

ISSN 1561-8323 (Print)
ISSN 2524-2431 (Online)

УДК 581.1
<https://doi.org/10.29235/1561-8323-2022-66-4-425-432>

Поступило в редакцию 18.05.2022
Received 18.05.2022

С. В. Суховеева¹, Е. М. Кабачевская¹, Т. Е. Кузнецова², академик И. Д. Волотовский¹

¹*Институт биофизики и клеточной инженерии Национальной академии наук Беларуси,
Минск, Республика Беларусь*

²*Институт физиологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь*

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ЭНДОДЕРМАЛЬНЫХ КЛЕТОК ЧЕРЕШКОВ ЛИСТЬЕВ ТОМАТА ПОСЛЕ ГРАВИСТИМУЛЯЦИИ И ДЕЙСТВИЯ ФИТОГОРМОНОВ

Аннотация. Продемонстрировано осаждение (седиментация) амилопластов в клетках черешков листьев томата при воздействии гравитостимуляции в направлении вектора силы тяжести, а также модулирующее влияние на этот процесс фитогормонов брассиностероидного ряда (эпин) и этилен-продуцента этефона в период времени 0,25–24 ч после начала гравитостимуляции. Этефон, предшественник этилена, значительно замедлял осаждение амилопластов, выполняющих функцию статолитов в клетках, что коррелирует с его ингибирующим действием на формирование гравитропического изгиба стебля.

Ключевые слова: растения томата (*Solanum lycopersicum* L.), листья, гравитропизм, этилен, эпин, статоциты, статолиты, амилопласты

Для цитирования. Сравнительный анализ структурно-функциональных изменений эндодермальных клеток черешков листьев томата после гравитостимуляции и действия фитогормонов / С. В. Суховеева [и др.] // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2022. – Т. 66, № 4. – С. 425–432. <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2022-66-4-425-432>

Sviatlana V. Sukhaveyeva¹, Alena M. Kabachevskaya¹, Tatiana E. Kuznetsova², Academician Igor D. Volotovskii¹

¹*Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus*

²*Institute of Physiology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus*

COMPARATIVE ANALYSIS OF THE STRUCTURE-FUNCTION CHANGES IN THE ENDODERMAL CELLS OF TOMATO LEAF PETIOLES AFTER GRAVITY STIMULATION AND PHYTOHORMONE ACTION

Abstract. The sedimentation of amyloplasts in tomato leaf petiole cells, when influenced by gravistimulation, gravistimulation and phytohormone epine, gravistimulation, and by an exogenous source of ethylene ethephon for a period of 0.25–24 h, was demonstrated. Ethephone significantly slowed down the sedimentation of amyloplasts serving as statolites in cells, which correlates with its inhibitory effect on the formation of the gravitropic bending of the stem.

Keywords: tomato (*Solanum lycopersicum* L.), leaves, gravitropism, ethylene, epin, statocytes, statolites, amyloplasts

For citation. Sukhaveyeva S. V., Kabachevskaya A. M., Kuznetsova T. E., Volotovskii I. D. Comparative analysis of the structure-function changes in the endodermal cells of tomato leaf petioles after gravity stimulation and phytohormone action. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2022, vol. 66, no. 4, pp. 425–432 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2022-66-4-425-432>

Введение. Гравитация – постоянно действующий фактор на Земле, который является одним из основных сигналов для правильного роста и развития растений. В зависимости от направленного роста органов относительно гравитационного вектора Земли выделяют отрицательный и положительный гравитропизм растений, которые играют важнейшую роль в жизненном цикле. Положительным гравитропизмом обычно обладают корни растений, растущие в направлении к центру Земли, в то время как побеги растений обладают отрицательным гравитропизмом и растут в направлении, обратном вектору силы тяжести.

В ходе развития гравитропического ответа физической стимул (гравитационный) воспринимается специализированными растительными клетками – статоцитами. Внутри статоцитов расположены специфические тяжелые частицы – статолиты, перемещение которых под действием силы тяжести запускает процесс восприятия гравитационного сигнала [1].

Статоциты ведут себя как датчики наклона, а начальным гравитационным стимулом выступает положение статолитов внутри статоцитов. При перемещении (седиментации) статолитов под действием силы тяжести в нижнюю часть статоцита запускается процесс восприятия гравитационного сигнала: давление статолитов на мембраны нижней части клетки приводит к ее механическому раздражению и инициации перераспределения потоков ионов и регулятора роста фитогормона ауксина. В результате ассиметричного перераспределения ауксин накапливается преимущественно на нижней стороне гравистимулированного органа. Различие его концентраций приводит к дифференциальному росту растяжением клеток растений на верхней и нижней сторонах зоны гравистимуляции растения, вследствие чего формируется гравитропический изгиб [1].

