

УДК 581.144.2

DOI: 10.18384/2310-7189-2015-4-37-45

Филин А.Н.*Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва)*

КЛЕТочный АНАЛИЗ РОСТА КОРНЕЙ НЕКОТОРЫХ МУТАНТОВ ARABIDOPSIS THALIANA

Аннотация. В статье приведены результаты анализа роста корней на клеточном уровне у мутантов *Arabidopsis thaliana* с ослабленным сигналингом цитокинина *cre1-12ahk3-3*, *cre1-2ahk3-7*, с нарушенным ответом на ауксиновый сигнал *shy2-31*, полярного транспорта ауксина *pin2* и *pin4*. Показана возможность использования этих мутантов для выяснения того, как действуют цитокинины и ауксины на отдельные процессы, из которых складывается пролиферация и рост клеток, а именно на длительность клеточного цикла, время жизни клеток в меристеме, скорость образования клеток и скорость их перехода к растяжению. *Ключевые слова:* биология развития, клеточный цикл, фитогормоны, цитокинины, ауксины, пролиферация.

A. Filin*Timiryazev Institute of Plant Physiology, Russian Academy of Sciences, Moscow*

CELL ANALYSIS OF ROOT GROWTH OF SOME ARABIDOPSIS THALIANA MUTANTS

Abstract. In this paper, we provide results of the analysis of the root growth at a cellular level in *Arabidopsis thaliana* mutants *cre1-12ahk3-3*, *cre1-2ahk3-7* with reduced cytokinin signaling, *shy2-31* with infringement response to the auxin signal and mutants *pin2*, *pin4* with infringement of polar auxin transport. We show the possibility of using this mutant for finding how auxin and cytokinin affect the individual processes that make up the proliferation and growth of cells, namely, the duration of the cell cycle, lifetime of cells in the meristem, rate of cell proliferation and rate of transition to elongation.

Key words: developmental biology, cell cycle, phytohormones, cytokinins, proliferation, transition to differentiate.

Не вызывает сомнений, что фитогормоны играют ключевую роль в регуляции роста и морфогенеза растений. Наиболее изучаемыми и изученными на данный момент фитогормонами являются цитокинины и ауксины. Однако, несмотря на то, что изучению их действия на рост и морфогенез корней посвящено огромное количество работ,

до сих пор относительно мало изучено, как действуют эти фитогормоны на отдельные процессы, из которых складывается пролиферация и рост клеток, а именно на длительность клеточного цикла, время жизни клеток в меристеме, скорость образования клеток и скорость их перехода к растяжению. Создание ряда мутантов, у которых одно или несколько звеньев цепи восприятие-пере-

дача-ответ нарушено или изменена скорость синтеза и распада фитогормонов, стало одним из эффективных инструментов для решения проблемы изучения действия фитогормонов.

Введение новых генов, а также включение работы существующих генов у трансгенных растений или вследствие мутации часто приводит к изменению скорости роста, в частности, к изменению скорости роста корней [6; 9; 11]. Для того чтобы оценить, как это сказывается на росте корня, необходимо провести полный клеточный анализ роста. Прежде чем перейти к методике проведенного эксперимента, кратко рассмотрим строение растущей части корня, чтобы понять, из чего складывается рост корня.

В самой апикальной части корня располагается небольшая группа клеток, они делятся реже остальных и составляют покоящийся центр (ПЦ). Далее располагаются непосредственно активно делящиеся клетки, они вместе с ПЦ образуют меристему, или зону деления. На продольных срезах или снимках корней можно провести границу между меристемой и следующей зоной корня по резкому увеличению длины клеток. Сейчас в этом месте принято выделять переходную зону между меристемой и растяжением [4]. Четкая граница между меристемой и переходной зоной обусловлена резким возрастанием скорости роста клеток [8]. Далее следует зона растяжения, в конце которой клетки приобретают свой максимальный размер. Граница между зоной растяжения и следующей зоной дифференциации (зона корневых волосков) хорошо различима по

появлению корневых волосков и протоксилемы.

