

## ВЛИЯНИЕ ХОЛОДА НА ОРГАНИЗАЦИЮ АКТИНОВЫХ ФИЛАМЕНТОВ В РАЗЛИЧНЫХ ТИПАХ КЛЕТОК КОРНЯ *ARABIDOPSIS THALIANA*

С.Г. ПЛОХОВСКАЯ, А.И. ЕМЕЦ, Я.Б. БЛЮМ

Институт пищевой биотехнологии и геномики НАН Украины, Киев  
E-mail: blume@nas.gov.ua

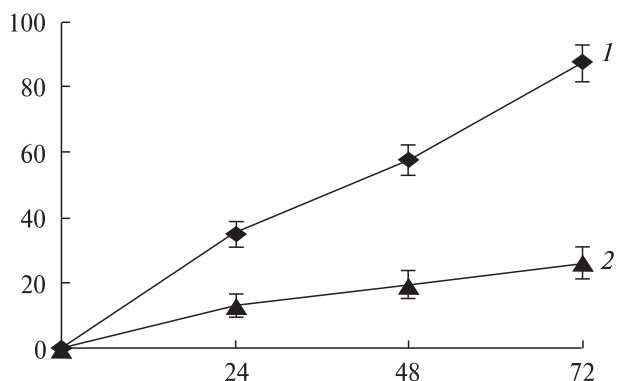
*Изучено влияние пониженной температуры (+4 °C) на организацию актиновых филаментов клеток разных ростовых зон корня Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. Установлено, что действие холодового фактора приводит к ингибированию роста главного корня и нарушает его морфологию, вызывая появление большого количества деформированных (эктопических) корневых волосков в зоне дифференциации. Показана временная взаимосвязь изменений параметров роста и морфологии корней с нарушением ориентации и организации актиновых филаментов в условиях воздействия пониженной температуры. Выявлено, что наиболее чувствительными к действию холода являются микрофиламенты корневых волосков, меристематических клеток и клеток зоны удлинения, а также эпидермальных клеток всех исследуемых зон корневого апекса A. thaliana.*

**Ключевые слова:** цитоскелет, актиновые филаменты, корневой апекс, низкие температуры, *Arabidopsis thaliana*.

**Введение.** Одним из интенсивно развивающихся направлений исследований цитоскелета растительной клетки является изучение ответа актиновых филаментов на действие различных факторов окружающей среды, таких как гравитация [1–3], механический стресс [4, 5], высокая [6, 7] и низкая температуры [8–10], тяжелые металлы [11–13]. Одной из важных особенностей цитоскелетных образований является их чувствительность к низким (не вызывающим замерзание) температурам, которая сопровождается обратимой сборкой деполимеризирующихся структур. Обнаружено, что во время холодового стресса в клетках люцерны (*Medicago sativa*) активируется экспрессия индуцируемых холодом генов, таких как *cas30* и *BN115*. Индукция гена *cas30* и приток ионов  $Ca^{2+}$  при холодовом стрессе (+4 °C) предотвращают разрушение клеточной мембраны и, наоборот, при +25 °C происходит нарушение текучести мембранных структур [14]. Экспрессия гена *cas30* является специфичной к действию низкой тем-

пературы и не реагирует на другие абиотические стрессы [15]. Холодовая же активация гена *BN115* требует реорганизации цитоскелетных структур, притока ионов  $Ca^{2+}$  и действия нескольких типов протеинкиназ [16]. Блокирование притока внеклеточного  $Ca^{2+}$  предотвращает экспрессию индуцируемых холодом генов и развитие холодостойкости у люцерны [17] и *Arabidopsis thaliana* [18]. Акклиматизация растений при низкотемпературном стрессе опосредуется глубокими изменениями в экспрессии генов, которые приводят к ряду изменений в составе транскриптов растений [19]. В ходе длительного воздействия холода увеличивается синтез стрессовых белков, в то время как синтез других белков ингибируется [20, 21]. Протеомный анализ озимой пшеницы (*Triticum aestivum*) в ответной реакции на температурный стресс показал существенное снижение синтеза нескольких белков, таких как NADH-дегидрогеназа и дегидроаскорбатредуктаза [22]. Результаты протеомного анализа мха (*Physcomitrella patens*) при холодовом стрессе выявили усиленный синтез актина [23].

