Клітинна та молекулярна біологія
Cell Biology and Molecular Biology

https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.06.426

RESEARCH ARTICLE

Порівняльна організація тубулінових мікротрубочок у клітинах коренів *Zea mays* (*Poaceae*) та *Beta vulgaris* (*Chenopodiaceae* s. str. / *Amaranthaceae* s. l.) під впливом кліностатування

Галина В. ШЕВЧЕНКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна

Abstract. In order to identify the mechanism of functioning of the tubulin cytoskeleton, we have investigated the impact of clinorotation on cortical microtubules organization in the process of cell differentiation in growth zones of plant roots of *Zea mays* and *Beta vulgaris*. The similar organization of cortical and endoplasmic microtubules' network in both species is noted. Clinorotation did not significantly change the organization of microtubules in meristem cells and the central elongation root zone. However, in the distal elongation zone of roots, both *Z. mays* and *B. vulgaris* expressed deviations of individual microtubules from the ordered transverse organization (at an angle greater than 45º). This deviation of the microtubules is likely caused by clinorotation and results in discoordination of root growth under these conditions. In addition, it has been found that the scope of destruction of the MT network by taxol in the root cells of both species is not dependent on clinorotation.

Keywords: cell growth, clinorotation, cytoskeleton, microtubules, monocotyledons, dicotyledons, plant root, taxol

Article history. Submitted 30 August 2021. Revised 04 October 2021. Published 31 December 2021

Citation. Shevchenko G.V. 2021. Comparative organization of tubulin microtubules in root cells of *Zea mays* (*Poaceae*) and *Beta vulgaris* (*Chenopodiaceae* s. str. / *Amaranthaceae* s. l.) under the influence of clinorotation. *Ukrainian Botanical Journal,* 78(6): 426–433. [In Ukrainian]. https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.06.426

Affiliation. M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, 2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine: G.V. Shevchenko

*Corresponding author (e-mail: *galli.shevchenko@gmail.com*)

Вступ

Організація тубулінових мікротрубочок (МТ), які є основною складовою цитоскелету рослин, еволюційно формувалася у постійному полі земного тяжіння 1g (Hashimoto, 2015). Для визначення механізмів функціонування елементів цитоскелету важливо дослідити дію сили тяжіння на їхню організацію та функціонування. Кортикальні МТ – динамічна структура, яка швидко реагує на зовнішні подразнення (Ban et al., 2013; Fujita et al., 2013; Wasteneys, Ambrose, 2009), завдяки чому рослина має змогу пристосуватися до змін у навколишньому середовищі. Як відомо, МТ забезпечують клітинний поділ та видовження клітин, тому будь-які зміни в їхній організації позначаються на темпах росту органів рослин (Wasteneys, Ambrose, 2009). Особливо це суттєво для клітин коренів, оскільки саме корінь забезпечує ріст у напрямку поживних речовин і трофіку рослини.

Для визначення ролі цитоскелету в реакції рослин на зовнішні чинники досліджували організацію кортикальних тубулінових мікротрубочок у клітинах кори коренів однодольної рослини *Zea mays* L. (родина *Poaceae*) та дводольної *Beta vulgaris* L. (родина *Chenopodiaceae* у вузькому розумінні або *Amaranthaceae* у ширшому розумінні). Увагу приділяли зоні розтягнення кореня, яка є

© 2021 G.V. Shevchenko. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

найчутливішою до зовнішніх подразників (Mancuso et al., 2006). Для визначення механізму динамічної організації МТ застосовували симульовану мікрогравітацію (повільне кліностатування) та фармакологічний підхід, а саме досліджували дію інгібітора полімеризації МТ – таксолу. Розглядали також і роль МТ у ростових процесах клітин коренів за стресових умов.

Матеріали та методи

У роботі представлена порівняльна характеристика організації МТ у клітинах кори коренів рослин *Z. mays* та *B. vulgaris* за дії кліностатування. Використовували 1D кліностатування, яке запобігає сприйняттю рослинами спрямовуючої дії вектора гравітації (Brungs et al., 2019). Досліджували послідовні етапи диференціювання клітин коренів від меристеми до центральної зони розтягування. Водночас оцінювали вплив інгібітора функціонування тубулінової мережі – таксолу на організацію кортикальних МТ.

Попередньо замочені у воді (5 годин) зернівки *Z. mays* та насінини *B. vulgaris* пророщували на вологому фільтрувальному папері впродовж 4-х діб у стаціонарному контролі та на кліностатах. Зернівки *Z. mays* (гібрид LG 11) були отримані від Semences SA (Chappes, France), а насіння *Beta vulgaris* 'Бордо' – від Торгового насіннєвого дому (м. Запоріжжя). Папір змочували стандартним розчином Хогланда.

Як дезорганізатор мікротрубочок застосовувався Paclitaxel (Taxol™, Sigma Co.) (C47H51NO14), який порушує організацію мережі МТ, стабілізує полімер МТ і запобігає його деполімеризації. Через стабілізацію МТ Paclitaxel блокує мітоз, а МТ втрачають свою динаміку (Cusidó, 2002). Paclitaxel додавали до розчину Хогланда до кінцевої концентрації 50 мкМ (Baluška et al., 1997). Цим розчином змочували фільтрувальний папір і на ньому пророщували зернівки *Z. mays* та насінини *B. vulgaris* у стаціонарному контролі та на кліностатах, які оберталися зі швидкістю 2 об/хв. Для виявлення приросту коренів їхню довжину вимірювали на 3-й та 4-й дні росту рослин.

