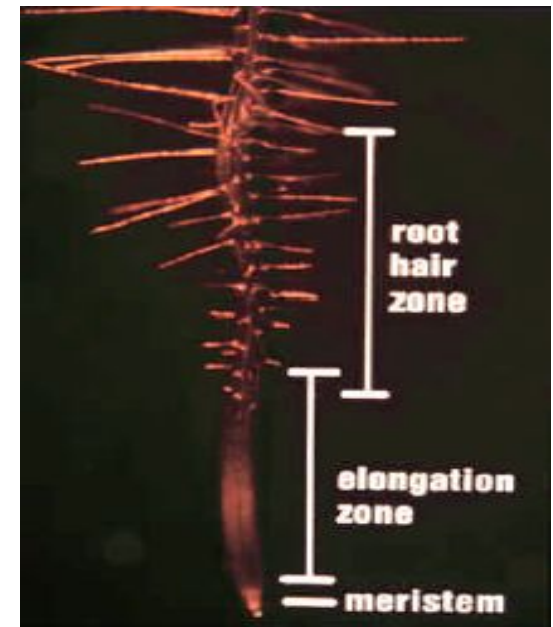


Молекулярно-генетические механизмы развития корня

«ГЕНЕТИКА РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ»
кафедра генетики и биотехнологии СПбГУ

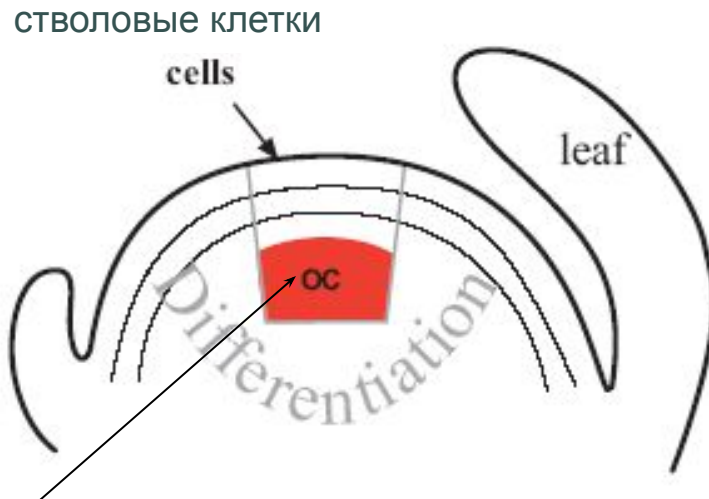


Строение апикальной части корня



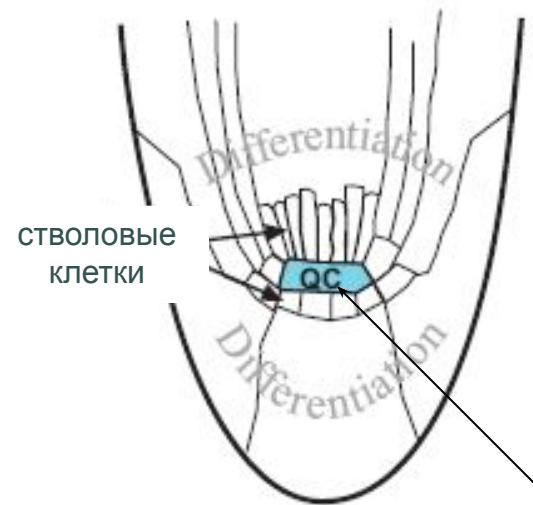
Сравнение организации апикальной меристемы побега и корня

апекс побега



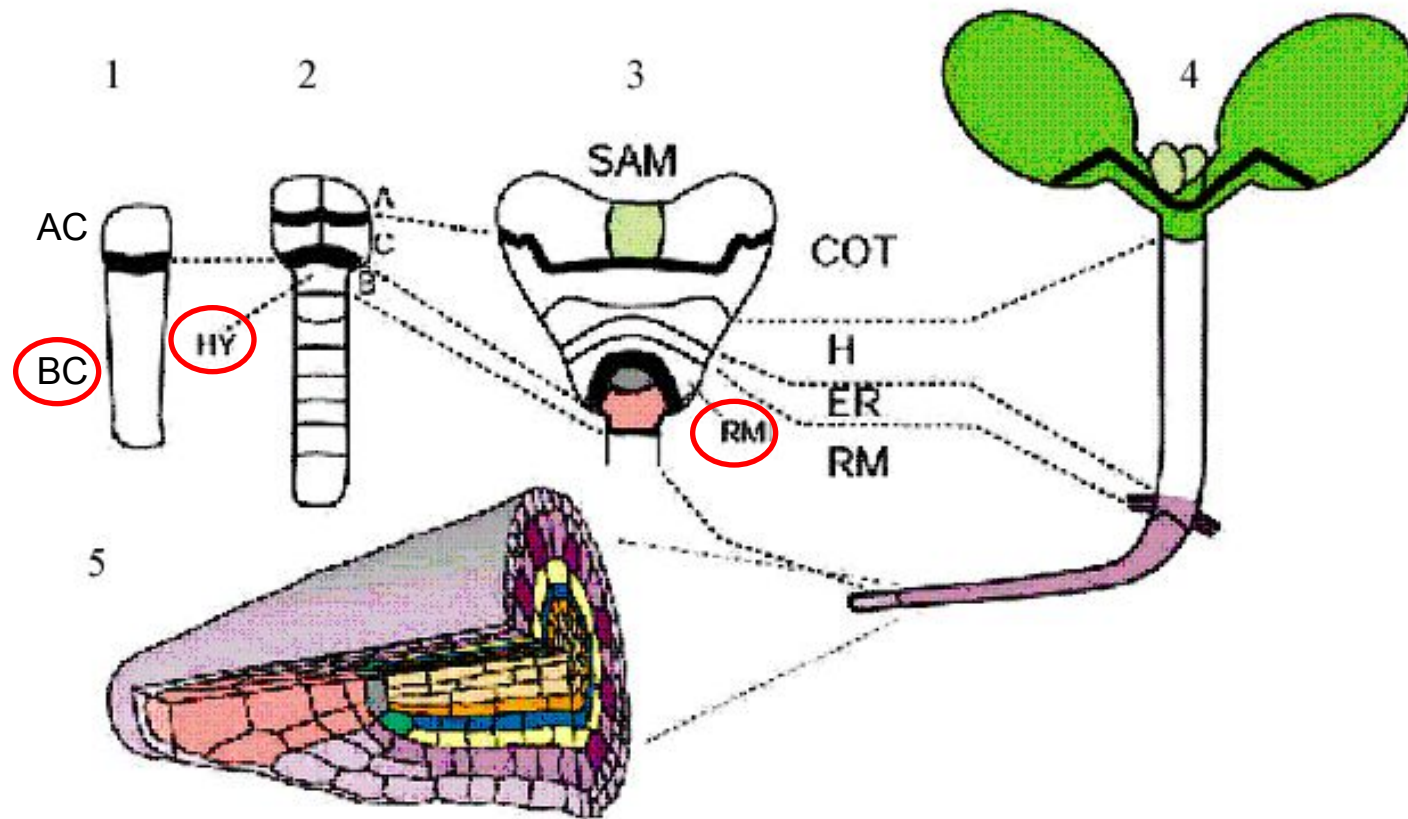
OC – organizing center
«организующий» центр,
= «меристема ожидания»

апекс корня



QC – quiescent center
«покоящийся» центр

Эмбриональное происхождение корня *Arabidopsis*



1. первое зиготическое деление

BC – базальная клетка

2. стадия октанта

HY – клетка-гипофиза

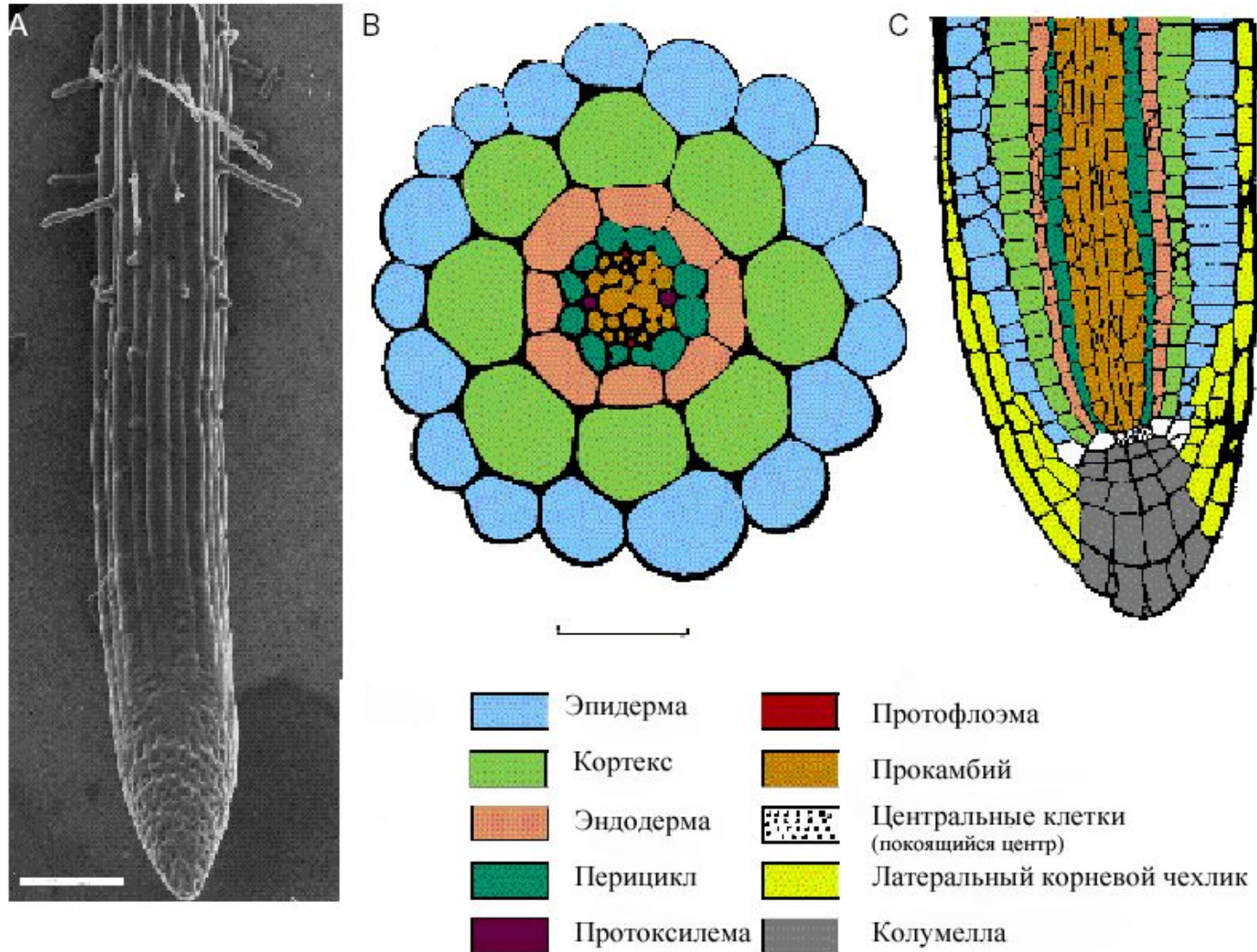
4. проросток

3. стадия сердцевидного зародыша

5. меристематическая зона

RM – меристема корня

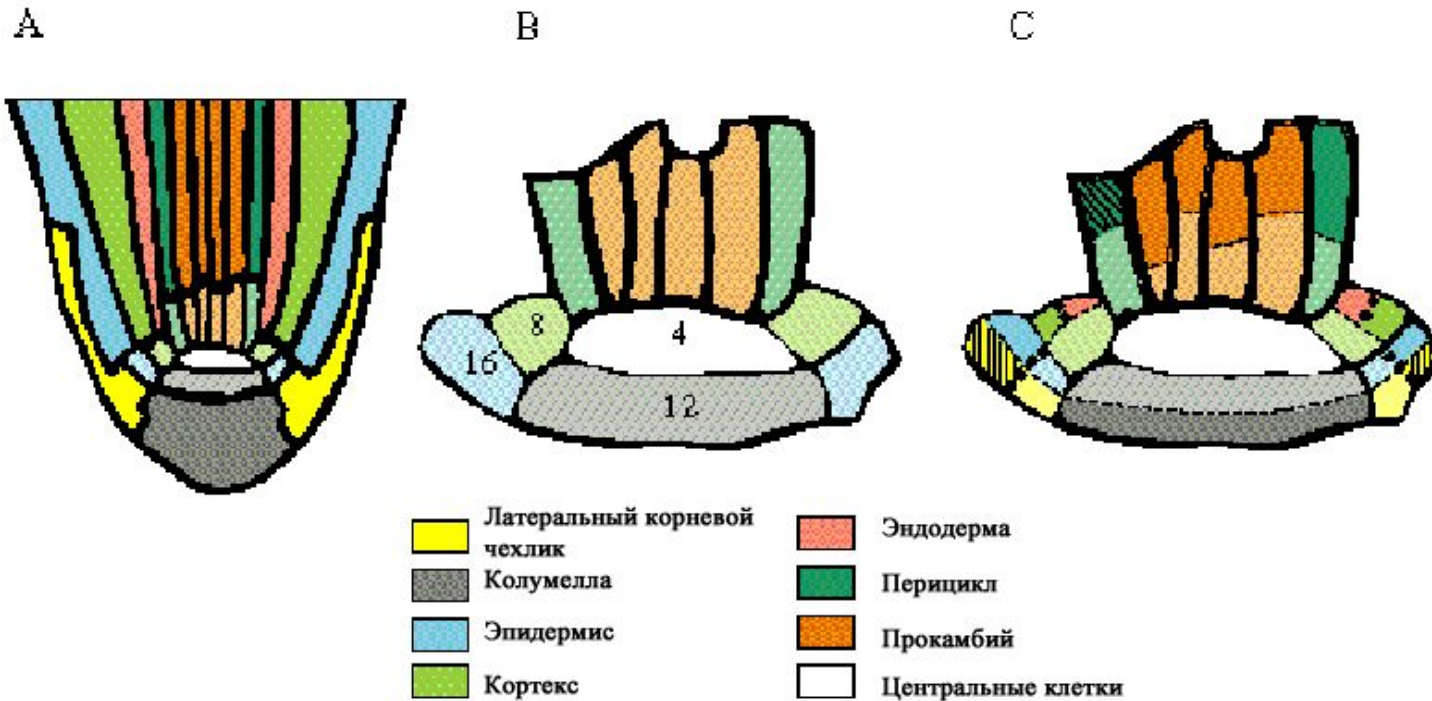
Ткани корня арабидопсиса



Организация инициальных клеток корня

Ткани корня развиваются из инициальных (стволовых) клеток:

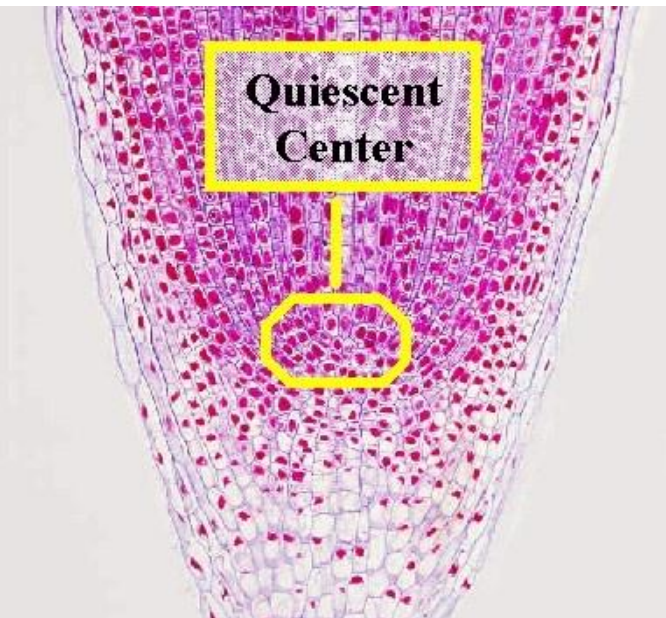
- -инициали эпидермы
- -перицикл/васкулярные инициали
- - инициали коры и эндодермы
- -инициали колумеллы



Покоящийся центр

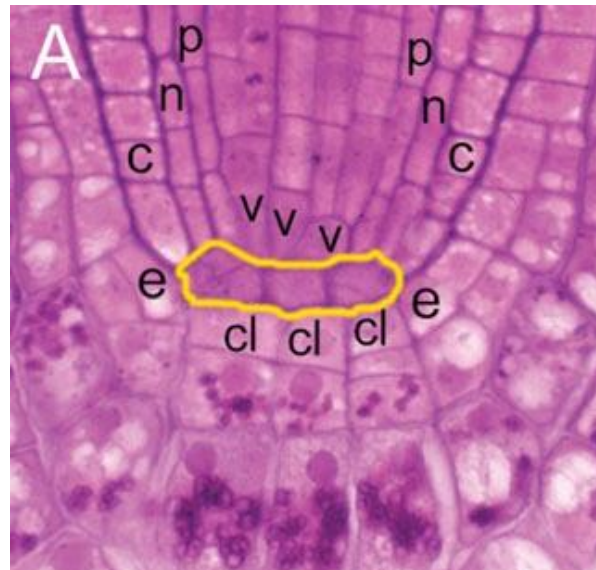
Quiescent center (QC, ПЦ) – покоящийся центр = организующий центр КАМ

- Число клеток ПЦ различается у разных видов: у арабидопсиса ПЦ состоит из 4 клеток, у кукурузы из 800-1200 клеток

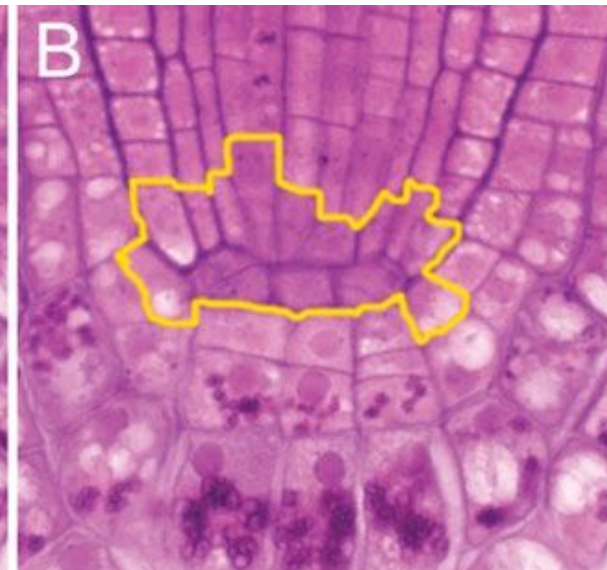


**Покоящийся центр в КАМ
риса**

Покоящийся центр в КАМ арабидопсиса



ПЦ согласно Dolan et al.
(1993)

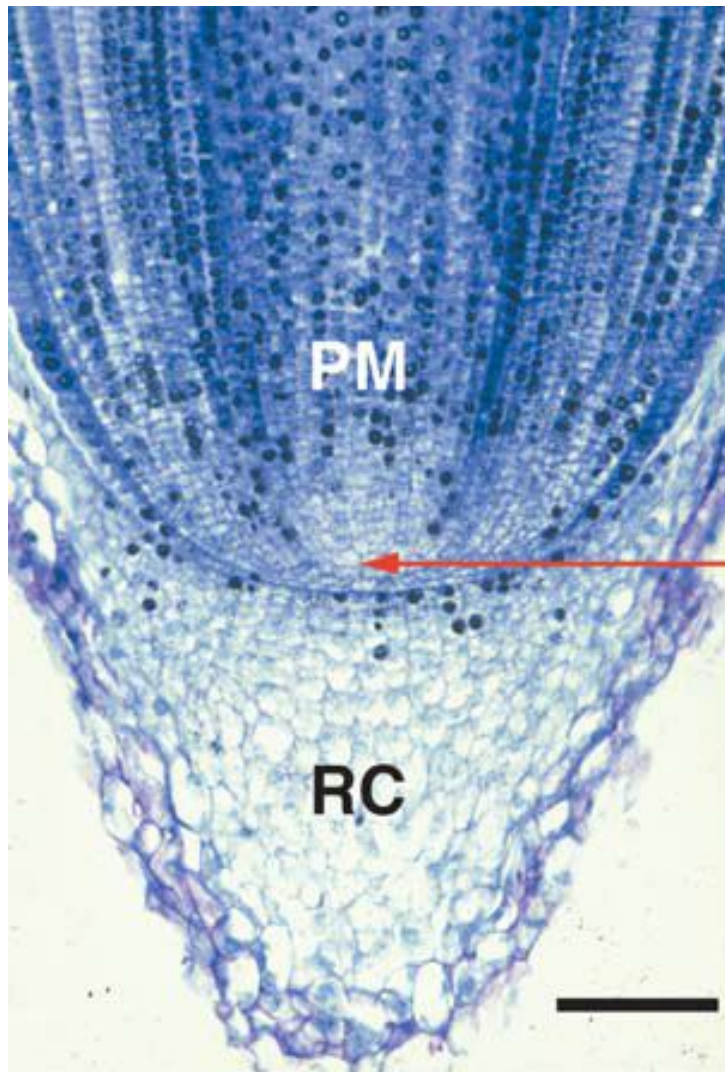


ПЦ согласно Clowes
(1975)

Обнаружение покоящегося центра в корне кукурузы в экспериментах по введению ^3H -тимидина

Клетки ПЦ очень медленно делятся: у кукурузы клетки ПЦ делятся в среднем 1 раз в 180-200 часов, тогда как окружающие ПЦ клетки проксимальной меристемы (инициали) - каждые 20 часов

Деление клеток ПЦ асимметрично: одна дочерняя клетка остается в ПЦ, другая уходит на периферию и становится инициальной



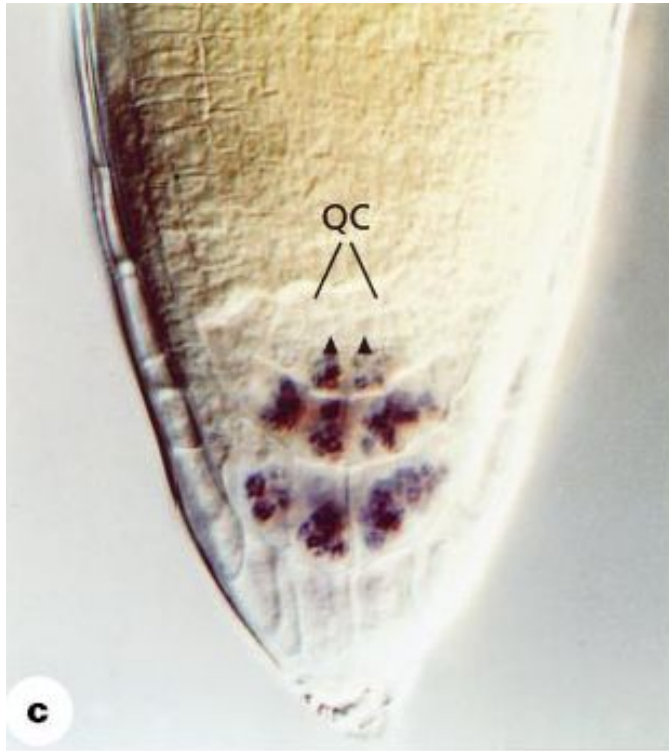
QC

Клетки ПЦ в основном находятся на стадии G1

Clowes (1975)

Клетки ПЦ ингибируют дифференцировку прилежащих клеток (на примере инициалей колумеллы)

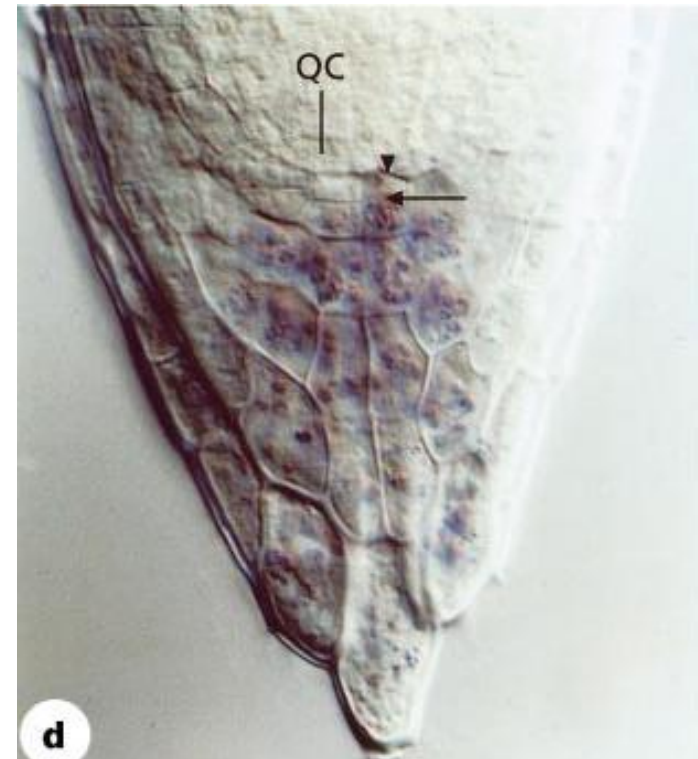
- ПЦ является источником сигнала, ингибирующего дифференцировку соседних клеток



Гранулы крахмала в клетках
колумеллы арабидопсиса

(окрашивание люголем)

В инициалах колумеллы
отсутствуют гранулы крахмала

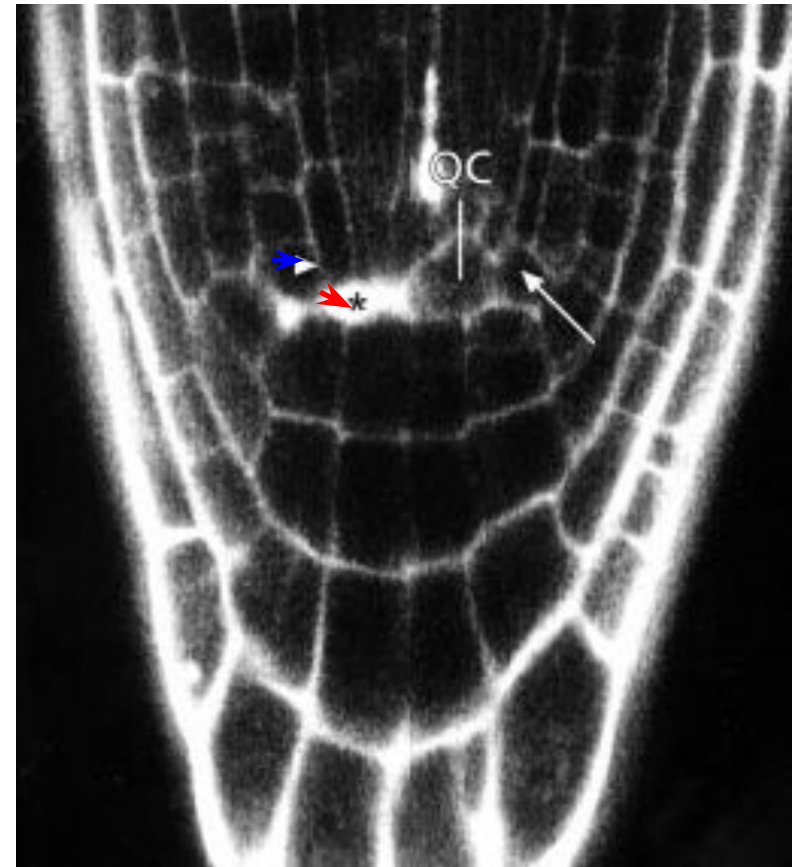


Дифференцировка инициалей
колумеллы после удаления
(выжигания лазером) клеток ПЦ

Клетки ПЦ ингибируют дифференцировку клеток кортико-эндодермальных инициалей

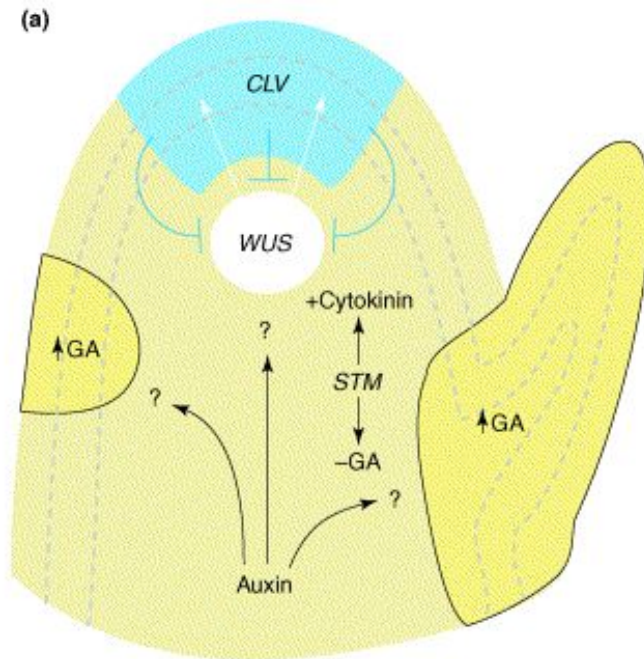
При удалении лазером 1 клетки ПЦ

прилегающая кортико-эндодермальная инициальная клетка претерпевает деление, характерное для ее дочерней клетки, что свидетельствует о дифференцировке инициальной клетки

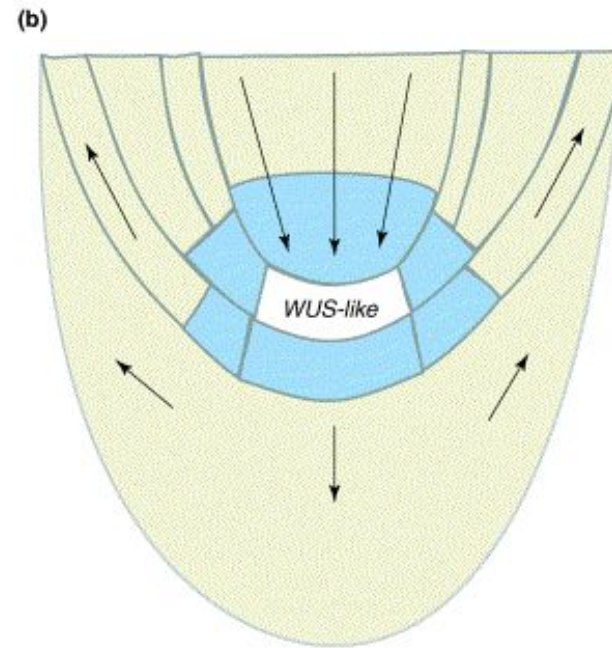


**Факторы, отвечающие за
формирование ПЦ и поддержание
стволовых клеток в меристеме корня**

Поддержание стволовых клеток в побеговой и корневой апикальных меристемах



(a) Продольный срез апикальной меристемы побега. Показана область экспрессии генов системы *WUS/CLV*, действие гормонов на экспрессию генов

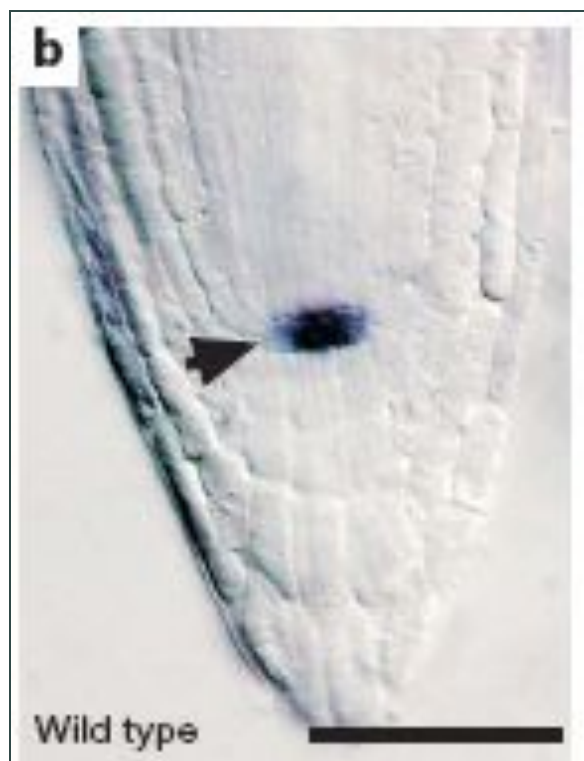


Current Opinion in Plant Biology

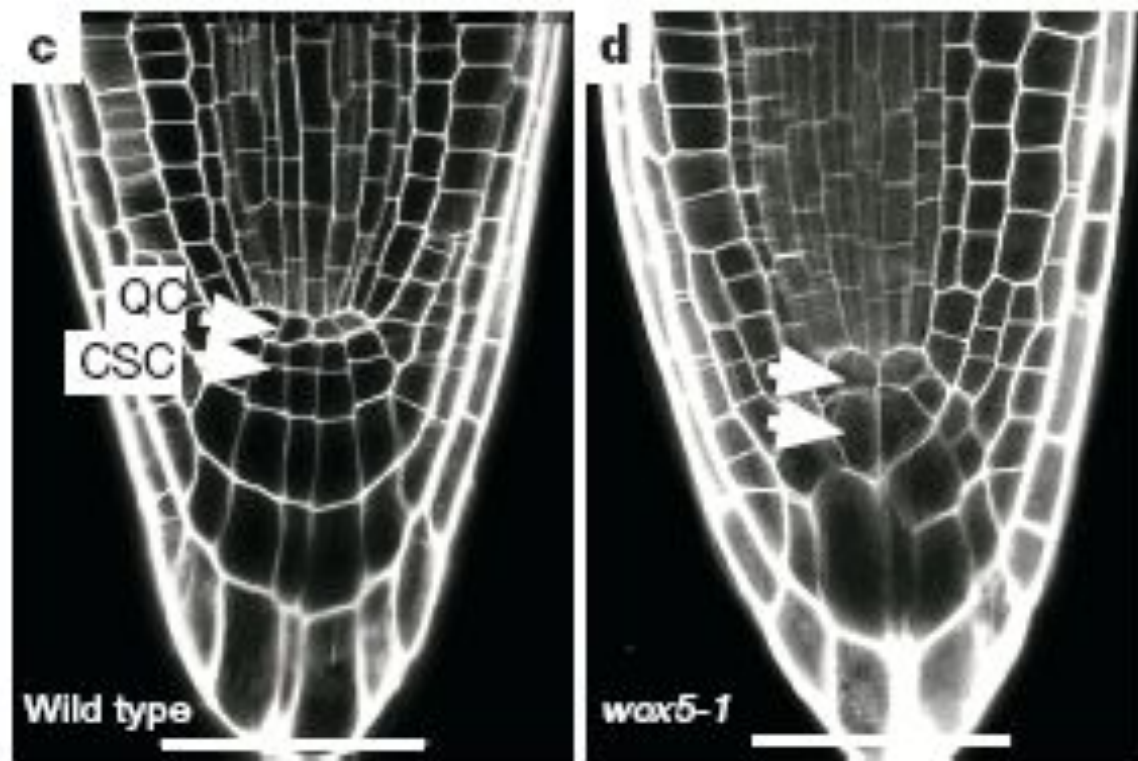
(b) Продольный срез апикальной меристемы корня. Показана область экспрессии *WUS*-подобного гена *WOX5*, направление полярного транспорта ауксина.