Показано, что в цитоплазме пыльцевых трубок табака (*Nicotiana tabacum*) микрофиламенты оставались неповрежденными после воздействия +4 °C, в то время как микротрубочки при таких условиях разрушались [24]. После экспозиции культуры клеток BY-2 (*N. tabacum*) при 0 °C происходило нарушение организации актиновых филаментов, сопровождаемое формированием неупорядоченной сети микрофиламентов и частичной их деполимеризацией [25]. В клетках культуры озимого рапса под воздействием низких температур организация актиновой сетки подвергалась нарушениям, и микрофиламенты деполимеризовались [8]. Функция микрофиламентов зависит от баланса между G- и F-актином, а также актин-связывающих белков (ABP). Профилин и актин-деполимеризирующий фактор (ADF) яв-



**Рис. 1.** Изменение роста главного корня проростков *A. thaliana* в условиях пониженной температуры (+4 °C): по вертикали – прирост корней, %; по горизонтали – время обработки, ч; 1 – контроль; 2 – 4 °C

ляются двумя из наиболее высоко и широко экспрессирующихся типов АВР [10]. У пшеницы (*Triticum aestivum*) АДФ может быть активирован при действии холода и повышенной морозоустойчивости [26], что доказывает его участие в регуляции ответа на низкотемпературный стресс.

Поскольку сведения о закономерностях воздействия холодового фактора на актиновые филаменты ограничены, нами было изучено влияние пониженной температуры (+4 °C) на особенности прижизненной организации микрофиламентов в клетках главных корней *A. thaliana*, а также изучены их морфологические изменения, вызванные холодовым стрессом.

**Материалы и методы.** Для экспериментов использовали четырехдневные проростки линии *A. thaliana* (L.) Heynh., экспрессирующей химерный ген 35::GFP-ABD2-GFP. Ген состоит из последовательности, кодирующей домен гена фибрина AtFIM1, который связывает F-актин (ABD), флакированный генами *gfp* как с С-, так и N-концов. Использование такой конструкции позволяет эффективно визуализировать микрофиламенты в живых клетках [27].

Проращивание семян, исследование влияния низкой температуры (+4 °C) на рост и морфологию корней *A. thaliana*, а также статистическую обработку полученных данных проводили в соответствии с описанными нами ранее методиками [28]. В качестве контроля использовали ту же самую линию *A. thaliana*, растущую при соблюдении тех же условий фотопериода, но при постоянной температуре +22 °C.

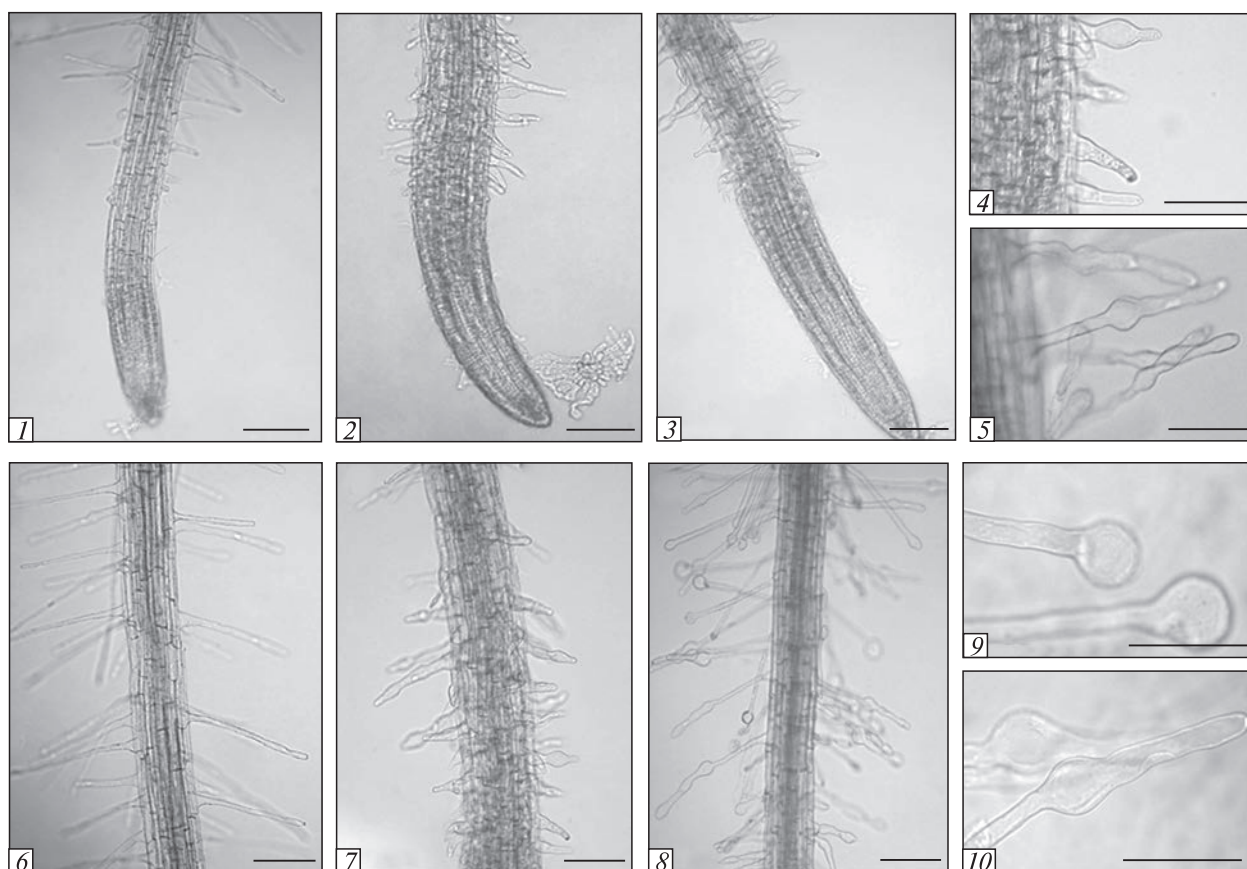
Прижизненную организацию актиновых филаментов через 1 и 2 ч после начала экспозиции при температуре +4 °C исследовали с помощью лазерного сканирующего конфокального микроскопа LSM 5 PASCAL («Carl Zeiss», Германия). Для получения трехмерного изображения использовали аргоновый лазер с длиной волны 488 нм, разделительный фильтр HFT 405/488, эмиссионный фильтр BP 505–530, объективы Plan Arochomat 40x/1.4 DIC и 60x/1.4 Oil DIC. Трехмерное изображение организации актиновых филаментов получали на основе серии оптических срезов (Z-стеков) с интервалом 0,2–0,7 мкм с помощью программного обеспечения версии 4SP2 LSM 510 META («Carl Zeiss», Германия).