Для анатомічних досліджень корені кукурудзи та буряка близько 1 см завдовжки фіксували у 3,7%-му формальдегіді протягом 1 години і монтували в спирторозчинний віск за стандартною цитологічною процедурою (Baluška et al., 1997). Поздовжні мікротомні зрізи 10 мкм завтовшки розміщували

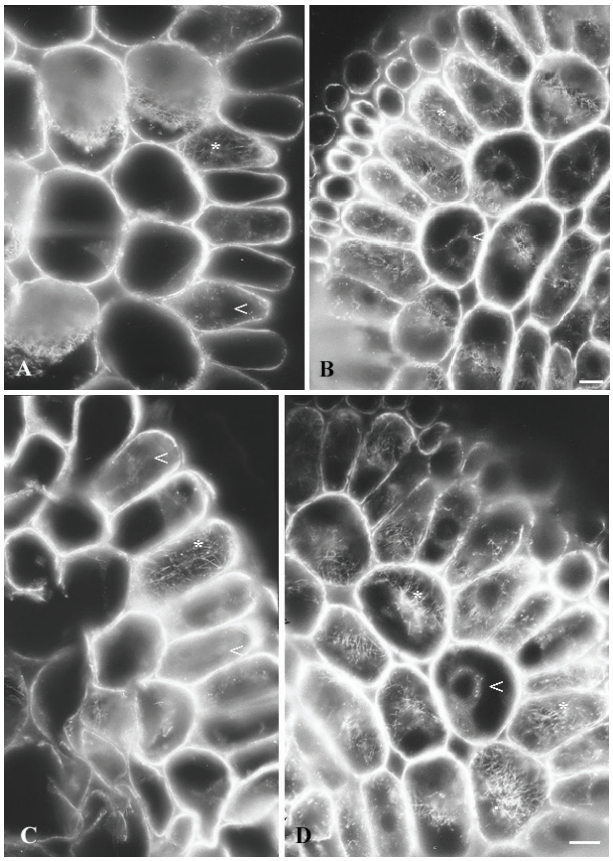

Рис. 1. Мережа кортикальних (позначка *) та ендоплазматичних мікротрубочок (позначка <) на поперечних зрізах клітин меристеми коренів *Zea mays* (A, C) та *Beta vulgaris* (B, D) у контролі (A, B) і під час кліностатування (C, D). Масштаб: 10 мкм

Fig. 1. Cortical (marked *) and endoplasmic (marked <) microtubules at cross sections of meristem in roots of *Zea mays* (A, C) and *Beta vulgaris* (B, D) in control (A,B) and under clinorotation (C, D). Bars: 10 μm

на предметному склі та проводили по низхідним концентраціям спиртів (97, 70 та 50%) у фосфатному буфері (pH 6,9). Імуноцитохімічно візуалізували мікротрубочки з первинними моноклональними антитілами до тубуліну (T-4026, Sigma) та вторинними антитілами, міченими флуоресцентною міткою флуоресцинізотіоцианатом (FITC) (F-9026, Sigma). Після фарбування зрізи монтували у середовище із суміші гліцерину (80%) і фосфатного буфера (20%). Зрізи аналізували на конфокальному лазерному сканувальному мікроскопі LSM 5 PASCAL (Zeiss, Germany) зі стандартними фільтрами (BP 450-490, LP 520). Досліджували організацію кортикальних та ендоплазматичних мікротрубочок у клітинах кори на рівні меристеми та зони розтягування коренів.

Таблиця 1. **Статистичні результати порівнювання вибірок довжини коренів *Zea mays* та *Beta vulgaris* за дії таксолу та кліностатування**

Повтори	μc	n_1	μt	n_2	$t\,(n_1 + n_2 - 2)$	p
Контроль / кліностат *Z. mays*						
1	7,8 ± 2.3	41	11.2 ± 3.6	45	-4,80 (84)	0,000007
2	1.32 ± 0.6	20	2.35± 1.0	37	-4.05 (55)	0,000165
3	2.19 ± 0.9	34	2.0 ± 0.9	29	0,81 (61)	0,420267
Контроль / кліностат *B. vulgaris*						
2	1.30 ± 0.4	84	1.11 ± 0.5	183	3,14 (265)	0,001869
3	2.22 ± 0.77	53	1.97 ± 0.6	28	1,49 (79)	0,141388
Контроль / дія таксолу *Z. mays*						
1	1,43 ± 0.6	33	1.08 ± 0.4	39	2,77 (70)	0,007095
2	2.19 ± 0.9	34	1.4± 0.6	32	3,999081 (64)	0,000167
3	1.32 ± 0.6	20	1.0 ± 0.5	25	1,94 (43)	0,05
Контроль / дія таксолу *B. vulgaris*						
1	1.11 ± 0.3	14	0.78 ± 0.26	30	3,44 (42)	0,001335
2	1.30 ± 0.4	84	0.81 ± 0.31	100	9,49 (182)	1,28721960861951E-17
Дія таксолу / дія таксолу при кліностатуванні *Z. mays*						
1	1.08 ± 0.4	39	1.31 ± 0.4	47	–2,75 (84)	0,007219
2	1.0 ± 0.5	25	1.06 ± 0.3	26	–0,57 (49)	0,571215
3	1.2 ± 0.6	33	0.78 ± 0.4	45	4,01 (76)	0,000141
Дія таксолу / дія таксолу при кліностатуванні *B. vulgaris*						
1	0.79 ± 0.3	30	0.92 ± 0.2	65	–2,67 (93)	0,009066
2	0.81 ± 0.3	100	0.84 ± 0.2	55	–0,70 (155)	0,483634