Роль статолитов обычно выполняют амилопласты – непигментированные пластиды, содержащие два или несколько крупных крахмальных зерен. В амилопластах происходит синтез крахмала путем полимеризации глюкозы. Гранулы крахмала способны преобразовываться обратно в моносахариды в случае, если у растения возникает потребность в дополнительной энергии. Наиболее близкородственными к амилопластам пластидами являются хлоропласты. В клетках этиолированных органов растений содержатся амилопласты (этиопласты), которые после помещения таких растений на свет могут преобразовываться в хлоропласты. В побегах амилопласты, содержащие статоциты, во многих случаях ассоциируются с паренхимными клетками (паренхима обкладки сосудистых пучков, эндодерма), окружающими сосудистые ткани по всей длине стебля, в то время как в корнях они локализованы в корневом чехлике, как показано, например, на примере растений арабидопсиса [2]. При этом мутанты арабидопсиса со слабо развитым слоем эндодермы, лишенным амилопластов, и мутанты, которые не могут синтезировать крахмал в амилопластах, не формируют гравитропический ответ на изменение вектора силы тяжести [3].

Эндодерма представляет собой самый внутренний слой клеток первичной коры, которые очень плотно сомкнуты между собой и прилегают к центральному цилиндру осевых органов высших растений. В стеблях эндодерму зачастую называют крахмалоносным влагиалищем, поскольку она состоит обычно из крахмалосодержащих клеток [4].

С помощью электронной микроскопии было определено, что в восприятие гравитационного воздействия вовлечены мембраны эндоплазматического ретикулума, которые проявляют чувствительность к давлению, возникающему при перемещении амилопластов в клетке. Отпечатки осаждающихся амилопластов четко были заметны на поверхности мембран эндоплазматического ретикулума [5].

Восприятие гравитационного сигнала в основном изучается в корне и стебле растений. Знания о восприятии гравитационного воздействия листьями практически отсутствуют.

Целью данного исследования стала идентификация положения амилопластов в клетках черешков листьев томата (*Solanum lycopersicum* L.) в различные временные интервалы после действия одиночного гравистимула, гравистимула и предшественника этилена этефона, гравистимула и синтетического брассиностероида (БС) эпина, для того чтобы оценить чувствительность листьев к гравистимулу и наличие в них реакции седиментации статолитов, аналогичное тому, что происходит в стеблях и корнях, а также возможную роль фитогормонов этилена и БС в регуляции гравитропического ответа листьев растений.

Материалы и методы исследования. В качестве объекта исследования использовали молодые верхушечные листья растений томата. Растения выращивали при 16-часовом световом дне (освещение полихроматическим белым светом, 40 Вт, 150 мкмоль м⁻²с⁻¹) при температуре 24 °С. Гравистимуляция проводилась путем поворота растений на 90° относительно гравитационного вектора Земли. Для исключения побочного эффекта условий освещенности и возможного развития дополнительной фототропической реакции после поворота растений горизонтально, гравистимуляцию проводили в темноте, предварительно поместив растения контрольных и экспериментальных групп в темноту на 24 ч для адаптации. После адаптации растения поворачивались на бок и выдерживались в горизонтальном положении в течение различных промежутков времени (от 15 мин до 24 ч). Часть опытных растений обрабатывалась (до переноса растений в темноту и гравистимуляции раствором этефона (Sigma, Германия) в концентрации 100 мг/л, либо рас-

твором (200 мкл/л) эпина (производство ИБОХ НАН Беларуси, ОАО «Белреахим»)) по одному разу в день в течение 8 дней.

Отбор растительной ткани контрольных и экспериментальных групп растений проводился на неактивном для фоторецепторов растений тусклом зеленом свете (лампа накаливания 15 Вт, стеклянный светофильтр с максимумом пропускания 470–605 нм, $0,45 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$).

Для микроскопических исследований базальную часть черешков верхушечных листьев растений фиксировали в смеси формалина, уксусной кислоты и этилового спирта в течение 2 ч. После фиксации листа промывали в 70 %-ном этаноле и помещали в 2 %-ный раствор йодида калия на 1 мин. Окрашенные черешки листьев очищали в растворе, содержащем 5 % глицерина и 50 % хлоральгидрата. Исследовали полученные препараты с помощью световой электронной микроскопии.