Роль гена *WOX5* в АМ корня

Экспрессия *WOX5* в ПЦ



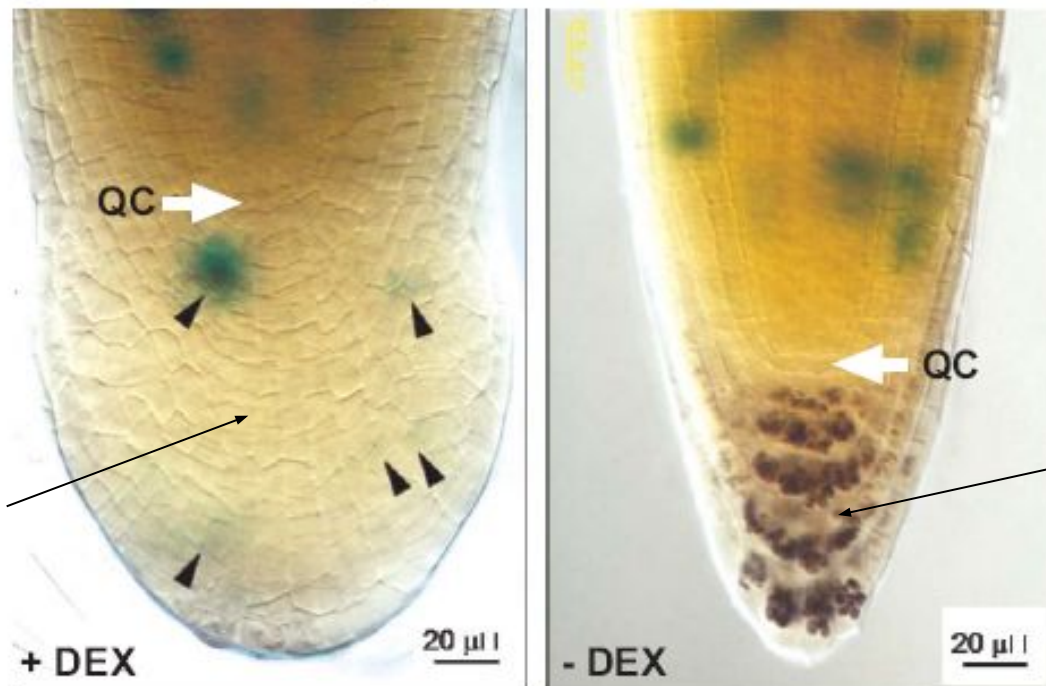
Корень мутанта *wox5-1* характеризуется увеличением размера клеток в области ПЦ и инициалей колумеллы



QC - quiescence center; CSC - columella stem cells

Активность WOX5 достаточно для подавления дифференцировки клеток колумеллы

b) *CYCB1:GUS* staining



Отсутствие гранул крахмала в недифференцированных клетках колумеллы

гранулы крахмала в дифференцированных клетках колумеллы
(окрашивание люголем)

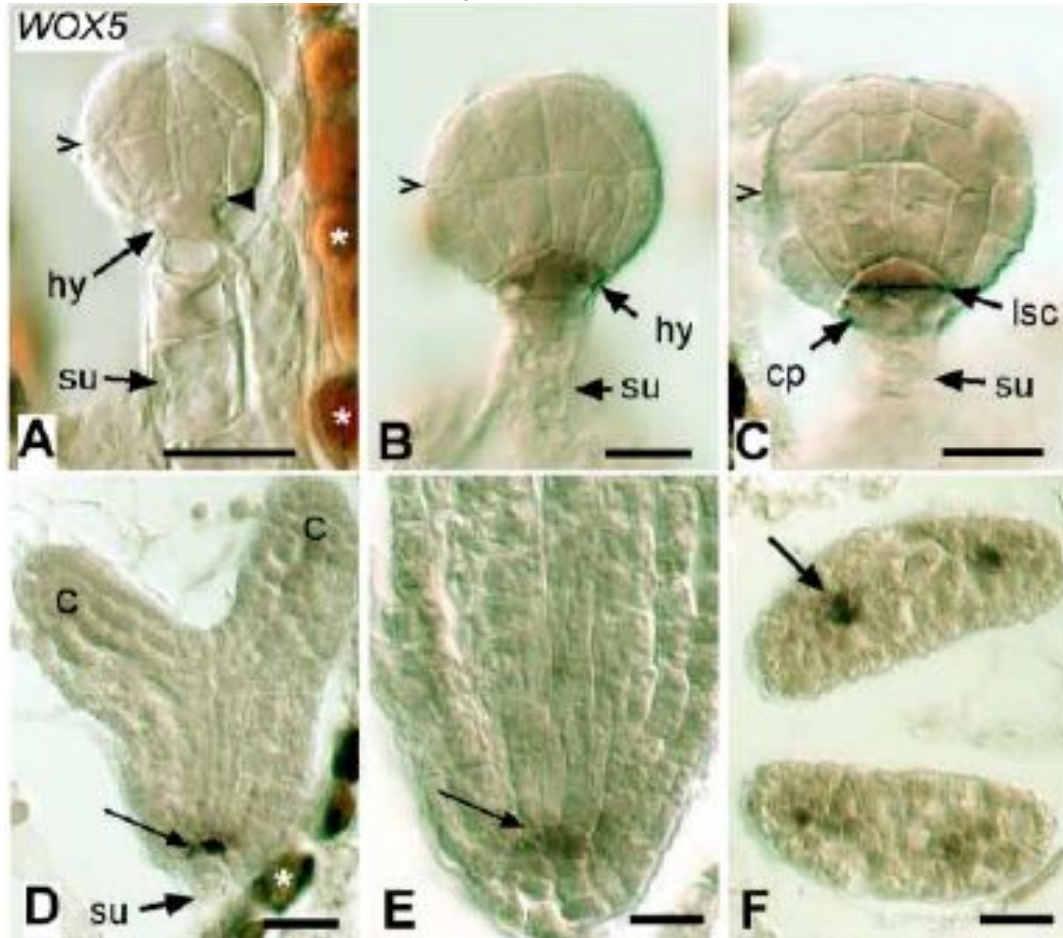
Индукция экспрессии WOX5



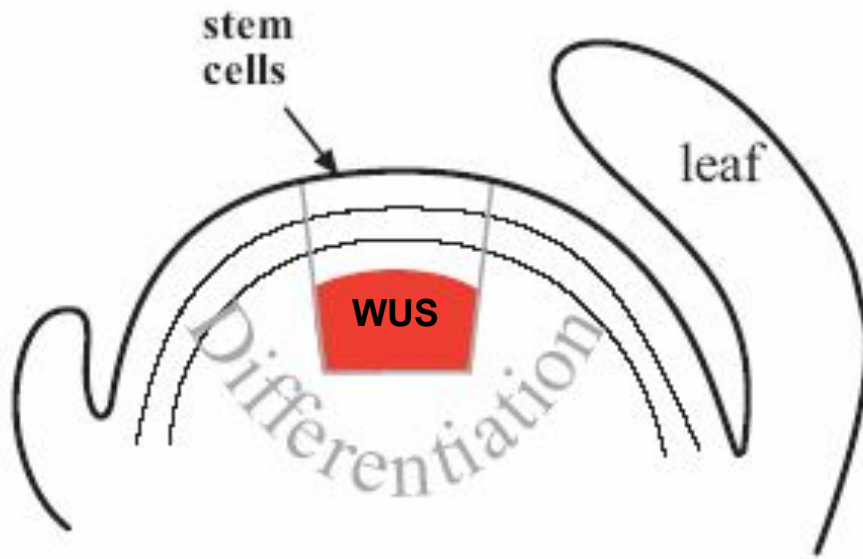
Блокирование дифференцировки клеток колумеллы + активация их деления

Экспрессия гена *WOX5* (гомолог гена *WUS*) в эмбриогенезе (гибридизация *in situ*)

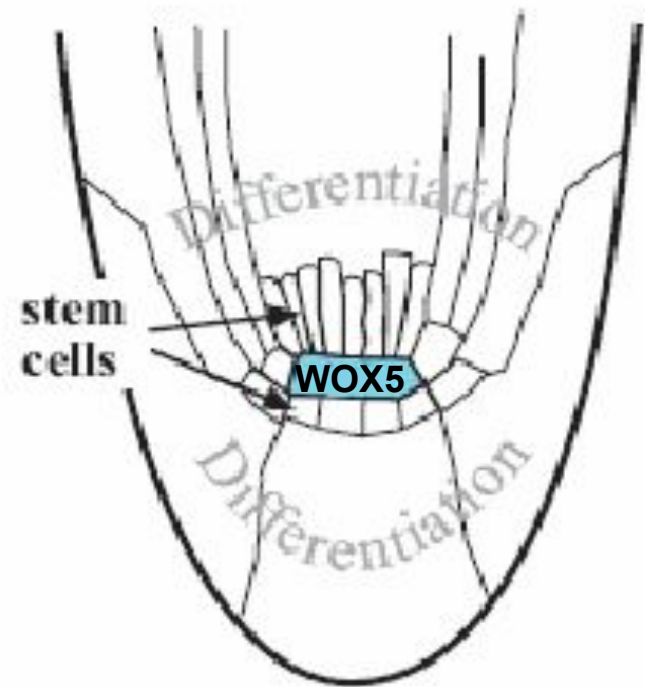
Начало стадии
глобулы



***WUS* и *WOX5* экспрессируются в «организующих центрах» АМ побега и корня, соответственно**



АМ побега

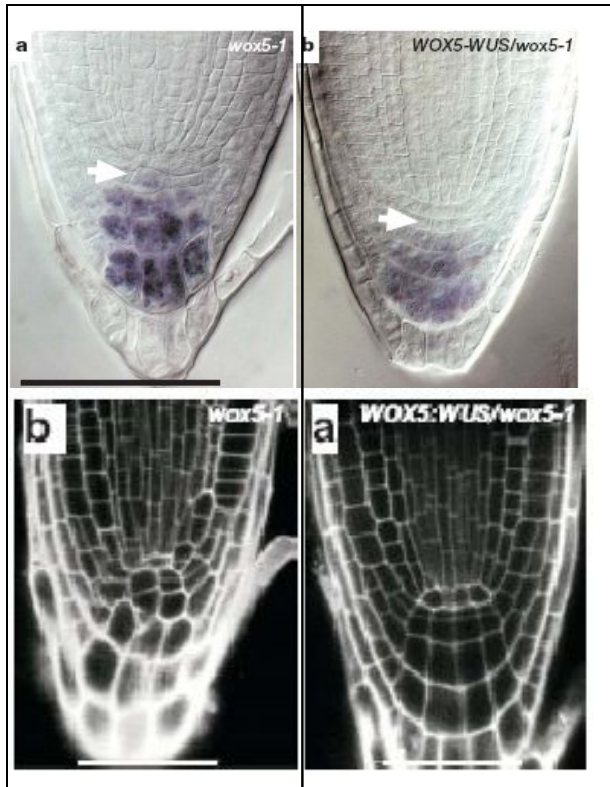


АМ корня

Являются ли гены *WUS* и *WOX5* функционально эквивалентными?

Опыты по экспрессии *WOX5* в ПАМ и *WUS* в КАМ

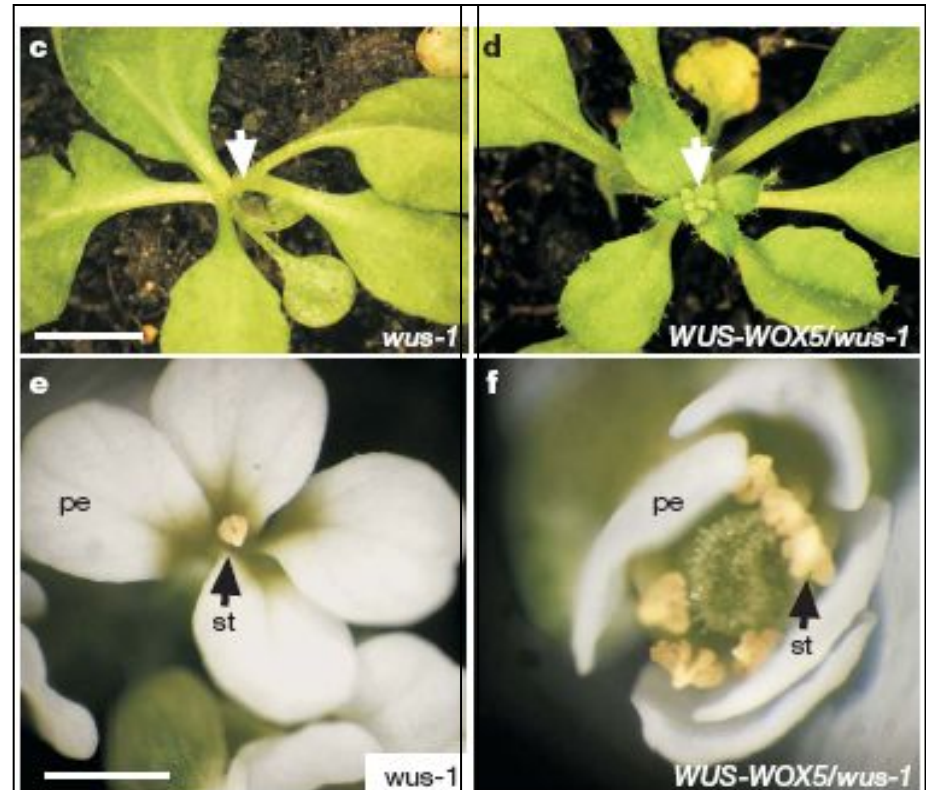
wox 5-1 *PWOX5-WUS/wox5-1*



WOX5-WUS* восстанавливает нормальный фенотип у мутантов *wox5-1

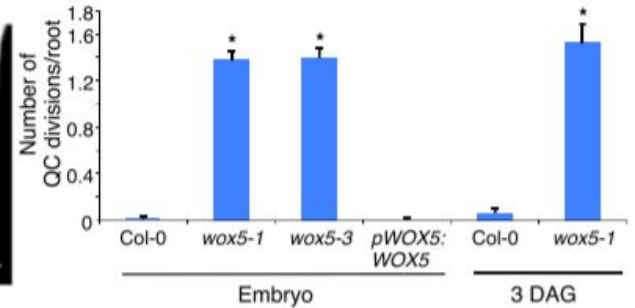
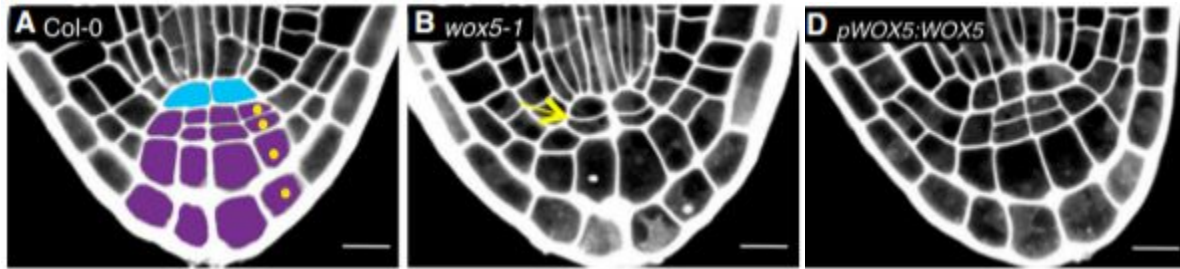
wus-1

PWUS-WOX5/wus-1

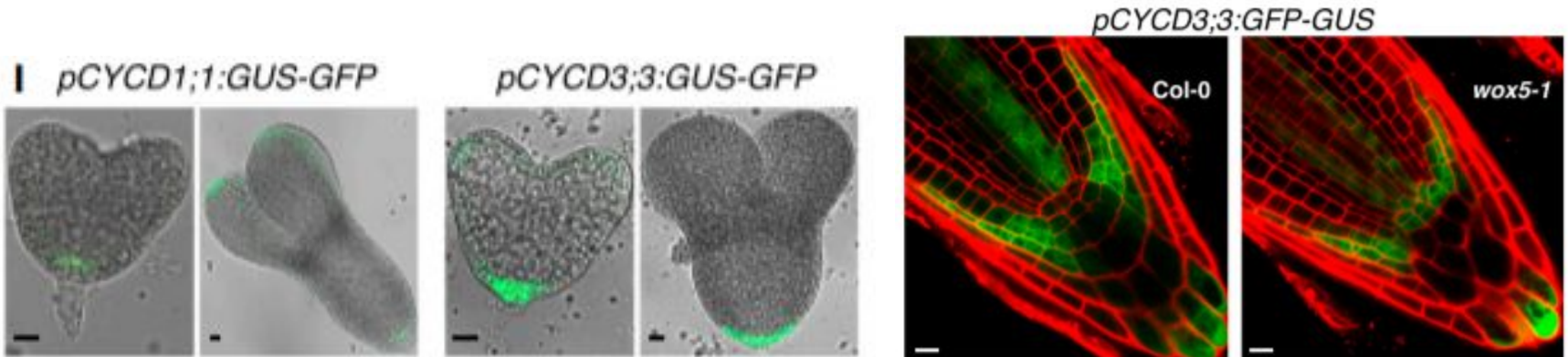


***WUS-WOX* предотвращает преждевременную остановку развития меристемы соцветия и цветка у мутантов *wus-1* (восстановление нормального фенотипа)**

ТФ WOX5 обеспечивает «покой» ПЦ, негативно регулируя гены *CYCD*

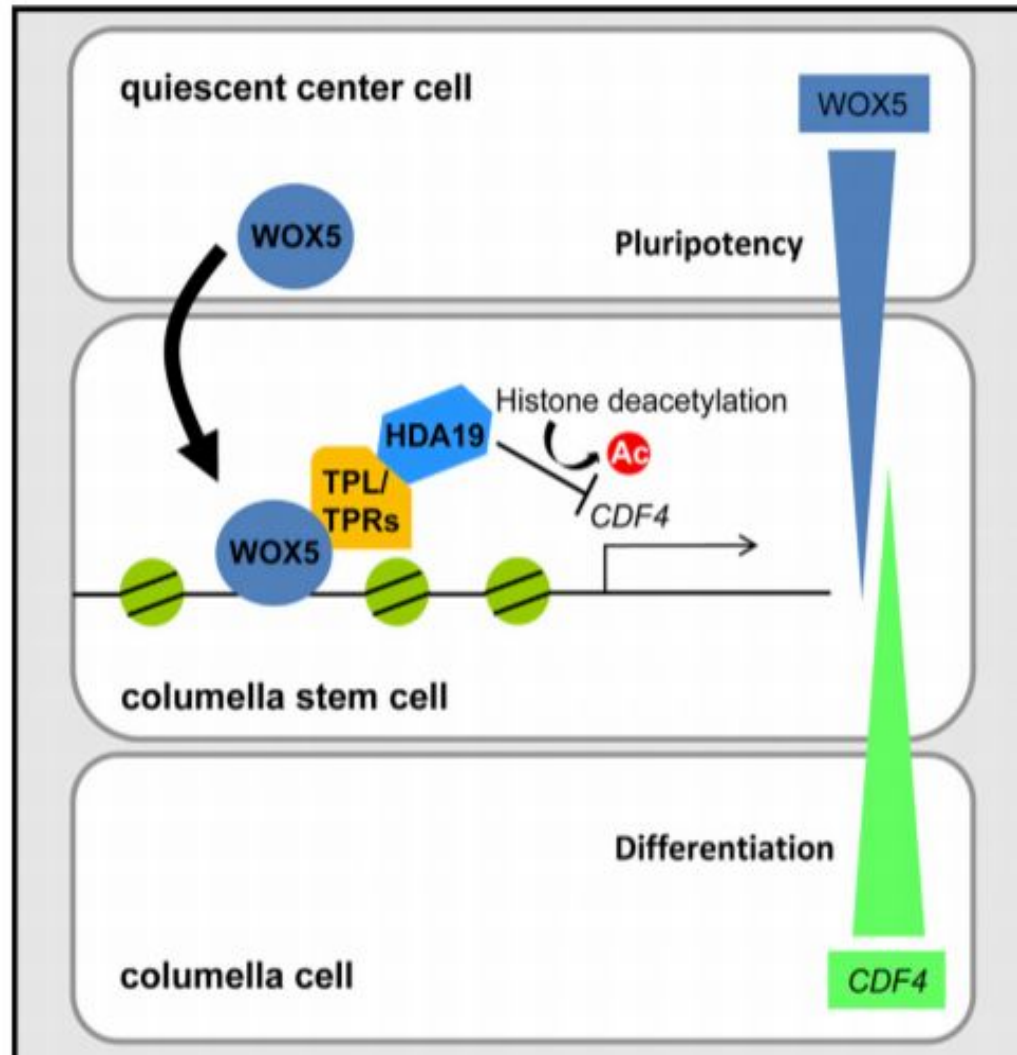


Подавление делений клеток ПЦ зависит от активности WOX5



ТФ WOX5 перемещается в окружающие стволовые клетки (на примере инициалей колумеллы)

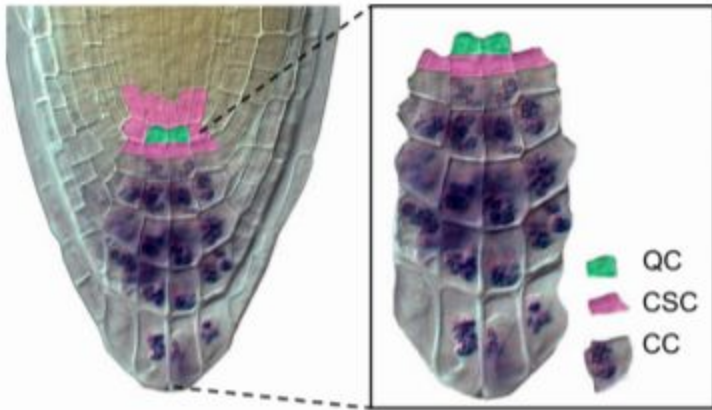
WOX5 рекрутирует в промотор *CDF4* гистон-деацетилазы и корепрессоры транскрипции



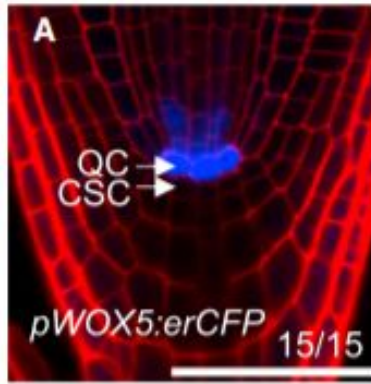
Противоположно направленные градиенты концентрации ТФ WOX5 и CDF4 определяют степень дифференцировки клеток колумеллы

Мишень WOX5-зависимой репрессии: ген, кодирующий ТФ CDF4 (CYCLING DOF FACTOR 4), регулирующий дифференцировку клеток колумеллы

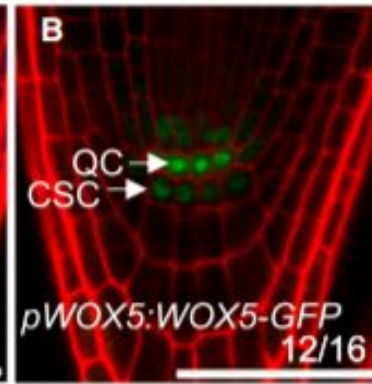
Опыты по обнаружению перемещения белка WOX5 в инициали колумеллы



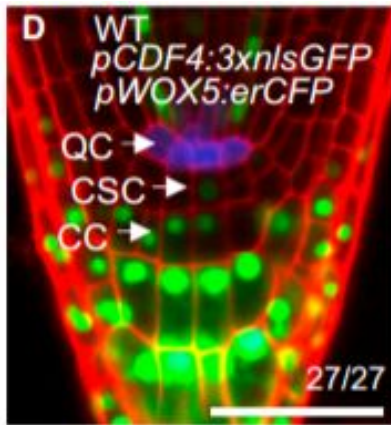
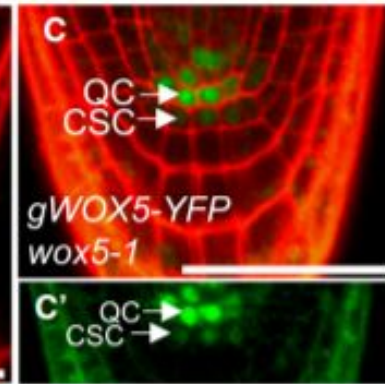
Pi et al.,
Developmental
Cell, 2015



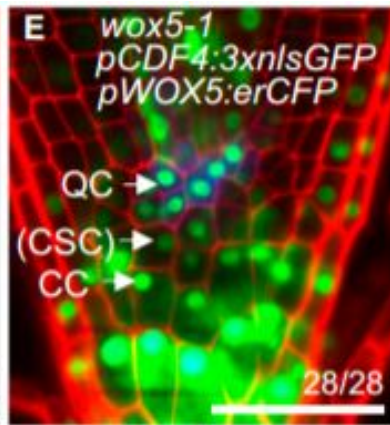
Промотор WOX5
активен только в
ПЦ



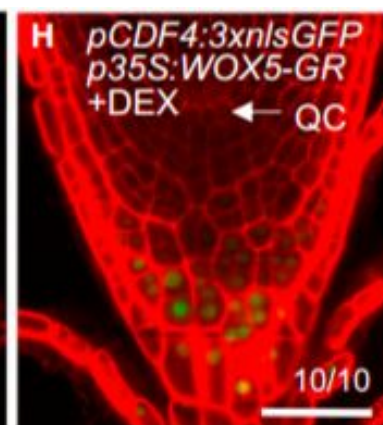
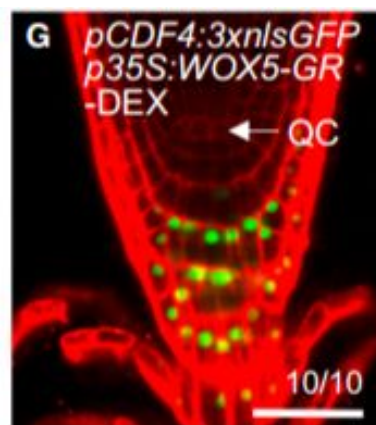
Белок WOX5 перемещается за
пределы ПЦ, детектируется в ядрах
клеток-инициалей



Кол-во белка CDF
тем больше, чем
дальше от ПЦ



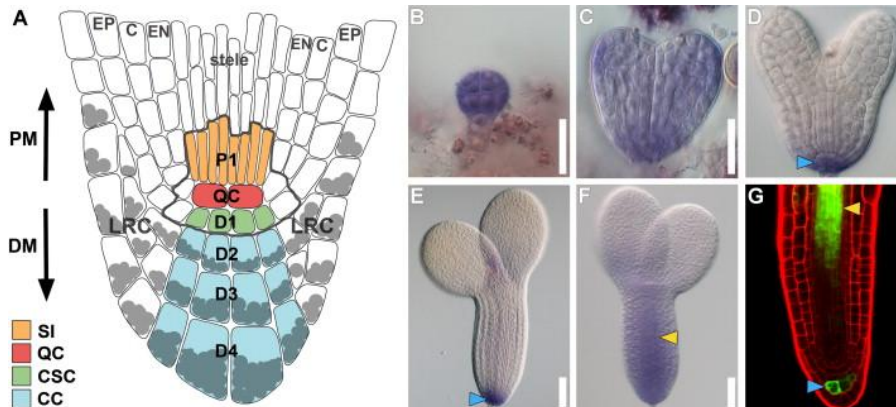
У мутанта *wox5*
CDF присутствует
в клетках ПЦ



Индукцибельная
сверхэкспрессия WOX5
«убирает» CDF

Роль гена *CLE40* в меристеме корня

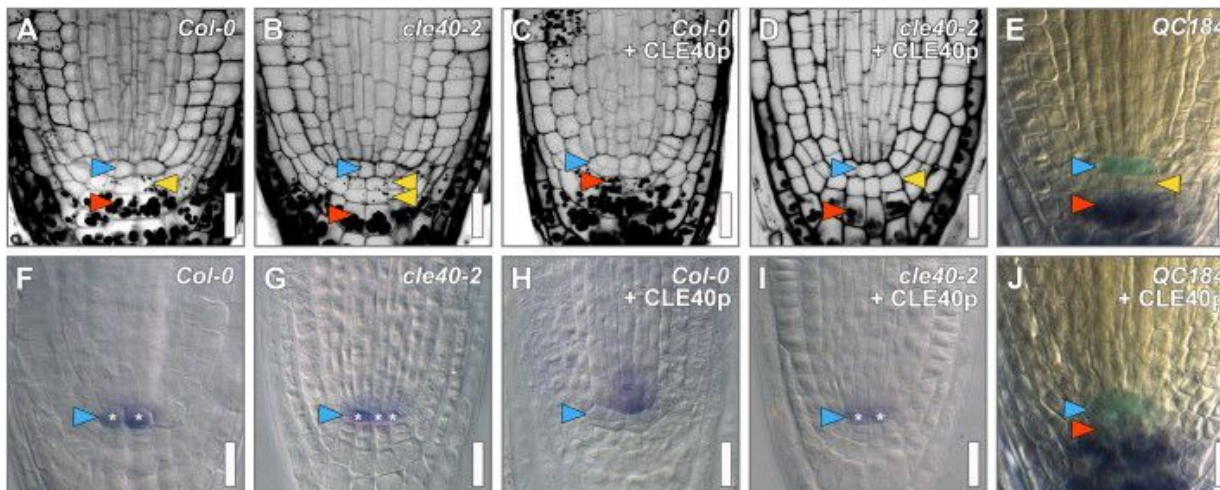
CLE40 экспрессируется в стеле в клетках колумеллы (CC)