μc – середнє значення довжини коренів у контролі, μt – середнє значення довжини коренів у експерименті, t – значення коефіцієнта Стьюдента, *n1* та *n2* – розмір вибірки, p – значення статистичної вірогідності

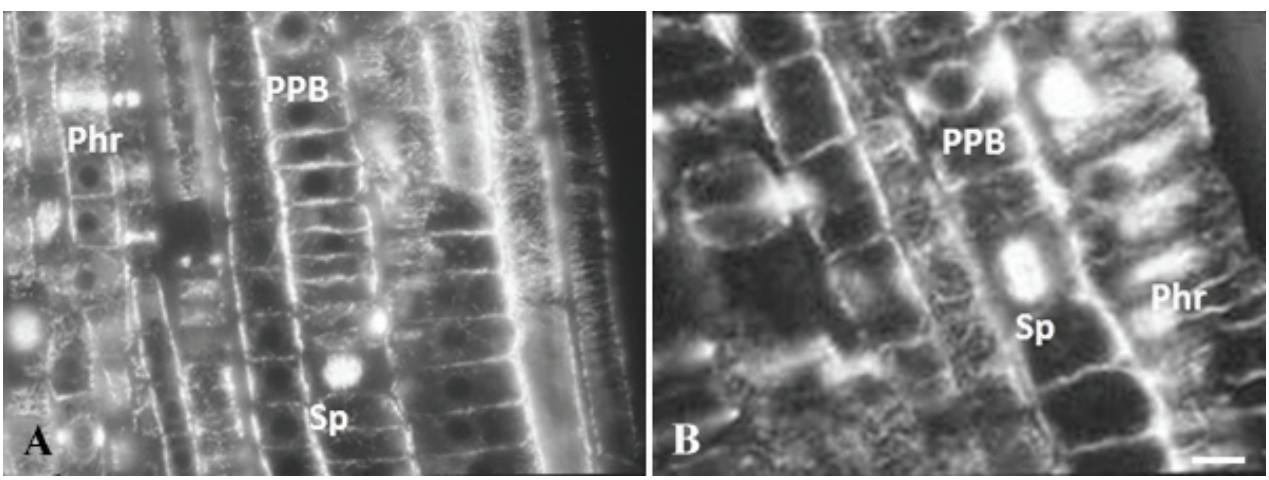

Рис. 2. Препрофазна смужка (PPB – preprophase band), веретено поділу (Sp – mitotic spindle) та фрагмопласт (Phr – phragmoplast) у клітинах меристеми *Zea mays* у контролі (A) і під час кліностатування (B). Масштаб: 10 мкм

Fig. 2. Preprophase band (PPB), mitotic spindle (Sp) and phragmoplast (Phr) in merismem cells of *Zea mays* control (A) and clinorotated (B) roots. Bar: 10 μm

Довжину первинних коренів (як один із маркерів реакції рослини на дію кліностатування та вплив таксолу) вимірювали щонайменше у 100 проростків обох видів. Обчислювали різницю довжини коренів на 3-й та 4-й дні росту в контролі та при обробці (дія таксолу/кліностатування). Приріст у контролі вважали за 100% і відносно нього обчислювали приріст у експериментів (дія таксолу/кліностатування). Статистичні показники для рис. 5 наведені в табл. 1.