#### Результаты исследований и их обсуждение.

В результате проведенных исследований установлено, что экспозиция проростков *A. thaliana* при температуре +4 °C приводила к значительным изменениям параметров роста и развития первичного корня (рис. 1). Так, через 24 ч интенсивность роста главного корня уменьшилась примерно в 2,8–2,9 раза, через 48 ч – в 3,1–3,2 раза, а через 72 ч – в 3,6–3,7 раза по сравнению с контролем.

Общеизвестно, что ингибирование роста первичного корня является следствием негативного влияния низкой температуры на деление и удлинение клеток корня, а это в свою очередь может быть сопряжено с нарушениями организации их цитоскелета, в частности микрофиламентов. Показано, что так же происходит ингибирование роста корней *T. aestivum* L. при экспозиции температуры +4 °C [29]. При исследовании влияния холода (+4 °C) на кончики корня *A. thaliana* выявлено, что они переставали удлиняться, а в период восстановления наблюдалась четкая дифференциация клеток [30].

Нами также обнаружено, что экспозиция корней *A. thaliana* при низкой положительной температуре приводила к значительным нарушениям морфологии первичного корня. В частности, обработка холодом инициировала деформацию корневого апекса, укорачивание зоны роста, а также разбухание и формирование эктопических корневых волосков в непосредственной близости от меристематической зоны корня (рис. 2, 2–5). В этих же условиях наблюдалось появление большого количества кор-



**Рис. 2.** Деформация корневого апекса проростков *A. thaliana* после экспозиции +4 °С: 1, 6 – контроль; 2, 4, 7, 9 – укорачивание зоны роста и разбухание корневых волосков зоны дифференциации через 24 ч; 3, 5, 8, 10 – через 48 ч. Масштаб: 20 мкм (1, 2, 3, 6, 7, 8), 40 мкм (4, 5), 100 мкм (9, 10)

