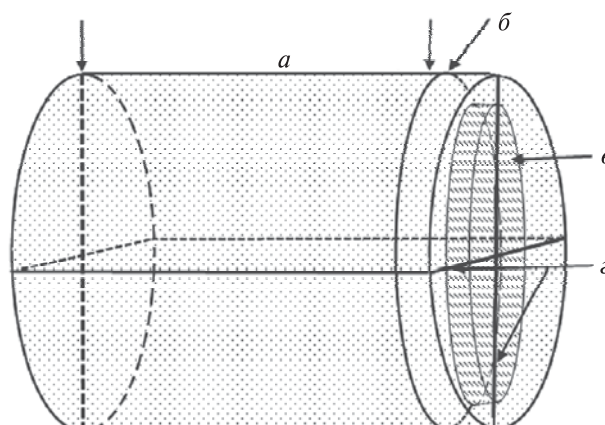


Рис. 1. Схема размещения чашки Петри с эксплантатами в металлическом контейнере: *a* – пенополиуретан, *б* – слой черного картона, *в* – чашка Петри, *з* – парафилм

лиефорса. Для установления статистически достоверных различий использовали *t*-критерий (для несвязанных выборок с нормальным распределением) или Манна-Уитни (для выборочных совокупностей, отличных от нормального распределения) [15].

Результаты исследований и их обсуждение.

Анатомическое строение корней, образованных de novo на листовых эксплантатах дикого типа. Исследования процесса ризогенеза *in vitro* показали, что корни образуются в тканях листовых эксплантов из клеток камбия проводящих пучков черешка [16]. Корни, образованные *de novo*, анатомически не отличались от эмбриональных корней и состояли из корневого чехлика и ростовых зон собственно корня: меристемы, дистальной и центральной зон растяжения (ДЗР и ЦЗР), зоны дифференциации (рис. 2, *a*). В контроле длина апикальной меристемы корней *in vitro* составляла $223,4 \pm 10,87$ мкм. Дистальная зона растяжения по терминологии Ishikawa et al. [17], «переходная зона» или «постмитотическая зона изодиаметрического роста» [18], клетки которой медленно растягиваются за счет цитоплазматической экспансии, локализована между апикальной меристемой и центральной зоной растяжения, длина этой зоны составляла $95,51 \pm 6,06$ мкм. ЦЗР, для которой характерно быстрое растяжение клеток за счет роста центральной вакуоли, начиналась на расстоя-

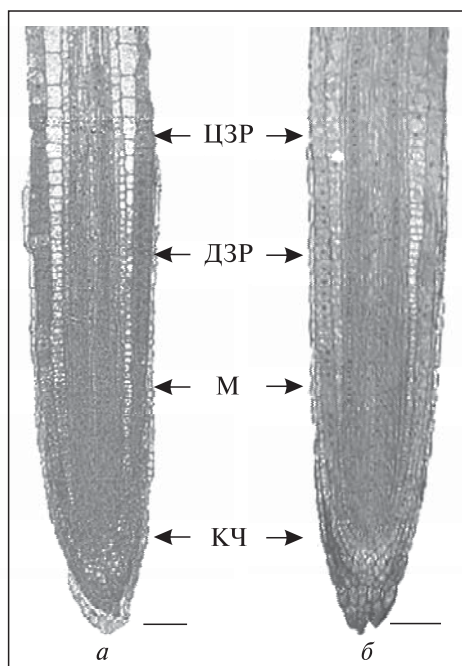


Рис. 2. Продольные срезы корней *Arabidopsis thaliana* дикого типа, образованных *de novo* на листовых эксплантах в контроле (а) и при клиностаტიровании (б): КЧ – корневая чехлик, М – меристема, ДЗР – дистальная зона растяжения, ЦЗР – центральная зона растяжения. Масштаб – 50 мкм

нии $318,91 \pm 13,3$ мкм от апикальной меристемы корня.