Фенотип мутации *cle40*

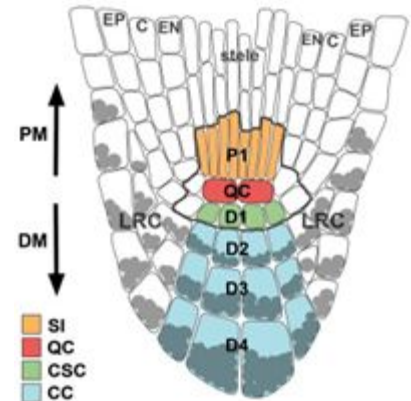
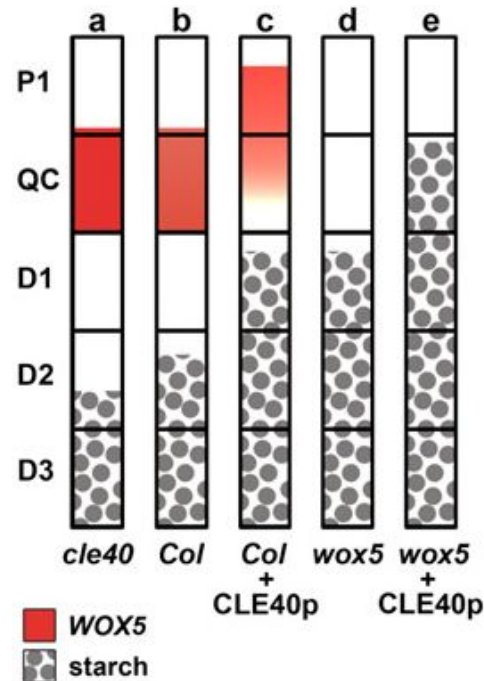
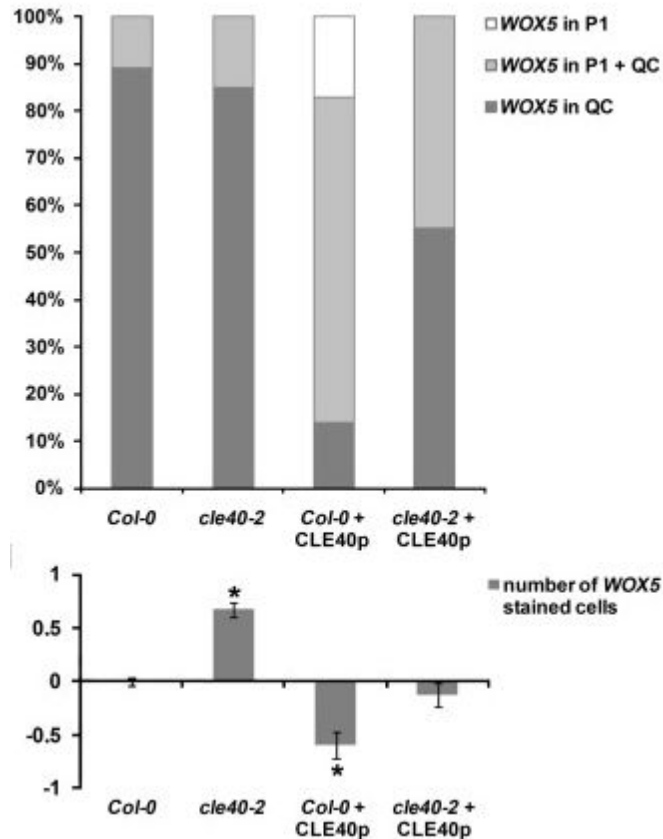


Экзогенный пептид CLE40 – стимулирует дифференцировку инициалей колумеллы (накопление гранул крахмала)



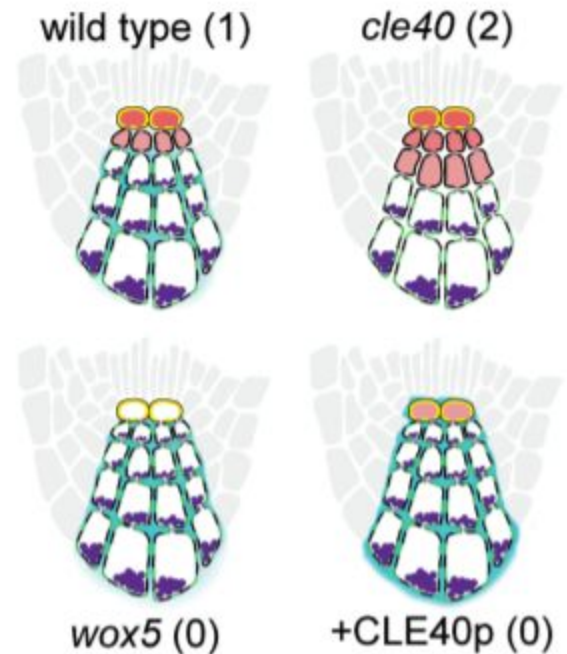
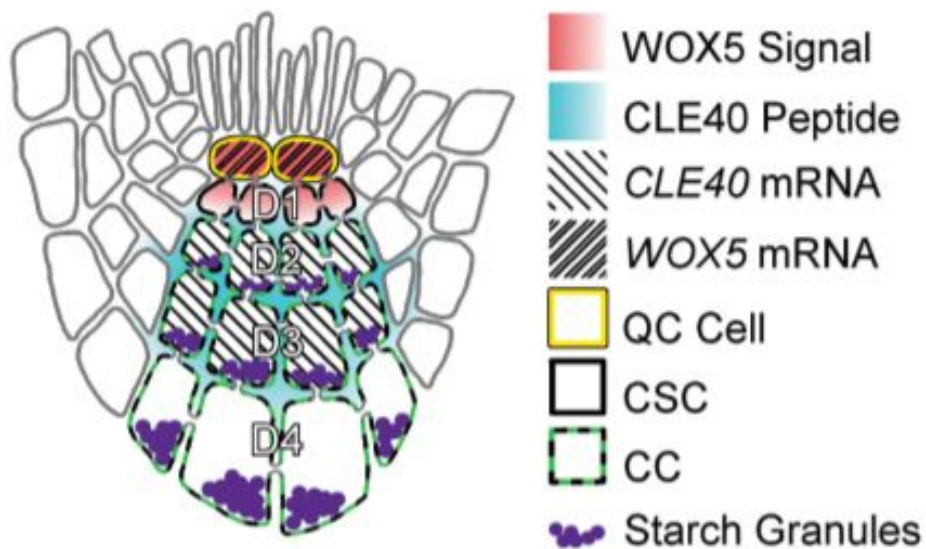
Мутант *cle40* характеризуется увеличением зоны экспрессии *WOX5* (ПЦ) и отсутствием дифференцировки клеток верхних рядов колумеллы

Влияние CLE40 на число клеток, экспрессирующих *WOX5*, и на содержание гранул крахмала в клетках колумеллы



Вывод: CLE40 в КАМ выполняет ту же функцию, что CLV3 в ПАМ

Гомеостаз коллумеллы и ПЦ зависит от противоположного действия CLE40 и WOX5



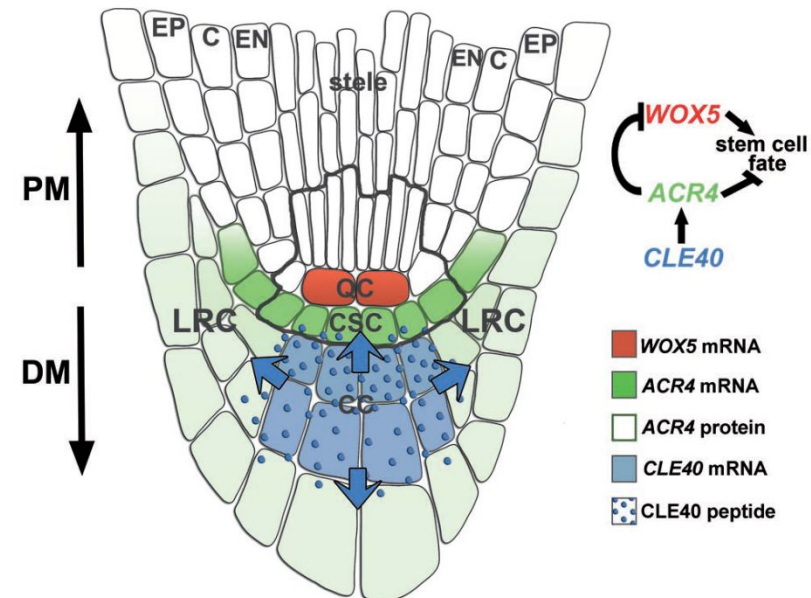
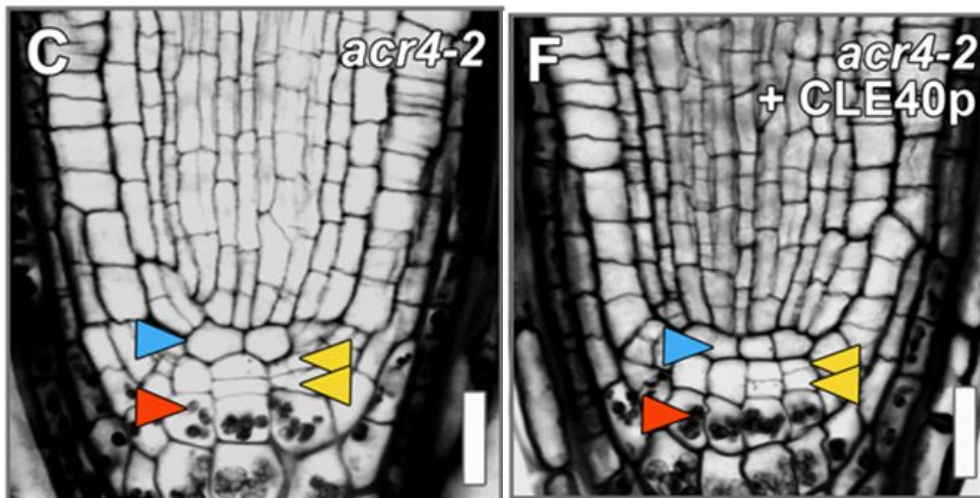
Ген *ACR4* кодирует RLK, рецептор пептида CLE40

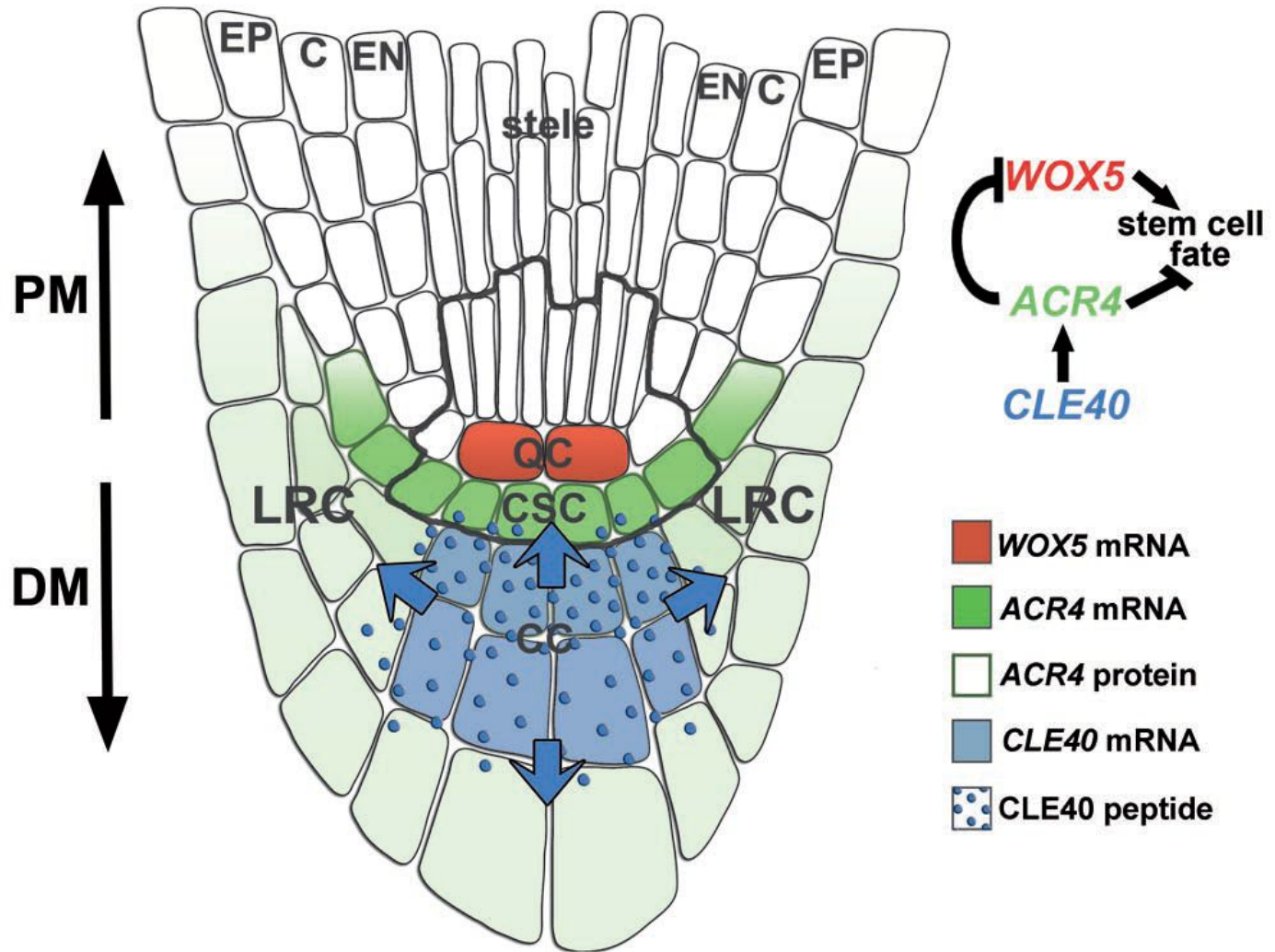
В меристеме корня мутантов *acr4*
увеличено число клеток,

Table S2. Average number of cells in QC position expressing WOX5.

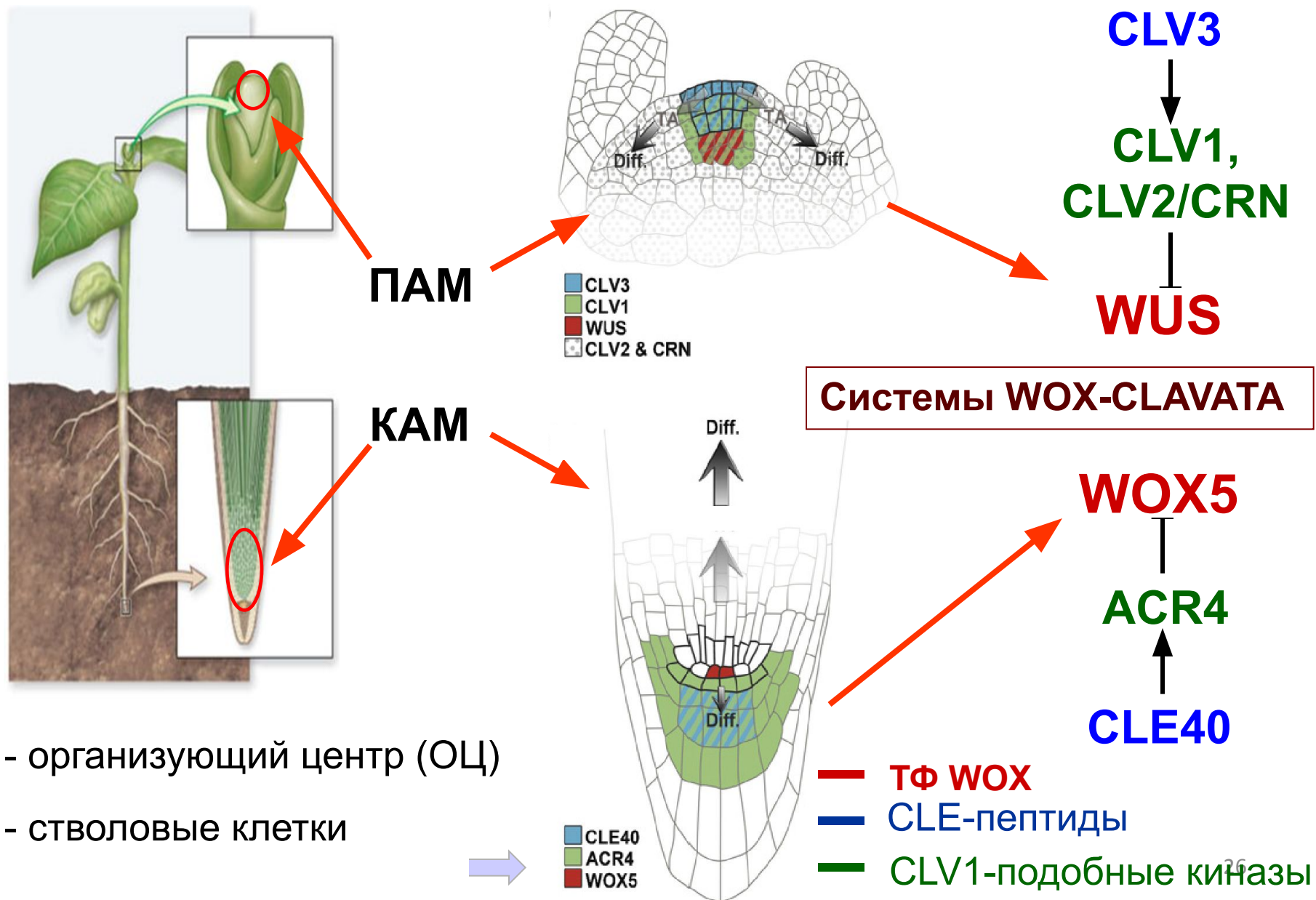
	average number of cells stained in QC position	S.E.M.	n	Student's T-Test
<i>Col-0</i>	2.1	0.04	81	
<i>cle40-2</i>	2.8	0.07	72	$p < 0.001$
<i>Col-0</i> + CLE40p	1.5	0.12	23	$p < 0.001$
<i>acr4-2</i>	2.8	0.13	38	$p < 0.001$

Мутанты *acr4* нечувствительны к
действию CLE40p



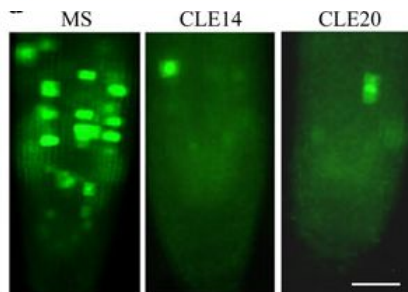


Апикальные меристемы побега и корня имеют сходный план строения и механизмы регуляции

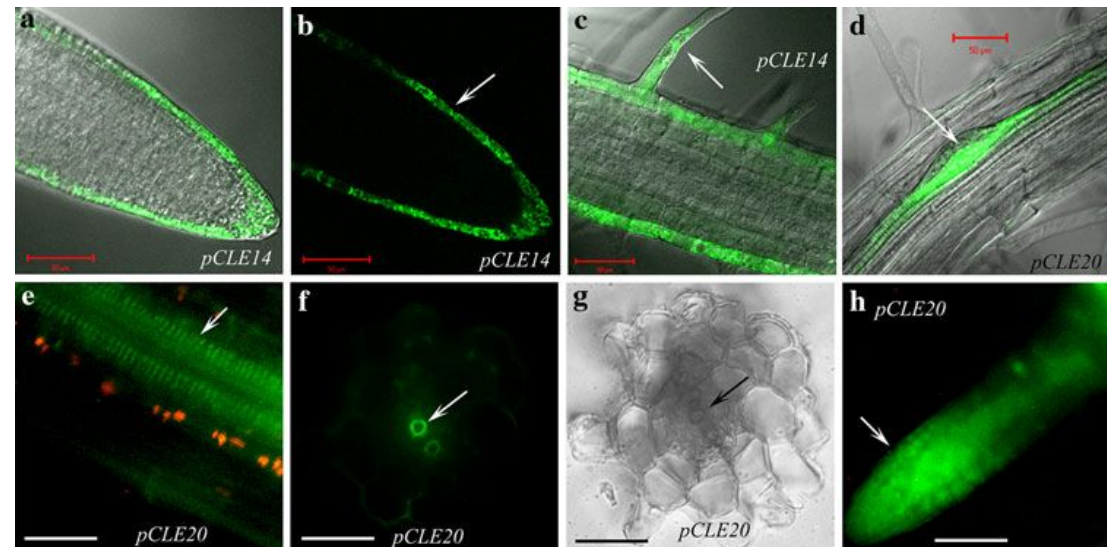


CLE-пептиды CLE14 и CLE20 подавляют клеточные деления в меристеме корня и могут связываться с рецепторным комплексом CLV2/CRN

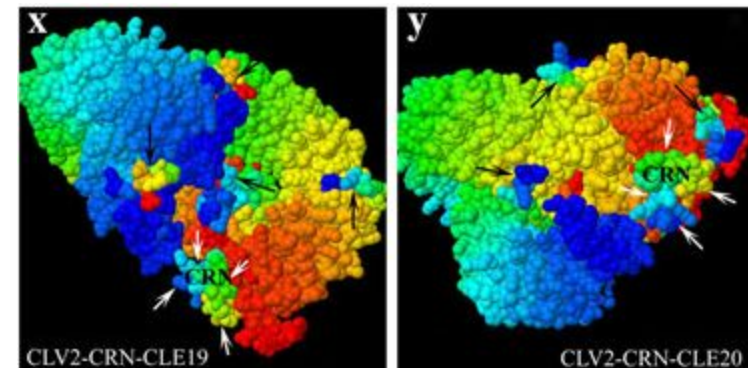
Экспрессия генов CLE14 (эпидермис) и CLE20 (проводящие ткани) в тканях корня



pCyclinB1::CyclinB1-GFP



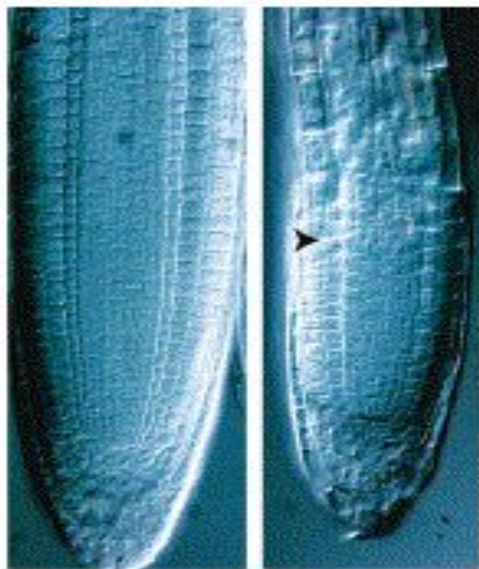
Модель связывания CLE14 и CLE20 с рецепторным комплексом CLV2/CRN



Подавлять активность меристемы корня могут почти все CLE-пептиды группы А

Влияние сверхэкспрессии *CLE19* на фенотип корня:

репрессия меристематической активности клеток меристемы корня



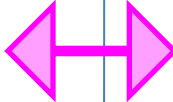
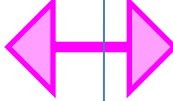
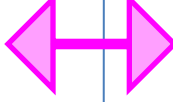
wt *RCH1-CLE19*



wt *RCH1-CLE19*
RCH1-ERGFP

RCH1 –тканеспецифичный промотор (меристема корня)

Участие систем **WOX-CLV** в регуляции первичных разных меристем

Тип меристемы	Ген WOX	Компонент системы CLAVATA
Апикальная меристема побега	WUS 	CLV1, CLV2/CRN CLV3
Апикальная меристема корня	WOX5 	ACR4 CLE40
Прокамбий, камбий	WOX4 	TDR CLE41/44

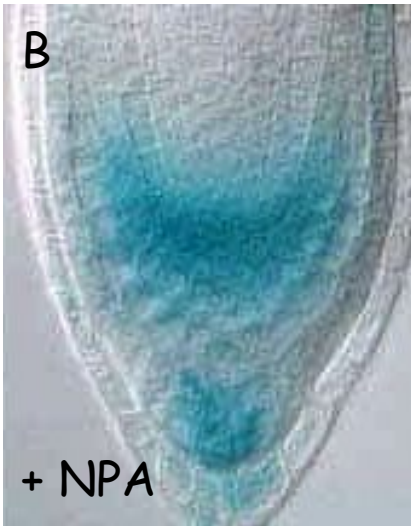
Роль ауксина в меристеме корня



А – Экспрессия DR5::GUS в кончике корня

DR5 – ауксин-чувствительный элемент, содержащий повторы последовательности TGTCTC

Б – окрашивание люголем гранул крахмала в колумелле корня



+ NPA

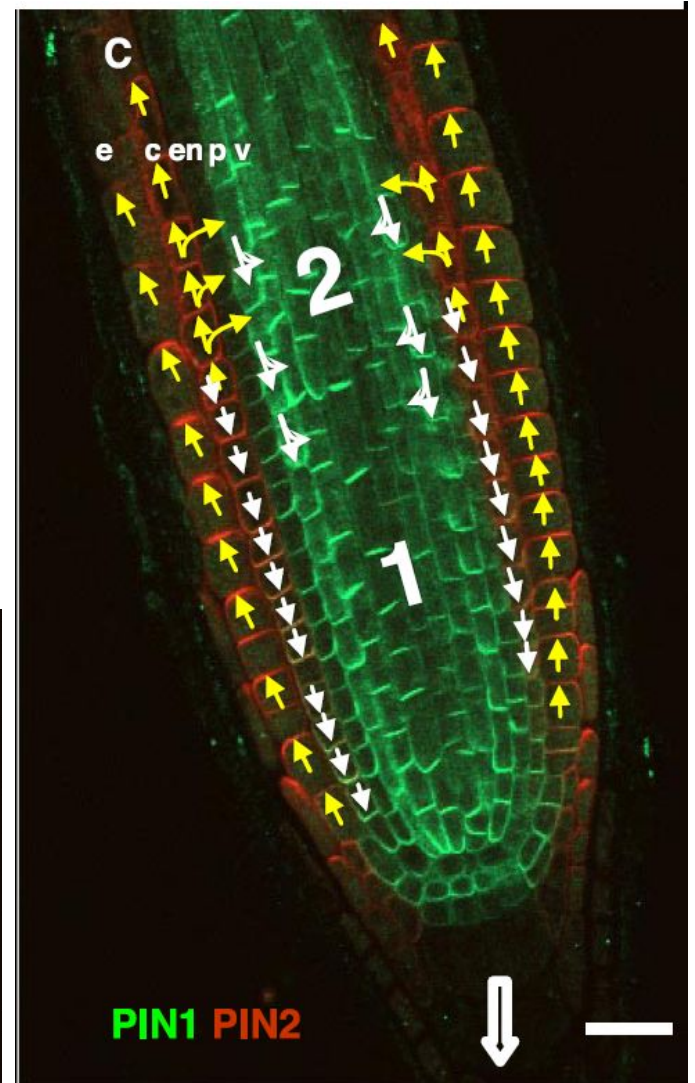
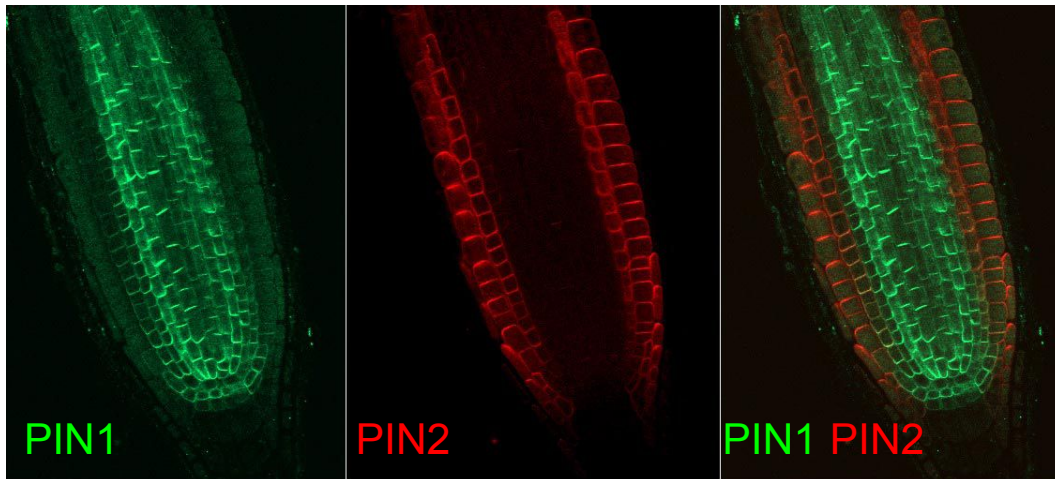
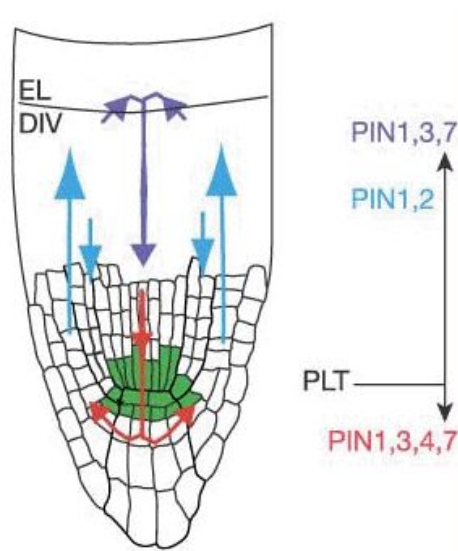


+ NPA

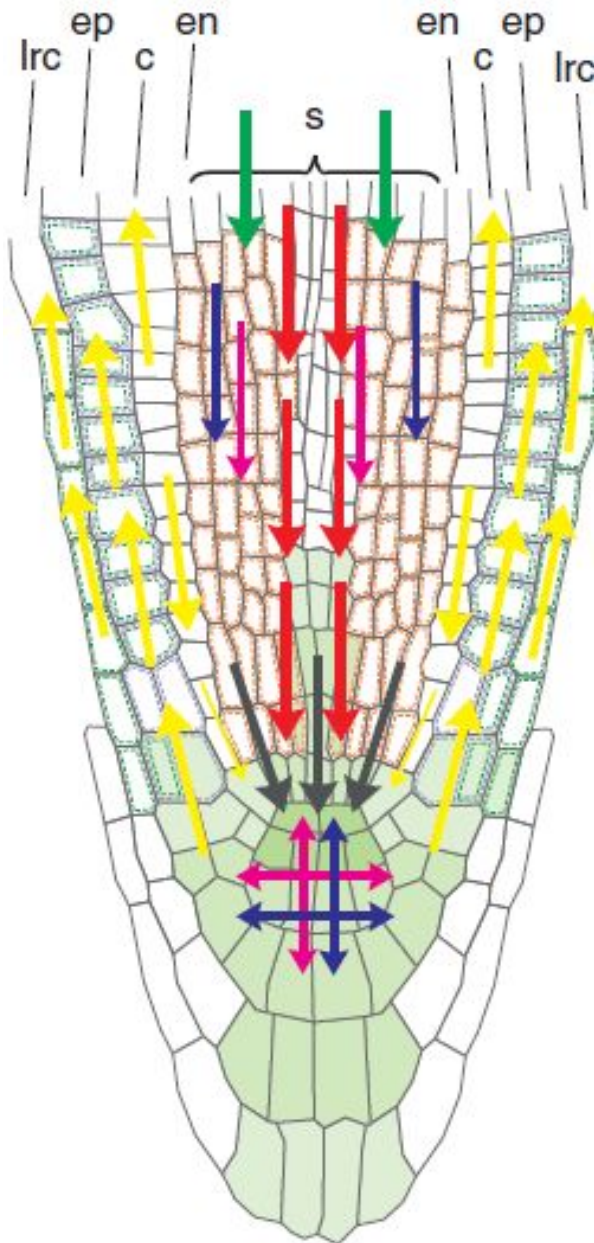
В и Г – влияние ингибитора полярного транспорта ауксина NPA (naphthylphthalamic acid) на распределение ауксина (В) и дифференцировку клеток колумеллы (Г)

Вывод: локальный максимум ауксина определяет размер ПЦ

Роль белков PIN в транспорте ауксина в корне



Роль белков PIN в формировании максимума ауксина в кончике корня корне



- PIN1
- PIN2
- PIN3
- PIN4
- PIN7



DR5::GUS

Petrasek and Friml, 2009

Нарушение апикально-базальной структуры корня у мутантов по генам, вовлеченным в метаболизм ауксина:

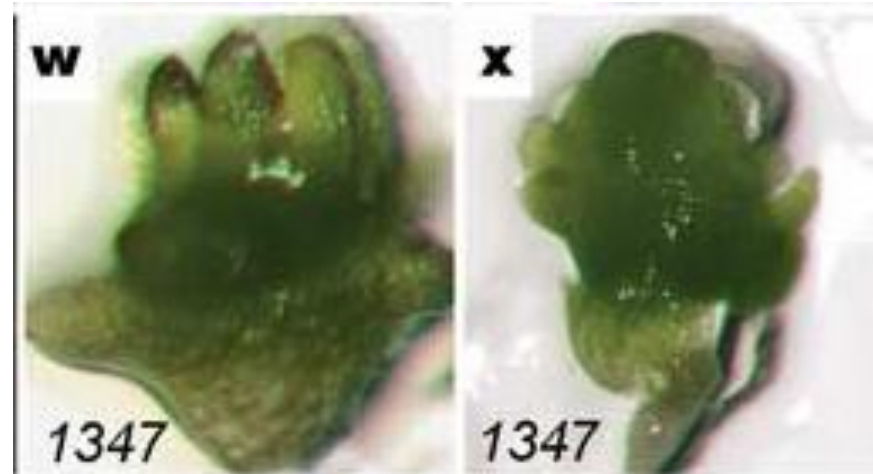
gnom (gn)