Из-за резкого ускорения роста клеток можно легко отличить меристематические клетки и клетки, которые перешли к растяжению, следовательно, можно узнать число клеток в меристеме и в зоне растяжения. Делая несколько измерений числа клеток на протяжении некоторого времени, например, раз в сутки, можно вычислить, с какой скоростью они делятся и переходят к растяжению, что позволяет нам оценить скорость пролиферации и скорость перехода клеток к растяжению [8]. Важно отметить, что для получения полной и ясной картины влияния последствий трансгенеза на рост растения необходимо проведение полного клеточного анализа роста корня, включающего изучение длительности клеточного цикла, времени жизни клеток в меристеме, скорости образования клеток и скорости их перехода к растяжению.

На сегодняшний день одним из эффективных инструментов для изучения роли фитогормонов в регуляции жизнедеятельности растений являются мутанты с измененным сигналингом, транспортом, ответом на фитогормональный сигнал, а также с измененными скоростями синтеза и/или деградации фитогормонов. Задача данной работы состоит в изучении с помощью клеточного анализа особенностей роста корней мутантов, у которых ослаблен сигналинг цитокинина – *cre1-12ahk3-3*, *cre1-2ahk3-7* [7], нарушен ответ на ауксиновый сигнал – *shy2-31* [8] и мутантов с нарушением полярного транспорта ауксина – *pin2* и *pin4* [10].

Материалы и методы

Растительный материал. В качестве контроля использовались растения *Arabidopsis thaliana* L. дикого типа (экотип *Columbia 0*). Семена мутанта *Shy2-31* мы получили от S. Sabatini (Dipartimento di Genetica e Biologia Molecolare Laboratory of Functional Genomics and Proteomics of Model Systems Universita La Sapienza, Rome, Italy). Семена мутантов *cre1-2ahk3-7*, *cre1-12ahk3-3* нам любезно предоставили в лаборатории Г.А. Романова (Институт физиологии растений РАН, лаборатория сигнальных систем контроля онтогенеза им. академика М.Х. Чайлахяна, Москва, Россия). Семена мутантов *pin2* и *pin4* были получены от T.Pasternak из лаборатории K. Palme (Institute for Biology II, Albert Ludwigs University Freiburg, Freiburg, Germany).

Перед посадкой семена стерилизовали 5% раствором гипохлорита натрия, после чего промывали в трех порциях стерильной дистиллированной воды по 5 мин в каждой. Стерилизованные семена высаживали в чашки Петри на среду, содержащую 1/4 нормы МС, 1% сахарозу, 0.8% агар-агар, 0.5 г/л 2-(N-морфолино)-этансульфоновой кислоты (MES), pH 5.8. Стратификацию проводили при 4°C в темноте в течение 2 суток в чашках Петри. После стратификации проростки выращивали в чашках Петри, помещенных вертикально в климатическую камеру, при длине светового дня 16 ч, освещенности 10 клк и температурном режиме 22/18°C (день/ночь).

Фиксация материала и подготовка к микроскопированию. На 3, 4 и 5 сутки после прорастания семян чашки Петри с проростками сканировали

на световом сканере Epson Perfection V300 Photo (Epson, Индонезия) с разрешением 600 dpi для последующего измерения длины корней. Далее при необходимости корни фиксировали в 4% формалине на фосфатном буфере (pH 7.2) в течение 4 ч при комнатной температуре. Живые или фиксированные проростки выкладывали на предметное стекло и капали на них раствором трихлоруксусной кислоты (ТХУ) 2 г/мл. Затем покрывали проростки покровным стеклом и смотрели под микроскопом с использованием оптики Номарского (Carl Zeiss, Германия). Данная процедура, называемая «просветление», является необходимой при использовании в процессе микроскопирования оптики Номарского и позволяет получать препараты такого же качества, как при методике просветления, использованной в нашей предыдущей работе [3], однако при использовании ТХУ в качестве просветляющего агента существенно сокращается время изготовления микропрепаратов.

Эксперимент дублировался, причем каждый повтор включал по 15 растений на вариант. Количественные данные показателей роста корня, полученные в ходе измерений и вычислений, обрабатывали с помощью программного обеспечения MS Excel 2007 и представляли как средние значения и их стандартные отклонения.