При клиностаტიровании анатомическое строение корней, образованных *de novo* на листовых эксплантах дикого типа (рис. 2, б), не изменялось по сравнению с контролем, их длина статистически не отличалась ($n = 15$; $p > 0,05$) и составляла для меристемы $237,07 \pm 10,98$ мкм, для ДЗР – $94,37 \pm 5,95$ мкм, для ЦЗР началась на расстоянии $331,44 \pm 13,47$ мкм от апикальной меристемы корня.

Визуализация цитоскелета в корнях трансгенных растений, образованных de novo. В корневых апексах трансгенной линии *A. thaliana* GFP-FABD2 кортикальные и эндоплазматические актиновые микрофиламенты выявлялись в клетках протодермы зоны меристемы и эпидермы последующих ростовых зон в контроле и при клиностаტიровании (рис. 3). В контроле кортикальные микрофиламенты располагались перпендикулярно и косо относительно продольной оси корня. Эндоплазмати-

ческие микрофиламенты окружали ядро и расходились от него радиально к цитоплазматической мембране. В клетках ДЗР ориентация кортикальных и эндоплазматических микрофиламентов была такой же, как в меристеме. В клетках ЦЗР кортикальные микрофиламенты имели продольную ориентацию. Эндоплазматические микрофиламенты располагались в цитозоле между вакуолями.

При клиностаტიровании в клетках протодермы, ДЗР и ЦЗР ориентация микрофиламентов была такой же, как в контроле (рис. 3, г–е).

Впервые полученные нами данные об ориентации актинового цитоскелета в ростовых зонах корней, образованных *in vitro*, демонстрируют ее сходство с ориентацией эмбриональных корней в контроле и при клиностаტიровании. Установлено, что в эпидермальных клетках эмбриональных корней *Zea mays* L. актиновые микрофиламенты представлены в виде тяжей двух типов – эндоплазматических и кортикальных, не имеющих определенной ориентации. В зоне растяжения кортикальные микрофиламенты располагаются более или менее параллельно по отношению к продольной оси корня [19], что также продемонстрировано на эмбриональных корнях *A. thaliana* GFP-FABD2 [7]. В литературе имеются сведения об увеличении кортикальных микрофиламентов под влиянием клиностаტიрования, что, по мнению авторов, может происходить вследствие трансформации G-актина в F-актин [20].

В корневых апексах трансгенной линии *A. thaliana* GFP-MAP4 ориентация кортикальных микротрубочек в протодерме зоны меристемы и ЦЗР была сходной в контроле и при клиностаტიровании (рис. 4). В клетках протодермы зоны меристемы корней, образованных *de novo*, кортикальные микротрубочки представлены параллельными рядами, расположенными непосредственно под цитоплазматической мембраной, перпендикулярно к продольной оси корня. В ЦЗР микротрубочки в основном ориентируются косо относительно продольной оси корня. В клетках ДЗР ориентация кортикальных микротрубочек в контроле такая же, как в клетках меристемы. При клиностаტიровании наряду с перпендикулярно ориентированными микротрубочками наблюдались укороченные,

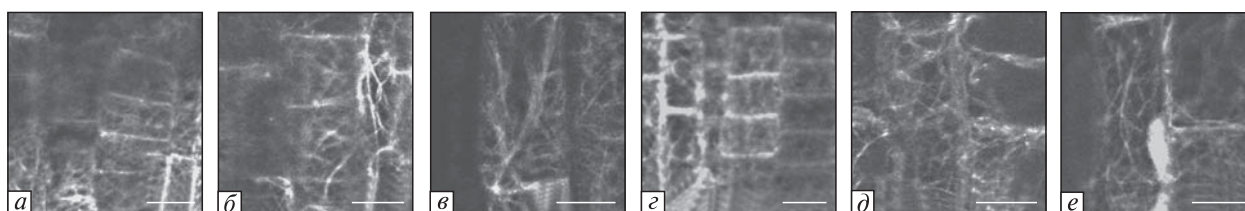


Рис. 3. Актиновые микрофиламенты в клетках ростовых зон корня *A. thaliana* GFP-FABD2 в контроле (а, б, в) и при клиностаировании (г, д, е): а, г — меристема; б, д — ДЗР; в, е — ЦЗР. Масштаб — 10 мкм