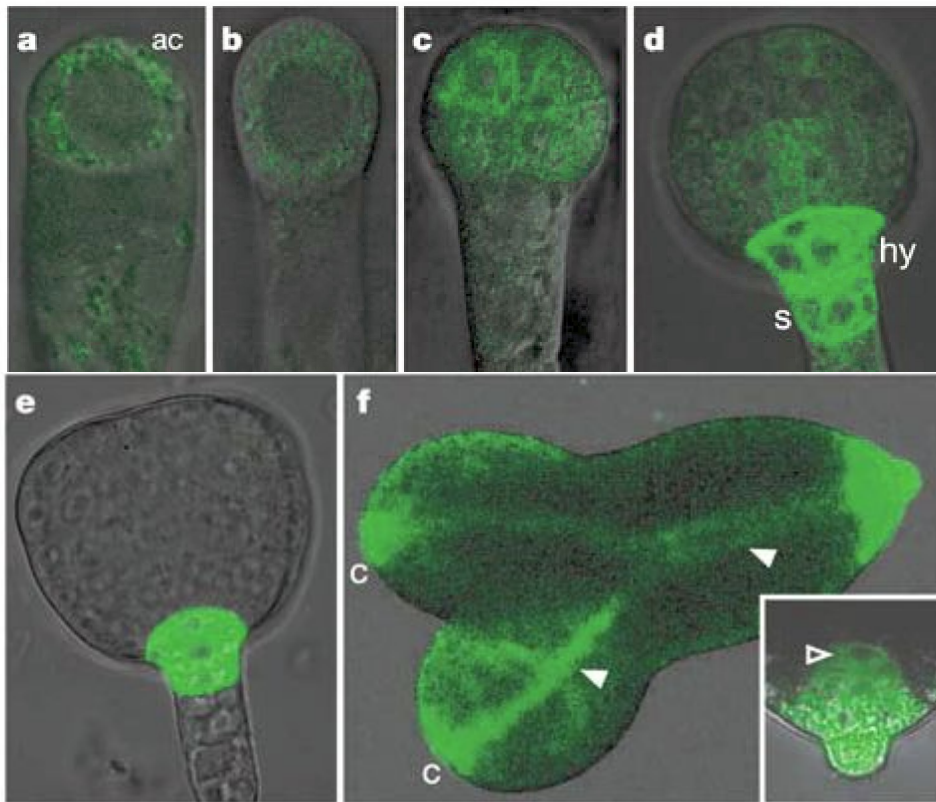
monopteros (mp)



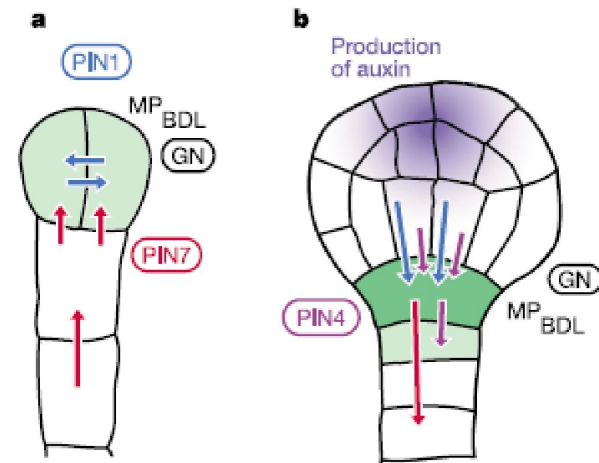
pin1pin3pin4pin7



Распределение ауксина в зародыше на ранних стадиях развития:

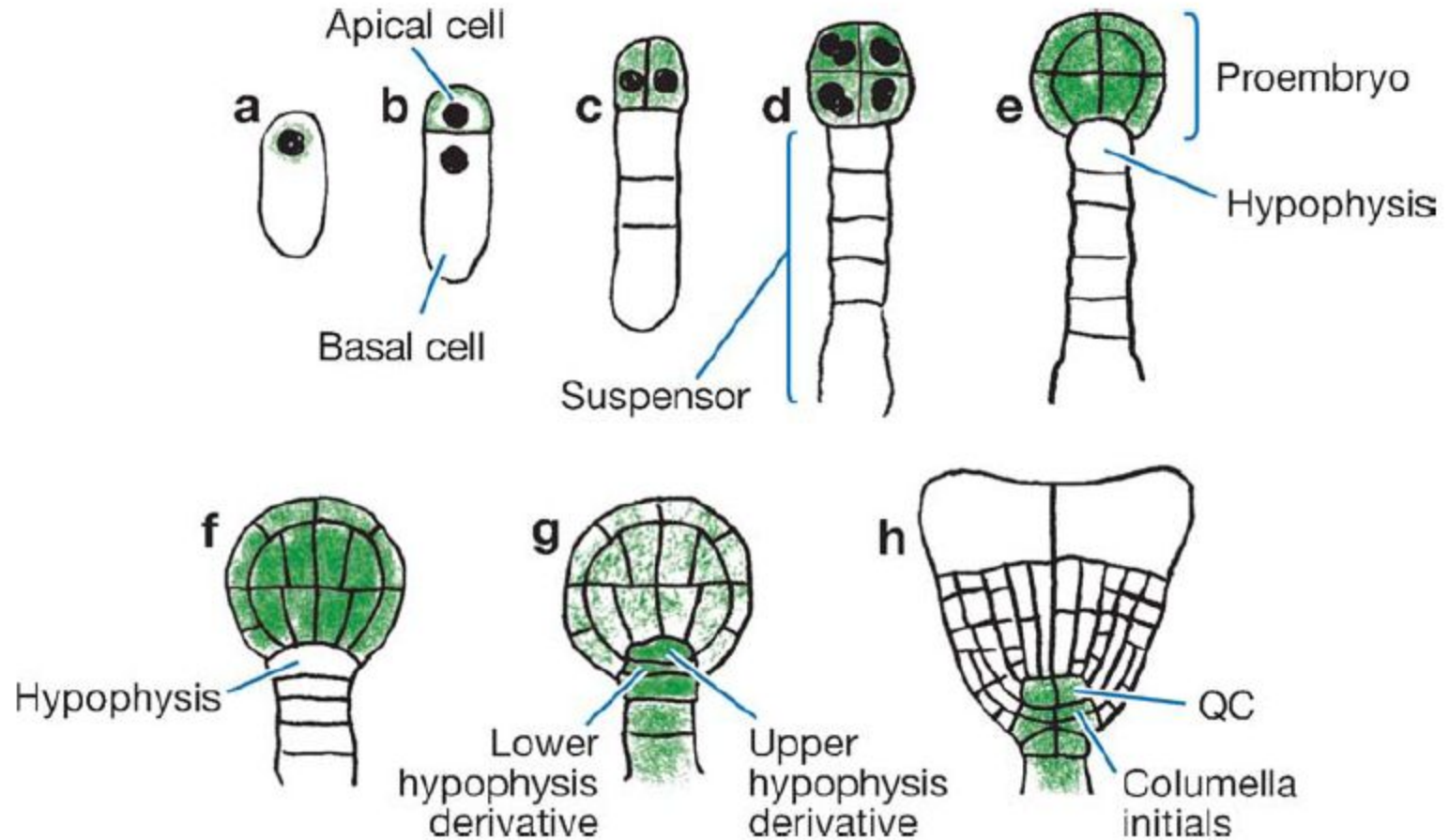


DR5::GFP



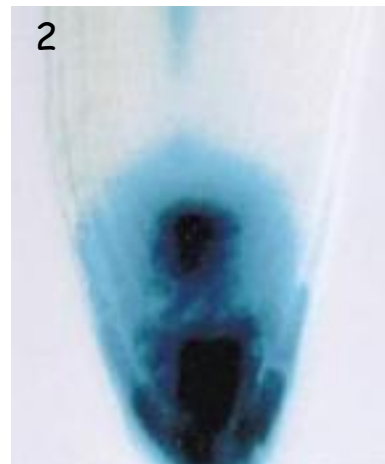
Вывод: Локальный максимум концентрации ауксина нужен для закладки и функционирования КАМ и ее ПЦ

Распределение ауксина в зародыше на ранних стадиях развития:

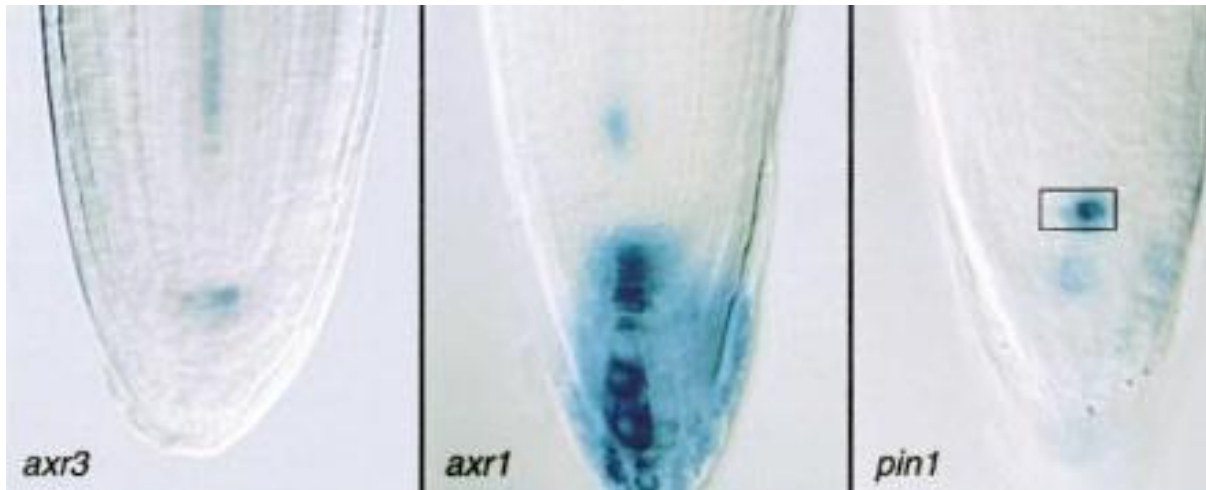


Экспрессия DR5::GUSa кончике корня проростков арабидопсиса

WT



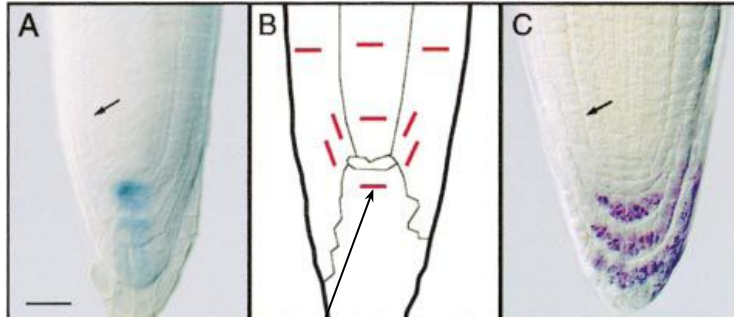
1 - Окрашивание 30 сек
2 - Окрашивание 16 часов



Влияние ингибитора полярного транспорта ауксина NPA на структуру корня

Активность
DR5::GUS

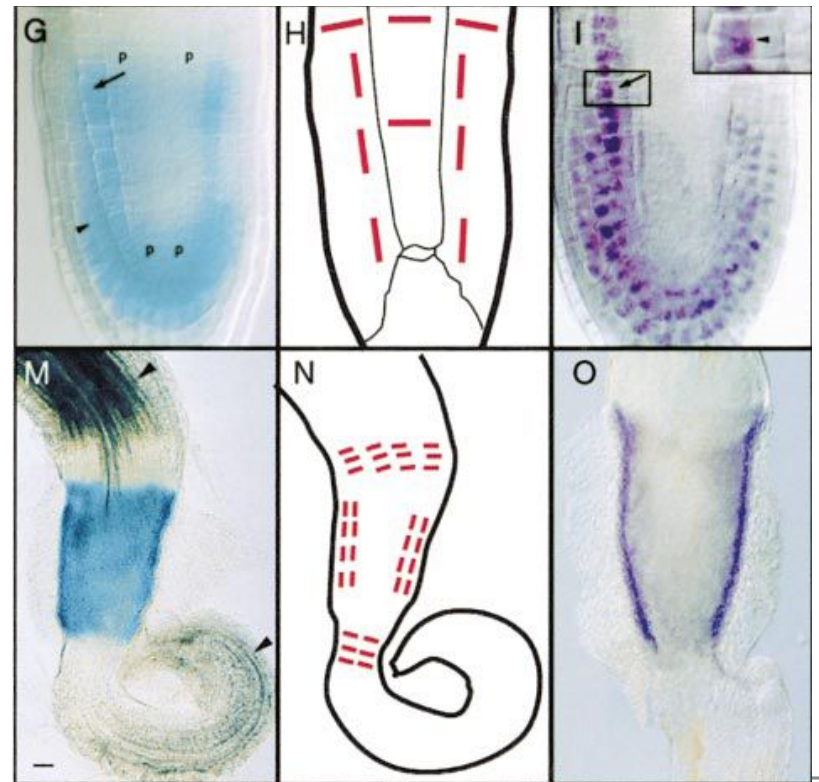
Гранулы крахмала
в клетках колумеллы



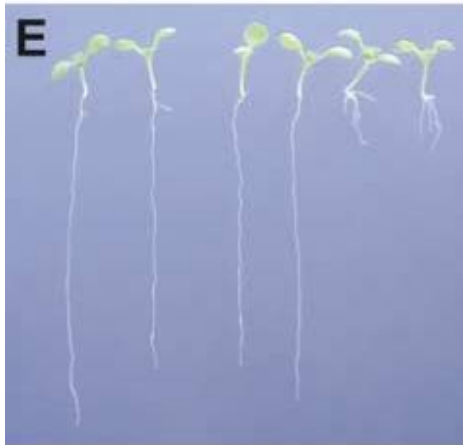
Области клеточных
делений и ориентация
клеточных стенок у
дочерних клеток

+ 10 мкМ
NPA

+ 50 мкМ
NPA

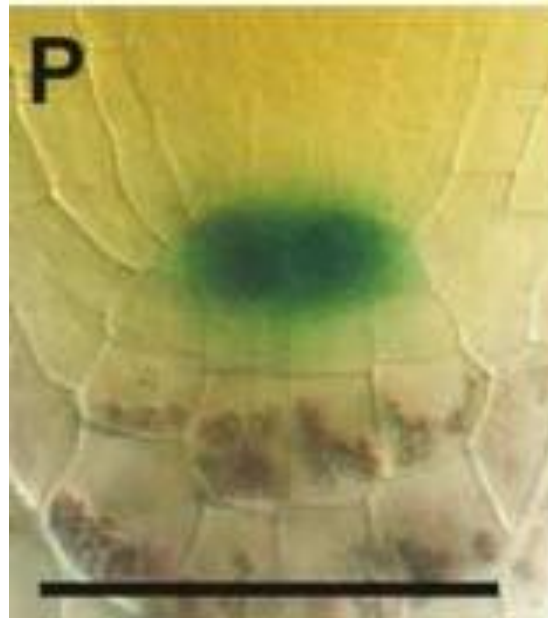


Роль генов *PLETHORA* (*PLT*) в формировании ПЦ и поддержании стволовых клеток КАМ



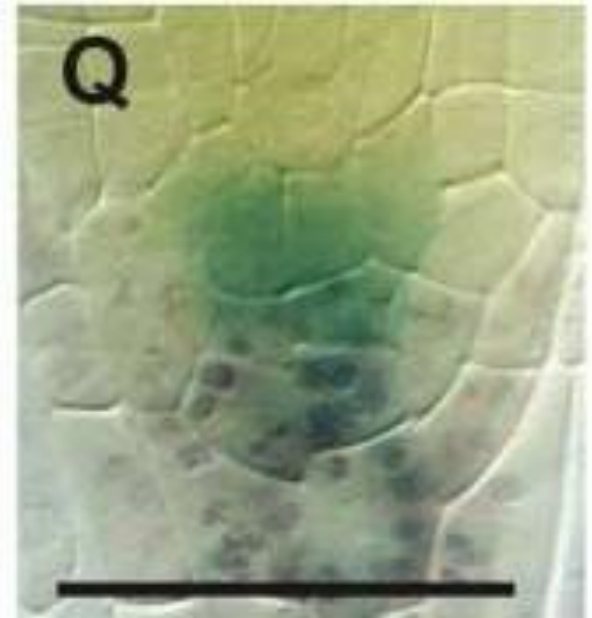
1 2 3 4 5 6

1. WT
2. *plt1-3*
3. *plt1-4*
4. *plt2-2*
5. *plt1-3 plt2-2*
6. *plt1-4 plt2-2*.



WT

QC25::GUS



plt1-4 plt2-2

QC25::GUS

Гены *PLETHORA* – кодируют транскрипционные факторы класса AP2

Связь между PLETHORA и ауксинами:

ауксины

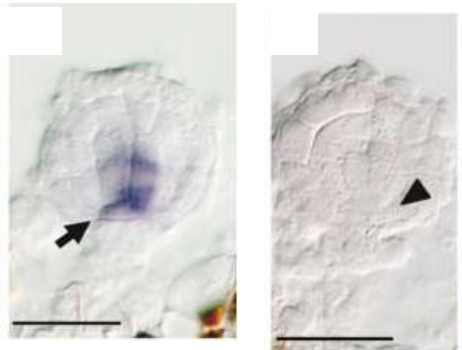
MP → PLETHORA

PLETHORA → PIN

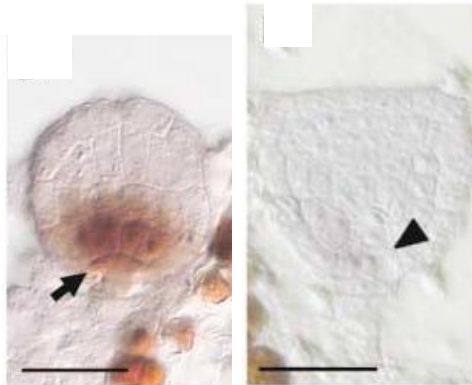
PLT1

wt

mp-G12



PLT2

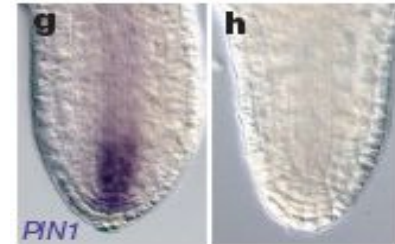


MP (MONOPTEROS)-
ауксин-зависимый ТФ

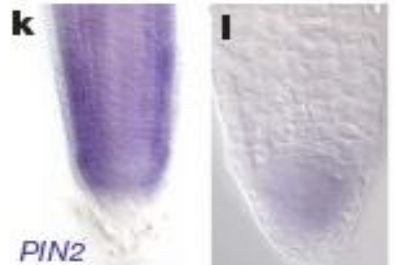
wt

plt1plt2plt3

PIN1



PIN2

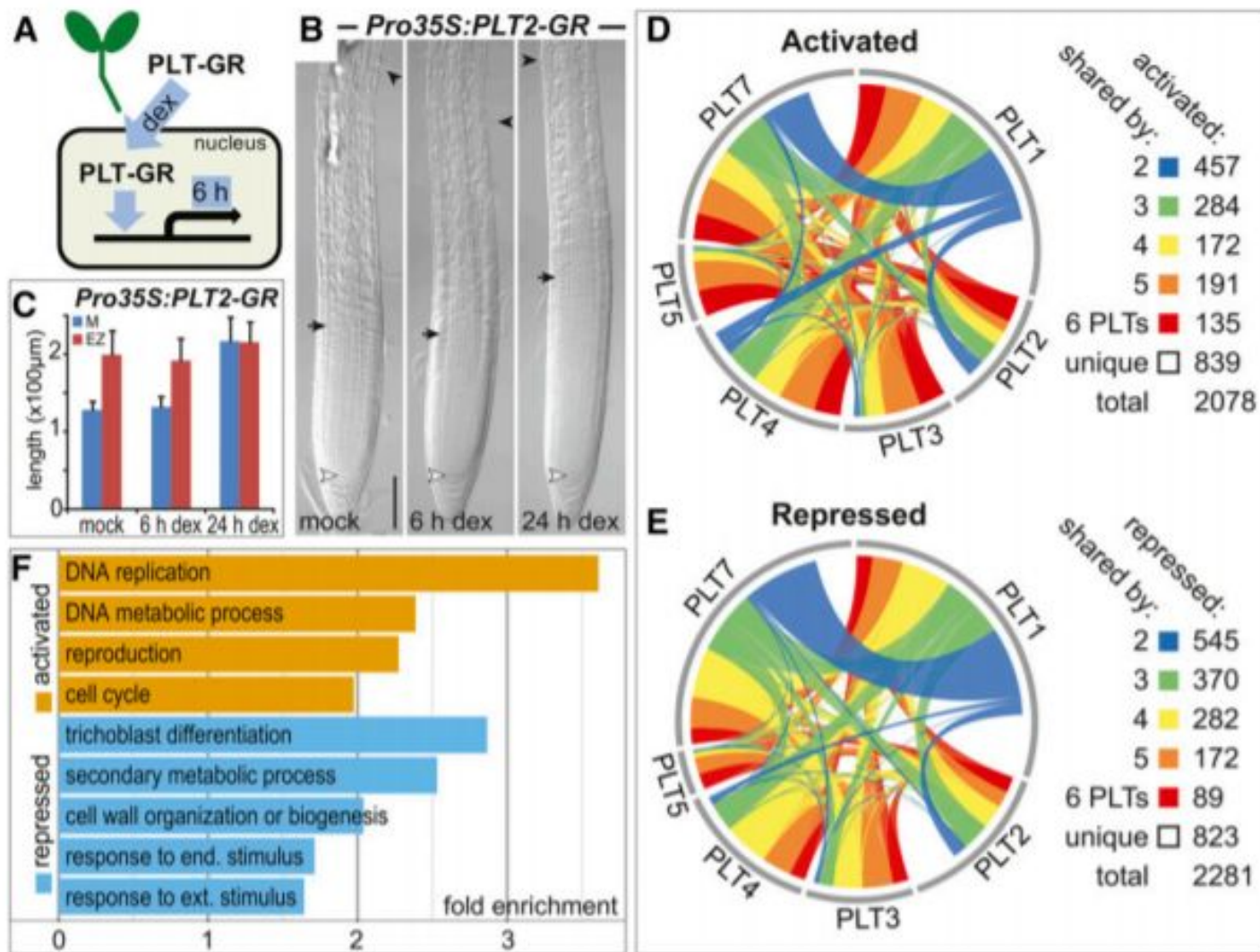


PIN3

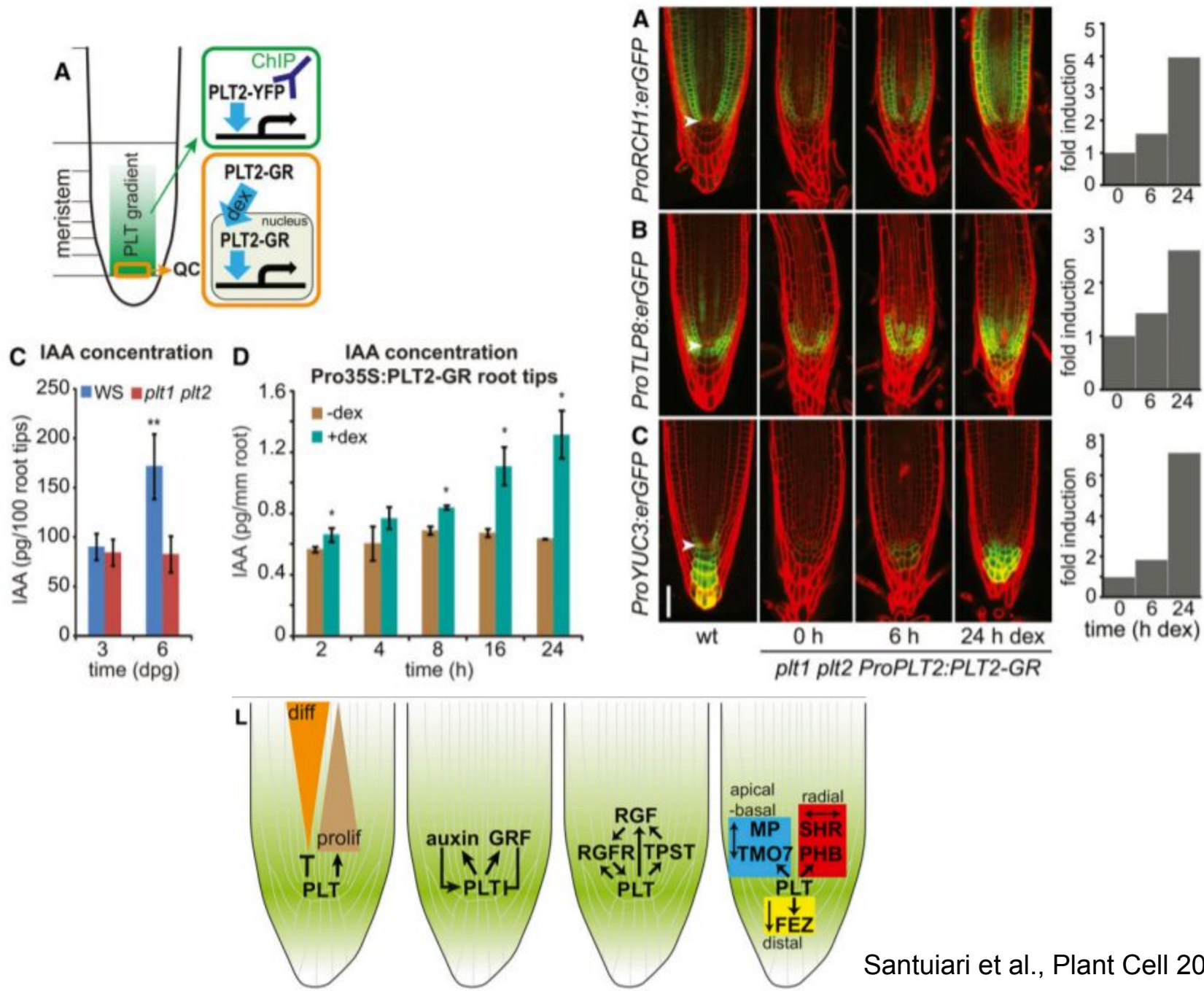


PIN – вовлечен в транспорт
ауксина

Поиск мишеней ТФ PLETHORA



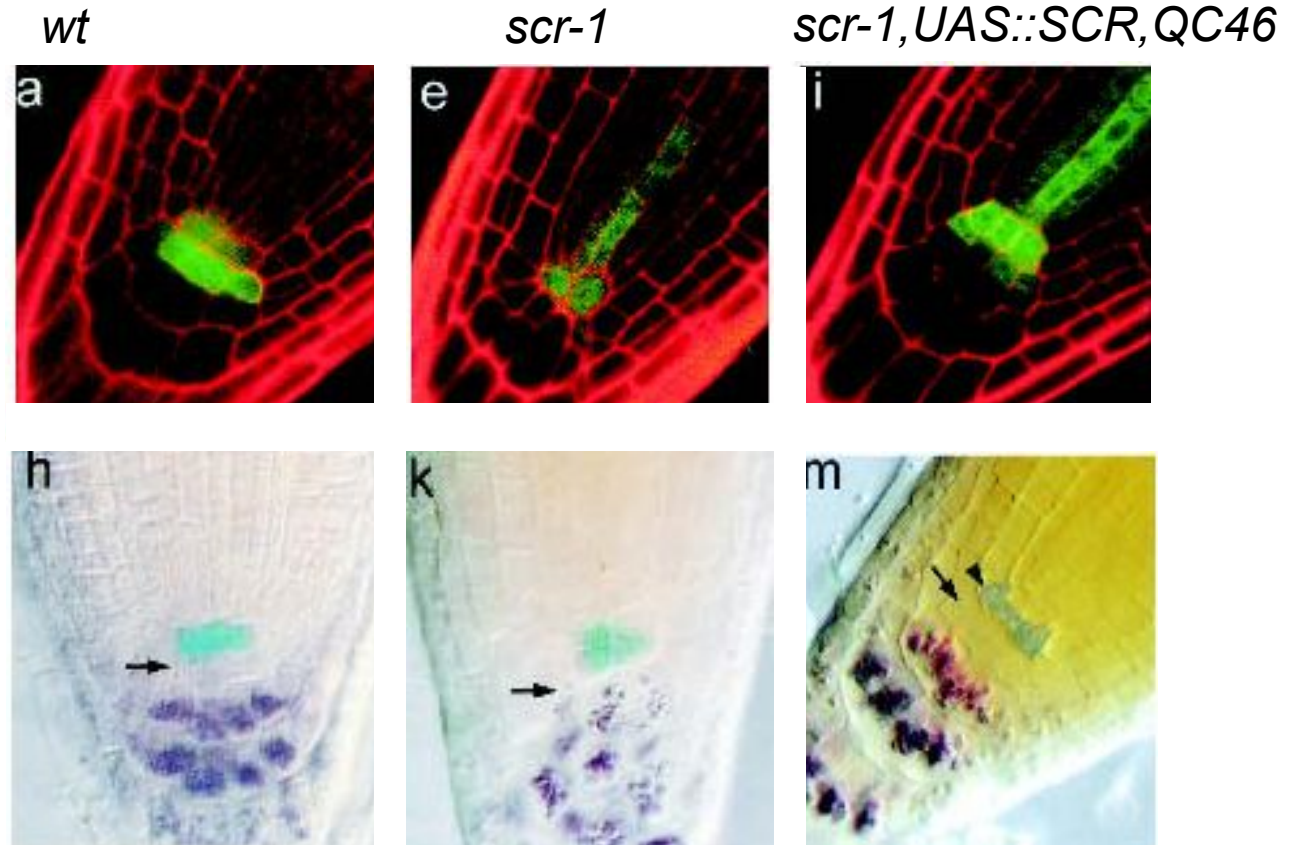
Поиск мишеней ТФ PLETHORA



Роль гена *SCARECROW* (*SCR*) в формировании ПЦ и в поддержании стволовых клеток

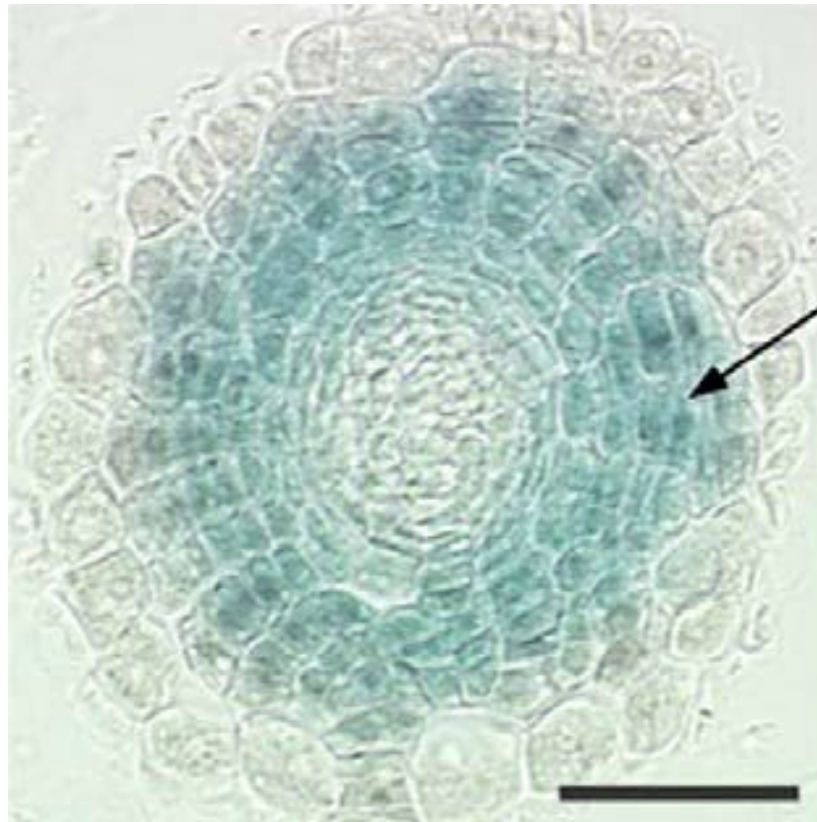


- 1. *scr-2*,
- 2. *scr-1*,
- 3. WT



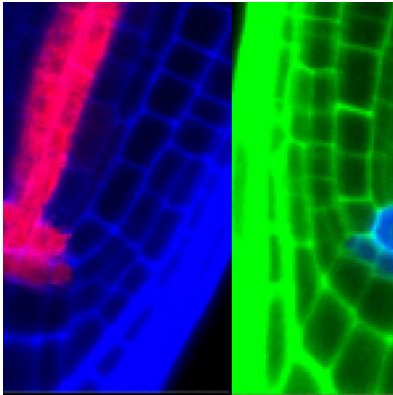
Ген *SCARECROW* – кодирует транскрипционный фактор семейства *GRAS*

Эктопическая экспрессия **SHORTROOT** (pSCR::SHR) приводит к увеличению слоев клеток эндодермы