Анализ длины корней и размера меристемы. Анализ препаратов проводили под микроскопом Carl Zeiss Imager D1 (Германия) с использованием оптики Номарского. Для измерения длины главных корней использовали программу IMAGE J. Длину главного корня измеряли начиная от покояще-

гося центра до конца корневой шейки. Число клеток в меристеме и в зоне растяжения главного корня считали, используя программное обеспечение Carl Zeiss AxioVision. Измерения длины закончивших рост клеток проводили на снимках в программе Carl Zeiss AxioVision с помощью инструмента Length. Все измерения проводили вдоль одного продольного ряда клеток корня начиная от покоящегося центра.

Вычисление показателей роста клеток корня. Длительность клеточного цикла (T , ч) вычисляли по формуле, разработанной Ивановым [1; 2]:

$$T = \frac{\ln 2 * Nm * l}{V}, \quad (1)$$

где N_m – число меристематических клеток в одном ряду, l – длина клеток, закончивших рост (мкм), V – скорость роста корня (мкм/ч). Применимость этой формулы для вычисления средней длительности клеточного цикла в меристемах корней доказана в ряде работ [1; 8].

Время жизни клеток в меристеме ($T_{ж}$, ч) [1; 2] вычисляли следующим образом:

$$T_{ж} = p * T, \quad (2)$$

где T – длительность клеточного цикла (ч), p – число циклов деления клетки с момента отделения от первой клетки на границе покоящегося центра до выхода из меристемы. Величину p можно вычислить по формуле [1; 2]:

$$p = \frac{\ln(Nm - 1)}{\ln 2} \quad (3)$$

Число клеток, закончивших рост (N), рассчитывали по формуле [1; 2]:

$$N = \frac{\Delta L}{l}, \quad (4)$$

где ΔL – прирост корня (мкм), l – длина закончивших рост клеток (мкм).

Число клеток в меристеме можно непосредственно подсчитать на снимке меристемы, считая клетки в одном ряду коры от покоящегося центра до начала зоны растяжения, либо вычислить, зная p [1; 2]:

$$Nm = 2^{p+1} - 1, \quad (5)$$

где p – число циклов деления клетки.

Скорость образования новых клеток в одном ряду (V_m , кл./ч), вычисляли по формуле:

$$Vm_{(1-2)} = N_{(1-2)} + (Nm_2 - Nm_1) + (Ne_2 - Ne_1), \quad (6)$$

где $N_{(1-2)}$ – число клеток ряда закончивших рост между измерениями; N_{m1} – число клеток ряда меристемы в первое (Nm_2 – второе) измерение; Ne_1 – число клеток ряда в зоне растяжения на первое (Ne_2 – второе) измерение.

Скорость перехода клеток меристемы к растяжению (V_{me} , кл./ч) в одном ряду вычисляли по формуле:

$$Vme_{(1-2)} = Vm_{(1-2)} - (Nm_2 - Nm_1), \quad (7)$$

где $V_{me(1-2)}$ – скорость образования клеток между измерениями (кл./ч);

N_{m1} – число клеток ряда меристемы в первое, (Nm_2 – второе) измерение.

Результаты и обсуждение

Скорость роста корней. Все варианты эксперимента показали увеличение скорости роста и длины корней по отношению к контролю в разной сте-

пени (табл. 1, 3 и 4). Заметная разница в длине корней на 3 сутки эксперимента наблюдалась только у *cre 1-12ahk3-3* (табл. 1), что объясняется максимальной V по отношению к остальным вариантам, наблюдаемой у корней данного мутанта (табл. 3). На 4 и 5 сутки эксперимента разница в длине корня и V у этого мутанта увеличилась и по отношению к остальным вариантам продолжала оставаться максимальной (табл. 1 и 4). К концу эксперимента наибольшая длина корня и V наблюдалась у *cre 1-12ahk3-3*, у мутантов *pin2*, *shy2-31* и *pin4* была примерно одинаковой, а у *pin2* – близкой к контролю (табл. 1 и 4).

Длина закончивших рост клеток.