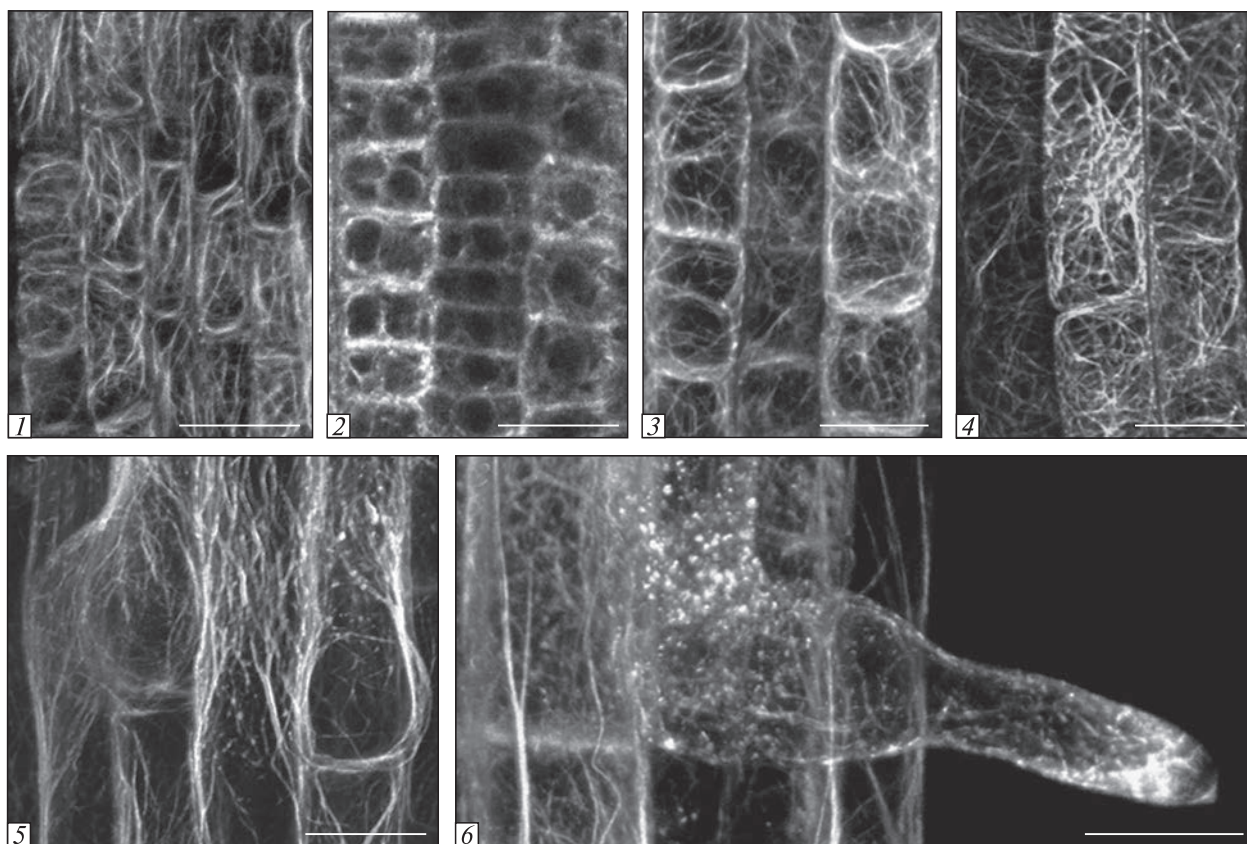
невых волосков с нарушенной морфологией в зоне дифференциации (рис. 2, 7–10). Ранее показано, что при 24-часовом фотопериоде краткосрочное снижение температуры до +4 °С может приводить к усилению ветвления стебля у *Cucumis sativus* L. [31].

Ранее сообщалось, что нарушения процессов роста и деления в суспензионной культуре клеток табака ВУ-2 вследствие обработки холодом напрямую связаны с изменениями организации микрофиламентов [25]. Поэтому следующим этапом наших экспериментов было изучение влияния пониженной температуры на реорганизацию актиновых филаментов в ходе роста и дифференцировки различных типов клеток главного корня *A. thaliana*.

Известно, что в меристематической зоне корня растений клетки обладают тонкой высокодинамической сетчатой структурой микрофила-

ментов, заполняющих всю цитоплазму (рис. 3, 1, 2). В клетках переходной зоны корня актиновые филаменты наблюдаются в виде пучков F-актина, располагающихся вокруг ядра и крепящихся поперечными нитями к клеточной стенке (рис. 3, 3). В клетках зоны растяжения пучки F-актина также располагаются в перинуклеарной зоне, а в периферической цитоплазме клетки наблюдаются более толстые и заметные скопления пучков F-актина, ориентированные радиально или случайным образом (рис. 3, 4). В клетках зоны дифференциации микрофиламенты распределяются равномерно по всей цитоплазме и состоят в основном из толстых пучков F-актина, ориентированных в основном в продольном направлении (рис. 3, 5). На ранних стадиях развития корневого волоска формируется густая сеть пучков F-актина, заполняющих всю цито-