Результаты и их обсуждение. Микроскопические исследования срезов черешков верхушечных листьев 50-дневных растений томата позволили обнаружить группы амилопластов в нескольких слоях клеток оболочки пучка в базальной части черешков листьев (рис. 1, *a*, 1, *b*, 2, *a*, 2, *b*, 3, *a*, 3, *b*). Осаждение амилопластов при гравистимуляции происходило в соответствии с направлением силы тяжести. Седиментация амилопластов была обнаружена в препаратах уже через 15 мин после гравистимуляции (рис. 1, *c–j*). При обработке растений эпином, как и в случае действия одной гравистимуляции, через 15 мин воздействия гравистимула было обнаружено осаждение крахмальных зерен в сторону направления силы тяжести (рис. 2, *c–j*). Обработка источником экзогенного этилена этефоном значительно замедляла скорость седиментации амилопластов и их количество в черешках листьев по сравнению с контролем (рис. 3, *c–j*). Изменения положения амилопластов при предварительной обработке этефоном были обнаружены значительно позже – лишь через 1 ч гравистимуляции.

В результате проведенных экспериментов зафиксировано осаждение статолитов в эндодермальных клетках базальной части черешков листьев томата после гравистимуляции, сходное с тем, которое обычно описывается для клеток стебля или корня. Таким образом, эти клетки ведут себя как типичные статоциты, свойственные клеткам эндодермы стебля и корневого чехлика. Ранее нами была определена динамика движения верхушечных листьев томата при действии гравистимуляции, которые происходят одновременно с формированием угла изгиба стебля [6] и изменения уровня экспрессии многих генов, ассоциированных с транспортными, сигнальными и метаболическими процессами, что согласуется с наблюдаемой седиментацией амилопластов под действием гравистимула [7]. В данном исследовании этилен заметно замедлял процесс седиментации амилопластов в клетках черешков листьев, что согласуется с тем фактом, что этилен сильно ингибирует формирование угла изгиба растений томата [8].

Способность этилена влиять на характер осаждения амилопластов при гравистимуляции может быть обусловлена влиянием этого фитогормона на организацию цитоскелета клетки. Участие актиновых микрофиламентов цитоскелета в развитии гравитропического ответа у растений показано, например, в корнях арабидопсиса. Актиновый цитоскелет может выступать положительным регулятором гравитропизма, участвовать в поддержании везикулярного транспорта, регулировать расположение целлюлозосинтазных комплексов на плазмалемме, играть роль в формировании полярности клеток и распределении переносчиков ауксина в плазмалемме [9]. Также актиновый цитоскелет является неотъемлемым участником процесса роста клеток растяжением [10], посредством которого развивается гравитропический изгиб органа. При изменении ориентации корней растений арабидопсиса относительно вектора силы тяжести происходит перестройка актиновых микрофиламентов в зоне растяжения – уменьшается доля аксиально ориентированных и возрастает количество наклонно и поперечно ориентированных микрофиламентов [11]. Организация актинового цитоскелета у растений при гравистимуляции может зависеть от их гормонального статуса [12; 13]. Однако механизмы взаимодействия между динамикой содержания фитогормонов и изменениями в организации цитоскелета в гравитропической реакции растений изучены недостаточно [14], поэтому с уверенностью говорить, связаны ли наблюдаемые нами различия в реакции черешков листьев томата на гравистимул без или на фоне действия этефона, с участием цитоскелета, нельзя.