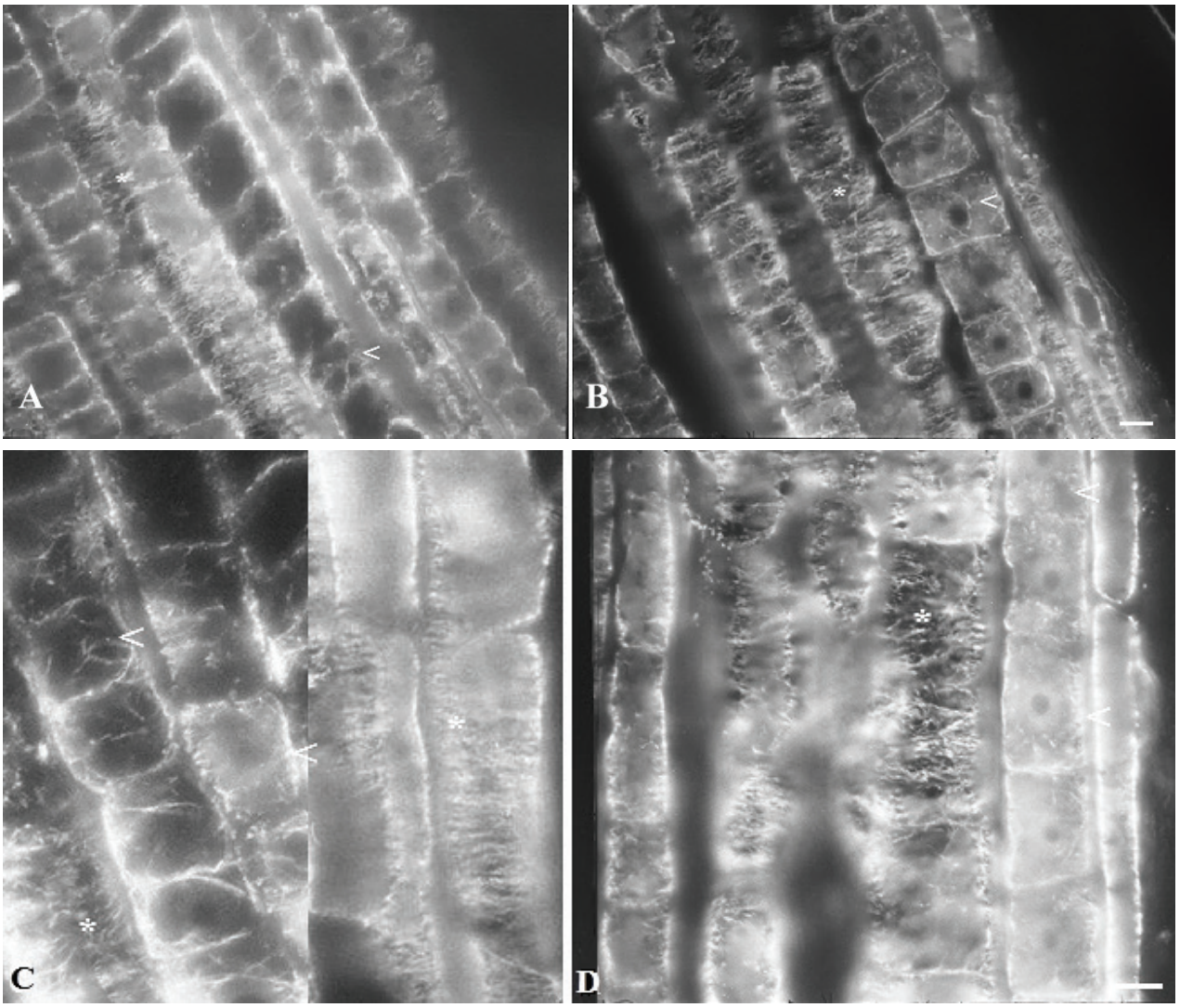

Рис. 3. Кортикальні (*) та ендоплазматичні (<) міротрубочки у дистальній зоні розтягування коренів *Zea mays* (A, B) та *Beta vulgaris* (C, D) у контролі (A, C) та під час кліностатування (B, D). Масштаб: 10 мкм

Fig. 3. Cortical (*) and endoplasmic microtubules (<) in distal elongation zone of *Zea mays* (A, B) and *Beta vulgaris* (C, D) control (A,C) and clinorotated (B, D) roots. Bars: 10 μm

Результати та обговорення

Мережа МТ у меристемі коренів. Меристема кореня є зоною активного поділу клітин.

На поперечних зрізах коренів *Z. mays* та *B. vulgaris* клітини кори на рівні меристеми округлі (рис. 1). У клітинах присутні кортикальні (кМТ) та ендоплазматичні (еМТ) мікротрубочки. Кортикальні МТ розташовані у вигляді впорядкованих пучків різної щільності, розміщених переважно впоперек основної осі кореня (рис. 1). У деяких клітинах важко розрізнити еМТ через високу щільність цитоплазми та кМТ.

У меристемі клітини швидко діляться, внаслідок чого у цій зоні кореня присутні численні структури поділу, сформовані МТ, а саме: веретено поділу, препрофазна смужка та фрагмопласт (рис. 2,A).

При дослідженні структури кортикальних та ендоплазматичних МТ у меристемі кліностатованих коренів *Z. mays* та *B. vulgaris* не виявлено відмінностей в їхній організації у контролі, а також змін у структурах клітинного поділу, сформованих МТ (рис. 3,B).

Мережа МТ у зоні розтягування кореня. Дистальна зона розтягування кореня (ДЗР), яка знаходиться між меристемою та зоною швидкого видовження (центральна зона розтягування – ЦЗР), характеризується переважно дифузним (ізотропним) ростом, завдяки чому на поздовжніх зрізах клітини поступово набувають форму, подібну до квадратної (рис. 3).

Дистальна зона розтягування являє собою резервуар клітин для постачання в зону їхнього активного розтягування. Швидкість, з якою клітини проходять ДЗР, сприяє швидкості росту кореня до найсприятливіших умов поживного середовища та визначає існування рослин за певних умов (Baluška et al., 1992). Ця зона є надзвичайно чутливою до зовнішніх стимулів і реагує на них зміною темпів росту клітин (Baluška et al., 1990, 1992). Ендоплазматичні МТ (еМТ) у клітинах коренів зазначених видів представлені мережею окремих МТ та їхніх пучків різної щільності, які оточують ядро і радіально розходяться від навколоядерної області до клітинної периферії, де закріплюються на цитоплазматичній мембрані (ЦМ) (рис. 3,B, D). Суттєвої різниці у будові еМТ однодольної (*Z. mays*) та дводольної (*B. vulgaris*) рослин не виявлено, проте у *B. vulgaris* еМТ виражені чіткіше. Кліностатування помітно не впливало і не змінювало організації еМТ як у *Z. mays*, так і *B. vulgaris* (рис. 3,B, D).

Кортикальні МТ (кМТ) в районі пізньої меристеми та ДЗР представлені переважно щільними тяжами, розміщеними перпендикулярно поздовжній осі головного кореня (рис. 3,A, B).