Дополнительные
слои клеток
эндодермы
(маркированы
активностью GUS)

Экспрессия SCR в ПЦ у мутантов *scr-1*



scr-1 / J2341 / UAS::SCR



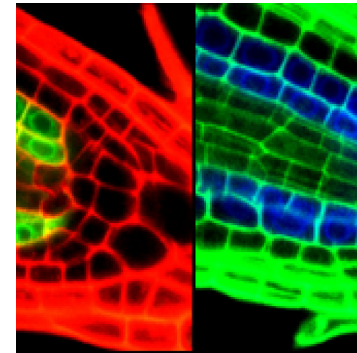
восстановление
структуры и
функции ПЦ



Экспрессия SCR в коре и эндодерме у мутантов *scr-1*

Экспрессия SCR в
коре и эндодерме у
мутантов *scr-1*

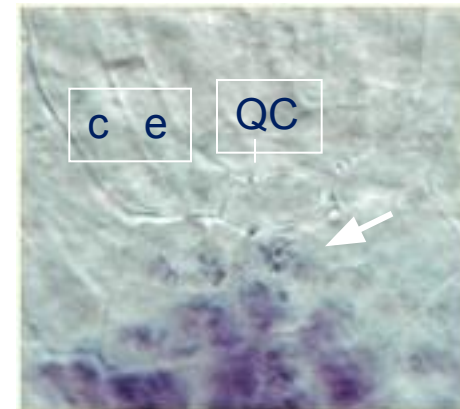
восстановление
радиальной
структуры корня



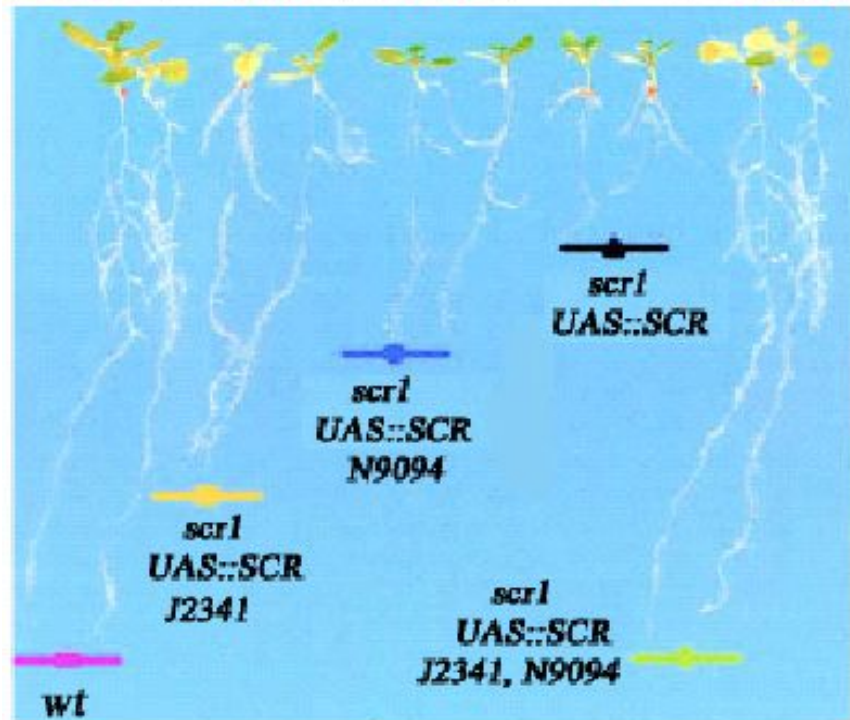
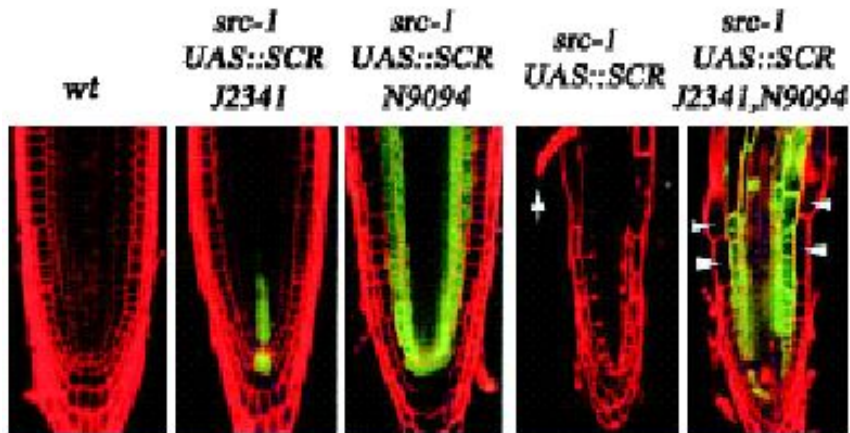
scr-1 / N9094 / UAS::SCR

scr-1 / N9094 / UAS::SCR

отсутствие
восстановления
структуры и
функции ПЦ



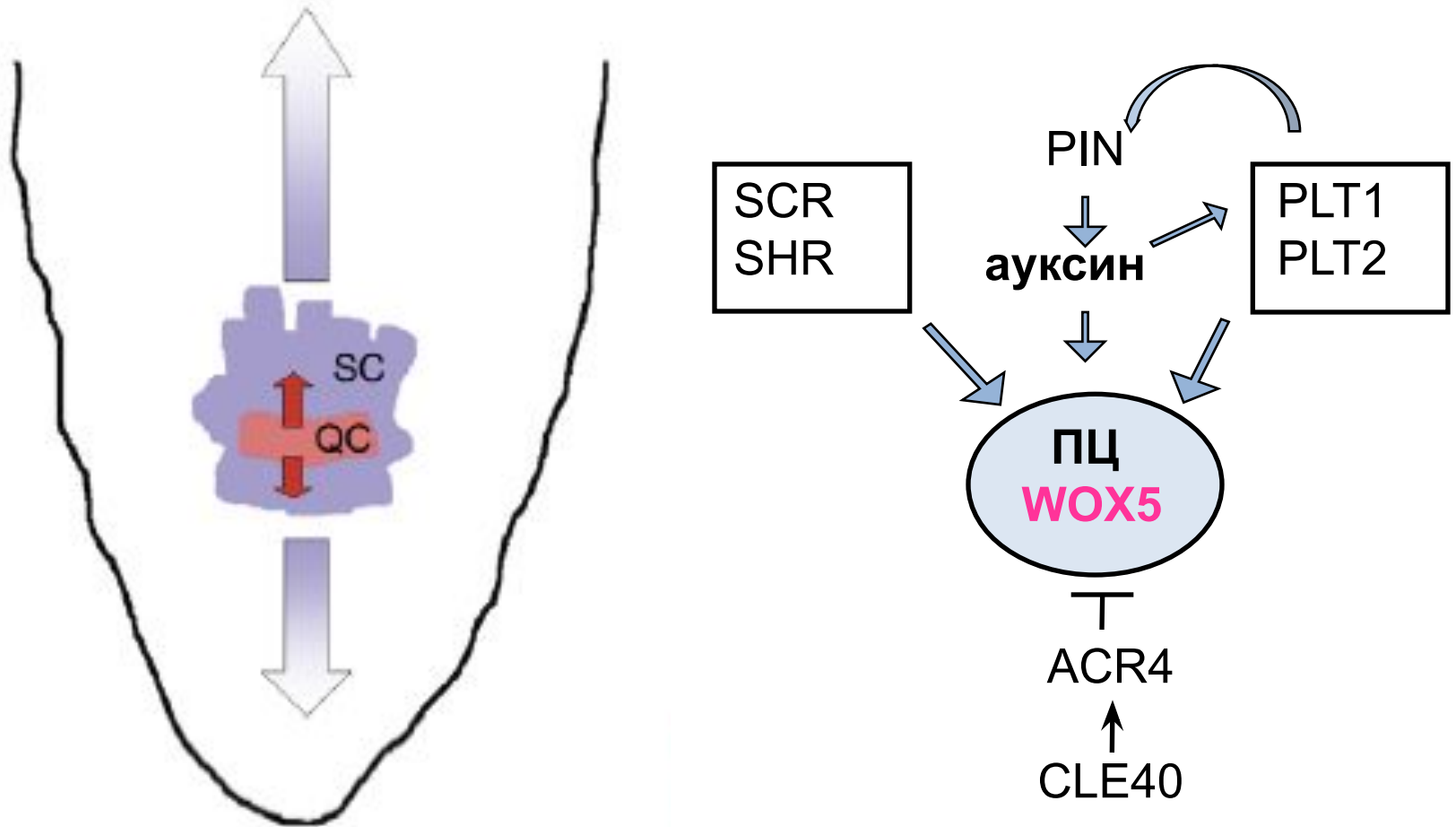
Роль SCARECROW в апикальной меристеме корня

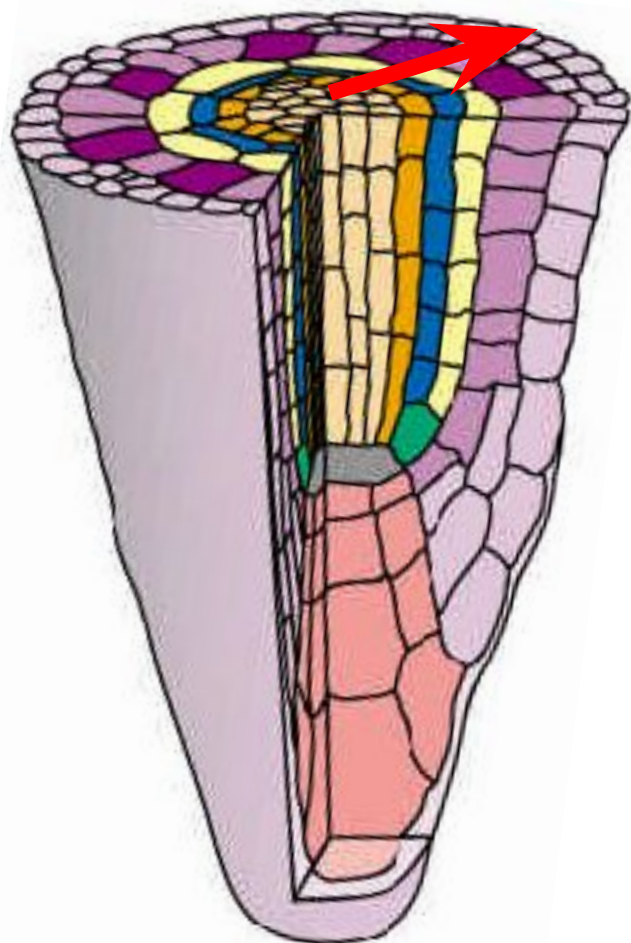


Эктопическая тканеспецифичная реэкспрессия гена *SCR* в корнях у мутантов *scr-1*

- **J2341** – *SCR* экспрессируется в области ПЦ => восстановление структуры и функции ПЦ у мутанта *scr-1*
- **N9094** – *SCR* экспрессируется в в кортексе и эндодерме => восстановление радиальной структуры корня у мутантов *scr-1*
- **J2341, N9094** – *SCR* экспрессируется в ПЦ, в кортексе и эндодерме => восстанавливается структура и функция ПЦ, радиальная структура корня

Регуляторная сеть, контролирующая функционирование меристемы корня





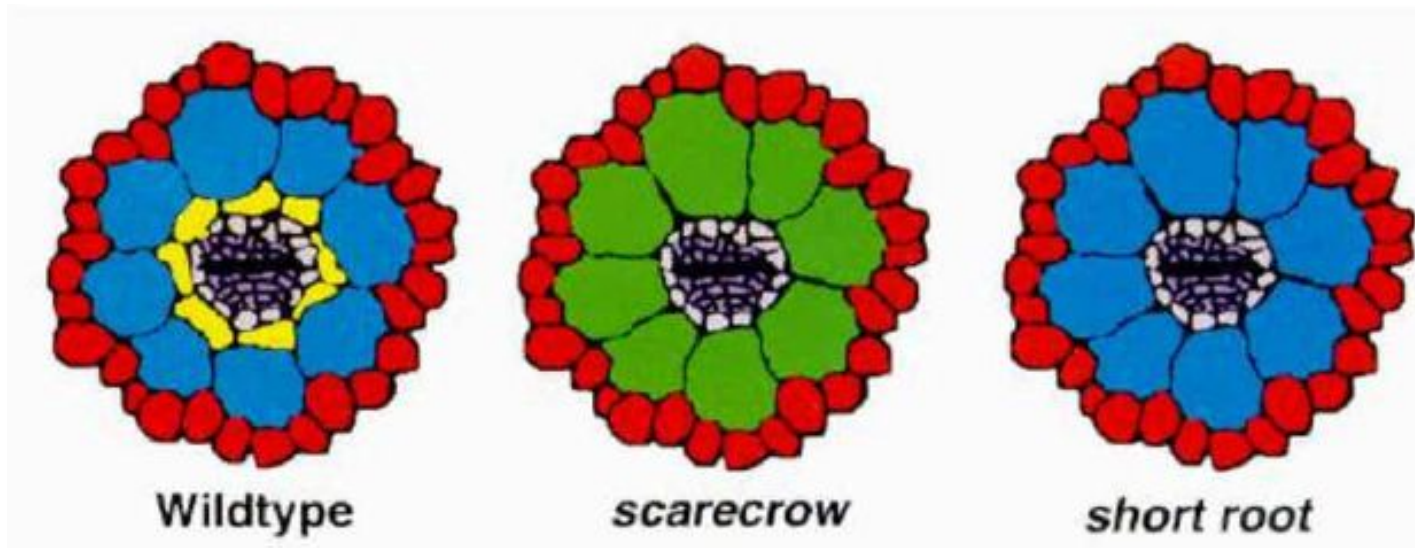
ФОРМИРОВАНИЕ РАДИАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ КОРНЯ

Основные гены, отвечающие за развитие
эндодермы и коры
(контроль делений инициалей коры/эндодермы):

SCARECROW (SCR)

SHORTROOT (SHR)

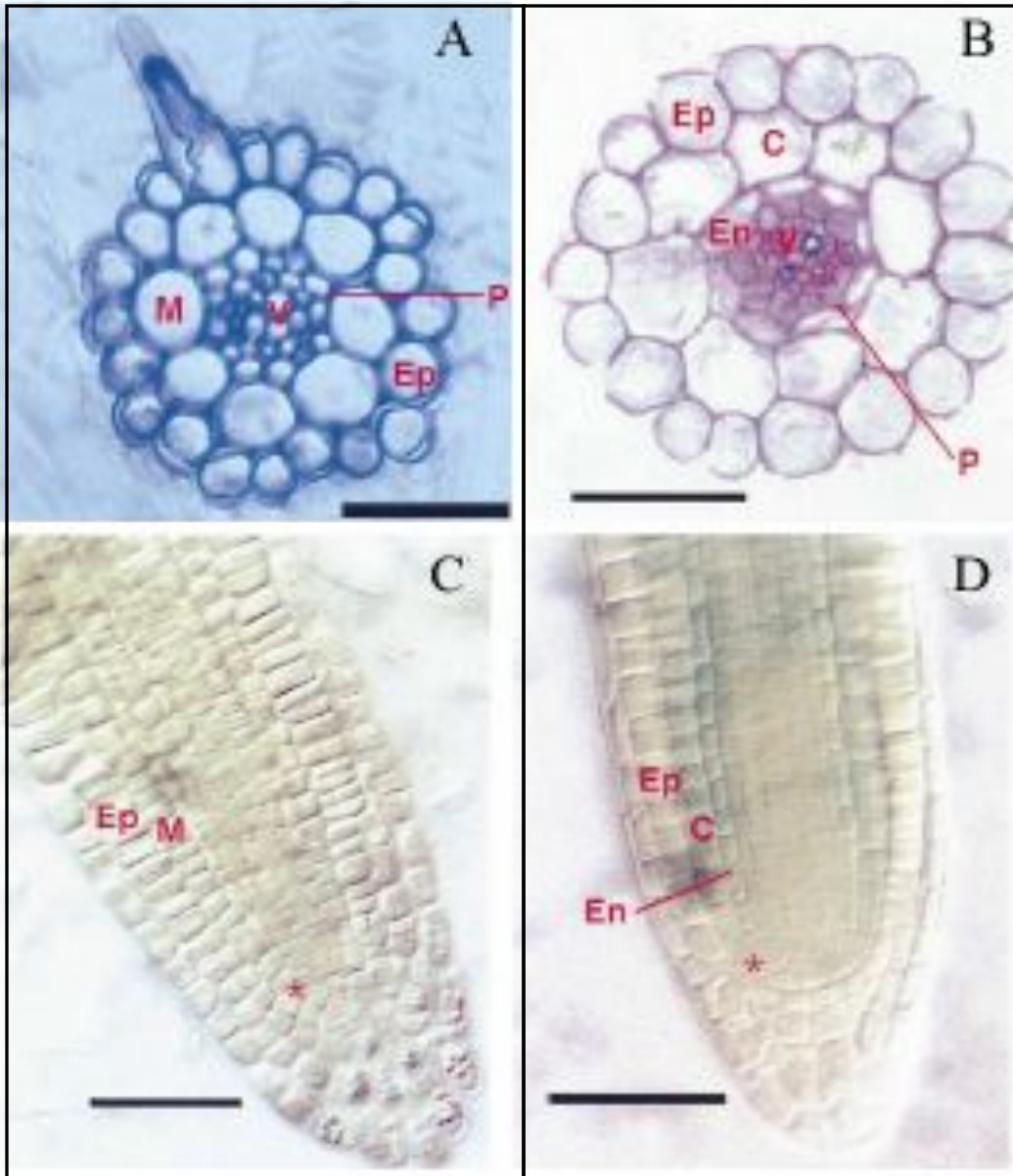
кодируют
транскрипционные факторы семейства GRAS



Фенотипы мутантов *scarecrow* и *shortroot*

scr-2

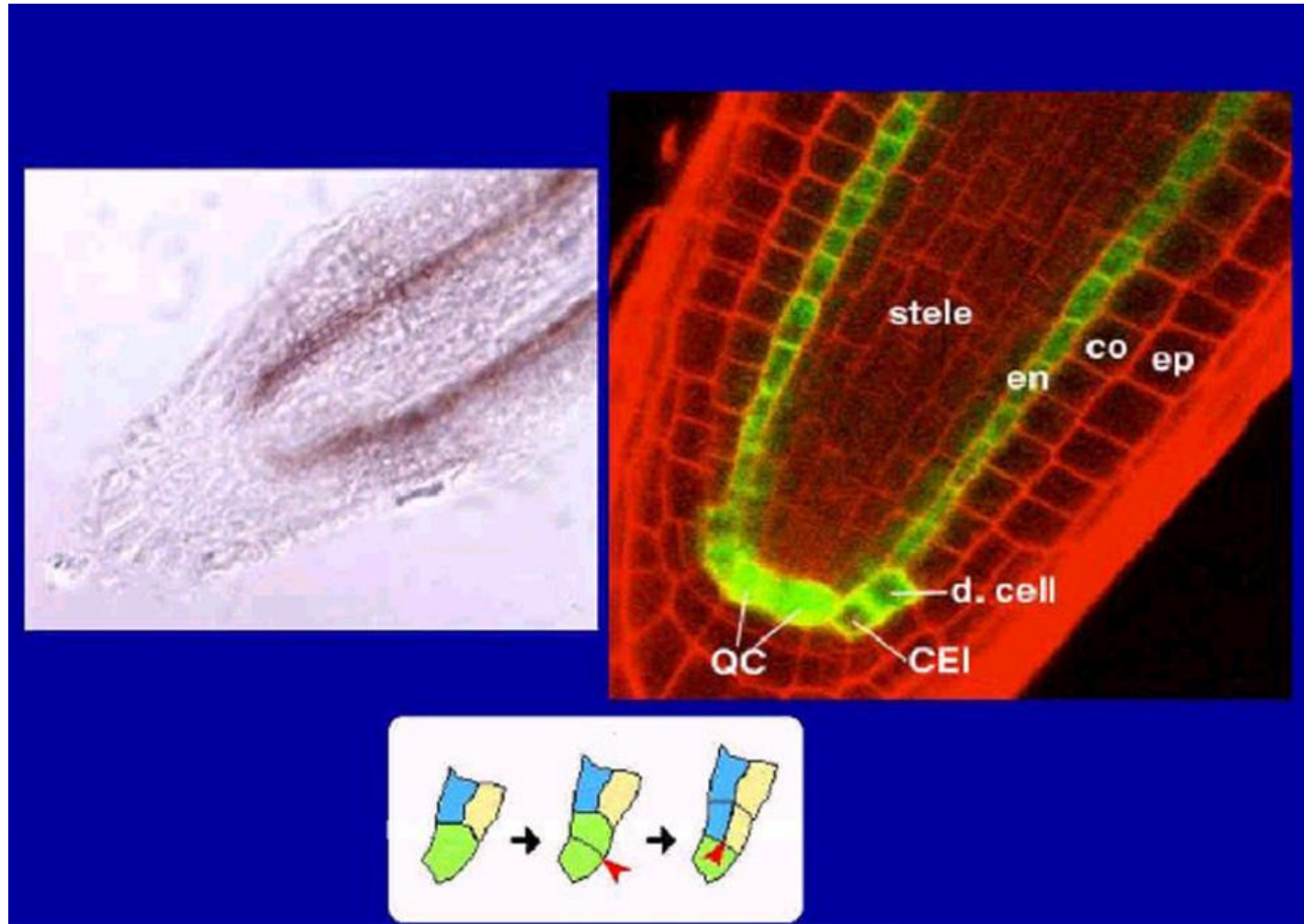
WT



Мутация *scarecrow*

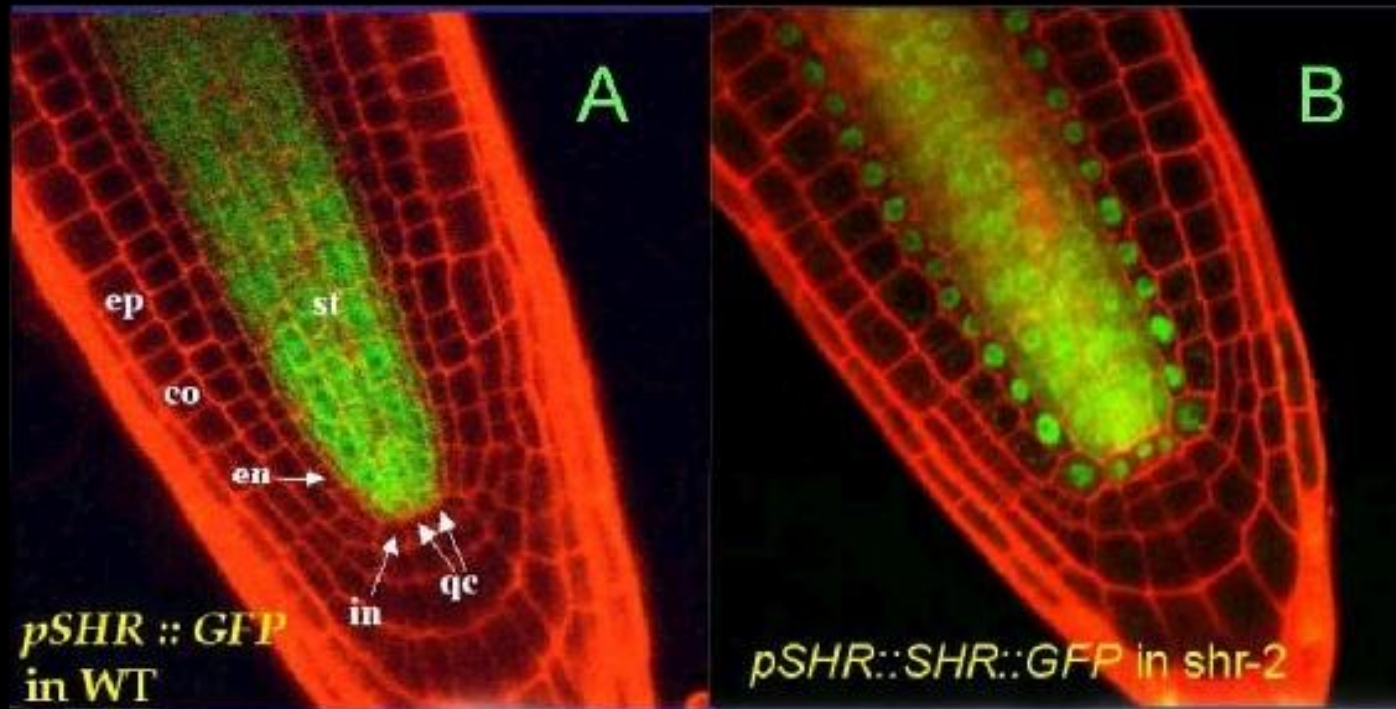
С - кортекс;
En - эндодерма;
Ep - эпидермис;
М - мутантный клеточный слой
Р - перицикл;
V - проводящие ткани.

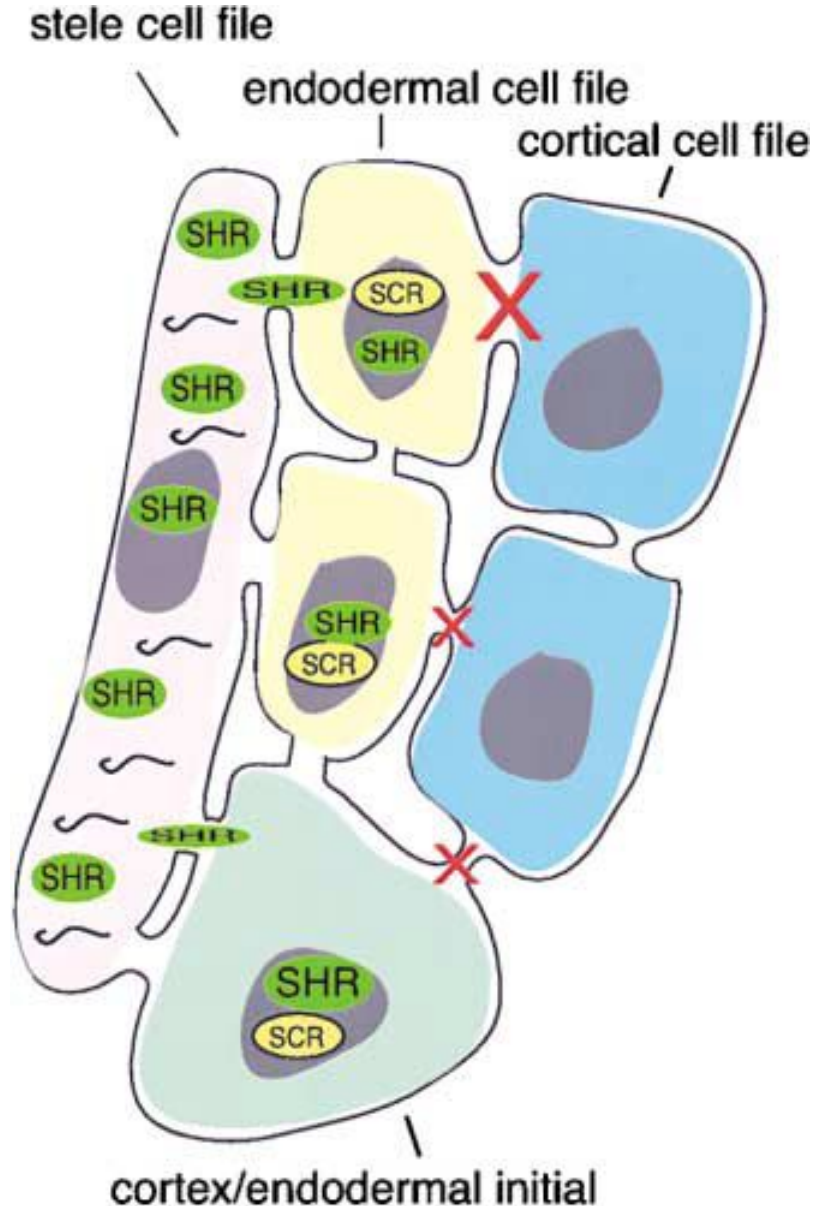
Экспрессия гена *SCR*



Экспрессия гена *SHR*

(A) pSHR::GFP, WT (B) pSHR::SHR::GFP *shr-2*

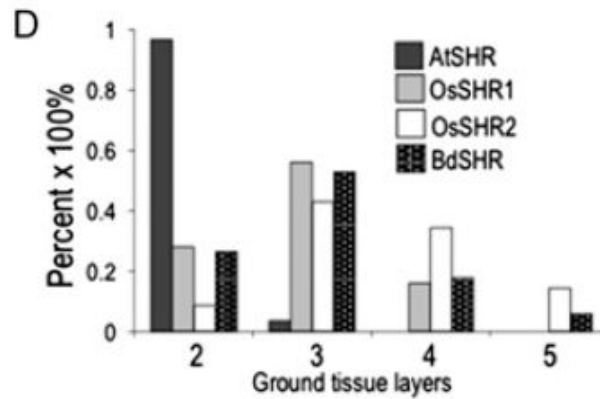
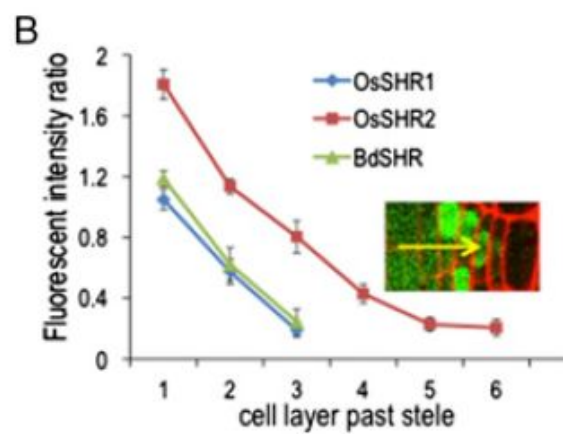
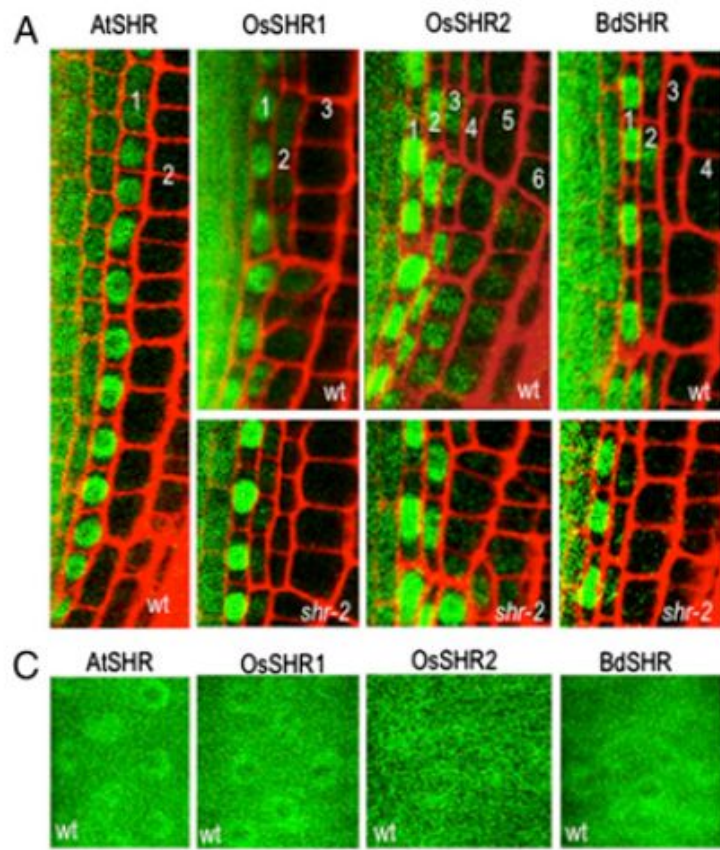




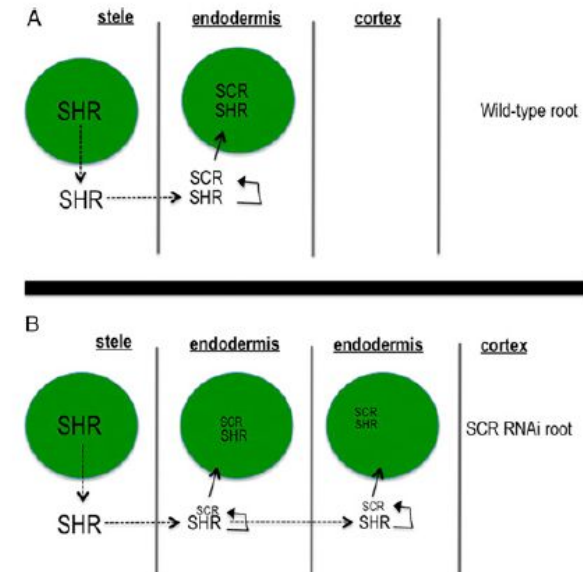
**Модель транспорта
белка SHORTROOT через
плазмодесмы и его
участия в
формировании
радиальной структуры
корня**