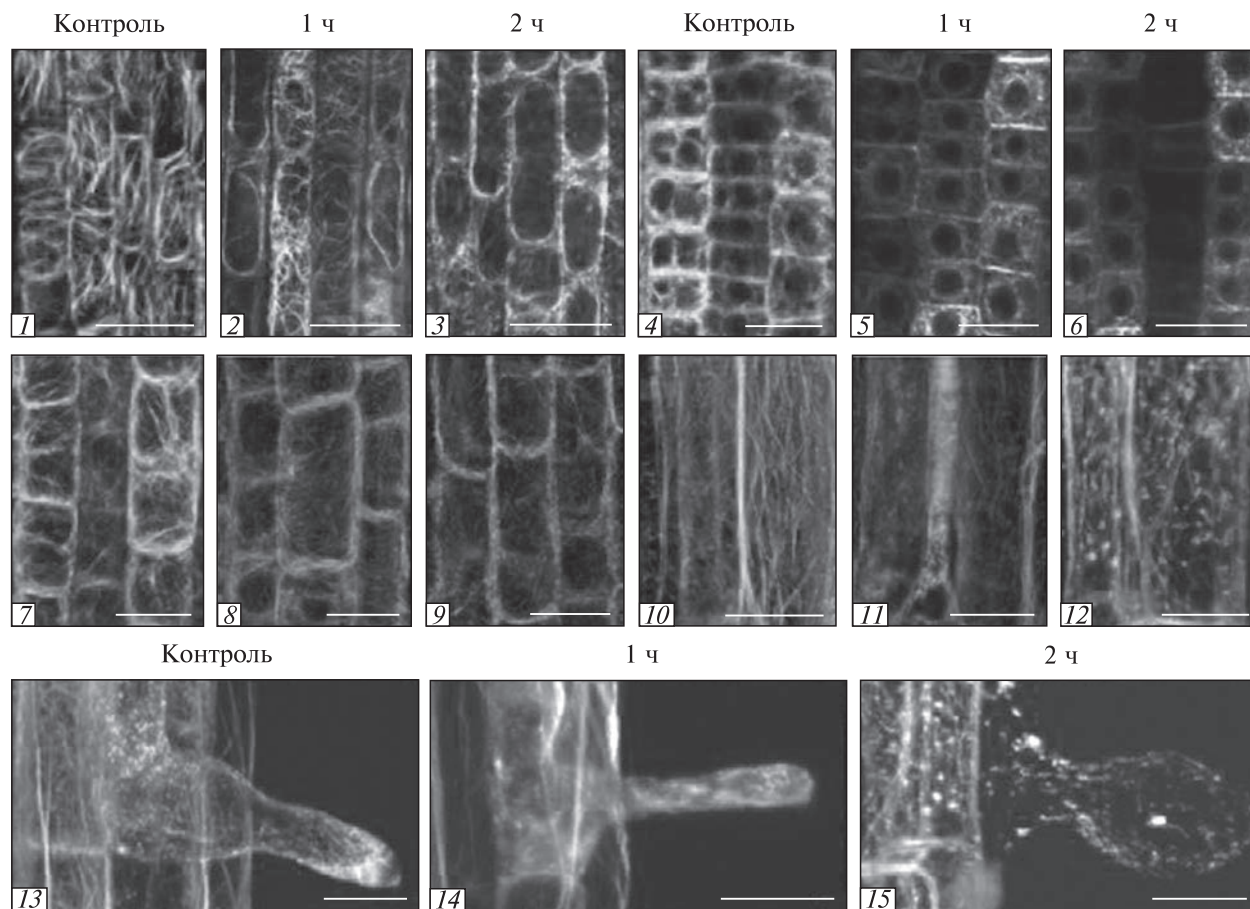
**Рис. 3.** Организация актиновых филаментов в разных типах клеток корней проростков *A. thaliana* (GFP-ABD-GFP): 1 – эпидермальные клетки корневого апекса; 2 – клетки меристемы; 3 – клетки переходной зоны; 4 – клетки зоны растяжения; 5, 6 – клетки зоны дифференциации и корневого волоска. Масштаб: 20 мкм

плазму клетки. На более поздней стадии развития корневого волоска пучки F-актина растягиваются и ориентируются по направлению роста волоска и в самом апексе формируют очень тонкую, плотную и динамическую сеть из микрофиламентов. Полученные результаты хорошо согласуются с ранее описанными закономерностями организации актиновых филаментов в клетках *A. thaliana*, экс-прессирующих химерный ген 35::GFP-ABD2-GFP [27, 32].

Обработка холодом корней *A. thaliana* (GFP-ABD2-GFP) приводила к отчетливым изменениям исходной организации актиновых филаментов в клетках всех исследуемых зон главного корня. Уже спустя 1 ч после начала экспозиции при температуре +4 °С, в эпидермальных клетках зоны меристемы удалось визуализировать более тонкую и разреженную сеть актиновых филаментов (рис. 4, 2). Через 2 ч холодной обработки неупорядоченная сеть

микрофиламентов становилась более разреженной и наблюдалась ее частичная деполимеризация (рис. 4, 3).