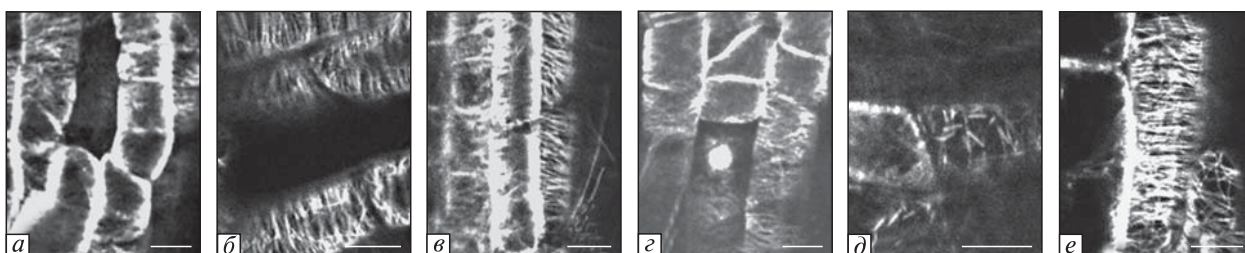


Рис. 4. Кортикальные микротрубочки в клетках корней *A. thaliana* GFP-MAP4, образованных *de novo*: а, б, в — контроль; г, д, е — клиностаирование; а, г — меристема; б, д — ДЗР; в, е — ЦЗР. Масштаб — 10 мкм

дезориентированные кортикальные микротрубочки (рис. 4, д).

Результаты впервые проведенных нами исследований тубулинового цитоскелета в различных ростовых зонах корней, образованных *de novo* в контроле и при клиностаировании, согласуются с результатами изучения эмбриональных корней у *Brassica rapa* и *A. thaliana* [21, 22]. Таким образом, тубулиновый цитоскелет клеток ДЗР является наиболее чувствительным к действию моделированной микрогравитации.

В литературе неоднократно привлекается внимание к возможным причинам четко выраженной гравичувствительности тубулинового цитоскелета ДЗР и в первую очередь обсуждается ее связь с физиологическими особенностями этой ростовой зоны корня [23, 24]. Клетки ДЗР отличаются от других ростовых зон корня по чувствительности к ауксину и другим эндогенным сигналам и экзогенным факторам, таким как этилен, внеклеточный кальций, механическое давление, водный или солевой стресс, гравитация [17, 25–27]. Предполагается, что в условиях моделированной микрогравитации более четко выявляется взаимозависимость функционирования актиновых и тубулиновых элементов цитоскелета, что обеспечивает ста-

бильность роста клеток в неблагоприятных условиях [22, 28].

Интересно отметить, что наибольшие изменения в ориентации микротрубочек в клетках эпидермы и коры корня зоны растяжения происходят во время завершающей стадии гравитропической реакции, т.е. при сгибе корня [29]. В связи с этим предполагается тесное взаимодействие между ориентацией микротрубочек и концентрацией ауксина в клетках [30]. В то же время можно предположить, что реориентация микротрубочек вызывается механически при росте эпидермальных клеток растяжением. Эта гипотеза объясняет, почему не только ауксин, но и другие ростовые факторы влияют на расположение микротрубочек. При этом принимается во внимание, что поперечная ориентация микротрубочек способствует клеточному росту, а продольная ингибирует его.