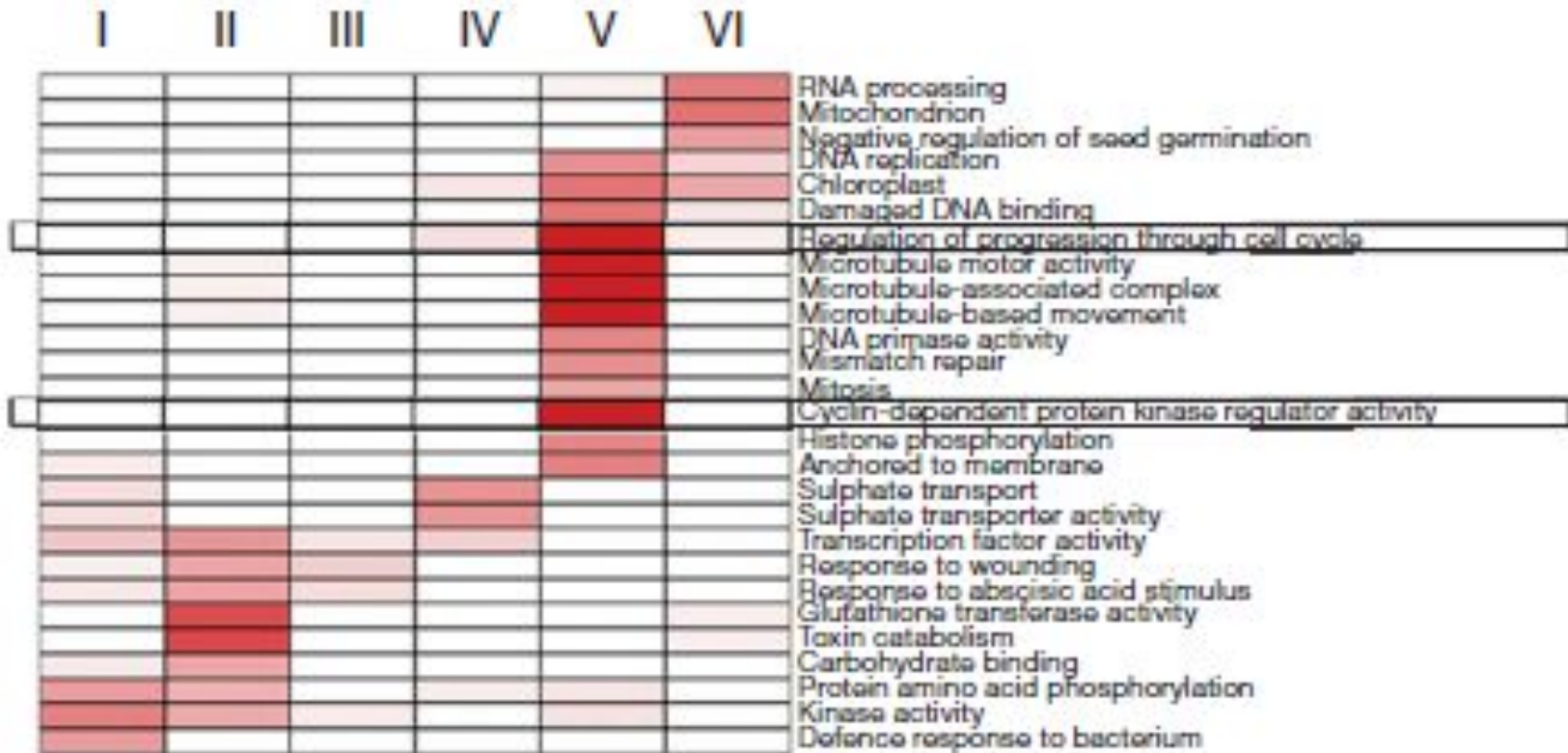
активация транскрипции



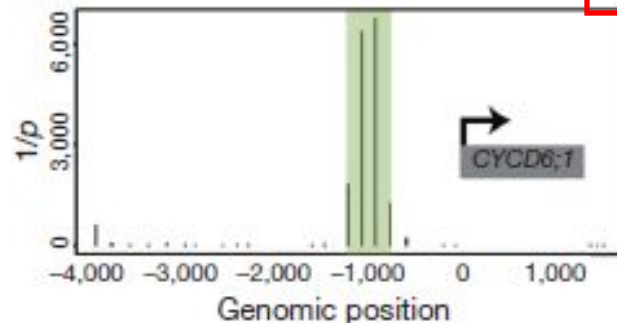
Перемещение белка SHR из
стелы во внешние слои
клеток негативно
регулируется при
взаимодействии с SCR



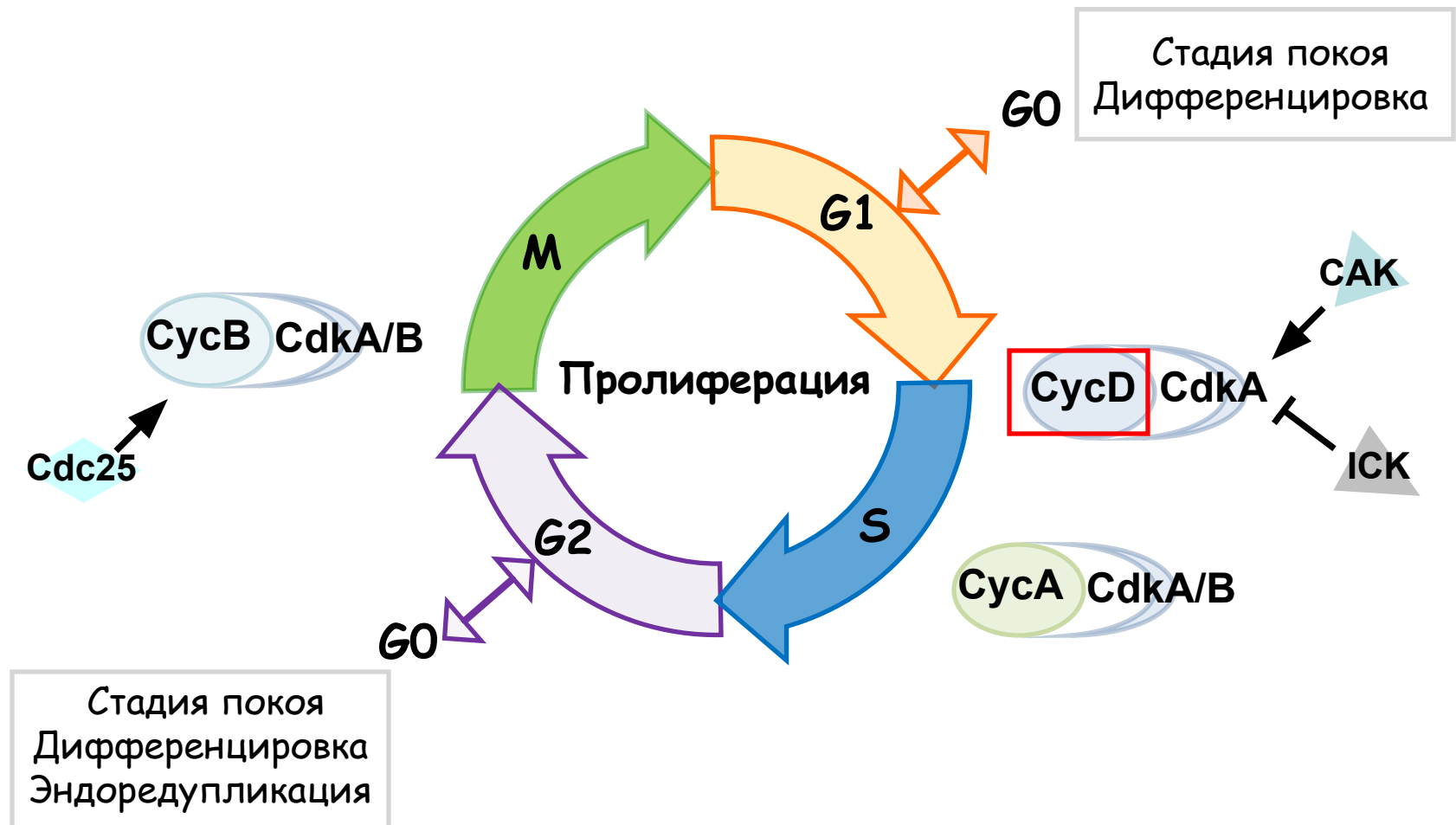
Гены-мишени SCR и SHR



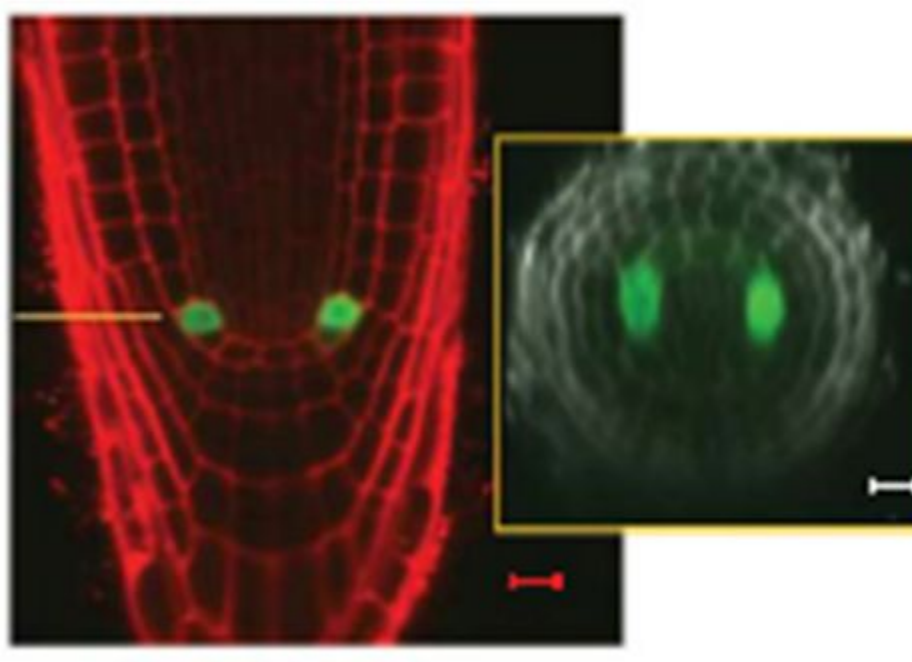
SHR → **CYCD6;1**



Регуляция клеточного цикла растений

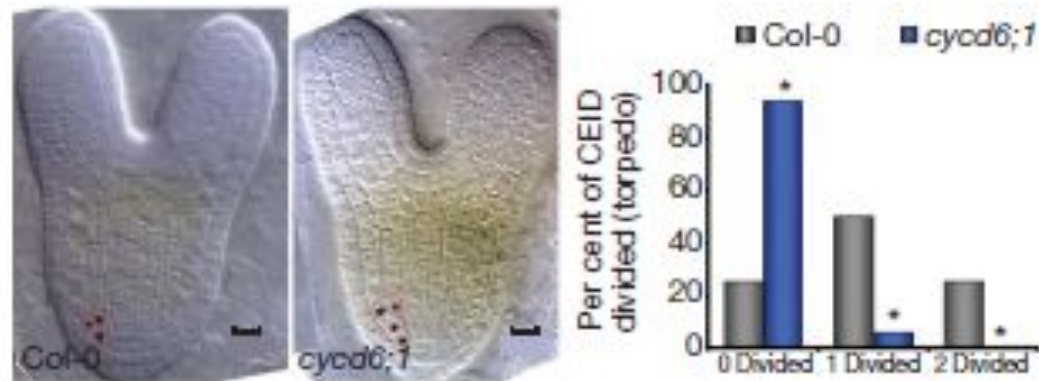


Экспрессия pCYCD6;1::GFP в клетках-инициалах коры/эндодермы



CYCD6;1 – изоформа CusD, специфичная для клеток-инициалей коры/эндодермы, регулирует асимметричное деление инициали

У мутанта *cycd6;1* – нарушено деление клеток-инициалей коры/энтодермы в эмбриогенезе



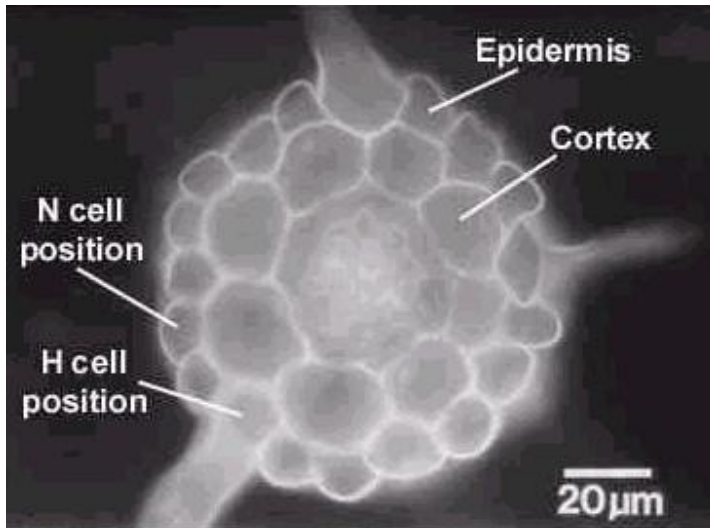
Генетический контроль дифференцировки клеток эпидермы

Генетический контроль дифференцировки клеток эпидермы

Эпидерма состоит из двух типов клеток:

- клетки, формирующие корневые волоски («волосковые»)
- клетки, не формирующие корневые волоски« (неволосковые»)

Поперечный срез корня
арабидопсиса

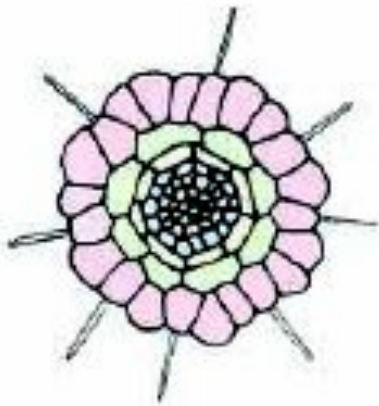


Показано расположение волосковых (H – hair) и неволосковых (N- non-hair) клеток

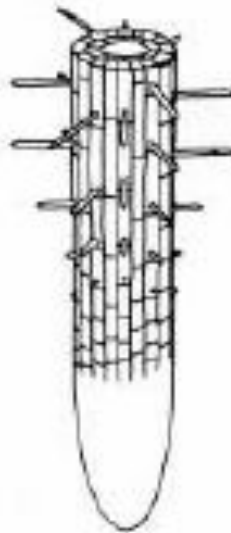
Сканирующая электронная
микрофотография корневого волоска



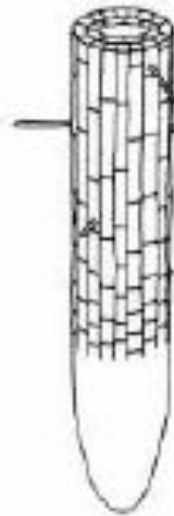
Фенотипы мутаций по генам, определяющим дифференцировку клеток эпидермы



Поперечный
срез корня



WT

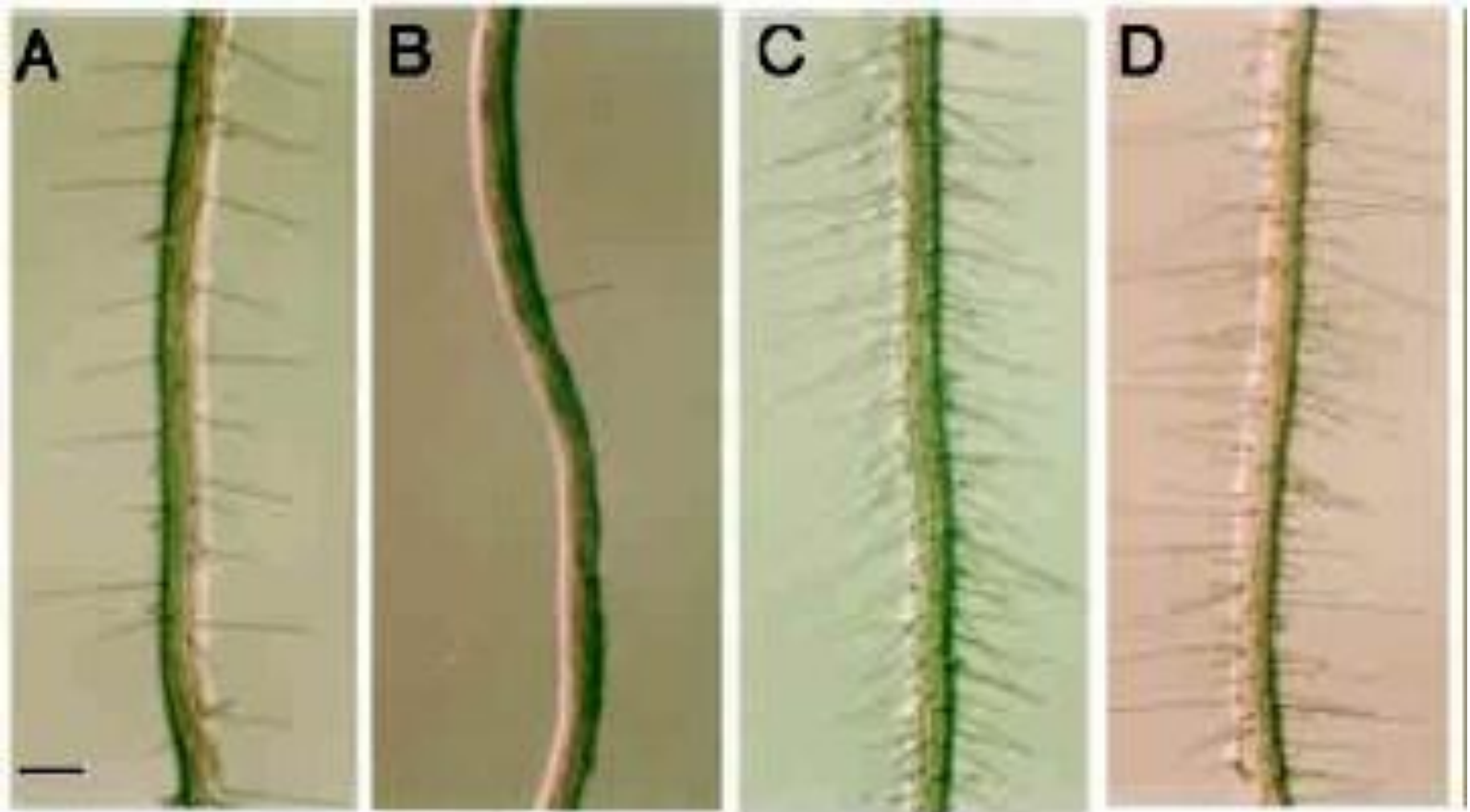


cpc



gl2
ttg
wer
35S::CPC

Фенотипы мутаций по генам, определяющим дифференцировку клеток эпидермы



A. Wild type

B. *cpc*

C. *35S::CPC*

D. *gl2-1*

Основные гены, вовлеченные в контроль дифференцировки клеток эпидермы у арабидопсиса:

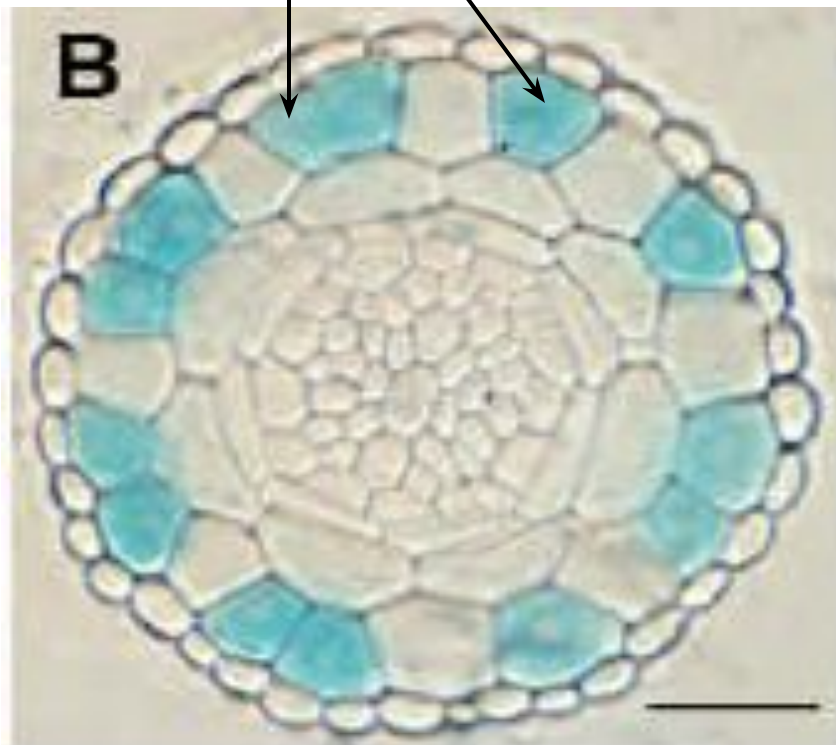
- **GLABRA2 (GL2)** – транскрипционный фактор HD-Zip II (homeodomain-leucine zipper), определяет развитие клеток эпидермы по «неволосковому» (non-hair) пути
 - **WEREWOLF (WER)** – кодирует транскрипционный фактор с ДНК-связывающим Myb –доменом
 - **GLABRA3 (GL3)** – кодирует bHLH белок (ТФ)
 - **ENHANCER OF GLABRA3 (EGL3)** – кодирует bHLH белок (ТФ)
 - **TRANSPARENT TESTA GLABRA1 (TTG)** – кодирует белок, содержащий WD40-повторы, участвующие в белок- белковых взаимодействиях
 - **CAPRICE (CPC)** – кодирует транскрипционный фактор с ДНК-связывающим Myb –доменом, определяет развитие клеток эпидермиса по «волосковому» пути . Негативный регулятор GL2
- + WER □ неволосковая**
- Образуют гетеродимер, сажащийся на *PrGL2***
- + CPC □ волосковая**
-

A

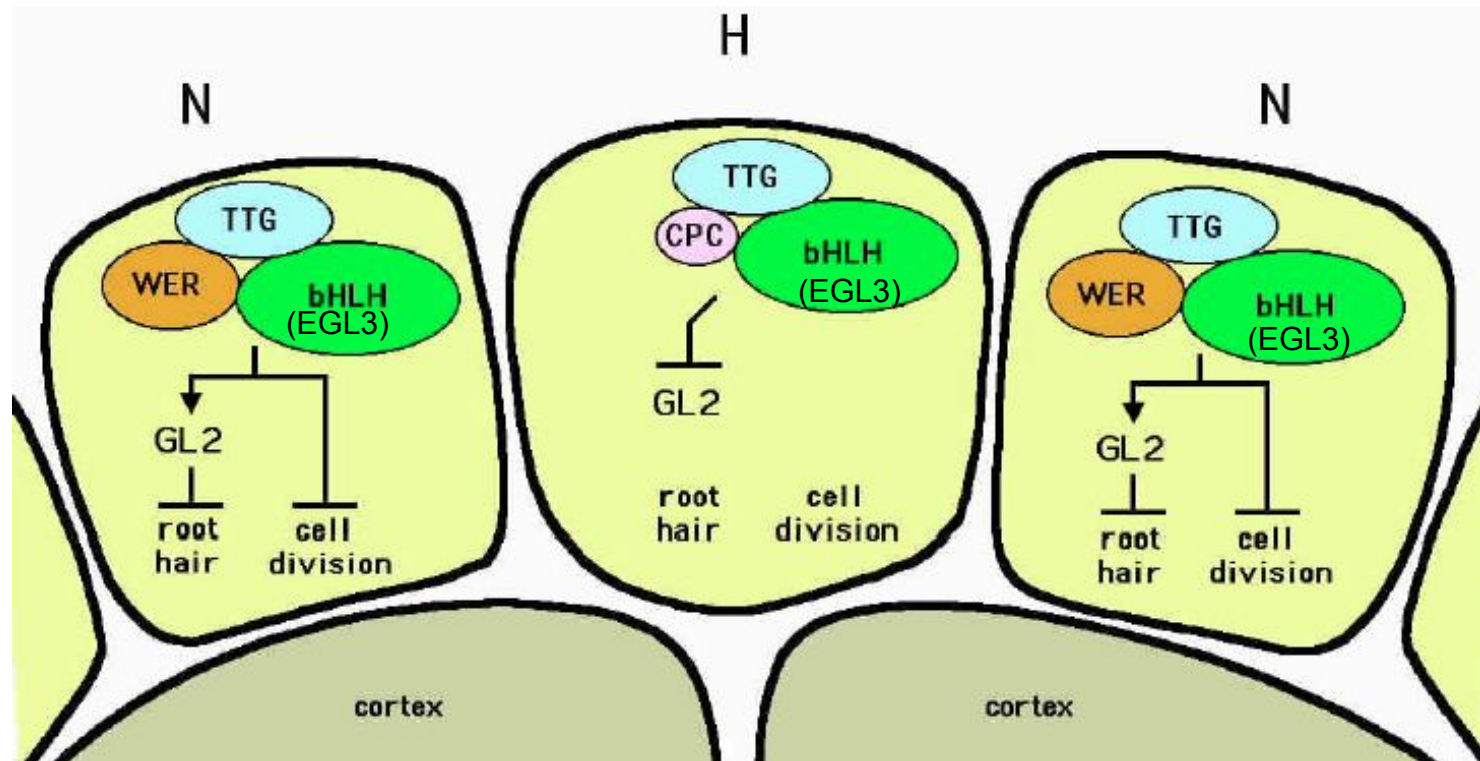


Экспрессия GL2::GUS

«Неволосковые» клетки



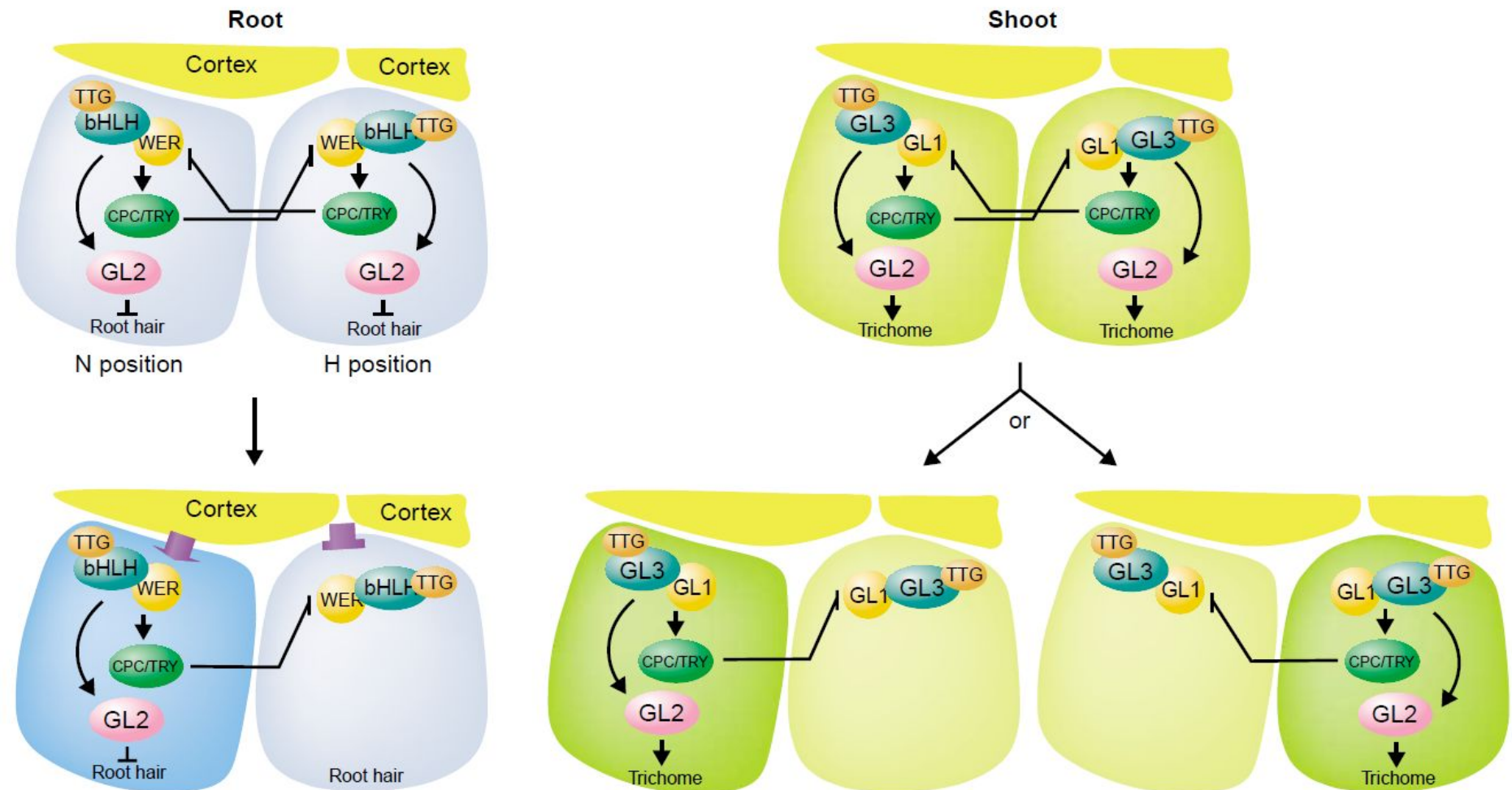
Модель действия транскрипционных факторов при определении судьбы клеток эпидермы



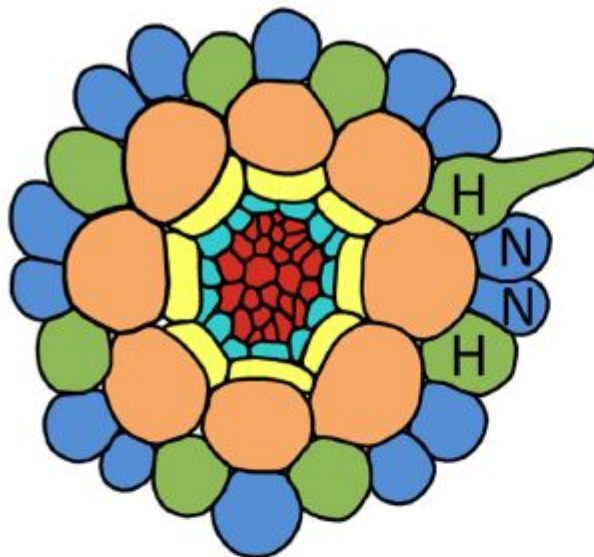
Позиционный сигнал, поступающий из клеток кортекса, определяет судьбу клеток эпидермиса: эпидермальные клетки в "Н"-положении располагаются между двумя клетками коры, развиваются по «волосковому» пути, а клетка эпидермы, находящаяся в "N"-положении контактирует с одной клеткой кортекса, развивается как «неволосковая».

В данной модели предполагается, что оба ТФ *CPC* и *WER* способны образовывать комплекс с *TTG* и *bHLH*.