В клетках меристемы через 1 ч после начала экспозиции при температуре +4 °С также происходили изменения организации микрофиламентов, в том числе и их частичная деполимеризация (рис. 4, 5). Через 2 ч после экспозиции в отдельных клетках наблюдали сильное повреждение микрофиламентов и даже их полную деполимеризацию (рис. 4, 6). Нами также обнаружены изменения исходной организации актиновых филаментов после экспозиции при температуре +4 °С в клетках зоны растяжения *A. thaliana*, где они реориентировались, становились более тонкими через 1 ч и были видны как короткие пучки F-актина через 2 ч (рис. 4, 8, 9). Установлено, что повышенная чувствительность к действию холода характерна для актиновых филаментов в клетках



**Рис. 4.** Организация актиновых филаментов в разных типах клеток корней проростков *A. thaliana* (GFP-ABD-GFP) после обработки температурой +4 °С на протяжении 1–2 ч: 1–3 – эпидермальные клетки корневого апекса; 4–6 – клетки меристемы; 7–9 – зона растяжения; 10–12 – зона дифференциации; 13–15 – корневые волоски. Масштаб: 20 мкм

зоны дифференциации и корневых волосках. После инкубации корней при +4 °С уже через 1 ч наблюдали разрежение актиновой сетки и частичную деполимеризацию микрофиламентов (рис. 4, 11, 14), а уже через 2 ч можно было увидеть только ярко окрашенные точечные структуры или короткие пучки F-актина (рис. 4, 12, 15).

Полученные результаты согласуются с результатами других исследований, в которых также наблюдали деполимеризацию микрофиламентов через короткие интервалы времени после обработки растений низкими температурами, например, в клетках рапса и люцерны [14, 16]. Изменения актинового цитоскелета под действием холода зафиксированы и в пыльцевом зерне у груши (*Pyrus pyrifolia*) с последующим освобождением цитозольного Ca<sup>2+</sup> [33].

При изучении действия холодового фактора на актиновые филаменты растительной клетки было установлено, что даже кратковременная экспозиция культуры клеток табака ВУ-2 в условиях холода (0 °С, 5 мин) приводила к исчезновению радиальных микрофиламентов, а более длительная (20 мин) – к формированию неупорядоченной разреженной сети микрофиламентов. Спустя более длительный период времени (12 ч), наблюдались только яркие короткие пучки или отдельные скопления F-актина вокруг ядра и по периферии клетки [25]. В то же время результаты исследований, проведенных ранее на клетках лука, показали нечувствительность актиновых филаментов к холодовому стрессу, вызванному воздействием температур в диапазоне от 0 до +4 °С в те-

чение 1 ч, тогда как микротрубочки при таких условиях почти полностью деполимеризовались [34]. Возможно, это объясняется видоспецифичностью чувствительности растений к действию низких положительных температур.

Таким образом, нами впервые показано выраженное влияние пониженной температуры (+4 °C) на прижизненную организацию и ориентацию актиновых филаментов в различных типах клеток главного корня *A. thaliana*, сопряженных во времени с изменениями показателей роста и морфологии корней. Наиболее чувствительными к действию холода оказались корневые волоски, меристематические клетки, а также эпидермальные клетки всех исследуемых зон корня *A. thaliana*. Полученные данные позволяют предположить, что обнаруженные нарушения ориентации актиновых филаментов являются одной из причин изменения морфологии и роста корней в условиях холодового стресса. Поэтому дальнейшее выяснение закономерностей влияния низких температур на микрофиламенты растительной клетки будет иметь крайне важное значение для понимания механизмов действия этого абиотического фактора на растительный организм в целом и способствовать созданию практических подходов для поиска путей уменьшения негативного влияния холода на растение.

#### INFLUENCE OF COLD ON ORGANIZATION OF ACTIN FILAMENT IN VARIOUS CELL TYPES ROOT *ARABIDOPSIS THALIANA*

S.G. Plohovska, A. I. Yemets, Ya.B. Blume

Institute of Food Biotechnology and Genomics of the NAS of Ukraine, Kiev  
E-mail: blume@nas.gov.ua