Детальний аналіз кліностатованих проростків *Z. mays* та *B. vulgaris* показав, що в деяких клітинах коренів пізньої меристеми та ДЗР визначаються як хаотичні кМТ, так і відхилення окремих кМТ на кут, більший за 45º від поперечної організації (рис. 4, B, D). Для *B. vulgaris* про спостереження таких клітин повідомляли і раніше (Shevchenko, 1999).

Особливо часто хаотичні кМТ спостерігали у *Z. mays* (рис. 4,B). Подібна організація кМТ була властива обом дослідженим видам рослин. Так, у *Z. mays* відзначено 27 ± 2,8% таких клітин, у *B. vulgaris* – 14,3 ± 3,7%. Слід зазначити, що аналогічні зміни організації МТ у ДЗР встановлені також і в *Arabidopsis thaliana* (Shevchenko et al., 2008).

Неістотну різницю відмічали в ступені вираженості кМТ, яка була більшою у клітинах коренів *B. vulgaris*, що, ймовірно, зумовлено різною спорідненістю антитіл до тубуліну в тканинах досліджуваних рослин.

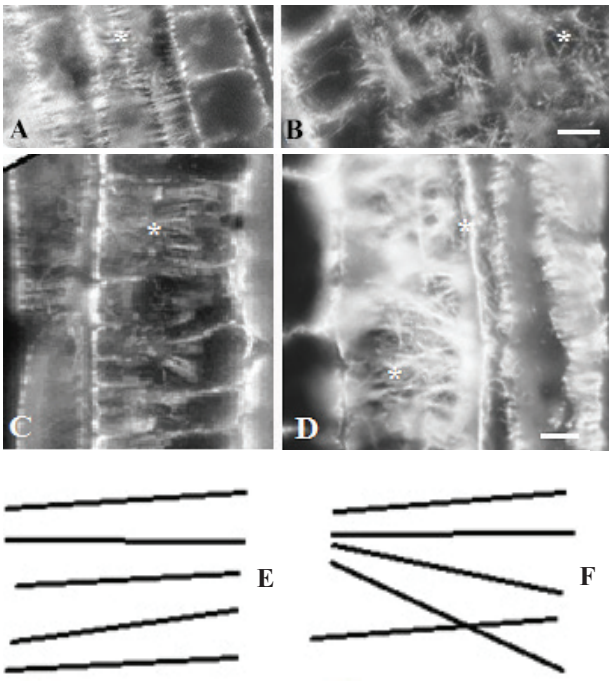

Рис. 4. Відхилення мікротрубочок від поперечної організації у кортикальних клітинах пізньої меристеми та зони розтягування проростків *Zea mays* (A, B) та *Beta vulgaris* (C, D) у контролі (A, C), під час кліностатування (B, D) та схематичне зображення (E: контроль, F: кліностатування). Зірочкою (*) позначені хаотичні мікротрубочки. Масштаб: 10 мкм

Fig. 4. Cortical microtubules, deviated from transversal orientation in the cells of late meristem and root elongation zone in seedlings of *Zea mays* (A, B) and *Beta vulgaris* (C, D) in control (A, C), during clinorotation (B, D) and its schematic view (E: control, F: clinorotation). Asterisk (*) indicates randomized microtubules. Bars: 10 μm

Отже, кліностатування підвищувало частоту дезорганізації кортикальних мікротрубочок у клітинах пізньої меристеми і зони розтягування коренів *Z. mays* та *B. vulgaris*. Водночас це призводило до помітної дискоординації росту – підсилення у *Z. mays* та пригнічення у *B. vulgaris* (рис. 5).

Така різниця між рослинами *Z. mays* та *B. vulgaris* зумовлена тим, що окрім цитоскелету, ростову реакцію коренів на зовнішні умови регулюють також інші фактори, які по-різному реагують на кліностатування. Окрім того, корені *Z. mays* значно переважають корені *B. vulgaris* як за загальною товщиною, так і за товщиною кори, яка на рівні меристеми складається з 6–7 шарів, тоді як у *B. vulgaris* їх 3–4.

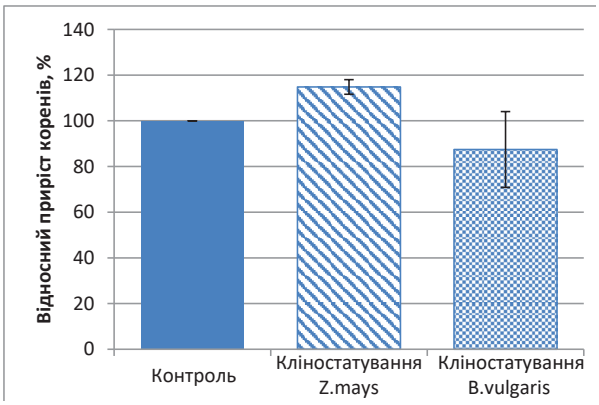

Рис. 5. Відносний приріст коренів 4-добових проростків *Zea mays* та *Beta vulgaris* під час кліностатування ($p < 0,05$)

Fig. 5. Relative growth of seedling roots of *Zea mays* and *Beta vulgaris* during clinorotation ($p < 0,05$)

Інгібіторний аналіз. Дію таксолу досліджували на клітинах ДЗР, оскільки саме ця зона кореня є найчутливішою до зовнішніх чинників (Baluška et al., 1990; Wasteneys, Ambrose, 2009). У клітинах ДЗР коренів *Z. mays* та *B. vulgaris* таксол призводив до часткового руйнування кортикального шару МТ. Внаслідок цього відмічали зруйновані короткі МТ та їхні рештки. Спостерігали порушення організації впорядкованих поперечних кМТ і точкові скупчення деполімеризованого тубуліну. Ендоплазматичні МТ при руйнуванні таксолом не утворювали радіальної структури в області навколо ядра, натомість вони були представлені зруйнованими фрагментами різних розмірів і щільності (рис. 6).