У всех мутантов наблюдалось увеличение длины закончивших рост клеток, однако разница между длиной клеток

была незначительна и не превышала 30 μ (табл. 1). Однако стоит отметить, что на 4 сутки эксперимента у *pin4* наблюдалось наибольшее отличие в длине закончивших рост клеток, которое составляло примерно 45 μ , а на 5 сутки у *pin2* разница в длине клеток составляла 50 μ (табл. 1), что говорит о некоторой стимуляции процесса роста растяжением. Наблюдаемое нами увеличение прироста корней по сравнению с контролем, а также незначительные отличия в длине закончивших рост клеток позволили предположить, что, возможно, у всех исследуемых нами мутантов наблюдается стимуляция пролиферации; чтобы это подтвердить или опровергнуть, мы посчитали число клеток в меристеме, зоне растяжения и число закончивших рост клеток.

Таблица 1

Измеренные показатели роста корней растений арабидопсиса

Вариант	Длина главного корня, мм						Длина закончивших рост клеток, мкм		
	3 сутки		4 сутки		5 сутки		3 сутки	4 сутки	5 сутки
	абс.	%	абс.	%	абс.	%			
Контроль	7,6 ± 1	100	12,4 ± 0,9	100	17,6 ± 0,9	100	104 ± 7	104 ± 6	122 ± 6
Cre1-2 ahk3-7	8,1 ± 0,7	107	15,2 ± 0,9	123	24 ± 1	136	116 ± 17	138 ± 13	142 ± 10
Cre1-12 ahk3-3	10,8 ± 1,5	142	22,6 ± 0,9	182	33,3 ± 1,8	189	122 ± 15	138 ± 9	142 ± 8
Shy2-31	6,9 ± 0,9	91	15,3 ± 1,1	123	24 ± 1,2	136	144 ± 11	142 ± 9	140 ± 13
Pin2	8 ± 0,9	105	13,8 ± 0,7	111	19,5 ± 0,9	111	134 ± 7	147 ± 10	151 ± 8
Pin4	7,6 ± 0,8	100	14,8 ± 0,7	119	23 ± 1	131	137 ± 11	157 ± 8	132 ± 11

Прим.: Для каждого варианта эксперимента приведены средние значения и стандартные отклонения (\pm). Длина корней дана в абсолютных величинах (абс.) и процентном отношении к контролю. Для каждого варианта эксперимента приведены данные, полученные при измерении 30 корней.

Число меристематических (Nm), растягивающихся (Ne) и закончивших рост клеток ($N1$) в одном продольном ряду коры. Зная прирост главного корня за определенный про-

межутков времени и длину закончивших рост клеток, по формуле (4) было вычислено, сколько всего было в корне клеток, которые закончили рост. У всех мутантов, кроме *pin2*, наблюдалось уве-

личение N_m , разница с контролем составляла примерно 10 клеток (табл. 2). Среди всех вариантов эксперимента на 3 сутки N_e было максимальным у *cre 1-2ahk3-7*, и отличалось от контроля на 6 клеток. Затем разница в N_e нивелировалась, и к концу эксперимента во всех вариантах N_e было примерно одинаковым (табл. 2). За все время

наблюдения наибольшее N_1 было у *cre 1-12ahk3-3* между 3 и 4 сутками, число которых было в 2 раза больше по отношению к контролю. *Pin4*, *shy2-31* и *cre1-2ahk3-7* имели одинаковое число закончивших рост клеток, которых было больше, чем в контроле, примерно на 10. У *pin2* число клеток не отличалось от контроля.