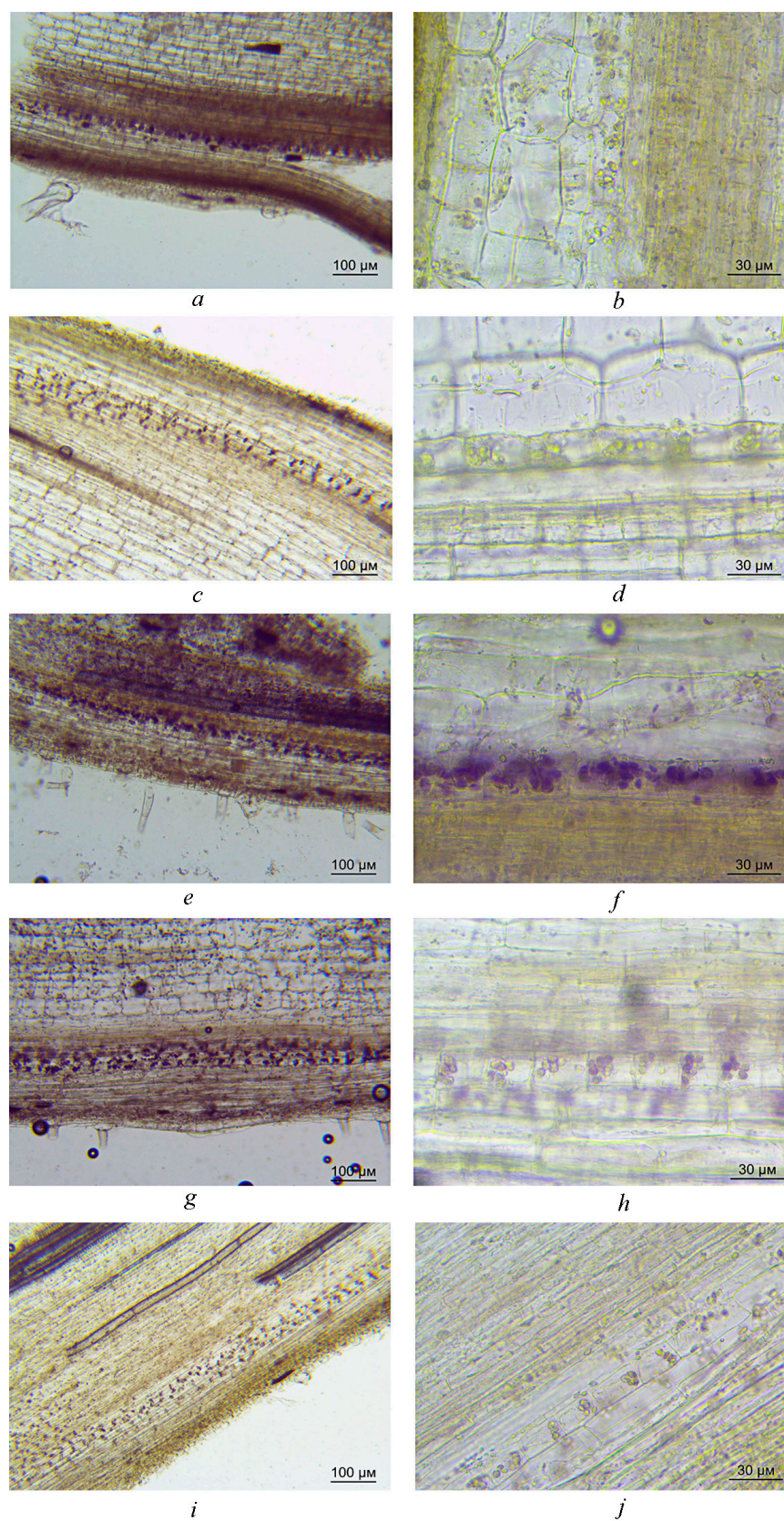


Рис. 1. Локализация амилопластов в эндодермальных клетках базальной части черешков листьев растений томата в зависимости от времени гравистимуляции: *a, b* – 0 мин (контроль); *c, d* – 15 мин; *e, f* – 30 мин; *g, h* – 1 ч; *i, j* – 3 ч

Fig. 1. Localization of amyloplasts in endodermal cells of the basal part of leaf petioles of tomato plants depending on the time of gravistimulation: *a, b* – 0 min (control); *c, d* – 15 min; *e, f* – 30 min; *g, h* – 1 h; *i, j* – 3 h