The effect of the low temperature (4 °C) on the organization of actin filaments (microfilaments) of cells of different growth zones of the root of *Arabidopsis thaliana* (L.) have been studied. It was found that cold treatment inhibits growth of the main root and gives its morphology, causing a large number of deformed (ectopic) root hairs in the zone of differentiation. The temporal relationship of the disorientation and the organization of actin filaments and the detected changes of growth and morphology of roots under conditions of cold factor is shown. It has been found that the most sensitive to the cold are actin filaments of root hairs, meristematic cells, cells of elongation zone, and all epidermal cells of the root zones of *A. thaliana*.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Blancaflor, E.B., The cytoskeleton and gravitropism in higher plants, *J. Plant Growth Regul.*, 2002, vol. 21, no. 2, pp. 120–136.
2. 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.
3. 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.
4. Wang, N., Butler, J.P., and Ingber, D.E., Mechanotransduction across the cell surface and through the cytoskeleton, *Science*, 1993, vol. 260, no. 5111, pp. 1124–1127.
5. Deng, L., Fairbank, N.J., Fabry, B., Smith, P.G., and Maksym, G.N., Localized mechanical stress induces time-dependent actin cytoskeletal remodeling and stiffening in cultured airway smooth muscle cells, *Am. J. Physiol.* 2004, vol. 287, no. 2, pp. 440–448.
6. Pivovarova, A.V., Mikhailova, V.V., Chernik, I.S., Chebotareva, N.A., Levitsky, D.I., and Gusev, N.B., Effects of small heat shock proteins on the thermal denaturation and aggregation of F-actin, *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 2005, vol. 331, no. 4, pp. 1548–1553.
7. Toivola, D.M., Strnad, P., Habtezion, A., and Omary, M.B., Intermediate filaments take the heat as stress proteins, *Trends Cell Biol.*, 2010, vol. 20, no. 2, pp. 79–91.
8. Egierszdorff, S., and Kacperska, A., Low temperature effects on growth and actin cytoskeleton organization in suspension cells of winter oilseed rape, *Plant Cell Tissue Organ Cult.*, 2001, vol. 65, pp. 149–158.
9. Wasteneys, G.O., and Yang, Z., New views on the plant cytoskeleton, *Plant Physiol.*, 2004, vol. 136, no. 4, pp. 3884–3891.
10. Fan, T.T., Ni, J.J., Dong, W.C., An, L.Z., Xiang, Y., and Cao, S.Q., Effect of low temperature on profilins and ADFs transcription and actin cytoskeleton reorganization in Arabidopsis, *Biol. Plant.*, 2015, vol. 59, no. 4, pp. 793–796.
11. Pribyl, P., Cepak, V., and Zachleder, V., Cytoskeletal alterations in interphase cells of the green alga *Spirogyra decimina* in response to heavy metals exposure. The effect of cadmium, *Protoplasma*, 2005, vol. 226, no. 3–4, pp. 231–240.
12. Fan, J.L., Wei, X.Z., Wan, L.C., Zhang, L.Y., Zhao, X.Q., Liu, W.Z., Hao, H.Q., and Zhang, H.Y., Disarrangement of actin filaments and Ca<sup>2+</sup> gradient by CdCl<sub>2</sub> alters cell wall construction in *Arabidopsis thaliana* root hairs by inhibiting vesicular trafficking, *J. Plant Physiol.*, 2011, vol. 168, no. 11, pp. 1157–1167.
13. Goriunova, I.I., Krasylenko, Yu.A., Zaslavsky, V.A.,