Структура клеточных стенок в условиях клиностаирования. Известно, что кортикальные микротрубочки направляют синтез и ориентацию микрофибрилл целлюлозы — главного компонента клеточных стенок растений — посредством их взаимодействия с целлюлозосинтазными комплексами, расположенными на плазматической мембране [31]. Актиновый цитоскелет обеспечивает транспорт везикул аппарата Гольд-

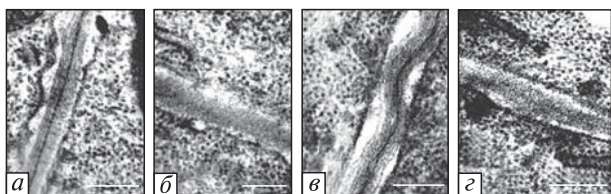


Рис. 5. Срезы поперечных (а, в) и продольных (б, з) клеточных стенок ДЗР корней, образованных *de novo*: а, б – контроль, в, з – клиностамирование. Масштаб – 200 нм

жи, содержащих целлюлозосинтазные комплексы первичной клеточной стенки к плазмалемме [32]. С учетом этих данных мы исследовали структуру клеточных стенок, измерили их толщину в протодерме и эпидерме ДЗР корней *A. thaliana* дикого типа, образованных *de novo*, в контроле и при клиностамировании.

В поперечных и продольных клеточных стенках протодермы и ДЗР в контроле различаются тонкая пектиновая срединная пластинка и микрофибриллы целлюлозы, погруженные в матрикс; периплазматическое пространство варьирует по ширине. При клиностамировании структура поперечных и продольных клеточных стенок была сходна с контролем. Хотя статистически достоверной разницы в толщине клеточных стенок в контроле и эксперименте выявлено не было, отмечена тенденция к утончению клеточных стенок (таблица). Одновременно в условиях моделированной микрогравитации наблюдали большую извилистость поперечных клеточных стенок в ДЗР (рис. 5).

Утончение внешних стенок клеток гипокотилей и листьев у *Impatiens balsamina* L. и *Triticum durum* Desf. описано после 13 и 16 дней выращивания растений в условиях космического полета. Антиклинальные и периклинальные клеточные стенки оставались по-

добны контролю [33]. Подтверждением этих данных могут служить результаты биохимического анализа, который выявил изменения в соотношении компонентов клеточных стенок листьев и стеблей гороха, находившихся 24 дня в условиях космического полета: установлено уменьшение количества целлюлозы и увеличение содержания гемицеллюлозы в органах растений [34]. При клиностамировании (24–240 ч) отмечено замедление регенерации клеточной стенки у протопластов *Brassica oleracea* L. [35], извилистость клеточных стенок в ДЗР корней *Beta vulgaris* L. после 7 дней выращивания [36]. Как известно, более ранние данные о разрыхлении и утончении клеточных стенок растений в условиях реальной и моделированной микрогравитации подтверждены результатами более поздних исследований. Выявлены изменения экспрессии генов, которые кодируют белки, ответственные за метаболизм компонентов клеточной стенки [37, 38], формирование цитоскелета и метаболизм фитогормонов, что, по мнению авторов [39], может вызывать изменения в свойствах клеточной стенки.

Показано, что анатомическая структура корней, образованных *de novo* из клеток камбия черешка листовых эксплантов, подобна структуре эмбриональных корней. Дифференцировка клеток на структурном уровне эмбриональных корней и образованных *de novo* в условиях клиностамирования в основных чертах не отличается от контроля. Наибольшая чувствительность тубулинового цитоскелета к клиностамированию выявлена в ДЗР, что, по-видимому, связано со специфическими физиологическими свойствами клеток этой зоны. Подтверждена тенденция к утончению клеточных стенок растений в условиях микрогравитации.

Толщина клеточных стенок протодермы и ДЗР корней *in vitro*, мкм

Клеточная стенка	Меристема	ДЗР	Меристема	ДЗР
	Контроль		Клиностаг	
Поперечная	0,106 ± 0,006	0,153 ± 0,009	0,103 ± 0,004	0,155 ± 0,07
Продольная	0,152 ± 0,007	0,203 ± 0,007	0,143 ± 0,005	0,189 ± 0,005

$M \pm m; n = 20; p > 0,05$

Автор выражает искреннюю признательность д-ру Boris Voigt (Институт клеточной и молекулярной ботаники при университете г. Бонн, Германия) и акад. НАН Украины Я.Б. Блюму за предоставленные семена трансгенных растений *Arabidopsis thaliana GFP-FABD2* и *GFP-MAP4*.