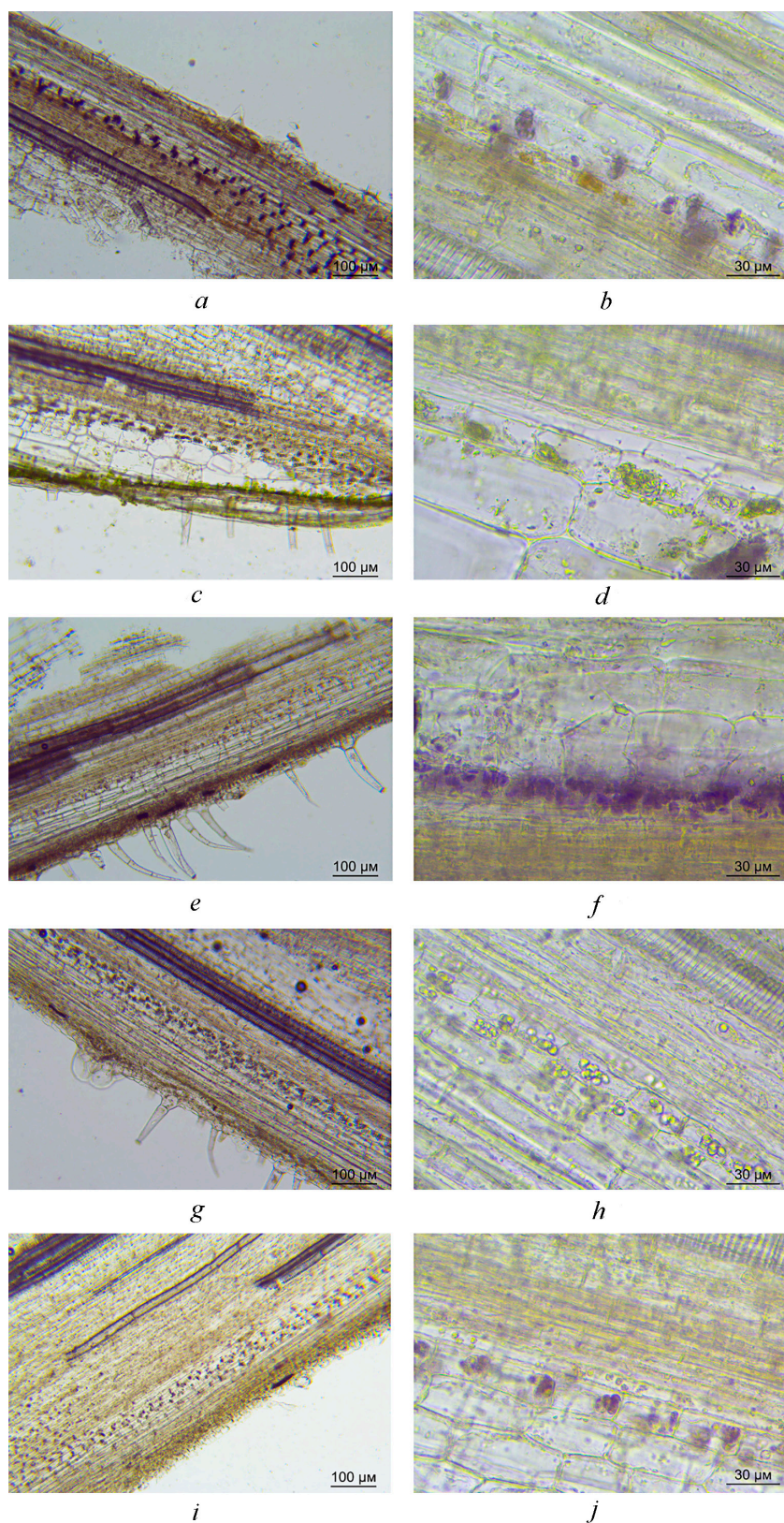


Рис. 2. Локализация амилопластов в эндодермальных клетках базальной части черешков листьев растений томата, предварительно обработанных эпином, в зависимости от времени гравистимуляции: *a, b* – 0 мин (контроль); *c, d* – 15 мин; *e, f* – 30 мин; *g, h* – 1 ч; *i, j* – 3 ч

Fig. 2. Localization of amyloplasts in the endodermal cells of the basal part of leaf petioles of tomato plants pre-treated with epine, depending on the time of gravistimulation: *a, b* – 0 min (control); *c, d* – 15 min; *e, f* – 30 min; *g, h* – 1 h; *i, j* – 3 h