Таблица 2

Число клеток в разных зонах корня растений арабидопсиса

Вариант	Число клеток							
	в меристеме (N_m)			в зоне растяжения (N_e)			закончивших рост (N)	
	3 сутки	4 сутки	5 сутки	3 сутки	4 сутки	5 сутки	3-4 сутки	4-е сутки
Контроль	24 ± 1	23 ± 2	22 ± 2	6 ± 1	7 ± 1	9 ± 2	47 ± 4	43 ± 4
Cre1-2 ahk3-7	26 ± 1	28 ± 2	30 ± 1	12 ± 1	9 ± 1	7 ± 1	56 ± 4	63 ± 9
Cre1-12 ahk3-3	29 ± 4	31 ± 3	33 ± 3	10 ± 1	9 ± 1	10 ± 1	91 ± 13	76 ± 7
Shy2-31	30 ± 3	29 ± 3	33 ± 2	9 ± 1	12 ± 1	11 ± 2	58 ± 4	61 ± 6
Pin2	21 ± 2	21 ± 2	21 ± 2	8 ± 1	8 ± 1	7 ± 1	41 ± 3	39 ± 4
Pin4	33 ± 2	31 ± 3	37 ± 3	7 ± 1	8 ± 1	9 ± 1	49 ± 4	54 ± 4

Прим.: Для каждого варианта эксперимента приведены средние значения и стандартные отклонения (\pm). Для каждого варианта эксперимента приведены данные, полученные при измерении 30 корней.

Результаты подсчета числа клеток подвели нас к предположению, что стимуляция пролиферации, по всей видимости, может наблюдаться только у мутантов *cre 1-2ahk3-7*, *cre 1-12ahk3-3* и *shy2-31* по тому, как у них наблюдалось существенное увеличение числа клеток, как в меристеме, так и закончивших рост. У *pin4* число клеток в меристеме и закончивших рост клеток было большим на 10 по сравнению с контролем. Это позволяет предполагать, что влияние на пролиферацию в данном случае не столь существенно, как в случае с другими мутантами. А значит, скорее всего, увеличение числа

клеток в меристеме может быть связано с задержкой в ней клеток. А столь малое отличие в числе закончивших рост клеток может быть вызвано, наоборот, ослаблением пролиферации. Для того чтобы разобраться в этом, мы вычислили показатели, связанные с пролиферацией.

Скорость образования клеток (V_m) и продолжительность клеточного цикла (T). Расчет величины T по формуле (1) показал, что среди всех вариантов эксперимента T была минимальна у *cre 1-12ahk3-3*, у него же наблюдалась наибольшая V_m , которая рассчитывается по формуле (6).

Во всех остальных вариантах, кроме *pin4*, отличий в T от контроля не наблюдалось (табл. 3 и 4). У *pin4* при увеличенной T V_m была близка к той, что наблюдалась у *cre 1-2ahk3-7* и *shy2-31* (табл. 3 и 4). Таким образом, наше

предположение частично подтвердилось, так как мы наблюдали заметную стимуляцию пролиферации только у *cre 1-12ahk3-3*, в то время как у *shy2-31* предполагаемой стимуляции пролиферации обнаружено не было.

Таблица 3

Вычисленные показатели роста корней растений арабидопсиса (3-4 сутки)

Вариант	$T_{ж}$, ч	T , ч	V_m , кл./ч	V_{me} , кл./ч	p , число циклов	Скорость роста корня (V), мкм/ч
Контроль	58,1 ± 4,5	16,7 ± 1,3	1,9 ± 0,2	1,9 ± 0,2	3,4	102 ± 10
Cre1-2ahk3-7	59,9 ± 6,0	16,2 ± 1,3	2,3 ± 0,2	2,4 ± 0,2	3,7	147 ± 12
Cre1-12ahk3-3	42,9 ± 8,1	11,1 ± 1,9	3,8 ± 0,6	3,9 ± 0,6	3,8	246 ± 36
Shy2-31	65,5 ± 5,8	17 ± 1,2	2,5 ± 0,3	2,4 ± 0,3	3,8	174 ± 15
Pin2	56,7 ± 3,9	17,1 ± 1,1	1,7 ± 0,2	1,7 ± 0,2	3,3	120 ± 11
Pin4	85,1 ± 5,6	21,5 ± 1,3	2,0 ± 0,3	2,0 ± 0,3	3,9	161 ± 12

Прим.: Длительность клеточного цикла (T), время жизни клеток в меристеме ($T_{ж}$), число циклов деления (p), скорость образования клеток (V_m) и скорость перехода клеток меристемы к растяжению (V_{me}) вычислены, как описано в разделе «материалы и методы». Для каждого варианта эксперимента приведены средние значения и стандартные отклонения (\pm). Для каждого варианта эксперимента приведены данные, полученные при измерении 30 корней.