Не відмічали різниці в ступені руйнування мережі МТ у клітинах ДЗР коренів між контрольними та

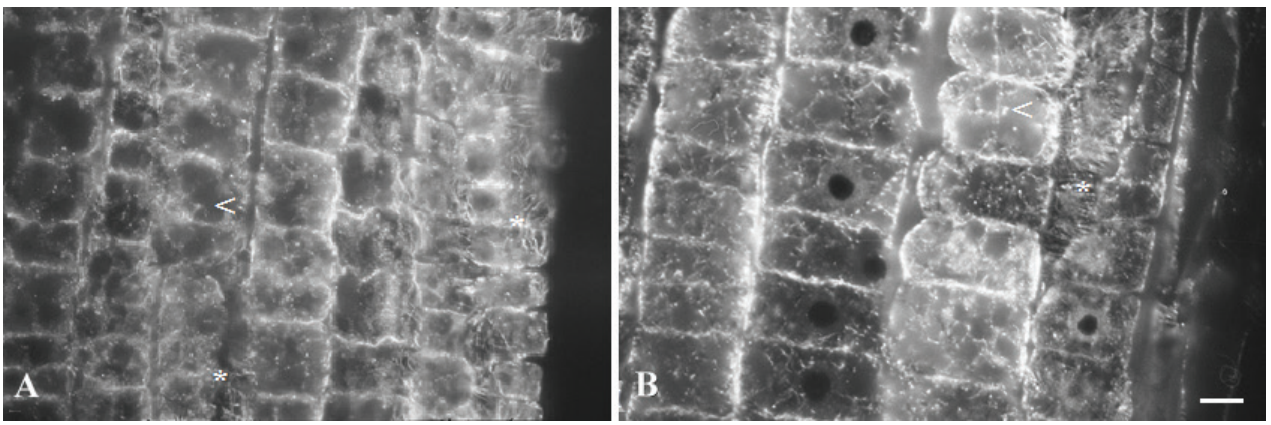

Рис. 6. Організація кортикальних (*) та ендоплазматичних (<) мікротрубочок у клітинах дистальної зони розтягування коренів *Zea mays* (A) та *Beta vulgaris* (B). Масштаб: 10 мкм

Fig. 6. cMTs and eMTs in cells of the distal elongation zone of *Zea mays* (A) and *Beta vulgaris* (B) roots. Bar: 10 μm

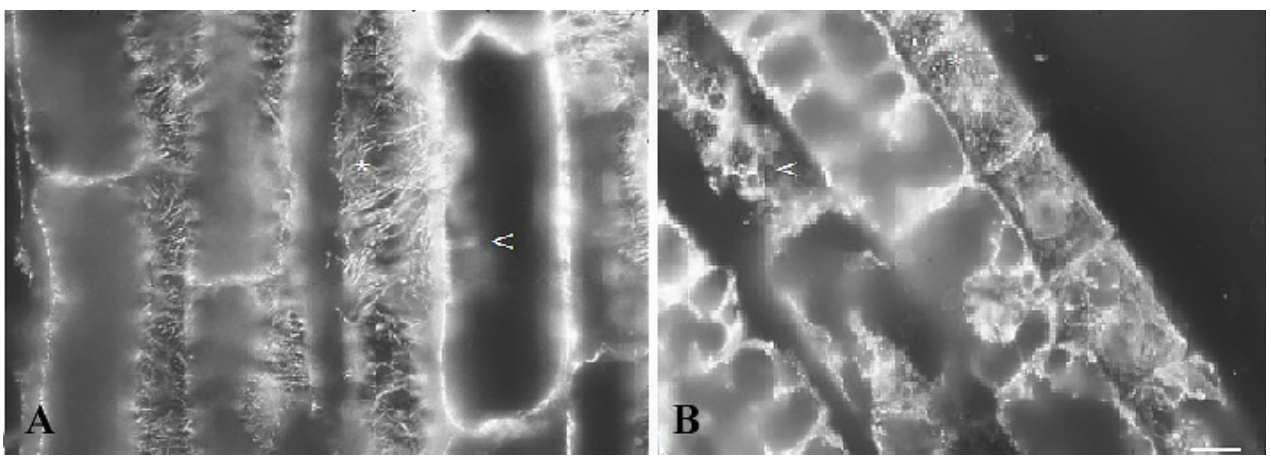

Рис. 7. Організація кортикальних (*) та ендоплазматичних (<) мікротрубочок у клітинах центральної зони розтягування коренів *Zea mays* (A) та *Beta vulgaris* (B). Масштаб: 10 мкм

Fig. 7. cMTs and eMTs in cells of the central elongation zone of *Zea mays* (A) and *Beta vulgaris* (B) roots. Bar: 10 μm