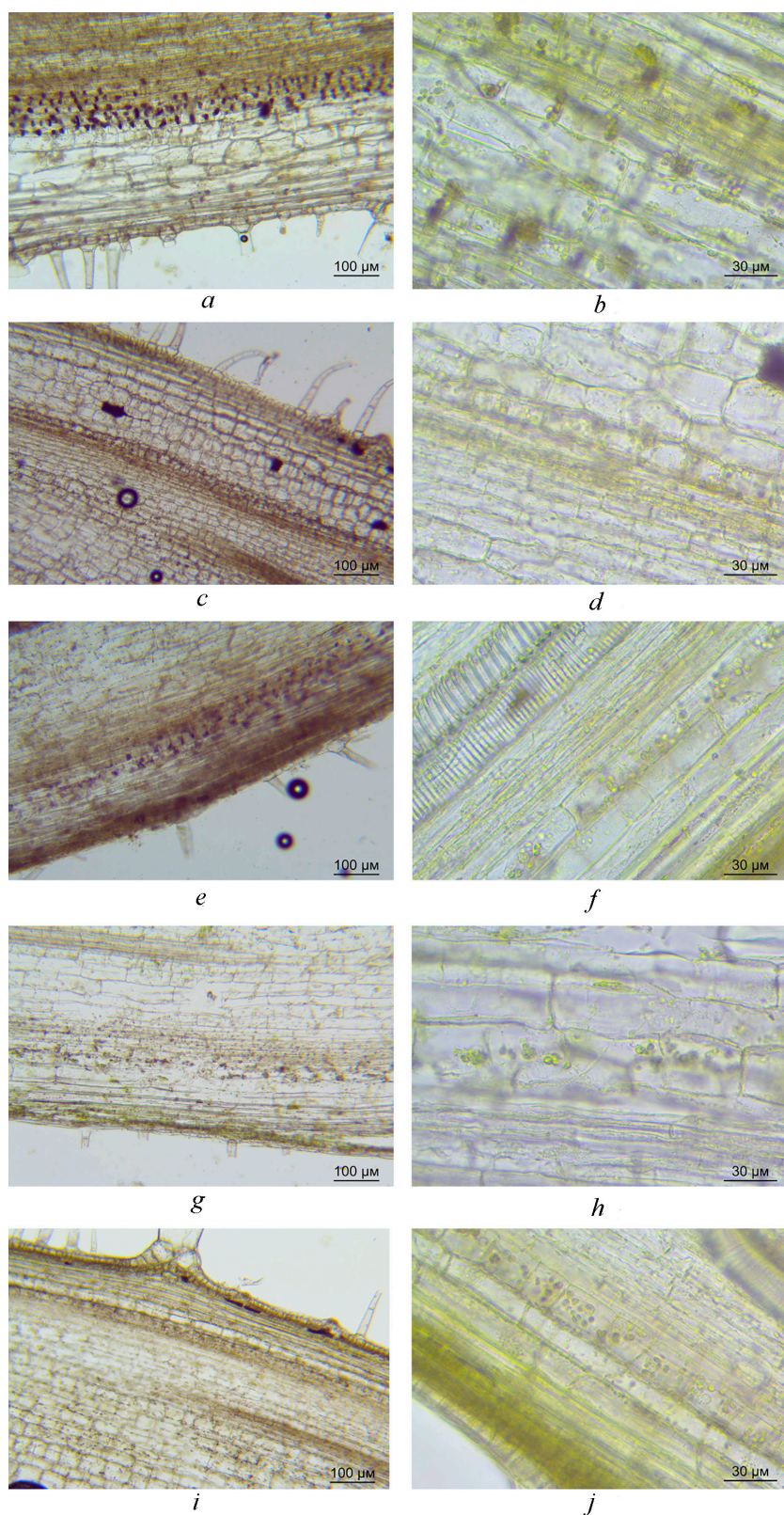


Рис. 3. Локализация амилопластов в эндодермальных клетках базальной части черешков листьев растений томата, предварительно обработанных этифоном, в зависимости от времени гравистимуляции: *a, b* – 0 мин (контроль); *c, d* – 15 мин; *e, f* – 30 мин; *g, h* – 1 ч; *i, j* – 3 ч

Fig. 3. Localization of amyloplasts in the endodermal cells of the basal part of leaf petioles of tomato plants previously treated with ethephon, depending on the time of gravistimulation: *a, b* – 0 min (control); *c, d* – 15 min; *e, f* – 30 min; *g, h* – 1 h; *i, j* – 3 h

В научной литературе также имеется информация о том, что амилопласты в эндодермальных клетках стеблей соцветий дикого типа арабидопсиса расположены в цитоплазме вблизи мембран крупных вакуолей. Белки SGR2 и ZIG, которые локализуются на мембранах вакуолей, а также других небольших органелл, участвуют в везикулярном транспорте. Экспрессия генов этих белков в эндодерме необходима для формирования гравитропического ответа растений, поскольку мутанты по этим белкам характеризуются аномальным гравитропизмом. В эндодермальных клетках мутанта *zig-1* амилопласты располагались не около вакуолей, как у растений дикого типа, а оказывались вблизи периферии клетки. Подобная аномальная локализация амилопластов, а также аномалии в распределении цитоплазмы и вакуолей наблюдались и в эндодермальных клетках мутанта *sgr2-1*. Эти наблюдения позволяют предположить, что определенное нарушение функции вакуолей может влиять на локализацию амилопластов. Оба мутанта арабидопсиса оказались не способны реагировать на гравитацию, предположительно в результате их неспособности чувствовать направление гравитации, так как амилопласты из-за неправильного распределения в клетке оказывались не способны оседать (седиментировать) в нужном направлении. С другой стороны, сама по себе аномальная локализация амилопластов может не быть первопричиной полного или частичного отсутствия гравитропической реакции. Вероятнее всего, мутанты могли утратить молекулярные механизмы, участвующие в формировании первичного сигнала и его передаче. Таким образом, функционирование вакуолей может быть вовлечено в раннюю стадию гравитропического ответа, происходящего в статочитах [15].

Наличие специализированных для восприятия гравитационного сигнала органелл амилопластов и их быстрая седиментация в ответ на гравистимул в черешках свидетельствует о чувствительности и важной роли верхушечных листьев в восприятии гравистимуляции растениями.

Заключение. Проведенное исследование можно отнести к одному из первых, посвященных структурно-функциональному анализу положения амилопластов в клетках черешков листьев томата при формировании первичного этапа ответа листьев на гравитационное воздействие. Полученные данные расширяют представление о формировании ответа на гравистимул у растения как на уровне целостного организма, так и его отдельных органов.