CYTOSKELETON ORIENTATION
IN THE EPIDERMAL CELLS OF ROOTS
FORMED *DE NOVO* ON LEAF EXPLANTS
UNDER CLINOROTATION

I.V. Bulavin

N.G. Kholodny Institute of Botany,
NAS of Ukraine, Kyiv
E-mail: iliyabulavin@rambler.ru

Root anatomy, cytoskeleton orientation and cell wall thickness in cells of the roots formed *de novo in vitro* under clinorotation (simulated microgravity) were investigated. Structure of the embryonic roots and of the roots formed *de novo* in cambium cells of the leaf petiole explants was shown to be similar. Root cell differentiation *in vitro* under clinorotation did not differ from that in control. Changes of tubulin microtubules' orientation in the epidermis of the distal elongation zone were observed under clinorotation that seems to be associated with specific physiological properties of the cells. Under clinorotation, the tendency of cell wall thinning was detected in the root cells formed *in vitro*.

ОРІЄНТАЦІЯ ЦИТОСКЕЛЕТА В КЛІТИНАХ
ЕПІДЕРМИ КОРЕНІВ, УТВОРЕНИХ *DE NOVO*
НА ЛИСТКОВИХ ЕКСПЛАНТАХ
В УМОВАХ КЛІНОСТАТУВАННЯ

I.V. Булавін

Досліджено анатомію, орієнтацію цитоскелета і товщину клітинних стінок ростових зон коренів, утворених *de novo in vitro* за кліностатування (модельованої мікрогравітації). Анатомічна структура коренів, утворених *de novo* з клітин камбію черешка листових експлантів, подібна до структури ембріональних коренів. Диференціювання клітин коренів *in vitro* за кліностатування загалом не відрізняється від контролю. В епідермі дистальної зони розтягу коренів *in vitro* при кліностатуванні виявлено зміни орієнтації тубулінового цитоскелета, котрі, вірогідно, пов'язані із специфічними фізіологічними властивостями клітин цієї зони. Встановлено тенденцію до потоншення клітинних стінок коренів *in vitro* в умовах модельованої мікрогравітації.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Blancaflor, E.B., The cytoskeleton and gravitropism in higher plants, *J. Plant Growth Regul.*, 2002, vol. 21, no. 2, pp. 120–136.

2. Sampathkumar, A., Lindeboom, J.J., Debolt, S., Gutierrez, R., Ehrhardt D.W., Ketelaar, T., and Persson, S., Live cell imaging reveals structural associations between the actin and microtubule cytoskeleton in *Arabidopsis*, *Plant Cell*, 2011, vol. 23, no. 6, pp. 2302–2313.

3. Sun, T., Li, S., and Ren, H., Profilin as a regulator of the membrane-actin cytoskeleton interface in plant cells, *Front. Plant Sci.*, 2013, vol. 4, p. 512.

4. Skagen, E.B., Cortical microtubule reorganization in protoplasts isolated from *Brassica napus* hypocotyl is affected by gravity, *J. Gravit. Physiol.*, 1998, vol. 5, no. 1, pp. 117–120.

5. Papaseit, C., Pochon, N., and Tabony, J., Microtubule self-organization is gravity-dependent, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2000, vol. 97, no. 15, pp. 8364–8368.

6. Kalinina, I., Shevchenko, G., and Kordyum, E., Tubulin cytoskeleton in *Arabidopsis thaliana* root cells under clinorotation, *Microgravity Sci. Technol.*, 2009, vol. 21, no. 1–2, pp. 187–190.

7. Pozhvanov, G.A., Suslov, D.V., and Medvedev, S.S., Actin cytoskeleton rearrangements during the gravitropic response of *Arabidopsis* roots, *Cell Tissue Biol.*, 2013, vol. 7, no. 2, pp. 185–191.

8. Kordyum, E.L., Talalayev, O.S., and Sarnatska, V.V., Space phytobiology: urgent trends and new models, *Ecol. Noospherol.*, 2009, vol. 20, no. 3–4, pp. 7–14.