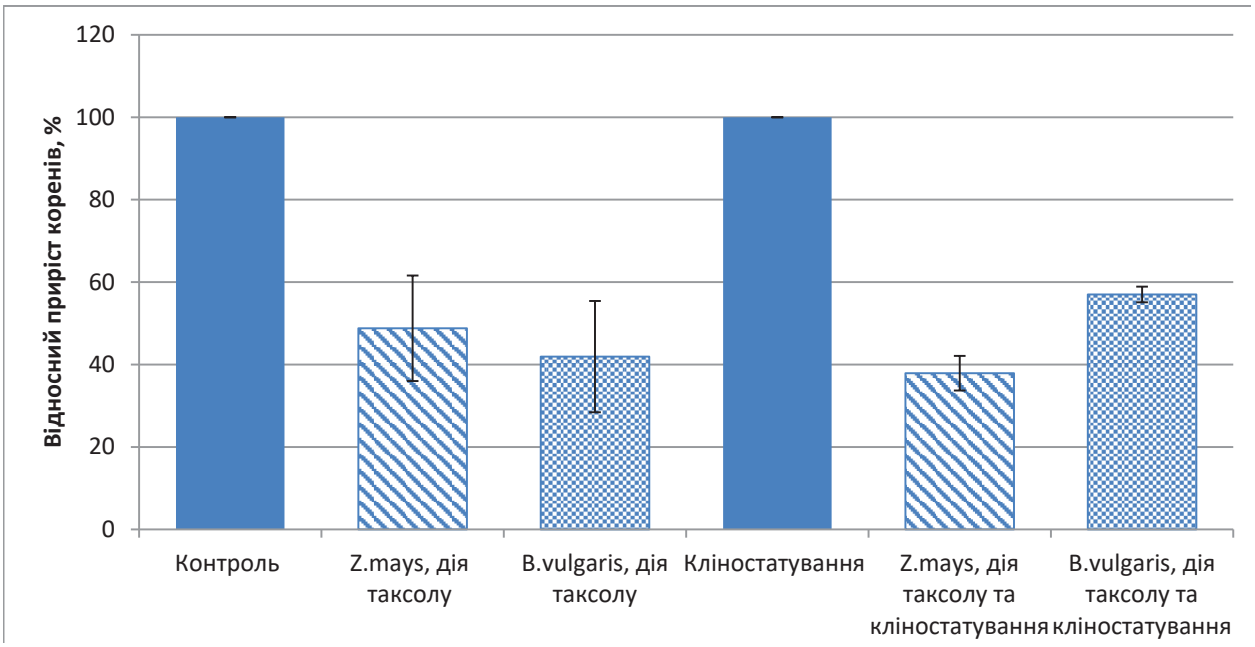

Рис. 8. Відносний приріст коренів *Zea mays* та *Beta vulgaris* за дії таксолу під час кліностатування та без нього (умови контролю та лише кліностатування взято за 100%) ($p < 0,05$)

Fig. 8. Relative growth of *Zea mays* and *Beta vulgaris* roots after taxol treatment in the stationary control and during clinorotation (control and clinorotation are considered to be 100%) ($p < 0,05$)

кліностатованими рослинами як у *Z. mays*, так і *B. vulgaris*.

У ЦЗР клітини видовжуються переважно в одному поздовжньому напрямку, вони ростуть анізотропно (Ishikawa, Evans, 1993). У проксимальній частині ДЗР коренів обох рослин траплялися навскісні кМТ, а в ЦЗР їхня частота суттєво підвищується. Також, збільшується кількість хаотичних кМТ (рис. 7, A, B).

Це пов'язано з пришвидшенням темпів росту клітин, під час якого переорієнтація кМТ з поперечних на поздовжні сприяє розтягуванню клітин та переходу до анізотропного росту. Через загальне підвищення дезорієнтації кМТ у ЦЗР важко порівняти кількість клітин із хаотичними кМТ у контрольних та кліностатованих зразках. Однак, враховуючи збільшення кількості частково дезорієнтованих кМТ вже у ДЗР кліностатованих зразків, логічно припустити подальше підвищення хаотичності кМТ у ЦЗР при кліностатуванні.

При вимірюванні розмірів коренів встановлено, що кліностатування не впливало на ступінь руйнування МТ та ріст оброблених таксолом рослин обох видів (рис. 8).

Той факт, що ріст досліджуваних рослин змінювався при кліностатуванні (рис. 5) (яке призводило до часткової дезорганізації кМТ), і не змінювався в кліностатованих рослин, які зазнали сильнішого руйнування МТ таксолом (рис. 8), свідчить про залучення кМТ у регулювання росту за умов зміненої сили тяжіння. Тобто, пригнічення функціонування мікротрубочок таксолом не викликало їхньої реакції на кліностатування. Слід зазначити, що цитоскелет є одним з численних компонентів складної системи регулювання росту клітин рослин при дії різного роду стресу.

Висновки

На основі порівняльного дослідження структури МТ у коренях рослин *Z. mays* і *B. vulgaris* виявлено їхню типову будову в клітинах усіх ростових зон. Починаючи з меристеми, кортикальні МТ залягають поперечно до поздовжньої осі кореня впорядкованими смугами паралельних МТ. У меристемі смуги кортикальних МТ виявилися найщільнішими. В усіх зонах коренів еМТ присутні у вигляді скупчень навколо ядер і радіальних променів, які простягаються до ЦМ, а також поодиноких МТ різної довжини. Кліностатування сприяло збільшенню частоти

дезорганізованих МТ у клітинах ДЗР. Ймовірно, це є певним внеском у дискоординацію росту коренів під час кліностатування, а саме – пришвидшення у *Z. mays* і пригнічення у *B. vulgaris* рослин. Отже, на прикладі однодольної та дводольної рослин виявлені однакові закономірності в організації кМТ та еМТ під час розвитку клітин, а також в організації кМТ у зоні розтягування коренів за дії кліностатування та протилежні щодо темпу росту головного кореня. Така різниця може бути пов'язана з різною товщиною коренів *Z. mays* та *B. vulgaris* і обумовлена функціонуванням багатокомпонентної системи регулювання росту під впливом кліностатування. Отримані дані є внеском у вивчення впливу фізичних факторів на ріст рослин та розвиток космічного рослинництва.