Список использованных источников

1. Molecular mechanisms of gravity perception and signal transduction in plants / Y. S. Kolesnikov [et al.] // *Protoplasma*. – 2016. – Vol. 253, N 4. – P. 987–1004. <https://doi.org/10.1007/s00709-015-0859-5>
2. Haswell, E. S. Gravity Perception: How Plants Stand up for Themselves / E. S. Haswell // *Current Biology*. – 2003. – Vol. 13, N 19. – P. 761–763. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2003.09.016>
3. An agravitropic mutant of arabidopsis, endodermal-amyloplast less 1, that lacks amyloplasts in hypocotyl endodermal cell layer / K. Fujihira [et al.] // *Plant Cell Physiol*. – 2000. – Vol. 41, N 11. – P. 1193–1199. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcd046>
4. Лотова, Л. И. Ботаника: Морфология и анатомия высших растений / Л. И. Лотова. – М., 2010. – 512 с.
5. Curvature in Arabidopsis inflorescence stems is limited to the region of amyloplast displacement / S. E. Weise [et al.] // *Plant Cell Physiol*. – 2000. – Vol. 41, N 6. – P. 702–709. <https://doi.org/10.1093/pcp/41.6.702>
6. Суховеева, С. В. Гравитропная и настическая двигательная активность в надземных органах растений томата / С. В. Суховеева, Е. М. Кабачевская, И. Д. Волоотовский // *Ботаника (исследования)*. – Минск, 2021. – Вып. 50. – С. 401–410.
7. Суховеева, С. В. О сопряжении экспрессии некоторых генов фосфолипидного, углеводного метаболизма и трансмембранного транспорта растений томата с их реакцией гравитропизма / С. В. Суховеева, Е. М. Кабачевская, И. Д. Волоотовский // *Молекулярная и прикладная генетика*. – 2021. – Т. 31. – С. 31–41.
8. Суховеева, С. В. Особенности развития гравитропического сигнала в надземных органах растений томата / С. В. Суховеева, Е. М. Кабачевская, И. Д. Волоотовский // *Вестн. Фонда фундамент. исслед.* – 2022. – № 1. – С. 94–101.
9. Generation of cell polarity in plants links endocytosis, auxin distribution and cell fate decisions / P. Dhonukshe [et al.] // *Nature*. – 2008. – Vol. 456, N 7224. – P. 962–966. <https://doi.org/10.1038/nature07409>
10. Gravitropism of *Arabidopsis thaliana* roots requires the polarization of PIN2 toward the root tip in meristematic cortical cells / A. Rahman [et al.] // *Plant Cell*. – 2010. – Vol. 22, N 6. – P. 1762–1776. <https://doi.org/10.1105/tpc.110.075317>
11. Пожванов, Г. А. Перестройки актинового цитоскелета в ходе гравитропической реакции корней арабидопсиса / Г. А. Пожванов, Д. В. Суслов, С. С. Медведев // *Цитология*. – 2013. – Т. 55, № 1. – С. 28–35.
12. Nick, P. Auxin stimulates its own transport by shaping actin filaments / P. Nick, M. J. Han, G. An // *Plant Physiol*. – 2009. – Vol. 151, N 1. – P. 155–167. <https://doi.org/10.1104/pp.109.140111>
13. The plant-specific actin binding protein SCAB1 stabilizes actin filaments and regulates stomatal movement in *Arabidopsis* / Y. Zhao [et al.] // *Plant Cell*. – 2011. – Vol. 23, N 6. – P. 2314–2330. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.086546>
14. Blancaflor, E. B. Regulation of plant gravity sensing and signaling by the actin cytoskeleton / E. B. Blancaflor // *Am. J. Bot.* – 2013. – Vol. 100, N 1. – P. 143–152. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200283>

15. Involvement of the Vacuoles of the Endodermis in the Early Process of Shoot Gravitropism in Arabidopsis / M. T. Morita [et al.] // *Plant Cell*. – 2002. – Vol. 14, N 1. – P. 47–56. <https://doi.org/10.1105/tpc.010216>