По тому же принципу регулируется формирование трихомов на стебле (но там GL2 является ПОЗИТИВНЫМ регулятором)



A

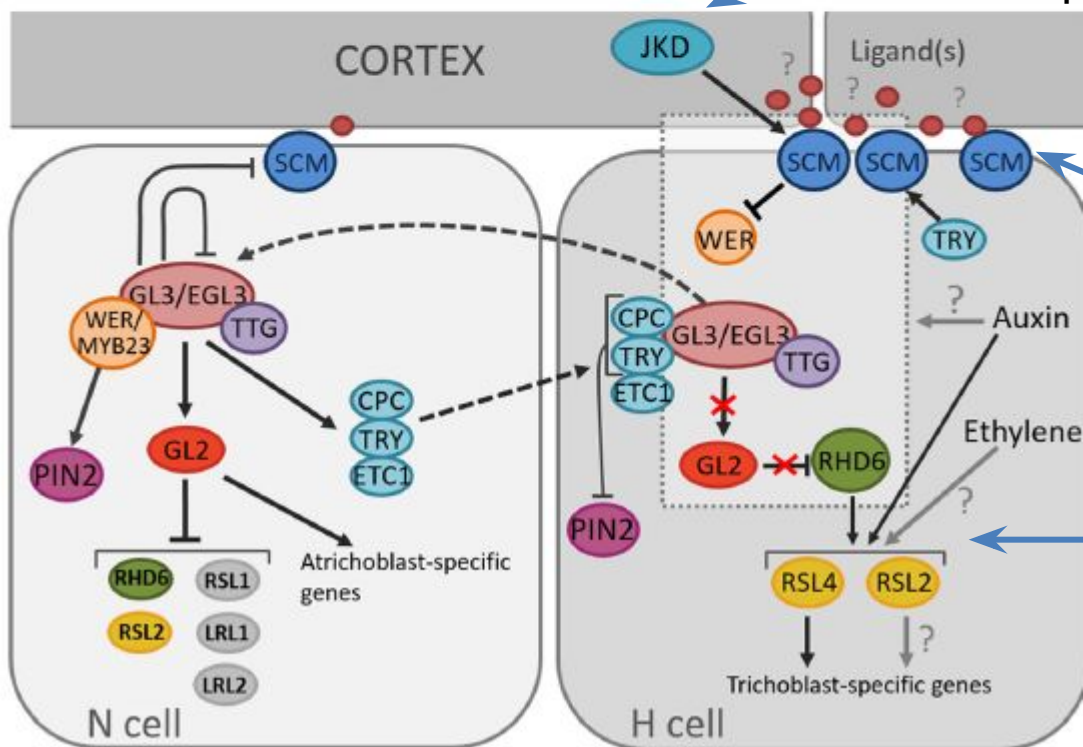


Модель дифференцировки клеток эпидермиса

в корне
арабидопсиса

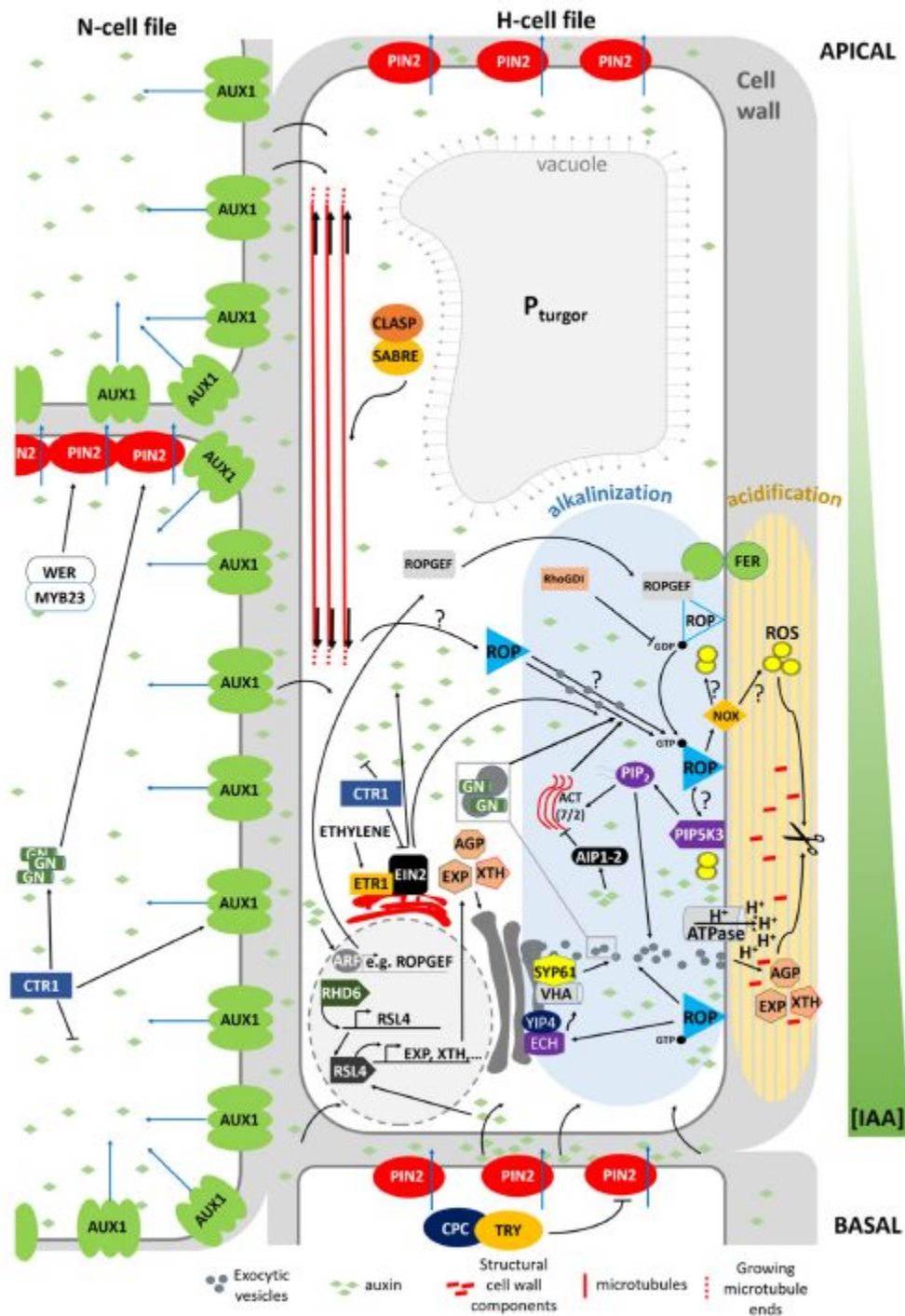
JACKDAW – белок с Zn-fingers, регулирует
синтез гипотетического сигнала-
регулятора «волосковости»

B



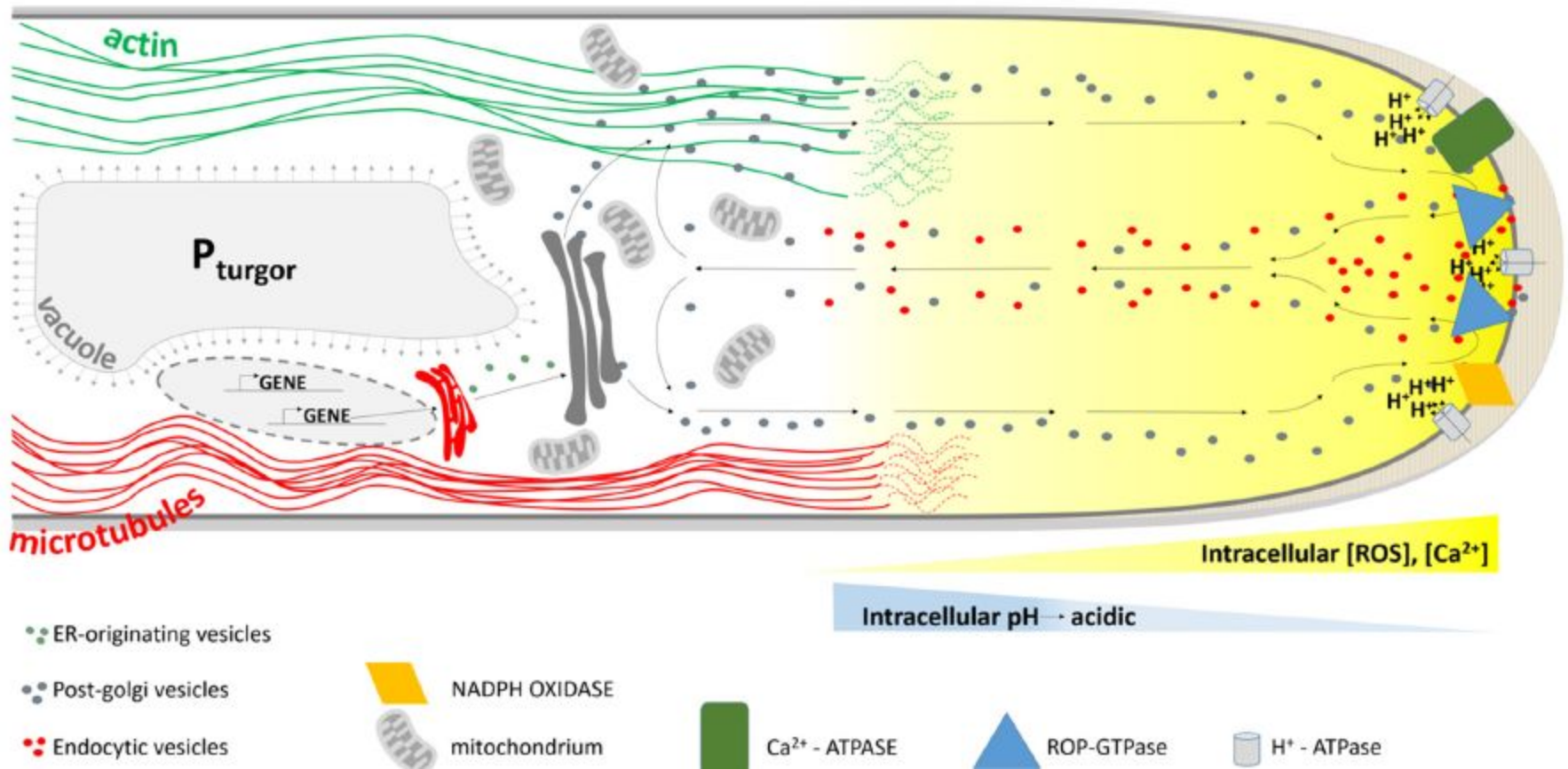
SCRAMBLED - Ser/Thr
рецепторная киназа с
«нерабочим»
киназным доменом

ROOT HAIR DEFECTIVE 6 и
RHD6-LIKE 2, 4 – ТФ,
регулирующие
«ВОЛОСКОВЫЕ» гены

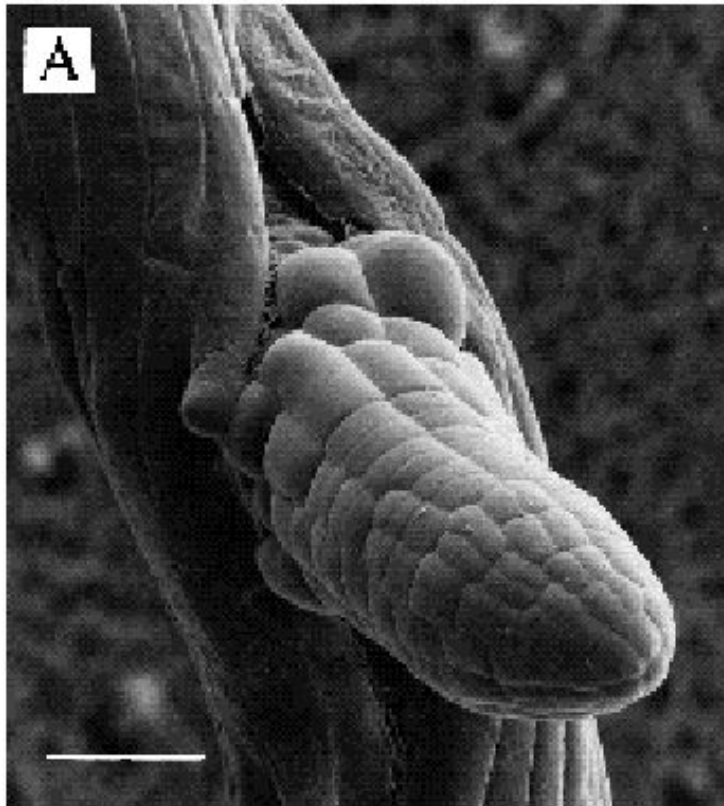


Механизмы роста волосковой клетки

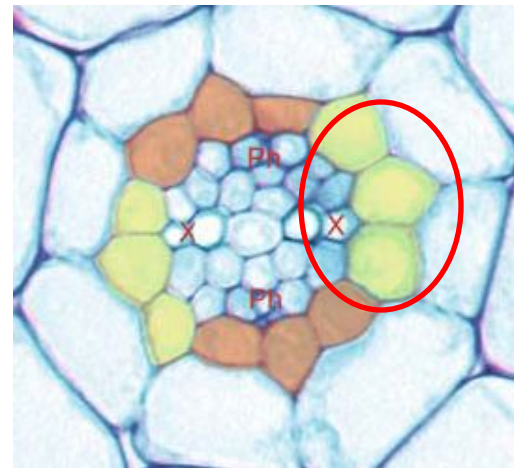
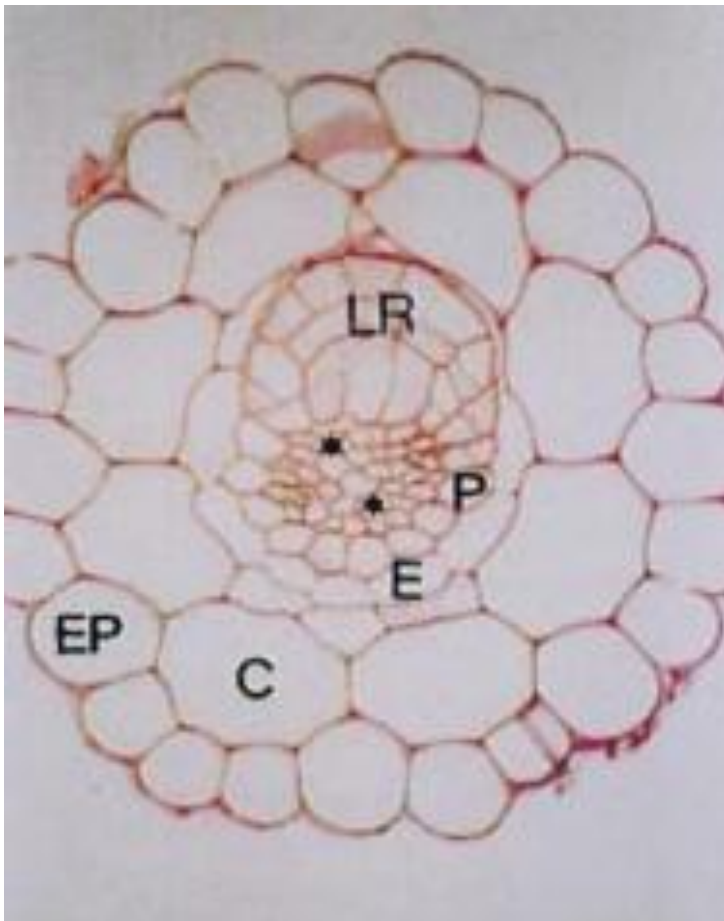
Механизмы роста волосковой клетки



Развитие бокового корня



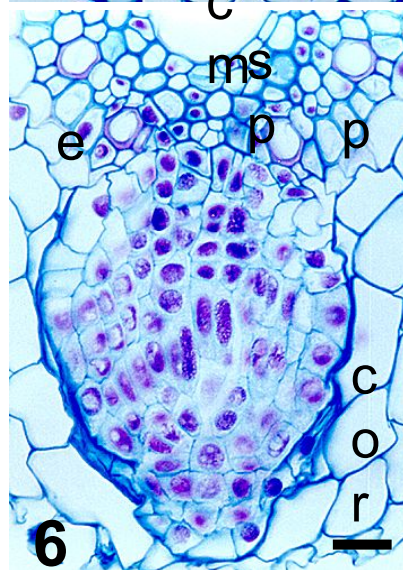
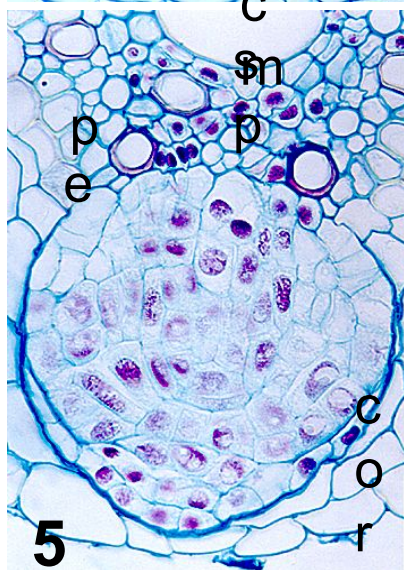
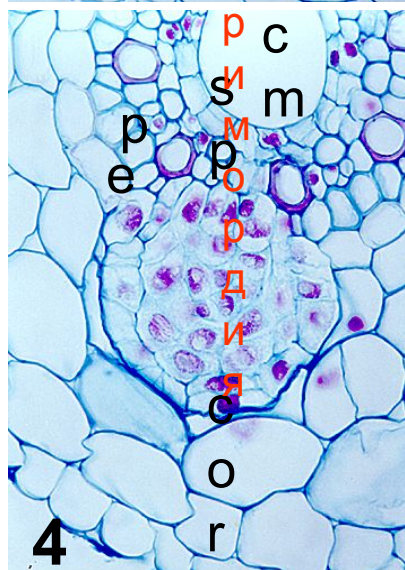
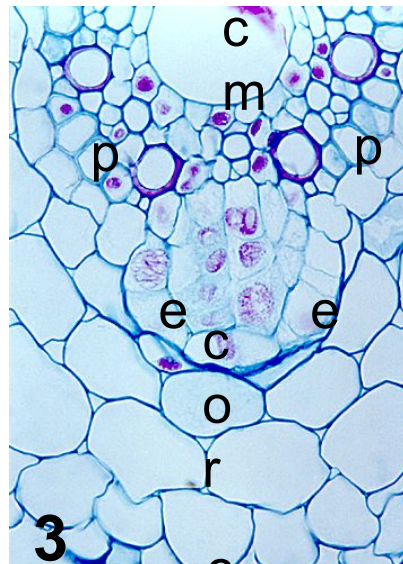
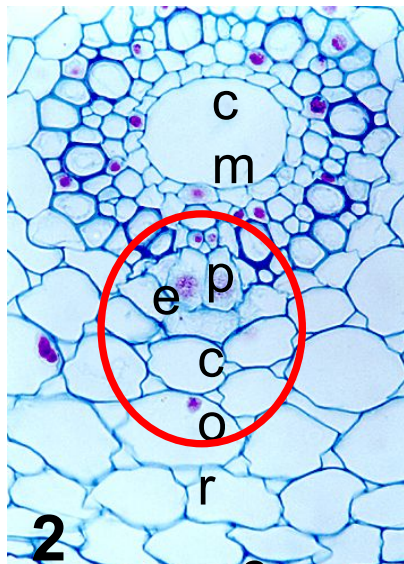
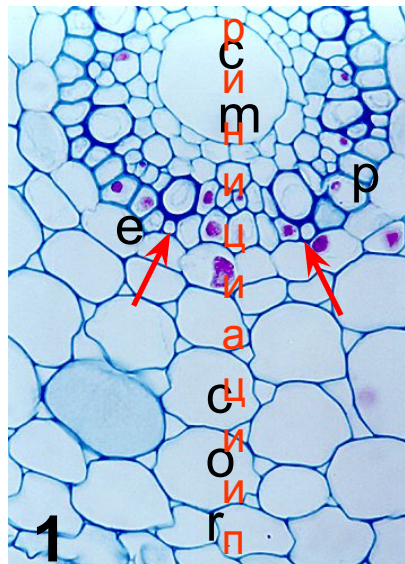
Формирование бокового корня из клеток перикамбы у арабидопсиса



У арабидопсиса боковой корень образуется из клеток перикамбы, расположенных напротив ксилемы

Развитие бокового корня у пшеницы

с
е
к
т
о
р
и
и
а
с
и
о
и
п



У пшеницы боковой корень образуется из клеток перицикла, расположенных напротив флоэмы



Model for the cell cycle regulation in the pericycle before the initiation of the first lateral root primordium in *Arabidopsis*

(Beeckman et al., 2001)

zone **A** – the root apical meristem where active cell divisions take place.

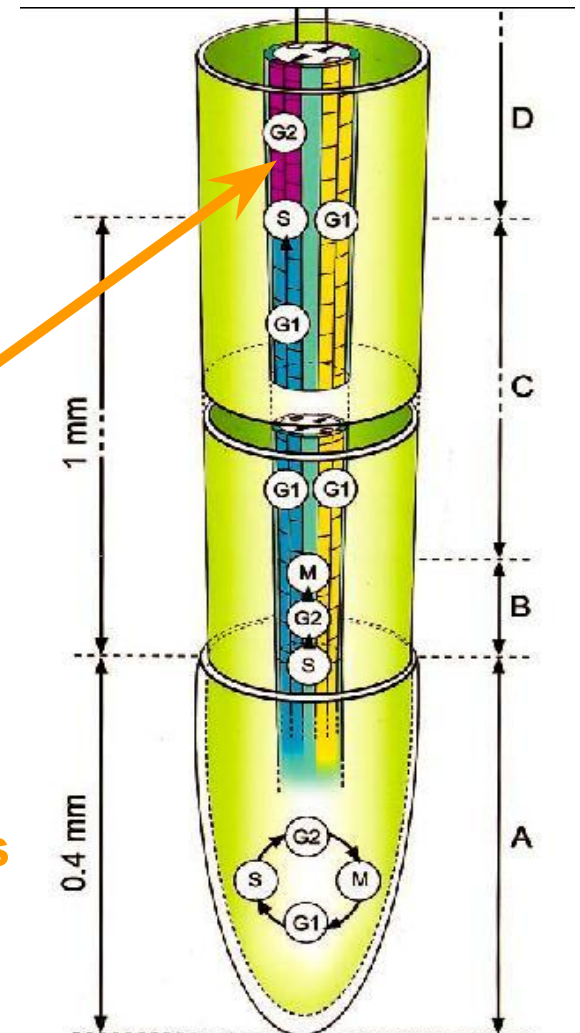
zone **B** – in the outer tissue layers, the cells have left the cell cycle, whereas the cells in the central cylinder continue to divide.

zone **C** – all cells stop dividing in the G1 phase.

zone **D** – **only the cells at xylem poles** progress via the S phase to G2 to become **competent to lateral root initiation**.

However, in this work, cell proliferation in and above the elongation zone was not investigated.

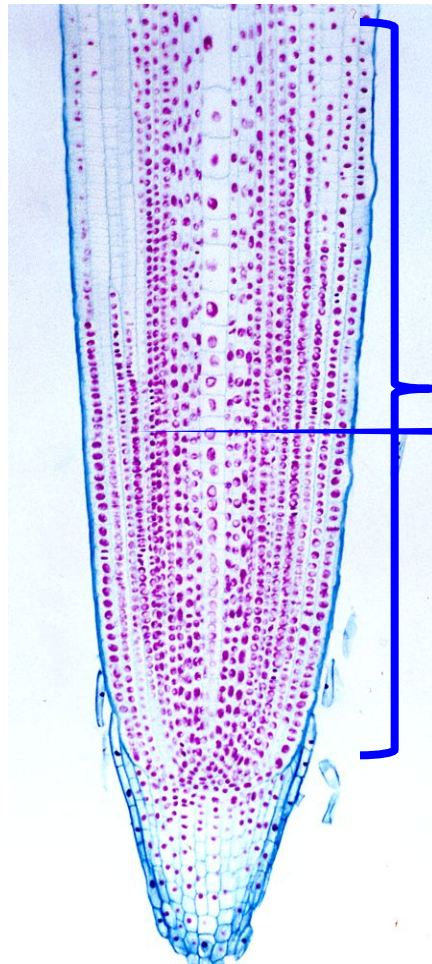
But why do only some of cells at xylem poles start the progression to G2 and mitosis?



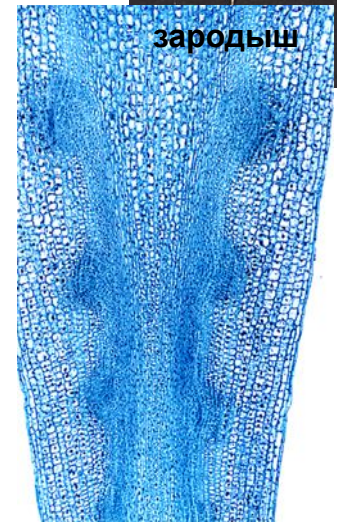
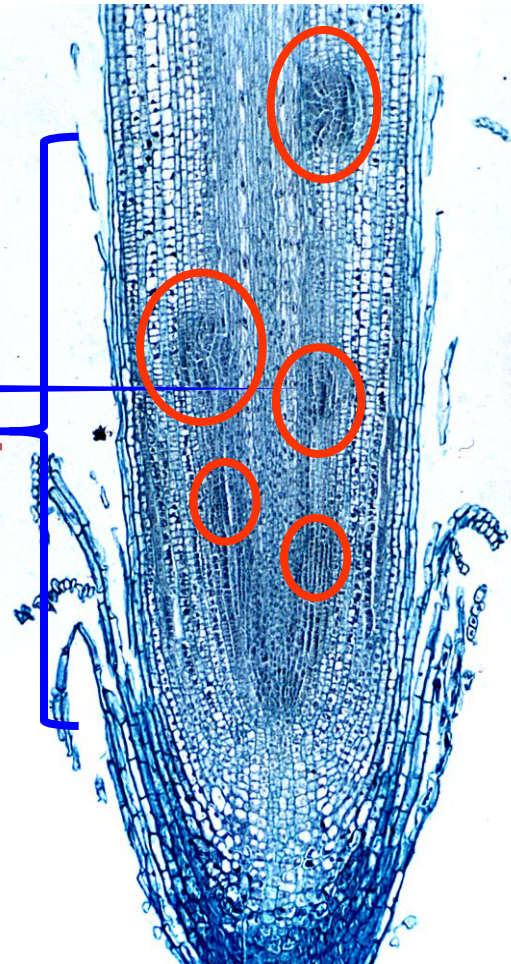
Различные стратегии инициации бокового корня

Triticum aestivum L.
(мягкая пшеница)

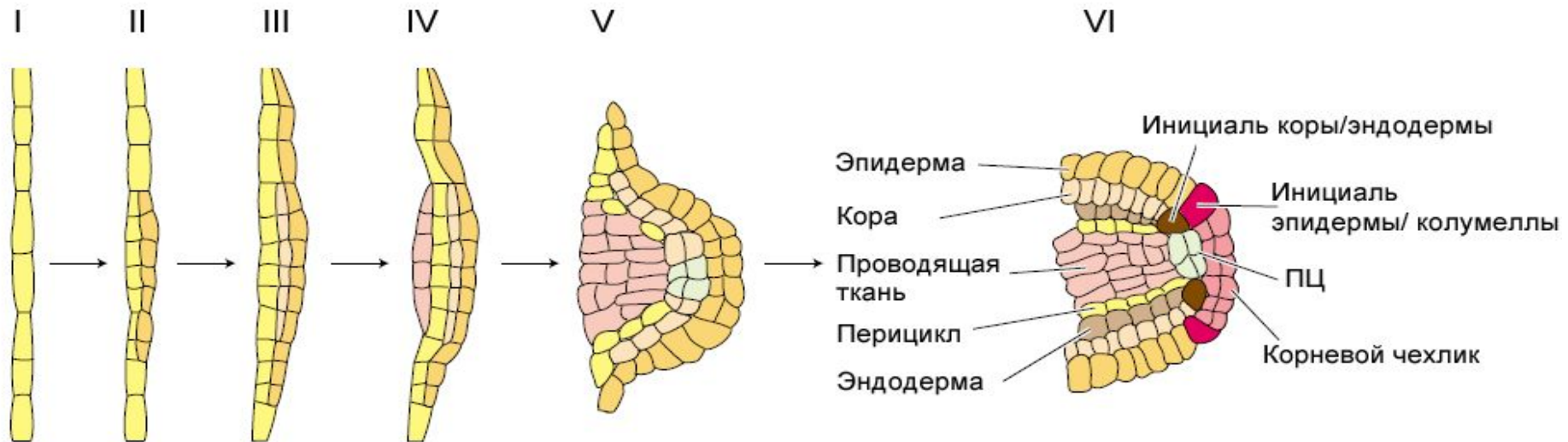
Cucurbita pepo L.
(тыква)