Таблица 4

Вычисленные показатели роста корней растений арабидопсиса (4-5 сутки)

Вариант	$T_{ж}$, ч	T , ч	V_m , кл./ч	V_{me} , кл./ч	p , число циклов	Скорость роста корня (V), мкм/ч
Контроль	59,2 ± 4,3	17,3 ± 1,1	1,9 ± 0,2	1,9 ± 0,2	3,4	102 ± 9
Cre1-2ahk3-7	59,6 ± 8,4	15,6 ± 2,2	2,6 ± 0,1	2,5 ± 0,1	3,8	182 ± 25
Cre1-12ahk3-3	55 ± 5,0	14 ± 1,0	3,3 ± 0,33	3,2 ± 0,3	3,9	222 ± 22
Shy2-31	66,1 ± 6,0	16,9 ± 1,4	2,7 ± 0,3	2,5 ± 0,2	3,9	180 ± 20
Pin2	60,3 ± 3,6	18,1 ± 1,0	1,6 ± 0,2	1,6 ± 0,1	3,3	122 ± 14
Pin4	84,8 ± 5,5	20,9 ± 1,1	2,5 ± 0,1	2,3 ± 0,2	4,0	163 ± 13

Прим.: Длительность клеточного цикла (T), время жизни клеток в меристеме ($T_{ж}$), число циклов деления (p), скорость образования клеток (V_m) и скорость перехода клеток меристемы к растяжению (V_{me}) вычислены, как описано в разделе «материалы и методы». Для каждого варианта эксперимента приведены средние значения и стандартные отклонения (\pm). Для каждого варианта эксперимента приведены данные, полученные при измерении 30 корней.

Скорость перехода клеток к растяжению. Подсчитав Nm , Ne и NI , мы по формуле (7) вычислили скорость перехода клеток к растяжению V_{me} . Результаты показали увеличение скорости у всех мутантов, за исключением

мутанта *pin2*. Наибольшая скорость наблюдалась у *cre 1-12ahk3-3*, у которого этот показатель был примерно в 2 раза выше по отношению к контролю, что соотносится с высоким значением V_m . Все это позволяет предполагать, что у *pin4*, по всей видимости увеличение числа клеток в меристеме связано с тем, что они дольше в ней задерживаются. Чтобы это подтвердить, мы вычисляли время, через которое клетка, находящаяся на границе с ПЦ, покидает меристему – $T_{ж}$.

Время жизни клеток в меристеме. Чтобы вычислить $T_{ж}$ по формуле (2), необходимо сначала найти p (3). Результаты расчетов p и $T_{ж}$ приведены в табл. 3 и 4. Из наших данных видно, что у мутантов во всех вариантах эксперимента, кроме *pin2*, p было несколько выше, по сравнению с контролем. *Pin2* не проявлял отличия в p по отношению к контролю. Среди всех вариантов эксперимента максимальное значение $T_{ж}$ было у *pin4* между 3 и 4 сутками наблюдений (табл. 3). Минимальное значение $T_{ж}$ было у *cre 1-12ahk3-3*. К концу эксперимента такая тенденция сохранилась (табл. 4). Таким образом, увеличение $T_{ж}$ у *shy2-31* и *pin4*, у которого мы также обнаружили слабое смещение в соотношении скоростей образования и перехода клеток к растяжению, привело к тому, что клетки дольше находились в меристеме, из-за чего можно было подумать, что у них наблюдается стимуляция пролиферации, на самом деле она была, наоборот, несколько подавлена. Причина, по которой мы наблюдали увеличение числа закончивших рост клеток, в том, что из-за задержки клеток в меристеме за один цикл делилось большее число клеток, а столь малая разница в числе

клеток по сравнению с контролем обусловлена увеличением длительности T . То есть клеток делилось больше, но делились они медленнее. Интересно отметить, что у *pin2*, несмотря на некоторое подавление деления, V была выше, чем в контроле. Обусловлено это тем, что у него, как и у других мутантов была увеличена длина закончивших рост клеток, но в отличие от других мутантов, у которых также изменялись и другие показатели, и соответственно V , у *pin2* стимулировался только этот показатель роста.