9. Kittang, A.I., Iversen, T.H., Fossum, K.R., Mazars, C., Carnero-Diaz, E., Boucheron-Dubuisson, E., Le Disquet, I., Legue, V., Herranz, R., Pereda-Loth, V., and Medina, F.J., Exploration of plant growth and development using the European Modular Cultivation System facility on the International Space Station, *Plant Biol.*, 2014, vol. 16, no. 3, pp. 528–538.

10. Labuz, J., Krzeszowiec, W., and Gabrys, H., Threshold change in expression of GFP-FABD2 fusion protein during development of *Arabidopsis thaliana* leaves, *Acta Biol. Crac. Ser. Bot.*, 2010, vol. 52, no. 2, pp. 103–107.

11. Marc, J., Granger, C.L., Brincat, J., Fisher, D.D., Kao, Th., McCubbin, A.G., and Cyr, R.J., A *GFP-MAP4* reporter gene for visualizing cortical microtubule rearrangements in living epidermal cells, *Plant Cell.*, 1998, vol. 10, no. 11, pp. 1927–1940.

12. Yemets, A.I., Krasylenko, Yu.A., Sheremet, Yu.A., and Blume, Ya.B. Microtubule reorganization as a response to implementation of NO signals in plant cells, *Cytol. Genet.*, 2009, vol. 43, no. 2, pp. 73–79.

13. Kordyum, E.L., Sarnatska, V.V., Talalaiev, A.S., and Ovcharenko, Yu.V., *In vitro* root development in *Arabidopsis thaliana* wild type and scr mutants under clinorotation, *J. Gravit. Physiol.*, 2008, vol. 15, no. 1, pp. 165–166.