- and Yemets, A.I., Cadmium effects on the organization of actin filaments in *Arabidopsis thaliana* primary root cells, *Dopov. NAN Ukraine*, 2014, vol. 9, pp. 127–133.
14. Orvar, B.L., Sangwan, V., Omann, F.M., and Dhindsa, R.S., Early steps in cold sensing by plant cells: the role of action cytoskeleton and membrane fluidity, *Plant J.*, 2000, vol. 23, no. 6, pp. 785–794.
  15. Mohapatra, S.S., Wolfraim, L., Poole, R.J., and Dhindsa, R.J., Molecular cloning and relationship to freezing tolerance of cold-acclimation-specific genes of alfalfa, *Plant Physiol.*, 1989, vol. 89, no. 1, pp. 375–380.
  16. Sangwan, V., Foulds, I., Singh, J., and Dhindsa, R.S., Cold-activation of *Brassica napus* *BN115* promoter is mediated by structural changes in membranes and cytoskeleton, and requires  $Ca^{2+}$  influx, *Plant J.*, 2001, vol. 27, no. 1, pp. 1–12.
  17. Monroy, A.F., Sarhan, F., and Dhindsa, R.S., Cold-induced changes in freezing tolerance, protein phosphorylation, and gene expression (evidence for a role of calcium), *Plant Physiol.*, 1993, vol. 102, no. 4, pp. 1227–1235.
  18. Tahtiharju, S., Sangwan, V., Monroy, A.F., Dhindsa, R.S., and Borg, M., The induction of kin genes in cold-acclimating *Arabidopsis thaliana*. Evidence of a role for calcium, *Planta*, 1997, vol. 203, no. 4, pp. 442–447.
  19. Chinnusamy, V., Zhu, J., and Zhu, J.K., Cold stress regulation of gene expression in plants, *Trends Plant Sci.*, 2007, vol. 12, no. 10, pp. 444–452.
  20. Hashimoto, M., and Komatsu, S., Proteomic analysis of rice seedlings during cold stress, *Proteomics*, 2007, vol. 7, no. 8, pp. 1293–1302.
  21. Lee, D.G., Ahsan, N., Lee, S.H., Lee, J.J., Bahk, J.D., Kang, K.Y., and Lee B.H., Chilling stress-induced proteomic changes in rice roots, *J. Plant Physiol.*, 2009, vol. 166, no. 1, pp. 1–11.
  22. Janmohammadi, M., Mock, H.P., and Matros, A., Proteomic analysis of cold acclimation in winter wheat under field conditions, *Icel. Agric. Sci.*, 2014, vol. 27, pp. 3–15.
  23. Wang, X., Yang, P., Zhang, X., Xu, Y., Kuang, T., Shen, S., and He, Y., Proteomic analysis of the cold stress response in the moss, *Physcomitrella patens*, *Proteomics*, 2009, vol. 9, no. 19, pp. 4529–4538.
  24. Aström, H., Virtanen, I., and Raudaskoski, M., Cold-stability in the pollen tube cytoskeleton, *Protoplasma*, 1991, vol. 160, pp. 99–107.
  25. Pokorná, J., Schwarzerová, K., Zelenková, S., Petrášek, J., Janotová, I., Čapková, V., and Opatrný, Z., Sites of actin filament initiation and reorganization in cold-treated tobacco cells, *Plant Cell Environ.*, 2004, vol. 27, no. 5, pp. 641–653.
  26. Ouellet, F., Carpentier, E., Cope, M.J., Monroy, A.F., and Sarhan, F., Regulation of a wheat actin-depolymerizing factor during cold acclimation, *Plant Physiol.*, 2001, vol. 125, no. 1, pp. 360–368.
  27. Wang, Y.S., Yoo, C.M., and Blancaflor, E.B., Improved imaging of actin filaments in transgenic *Arabidopsis* plants expressing a green fluorescent protein fusion to the C- and N-termini of the fibrin actin-binding domain 2, *New Phytol.*, 2008, vol. 177, no. 2, pp. 525–536.
  28. Plohovska, S.G., Zaslavsky, V.A., Yemets, A.I., and Blume, Ya.B., Participation of actin filaments of *Arabidopsis thaliana* root cells on low temperature actin, *Dopov. NAN Ukraine*, 2015, vol. 7, pp. 136–142.
  29. Abdрахманова, A., Wang, Q.Y., Khokhlova, L. and, Nick, P., Is microtubule disassembly a trigger for cold acclimation? *Cell Physiol.*, 2003, vol. 44, no. 7, pp. 676–686.
  30. Shibasaki, K., Uemura, M., Tsurumi, S., and Rahman, A., Auxin response in *Arabidopsis* under cold stress: underlying molecular mechanisms, *Plant Cell*, 2009, vol. 21, no. 12, pp. 3823–3838.
  31. Sisoeva, M.I., Slobodyanik, I.I., Sherudilo, E.G., and Vasilevskaya, N.V., Effect of short-term daily temperature drops in the processes of formation of organs in *Cucumis sativus* L. under different photoperiods, *Izvest. RAN*, 2007, vol. 6, pp. 765–767.
  32. Voigt, B., Timmers, A.C., Samaj, J., Muller, J., Baluska, F., and Menzel, D., GFP-FABD2 fusion construct allows *in vivo* visualization of the dynamic actin cytoskeleton in all cells of *Arabidopsis* seedlings, *Eur. J. Cell Biol.*, 2005, vol. 4, no. 6, pp. 595–608.
  33. Wu, J.Y., Jin, C., Qu, H.Y., Tao, S.T., Xu, G.H., Wu, J., Wu, H.Q., and Zhang, S.L., Low temperature inhibits pollen viability by alteration of actin cytoskeleton and regulation of pollen plasma membrane ion channels in *Pyrus pyrifolia*, *Environ. Exp. Bot.*, 2012, vol. 78, pp. 70–75.
  34. Quader, H., Cytoskeleton: Microtubules, *Progress in Botany. V. 59*, Springer-Verlag: Heidelberg, Berlin, 1998, pp. 374–395.

Поступила 26.05.16