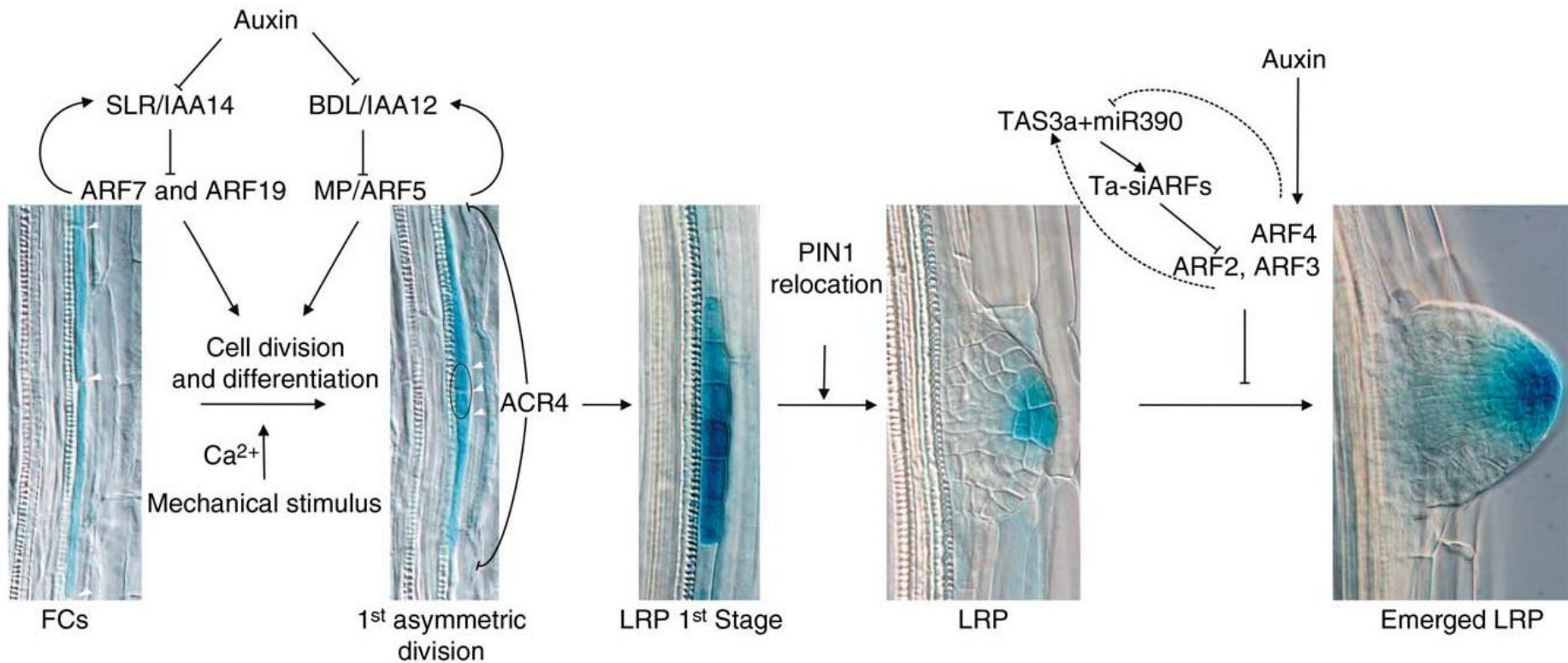
меристема



Стадии развития бокового корня



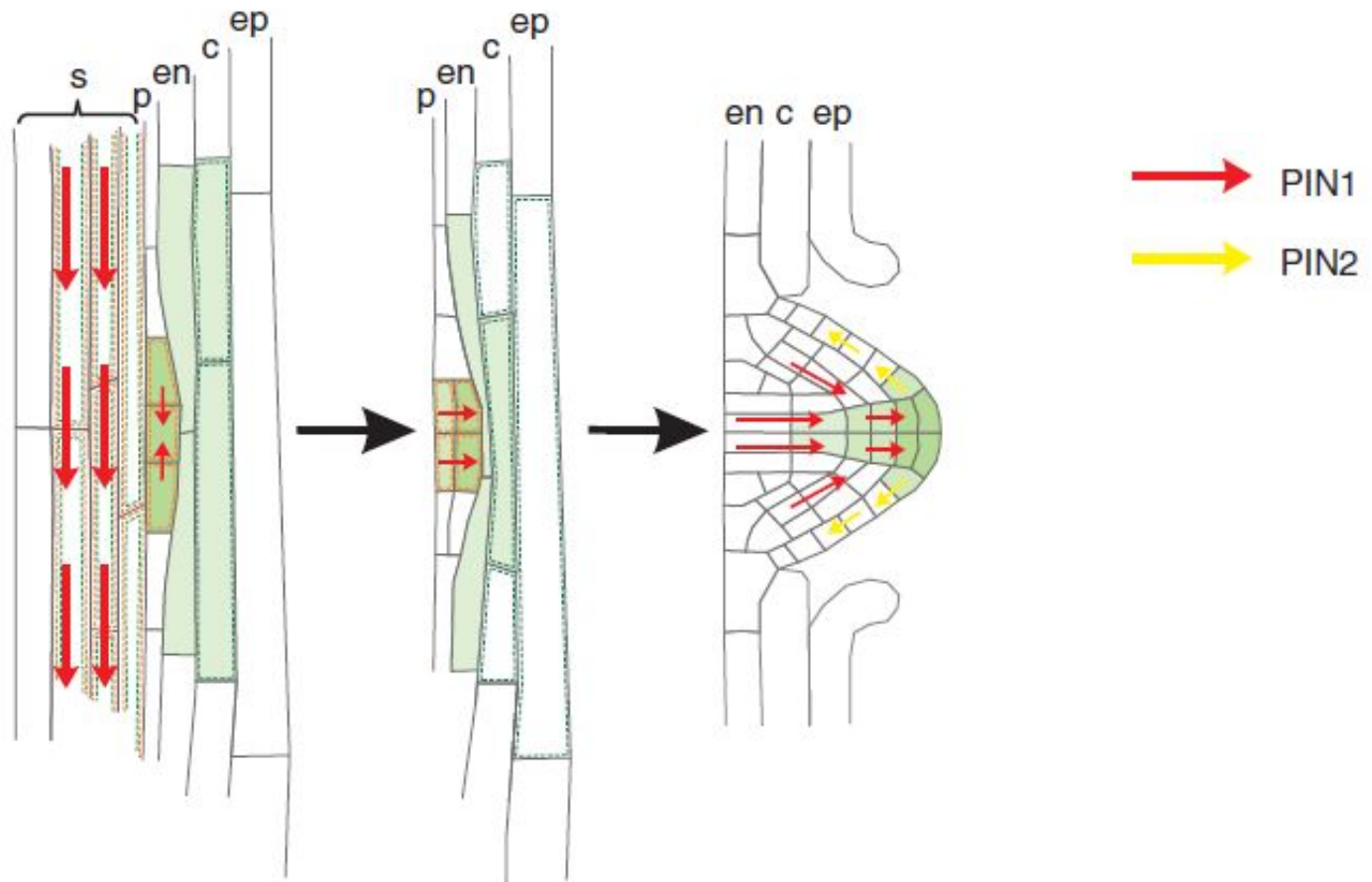
Роль ауксина в развитии бокового корня



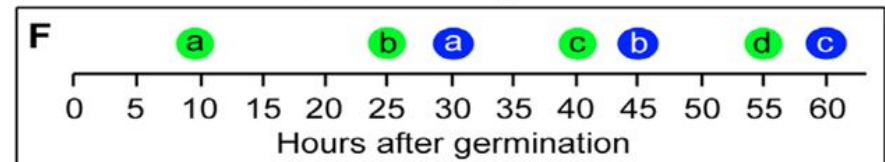
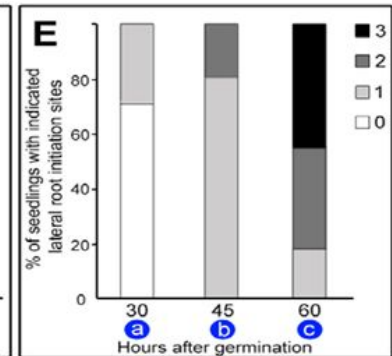
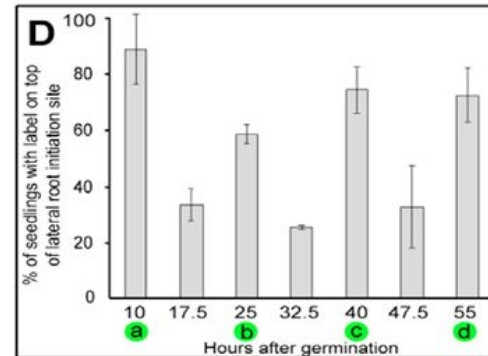
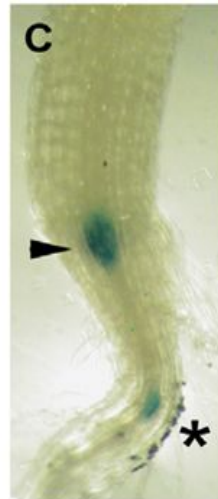
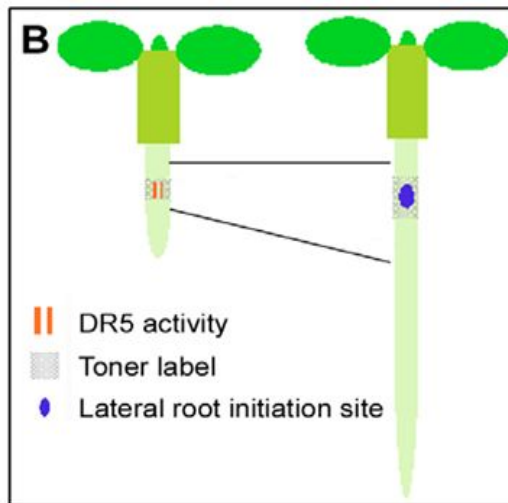
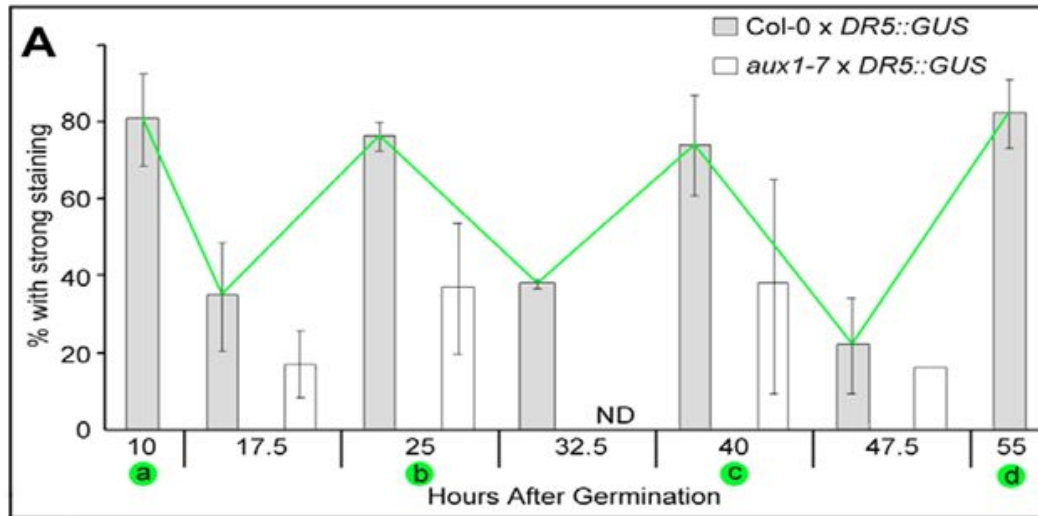
Current Opinion in Plant Biology

Экспрессия DR5::GUS при развитии бокового корня

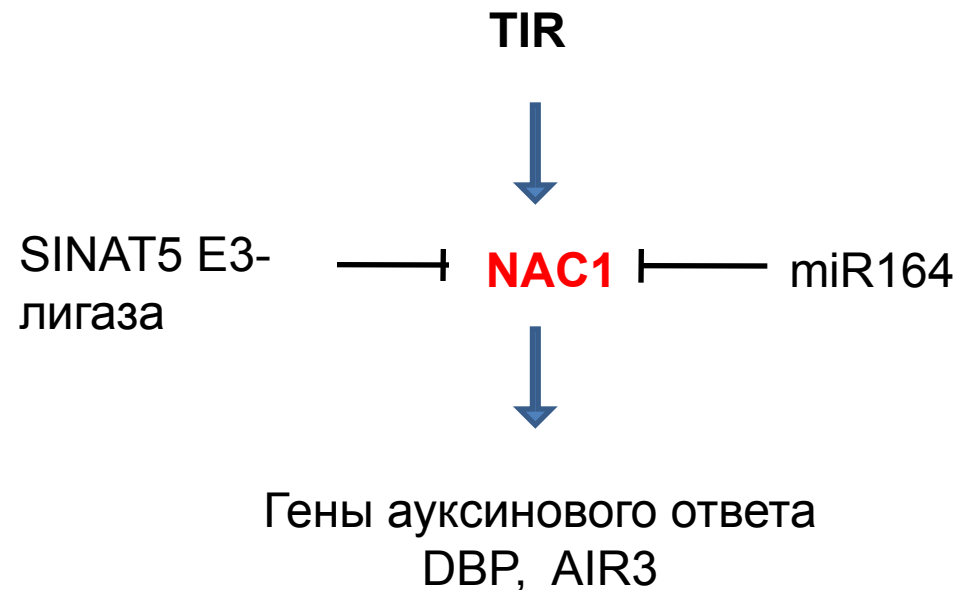
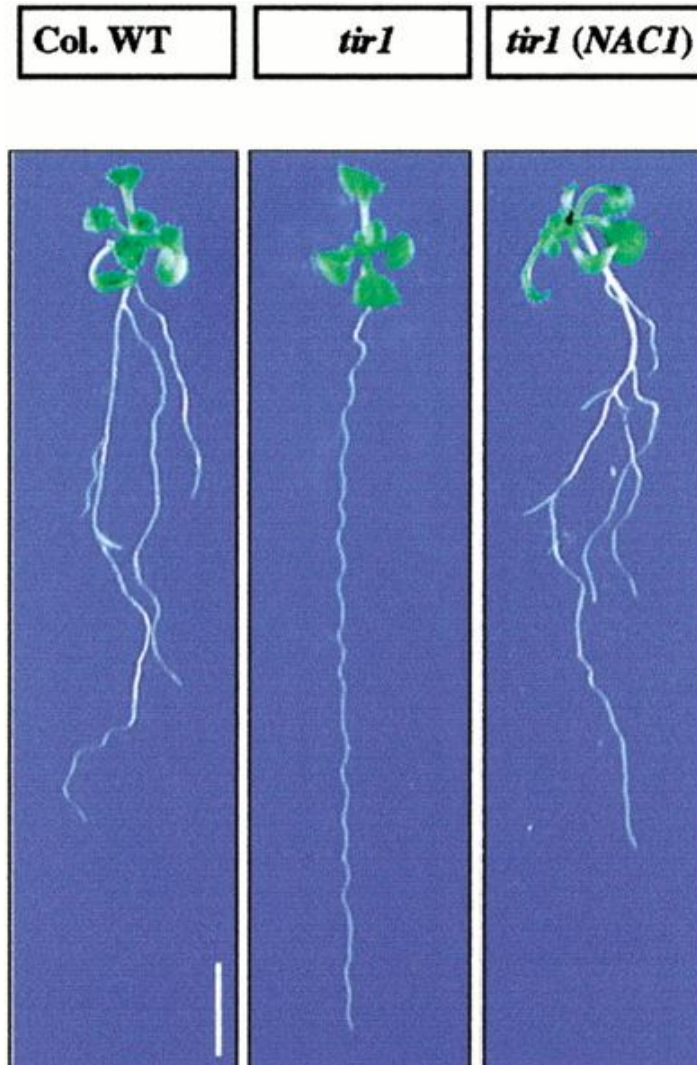
Транспорт ауксина при розвитку бокового корня



Колебания концентрации ауксина в меристеме корня определяют периодичность закладки боковых корней

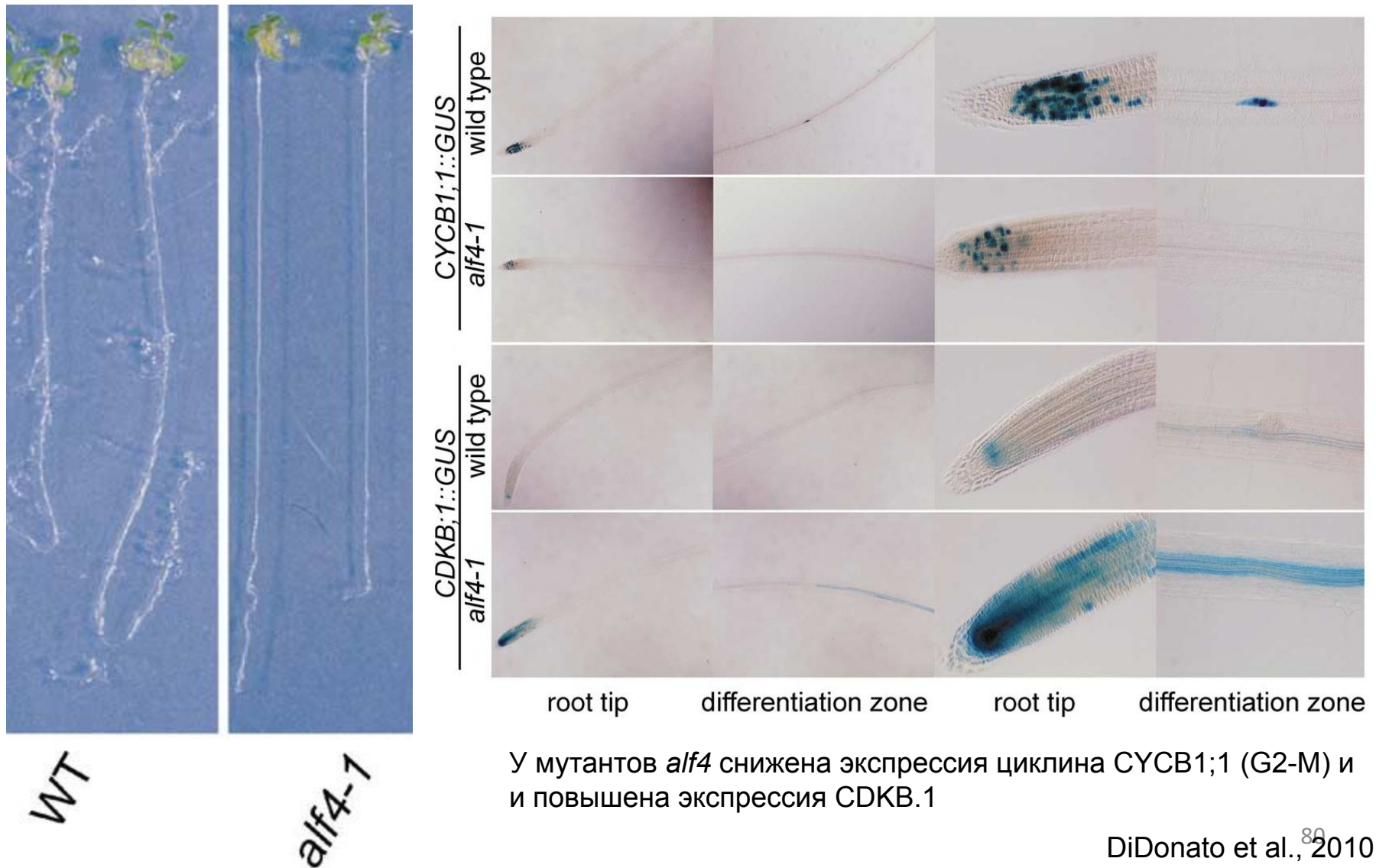


ТФ NAC1 опосредует ауксиновый ответ при развитии бокового корня



NAC1 – транскрипционный фактор семейства NAM/CUC

ALF4 - (*aberrant lateral root formation 4*) – регуляция митотических делений при развитии боковых корней



Основные гормоны, регулирующие развитие корня:

-ауксин (формирование покоего центра, стимуляция развития боковых корней)

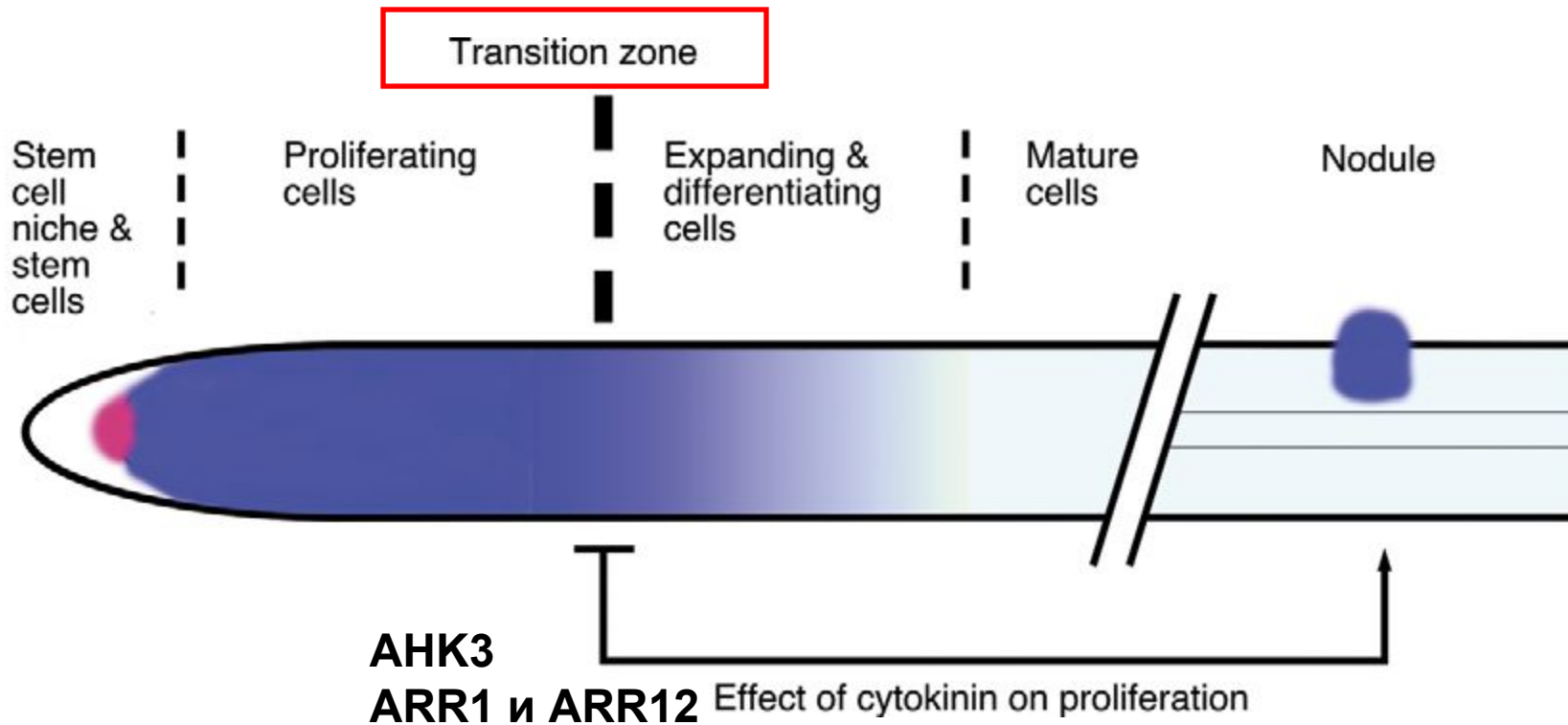
-цитокинин (подавление развития боковых корней, подавление пролиферации клеток корня)

-гиббереллин (стимуляция роста клеток корня растяжением)

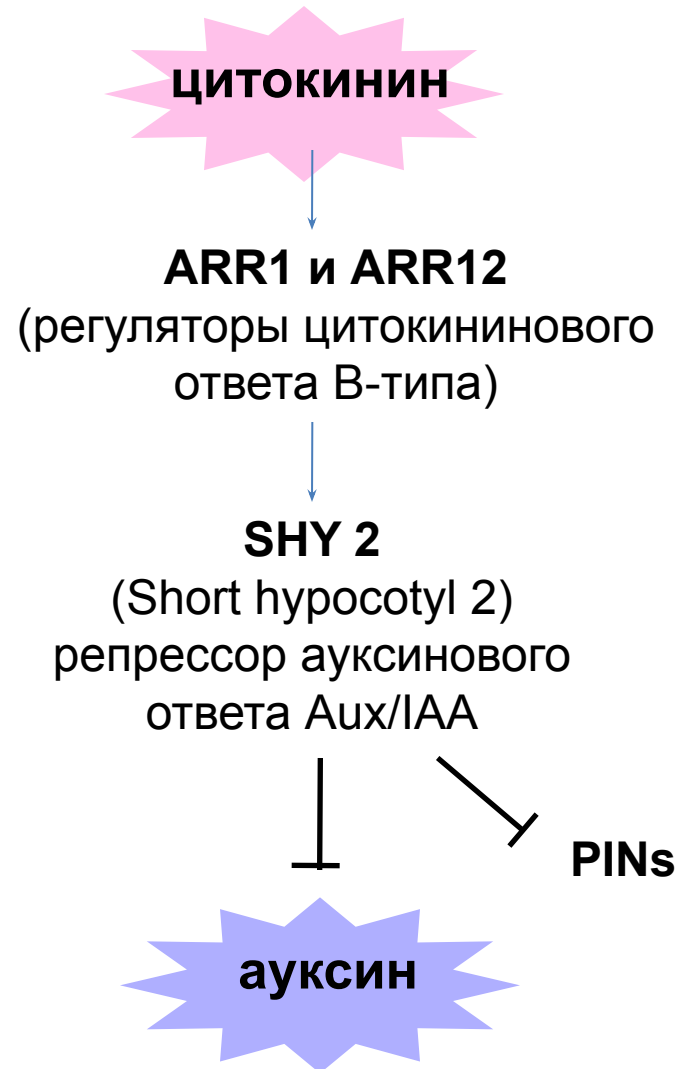
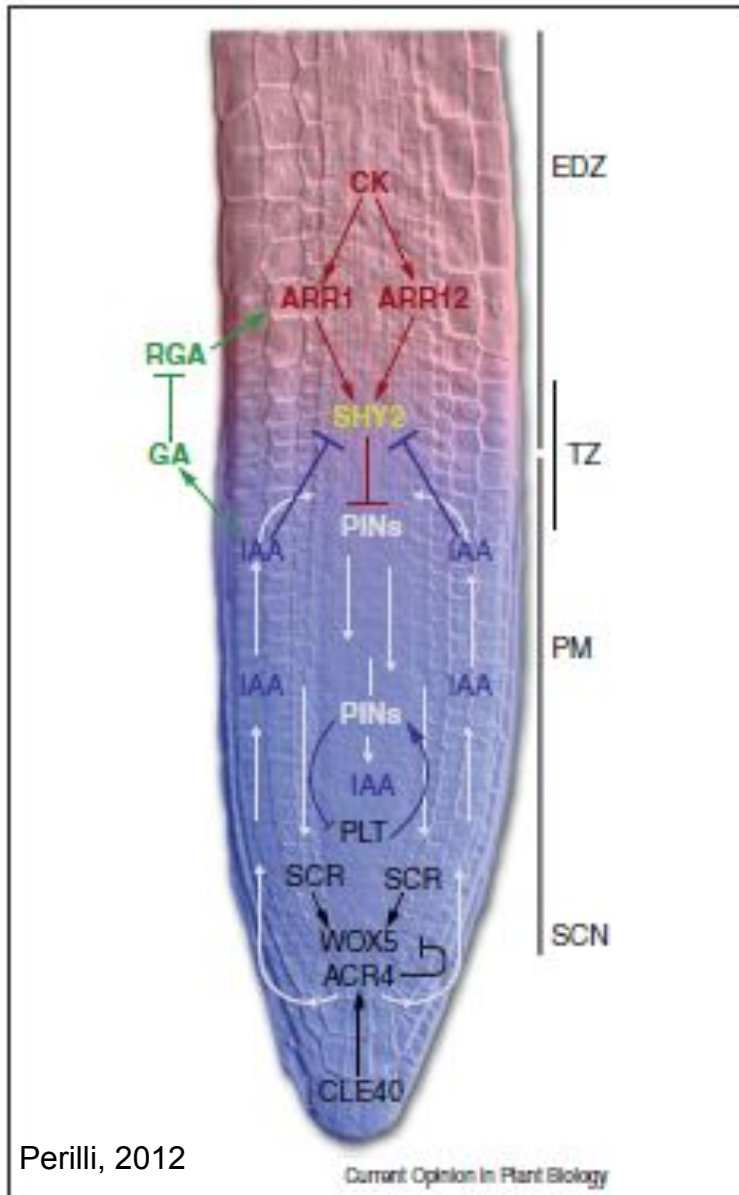
-этилен (ингибирование роста корня)

-АБК (ингибирование развития боковых корней)

Роль цитокинина в развитии корня



Роль цитокинина в развитии корня

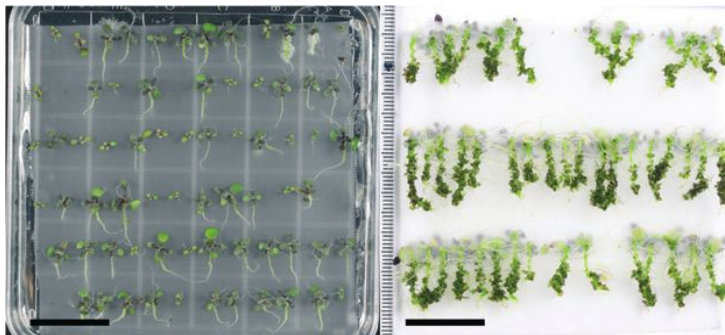


Роль цитокинина и ауксина в развитии корня



Конверсия примордиев боковых корней (БК) в меристему побега (ПАМ) по действию цитокинина

A



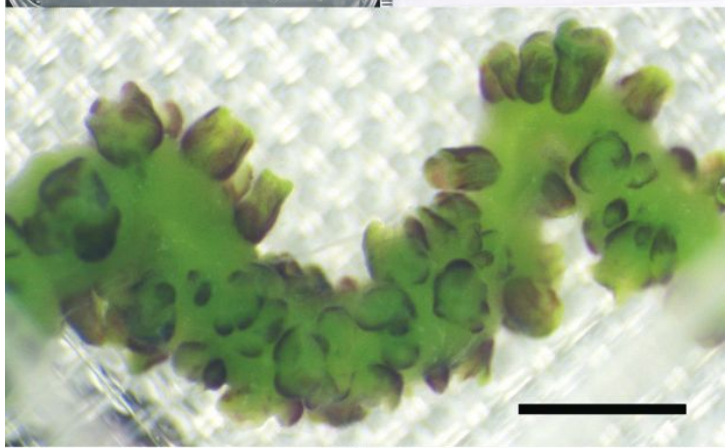
↓ 10 мкМ НУК (ауксин), 24 ч

Инициация примордиев
боковых корней

↓ 4,4 мкМ ИПА (цитокинин)

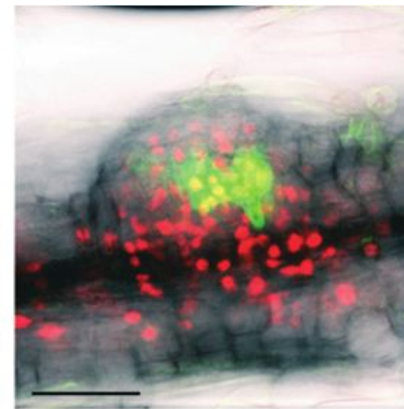
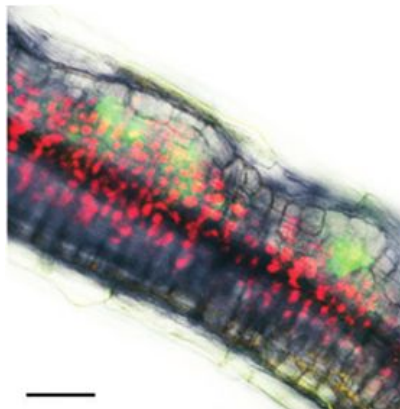
Конверсия примордиев БК в
ПАМ

B

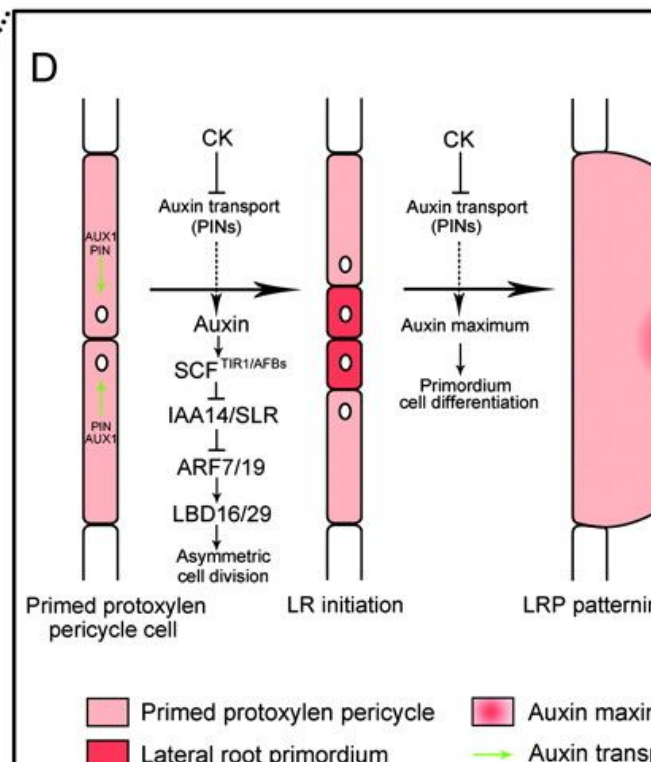
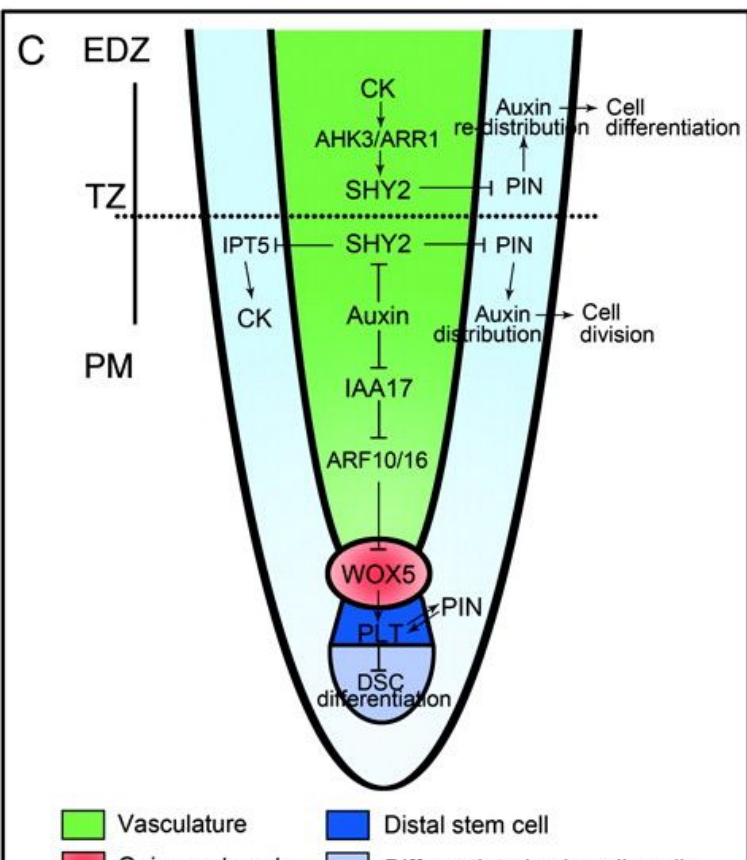
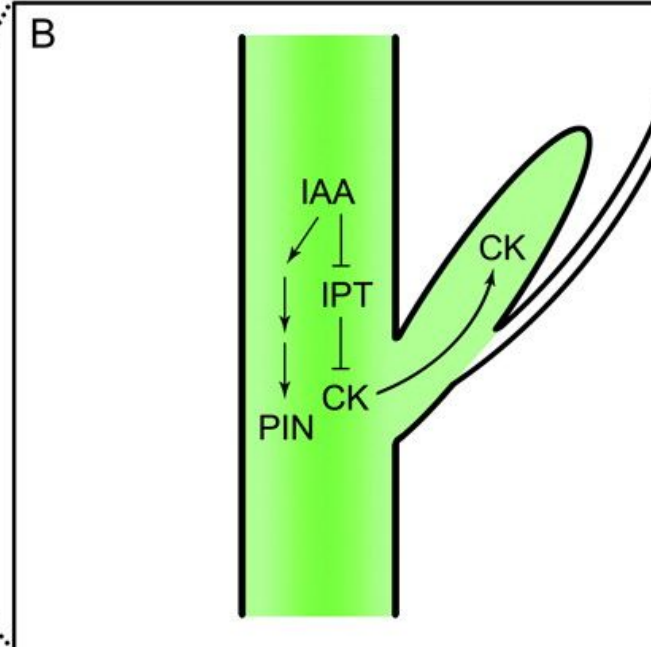
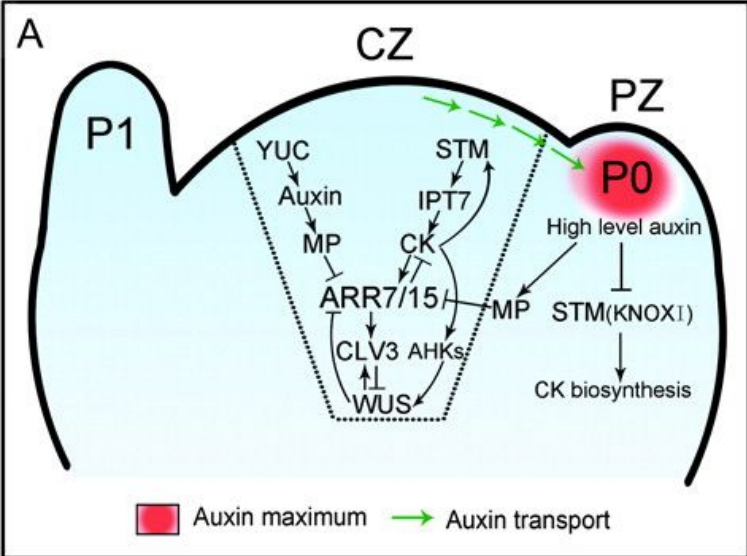


Активация экспрессии *WUS*
(pWUS::DsRED-NLS) и *CLV3* (pCLV3::GFP-ER)
в примордии БК под действием цитокинина

C



A, B - Arabidopsis, C - тополь



Факторы, определяющие развитие корня