14. Carde, J.P., Electron microscopy of plant cell membranes, *Meth. Enzymol.*, 1987, vol. 148, pp. 599–622.

15. Baran, E., and Warry, F., *Simple data analysis for biologists*, Phnom Penh: World Fish Center and the Fisheries Administration, 2008, 67 p.
16. Bulavin, I.V., Rhizogenesis of *Arabidopsis thaliana* wild type and *scr* mutant *in vitro*, *Ukr. Bot. J.*, 2014, vol. 71, no. 1, pp. 78–82.
17. Ishikawa, H., and Evans, M.L., Specialized zones of development in roots, *Plant Physiol.*, 1995, vol. 109, no. 3, pp. 725–727.
18. Baluska, F., Kubica, S., and Hauskrecht, M., Post-mitotic «isodiametric» cell growth in the maize root apex, *Planta*, 1990, vol. 181, no. 3, pp. 269–274.
19. Blancaflor, E.B., and Hasenstein, K.H., The organization of the actin cytoskeleton in vertical and graviresponding primary roots of maize, *Plant Physiol.*, 1997, vol. 113, no. 4, pp. 1447–1455.
20. Kozeko, L.Y., Shevchenko, G.V., Artemenko, O.A., Martyn, G.G., and Kordyum, E.L., Actin organization and gene expression in *Beta vulgaris* seedlings under clinorotation, *J. Gravit. Physiol.*, 2005, vol. 12, no. 1, pp. 187–188.
21. Kalinina, I.A., Microtubules in epidermal and cortical root cells of *Brassica rapa* under clinorotation, *Tsitol. Genet.*, 2006, vol. 40, no. 5, pp. 21–27.
22. Shevchenko, G.V., Kalinina, Ya., and Kordyum, E.L., Interrelation between microtubules and microfilaments in the elongation zone of *Arabidopsis* root under clinorotation, *Adv. Space Res.*, 2007, vol. 39, no. 7, pp. 1171–1175.
23. Kalinina, I.A., Microtubules spatial alterations in root cells of *Brassica rapa* under clinorotation, *Cell Biol. Int.*, 2008, vol. 32, no. 5, pp. 581–583.
24. Kordyum, E.L., Shevchenko, G.V., Kalinina, I.M., Demkiv, O.T., and Khorkavtsiv, Y.D., The role of the cytoskeleton in plant cell gravisensitivity, *The plant cytoskeleton: a key tool for agro-biotechnology*, eds Blume Ya.B. et al., Dordrecht: Springer, 2008, pp. 173–196.
25. Ishikawa, H., and Evans, M.L., The role of the distal elongation zone in the response of maize roots to auxin and gravity, *Plant Physiol.*, 1993, vol. 102, no. 4, pp. 1203–1210.
26. Baluska, F., Volkmann, D., and Barlow, P.W., A polarity crossroad in the transition growth zone of maize root apices: cytoskeletal and developmental implications, *J. Plant Growth Regul.*, 2001, vol. 20, no. 2, pp. 170–181.
27. Fasano, J.M., Massa, G.D., and Gilroy, S., Ionic signaling in plant responses to gravity and touch, *J. Plant Growth Regul.*, 2002, vol. 21, no. 2, pp. 71–88.
28. Shevchenko, G.V., Interaction of microtubules and microfilaments in the zone of distal elongation of *Arabidopsis thaliana* roots, *Cytol. Genet.*, 2009, vol. 43, no. 4, pp. 223–229.
29. Blancaflor, E.B., and Hasenstein, K.H., Organization of cortical microtubules in graviresponding maize roots, *Planta*, 1993, vol. 191, no. 2, pp. 231–237.
30. Blancaflor, E.B., and Hasenstein, K.H., Time course and auxin sensitivity of cortical microtubule reorientation in maize roots, *Protoplasma*, 1995, vol. 185, pp. 72–82.
31. Bringmann, M., Landrein, B., Schudoma, C., Hamant, O., Hauser, M.-T., and Persson, S., Cracking the elusive alignment hypothesis: the microtubule-cellulose synthase nexus unraveled, *Trends Plant Sci.*, 2012, vol. 17, no. 11, pp. 666–674.
32. Endler, A., and Persson, S., Cellulose synthases and synthesis in *Arabidopsis*, *Mol. Plant.*, 2011, vol. 4, no. 2, pp. 199–211.
33. Nedukha, E.M., Effects of microgravity on the structure and function of plant cell walls, *Int. Rev. Cytol.*, 1997, vol. 170, pp. 39–77.
34. Laurinavichius, R.S., Yarochus, A.V., and Marchukajitis, A., Metabolism of pea plants grown under space flight conditions, *Biologicheskii issledova-niya na orbitalnikh stanziyakh salyut*, ed. Dubinin N.P., Moscow: Nauka, 1984, pp. 96–102.
35. Nedukha, E.M., Kordyum, E.L., Ovruts'ka, I.I., and Matveyeva, N.A., Effects of clinorotation on polysaccharide content in regenerated walls of *Brassica oleracea* L. protoplasts *Dopov. Nats. Akad. Nauk Ukraine*, 1996, vol. 4, pp. 129–132.
36. Shevchenko, G.V., and Kordyum, E.L., Organization of cytoskeleton during differentiation of gravisensitive root sites under clinorotation, *Adv. Space Res.*, 2005, vol. 35, no. 2, pp. 289–295.
37. Correll, M.J., Pyle, T.P., Millar, K.D., Sun, Y., Yao, J., Edelmann, R.E., and Kiss, J.Z., Transcriptome analyses of *Arabidopsis thaliana* seedlings grown in space: implications for gravity-responsive genes, *Planta*, 2013, vol. 238, no. 3, pp. 519–535.
38. Kwon, T., Sparks, J.A., Nakashima, J., Allen, S.N., Tang, Y., and Blancaflor, E.B., Transcriptional response of *Arabidopsis* seedlings during spaceflight reveals peroxidase and cell wall remodeling genes associated with root hair development, *Am. J. Bot.*, 2015, vol. 102, no. 1, pp. 21–35.
39. Hoson, T., Plant growth and morphogenesis under different gravity conditions: relevance to plant life in space, *Life (Basel)*, 2014, vol. 4, no. 2, pp. 205–216.

Поступила 14.05.15