Список посилань

Baluška F., Hauskrecht M., Kubica Š. 1990. Postmitotic 'isodiametric' cell growth in the maize root apex. *Planta*, 181: 269–274. https://doi.org/10.1007/BF00195876

Baluška F., Parker J.S., Barlow P.W. 1992. Specific patterns of cortical and endoplasmic microtubules associated with cell growth and tissue differentiation in roots of maize (*Zea mays* L.). *Journal of Cell Science*, 103: 191–200. https://doi.org/10.1242/jcs.103.1.191

Baluška F., Samaj J., Volkmann D., Barlow P.W. 1997. Impact of taxol-mediated stabilization of microtubules on nuclear morphology, ploidy levels and cell growth in maize roots. *Biology of the Cell*, 89: 221–231.

Ban Y., Kobayashi Y., Hara T., Hamada T., Hashimoto T., Takeda S., Hattori T. 2013. a-tubulin is rapidly phosphorylated in response to hyperosmotic stress in rice and *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiology*, 54: 848–858. https://doi.org/10.1093/pcp/pct065

Brungs S., Hauslage J., Hemmersbach R. 2019. Validation of Random Positioning versus clinorotation using a macrophage model system. *Microgravity Science and Technology*, 31: 223–230. https://doi.org/10.1007/s12217-019-9687-0

Cusidó R.M., Palazón J., Bonfill M., Navia-Osorio A., Morales C., Piñol M.T. 2002. Improved paclitaxel and baccatin III production in suspension cultures of *Taxus media*. *Biotechnological Progress*, 18: 418–423. https://doi.org/10.1021/bp0101583

Fujita S., Pytela J., Hotta T., Kato T., Hamada T., Akamatsu R., Ishida Y., Kutsuna N., Hasezawa S., Nomura Y., Nakagami H., Hashimoto T. 2013. An atypical tubulin kinase mediates stress induced microtubule depolymerization in *Arabidopsis*. *Current Biology*, 23: 1969–1978. https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.08.006

Hashimoto T. 2015. Microtubules in Plants. *The Arabidopsis Book* (*American Society of Plant Biologists*), 13. https://doi.org/10.1199/tab.0179

Ishikawa H., Evans M.L. 1993. The role of the distal elongation zone in the response of maize roots to auxin and gravity. *Plant Physiology*, 102: 1203-1210. https://doi.org/10.1104/pp.102.4.1203

Mancuso S., Barlow P.W., Folkmann D., Baluska F. 2006. Actin turnover-mediated gravity response in maize root apices gravitropism of decapped roots implicates gravisensing outside of the root cap. *Plant Signaling and Behavior*, 1(2): 52–58. https://doi.org/10.4161/psb.1.2.2432

Shevchenko G. 1999. Patterns of cortical microtubules in epidermis of *Beta vulgaris* roots under clinorotation. *Advances in Space Research*, 24(6): 739–742.

Shevchenko G., Kalinina Ya.M., Kordyum E. 2008. Role of cytoskeleton in gravisensing of the root elongation zone in *Arabidopsis thaliana* plants. *Cell Biology International*, 32: 560–562.

Wasteneys G.O., Ambrose J.C. 2009. Spatial organization of plant cortical microtubules: close encounters of the 2D kind. *Trends in Cell Biology*, 19: 62–71. https://doi.org/10.1016/j.tcb.2008.11.004

Рекомендує до друку І.В. Косаківська

Шевченко Г.В. 2021. **Порівняльна організація тубулінових мікротрубочок у клітинах коренів *Zea mays* (*Poaceae*) та *Beta vulgaris* (*Chenopodiaceae* s. str. / *Amaranthaceae* s. l.) під впливом кліностатування**. *Український ботанічний журнал*, 78(6): 426–433.

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна: Г.В. Шевченко.

Реферат. З метою виявлення механізму функціонування тубулінового цитоскелета досліджували вплив кліностатування на організацію кортикальних мікротрубочок у процесі диференціювання клітин у ростових зонах коренів рослин *Zea mays* та *Beta vulgaris*. Відзначена подібність мережі кортикальних та ендоплазматичних мікротрубочок у вищезазначених рослин. Кліностатування помітно не змінювало організацію мікротрубочок у клітинах меристеми та центральної зони розтягування коренів. Проте у дистальній зоні розтягування коренів як у *Z. mays,* так і *B. vulgaris* встановлено відхилення окремих мікротрубочок від впорядкованої поперечної організації (на кут більший за 45º). Ймовірно, що таке відхилення мікротрубочок викликане дією кліностатування та є причиною дискоординації росту кореня за даних умов. Виявлено також, що ступінь руйнування мережі МТ таксолом у клітинах коренів обох рослин не залежить від кліностатування. Обговорюється роль мікротрубочок у ростових процесах клітин коренів під впливом зовнішніх факторів.

Ключові слова: кліностатування, корінь рослин, ріст клітин, таксол, цитоскелет