Сравнивая особенности роста изученных мутантов, можно увидеть, что ослабление сигналинга цитокининов приводит к стимуляции пролиферации клеток корня, и связанного с этим увеличения V_{me} , однако $T_{ж}$ не меняется. Напротив, в корнях мутантов нарушение ответа на ауксиновый сигнал у *shy2-31* или полярного транспорта ауксина у *pin4* ведет к задержанию клеток в меристеме и удлинению заканчивающих рост клеток при небольшом ингибировании пролиферации. В это же время у мутанта по другому полярному переносчику *pin2* ярко выраженных изменений показателей роста не наблюдается.

Таким образом, подводя итог этого исследования, можно утверждать, что приведенная методика анализа роста корней на клеточном уровне, будучи использована на различных мутантах, позволяет не только точно изучить, какие именно показатели затрагиваются после мутаций, но и позволяет оценить полную картину действия фитогормонов, так как, изучая растения с измененной фитогормональной системой, можно понять, как фитогормоны регулируют важнейшие про-

цессы жизнедеятельности растения. Этот подход также позволяет изучать и трансгенные растения.

Автор благодарен В.Б. Иванову за руководство данной работой.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 15-04-02502а.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Иванов В.Б. Клеточные основы роста растений. М.: Наука, 1974. 223 с.
2. Иванов В.Б. Клеточные механизмы роста растений. М.: Наука, 2011. 104 с.
3. Филин А.Н. Анализ роста мутанта *Arabidopsis thaliana* по генам, контролирующим скорость синтеза цитокининов // Вестник Московского государственного университета. Серия: Естественные науки. 2015. № 2. С.14–17.
4. Baluška F. Root apex transition zone: a signalling–response nexus in the root / F. Baluška, S. Mancuso, D. Volkmann et al. // Trends in Plant Science. 2010. Vol. 15 (№ 7). P. 402–408.
5. Beemster G.T.S., Baskin T. I. STUNTED PLANT 1 Mediates Effects of Cytokinin, But Not of Auxin, on Cell and Expansion in the Root of *Arabidopsis* // Plant Physiology. 2000. Vol. 124 (№ 4). P. 1718–1727.
6. Casamitjana-Martinez E. Root-Specific CLE19 Overexpression and the *sol1/2* Suppressors Implicate a CLV-like Pathway in the Control of *Arabidopsis* Root Meristem Maintenance investigated whether a CLV-like pathway might operate in roots to control root meristem maintenance / E. Casamitjana-Martinez, H. Hofhuis, J. Xu et al. // Current Biology. 2003. Vol. 13. P. 1435–1441.
7. Higuchi M. In planta functions of the *Arabidopsis* cytokinin receptor family / M. Higuchi, M.S. Pischke, A.P. Mahonen et al. // PNAS. 2004. Vol. 101(№ 23). P. 8821–8826.
8. Ivanov V.B., Dubrovsky J.G. Estimation of the cell-cycle duration in the root apical meristem: a model of linkage between cell-cycle duration, rate of cell production, and rate of root growth // International J. of Plant Sciences. 1997. Vol. 158 (№ 6). P. 757–763.
9. Sabatini S.A. Genetic Framework for the Control of Cell Division and Differentiation in the Root Meristem / S. Sabatini, S. Perilli, L. Moubayidin et al. // Science. 2008. Vol. 322 (№ 5906). P. 1380–1384.
10. Schmidt T. The iRoCS Toolbox – 3D analysis of the plant root apical meristem at cellular resolution // The Plant Journal. 2014. Vol. 77 (№ 5). P. 806–814.
11. Werner T. Cytokinin-Deficient Transgenic *Arabidopsis* Plants Show Multiple Developmental Alterations Indicating Opposite Functions of Cytokinins in the Regulation of Shoot and Root Meristem Activity // The Plant Cell. 2003. Vol. 15 (№ 11). P. 2532–2550.