References

1. Kolesnikov Y. S., Kretynin S. V., Volotovskiy I. D., Kordyum E. L., Ruelland E., Kravets V. S. Molecular mechanisms of gravity perception and signal transduction in plants. *Protoplasma*, 2016, vol. 253, no. 4, pp. 987–1004. <https://doi.org/10.1007/s00709-015-0859-5>
2. Haswell E. S. Gravity Perception: How Plants Stand up for Themselves. *Current Biology*, 2003, vol. 13, no. 19, pp. 761–763. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2003.09.016>
3. Fujihira K., Kurata T., Watahiki M. K., Karahara I., Yamamoto K. T. An agravitropic mutant of arabidopsis, endodermal-amyloplast less 1, that lacks amyloplasts in hypocotyl endodermal cell layer. *Plant and Cell Physiology*, 2000, vol. 41, no. 11, pp. 1193–1199. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcd046>
4. Lotova L. I. *Botany: Morphology and anatomy of higher plants*. Moscow, 2010. 512 p. (in Russian).
5. Weise S. E., Kuznetsov O. A., Hasenstein K. H., Kiss J. Z. Curvature in Arabidopsis inflorescence stems is limited to the region of amyloplast displacement. *Plant and Cell Physiology*, 2000, vol. 41, no. 6, pp. 702–709. <https://doi.org/10.1093/pcp/41.6.702>
6. Suhoveeva S. V., Kabachevskaya E. M., Volotovskiy I. D. Gravitropic and nastic movements in above-ground organs of tomato plants. *Botanika (issledovaniya)* [Botany (research)]. Minsk, 2021, vol. 50, pp. 401–410 (in Russian).
7. Sukhoveeva S. V., Kabachevskaya E. M., Volotovskiy I. D. On the coupling of expression of some key genes controlling phospholipid, carbohydrate metabolism and transmembrane transport in tomato plants with their gravitropic reaction. *Molekulyarnaya i prikladnaya genetika* [Molecular and Applied Genetics], 2021, vol. 31, pp. 31–41 (in Russian).
8. Suhoveeva S. V., Kabachevskaya E. M., Volotovskiy I. D. Properties of the development of a gravitropic signal in over-ground organs of tomato plants. *Vestnik Fonda fundamental'nykh issledovaniy = Vestnik of the Foundation for Fundamental Research*, 2022, no. 1, pp. 94–101 (in Russian).
9. Dhonukshe P., Tanaka H., Goh T., Ebine K., Mahonen A. P., Prasad K., Blilou I., Geldner N., Xu J., Uemura T., Chory J., Ueda T., Nakano A., Scheres B., Friml J. Generation of cell polarity in plants links endocytosis, auxin distribution and cell fate decisions. *Nature*, 2008, vol. 456, no. 7224, pp. 962–966. <https://doi.org/10.1038/nature07409>
10. Rahman A., Takahashi M., Shibasaki K., Wu S., Inaba T., Tsurumi S., Baskin T. I. Gravitropism of *Arabidopsis thaliana* roots requires the polarization of PIN2 toward the root tip in meristematic cortical cells. *Plant Cell*, 2010, vol. 22, no. 6, pp. 1762–1776. <https://doi.org/10.1105/tpc.110.075317>
11. Pozhvanov G. A., Suslov D. V., Medvedev S. S. Actin cytoskeleton rearrangements during the gravitropic response of Arabidopsis roots. *Cell and Tissue Biology*, 2013, vol. 7, no. 2, pp. 185–191. <https://doi.org/10.1134/s1990519x13020120>
12. Nick P., Han M. J., An G. Auxin stimulates its own transport by shaping actin filaments. *Plant Physiology*, 2009, vol. 151, no. 1, pp. 155–167. <https://doi.org/10.1104/pp.109.140111>
13. Zhao Y., Zhao S., Mao T., Qu X., Cao W., Zhang L., Zhang W., He L., Li S., Ren S., Zhao J., Zhu G., Huang S., Ye K., Yuan M., Guo Y. The plant-specific actin binding protein SCAB1 stabilizes actin filaments and regulates stomatal movement in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2011, vol. 23, no. 6, pp. 2314–2330. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.086546>
14. Blancaflor E. B. Regulation of plant gravity sensing and signaling by the actin cytoskeleton. *American Journal of Botany*, 2013, vol. 100, no. 1, pp. 143–152. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200283>
15. Morita M. T., Kato T., Nagafusa K., Saito C., Ueda T., Nakano A., Tasaka M. Involvement of the Vacuoles of the Endodermis in the Early Process of Shoot Gravitropism in Arabidopsis. *Plant Cell*, 2002, vol. 14, no. 1, pp. 47–56. <https://doi.org/10.1105/tpc.010216>

Информация об авторах

Суховеева Светлана Владимировна – науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: suhoveevalmbc@mail.ru.

Кабачевская Елена Михайловна – канд. биол. наук, заведующий лабораторией. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: lbmc@ibp.ogr.by.

Кузнецова Татьяна Евгеньевна – канд. биол. наук, заведующий лабораторией. Институт физиологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 28, 220072, Минск, Республика Беларусь).

Волотовский Игорь Дмитриевич – академик, д-р биол. наук, профессор, гл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: volotovski@yahoo.com.

Information about the authors

Sukhoveyeva Sviatlana V. – Researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: suhoveevalmbc@mail.ru.

Kabachevskaya Alena M. – Ph. D. (Biology), Head of the Laboratory. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: lbmc@ibp.ogr.by.

Kuznetsova Tatyana E. – Ph. D. (Biology), Head of the Laboratory. Institute of Physiology of the National Academy of Sciences of Belarus (28, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus).

Volotovskiy Igor D. – Academician, D. Sc. (Biology), Professor, Chief Researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: volotovski@yahoo.com.