



Серия «Биология. Экология»  
2025. Т. 53. С. 80–86  
Онлайн-доступ к журналу:  
<http://izvestiabiio.isu.ru/ru>

---

---

ИЗВЕСТИЯ  
Иркутского  
государственного  
университета

---

---

Краткое сообщение

УДК 581.14  
<https://doi.org/10.26516/2073-3372.2025.53.80>

## Рост корней трансгенных растений табака с конститутивной экспрессией гена *CLAVATA3* при действии стрессовых факторов

З. А. Бережнева, Б. Р. Кулуев\*

*Институт биохимии и генетики УФИЦ РАН, г. Уфа, Россия*  
E-mail: [berezhneva-z@yandex.ru](mailto:berezhneva-z@yandex.ru)

**Аннотация.** Представлены итоги изучения роста корней трансгенных растений табака с конститутивной экспрессией гена *CLAVATA3 Arabidopsis thaliana* в нормальных и стрессовых условиях (влияние засоления, гипотермии, ионов тяжёлых металлов). Обсуждаются возможные механизмы достигнутых эффектов.

**Ключевые слова:** *Nicotiana tabacum*, трансгенные растения, рост корней, засоление, гипотермия, кадмий.

**Финансирование.** Работа выполнена в рамках госзадания 125012900943-0 при поддержке гранта Президента РФ МД-2304.2020.4. Работа выполнена на оборудовании ЦКП «Биомика».

---

**Для цитирования:** Бережнева З. А., Кулуев Б. Р. Рост корней трансгенных растений табака с конститутивной экспрессией гена *CLAVATA3* при действии стрессовых факторов // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. 2025. Т. 53. С. 80–86. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2025.53.80>

---

Short communication

## Root Growth of Transgenic Tobacco Plants with Constitutive Expression of the *CLAVATA3* Gene under the Action of Stress Factors

Z. A. Berezhneva, B. R. Kuluev\*

*Institute of Biochemistry and Genetics – Subdivision of the Ufa FRC RAS, Ufa, Russian Federation*

**Abstract.** The *CLAVATA3* gene encodes a peptide consisting of 78 amino acids, capable of transport through the apoplast, while in the mature state it is glycosylated with L-arabinose and consists of 12 amino acids that make up the so-called CLE domain. This peptide in the apical meristem of the shoot blocks cell proliferation and activates cell differentiation. We have previously created and studied transgenic tobacco plants with constitutive expression of the *CLAVATA3 Arabidopsis thaliana* gene. All the analyzed transgenic plants were characterized by a decrease in the number of cells in the shoot organs compared to the wild type, but most of the transgenic plants did not differ from the control by phenotype due to compensatory cell growth. However, the features of root growth of tobacco plants transgenic by the *CLAVATA3* gene remained unknown. Therefore, the purpose of this work was to study the root growth of tobacco plants transgenic by the *CLAVATA3* gene under normal

---

© Бережнева З. А., Кулуев Б. Р., 2025

\*Полные сведения об авторах см. на последней странице статьи.  
For complete information about the authors, see the last page of the article.

and stressful conditions. In vitro, the growth of roots of transgenic tobacco plants 35S::*CLAVATA3* was determined on vertically oriented Petri dishes under normal conditions and under the action of stress factors: salinity (50 and 100 mM NaCl), cadmium (100, 200 and 400 mkM CdAc), hypothermia +10°C. Transgenic tobacco plants were characterized by improved root growth under normal conditions, the effect of salinization and cadmium ions compared to the wild type. In hypothermia, the growth rates of the roots of transgenic plants did not significantly differ from the wild type. In our previous studies, it was shown that overexpression of the *CLAVATA3* gene promotes the stimulation of cell expansion in the shoot organs. In the roots of 35S::*CLAVATA3* plants, as well as in the shoot organs, cell expansion was stimulated, which ultimately resulted in improved root growth, both under normal conditions and under the action of stress factors. The *CLAVATA3* transgen can be used to improve root growth under normal conditions, the action of salinization and cadmium ions.

**Keywords:** *Nicotiana tabacum*, transgenic plants, root growth, salinity, hypothermia, cadmium

---

**For citation:** Berezhneva Z.A., Kuluev B.R. Root Growth of Transgenic Tobacco Plants with Constitutive Expression of the *CLAVATA3* Gene under the Action of Stress Factors. *The Bulletin of Irkutsk State University. Series Biology. Ecology*, 2025, vol. 53, pp. 80-86. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2025.53.80> (in Russian)

---

Продуктом гена *CLAVATA3* (*CLV3*) является небольшой секретирующийся в межклеточное пространство пептид, состоящий из 78 аминокислот, способный к транспорту по апопласту, при этом в зрелом состоянии он гликозилирован L-арабинозой и состоит из 12 аминокислот, которые составляют так называемый CLE-домен [Clark, Williams, Meyerowitz, 1997; Shinohara, Matsubayashi, 2010]. *CLV3* относится к широко распространённым в растениях CLE-пептидам, которые иногда называют также гликопептидными фитогормонами [Shinohara, Matsubayashi, 2010]. *CLV1* кодирует рецепторную киназу с внеклеточным лейцин-богатым повторяющимся рецепторным доменом и внутриклеточной серин/треонин-киназной областью. Было показано, что *CLV3* связывается непосредственно с *CLV1* [The *CLAVATA1* ... , 1999], т. е. в конечном счёте продукт гена *CLV3* является сигнальной молекулой, а продукт гена *CLV1* – его рецептором. В передаче сигнала *CLV3* важную роль играет также мембрано-ассоциированная киназа *CORYNE* (*CRN*) [Analysis ... , 2010]. Показано, что сигнальный путь *CLV3* включает как минимум два различных рецепторных комплекса, один из которых состоит из гомодимера *CLV1*, а второй – из *CLV2/CRN* гетеродимера [Analysis ... , 2010]. Необходимо отметить, что даже известная на данный момент часть регуляторной цепи пептида *CLV3* выглядит намного сложнее: например, она ещё включает рецептор-подобную протеинкиназу *RPK2*, но в целом сигнал от этих активированных рецепторных комплексов передаётся в ядро, где его мишенью служит ген транскрипционного фактора *WUSCHEL*, активирующий клеточную пролиферацию [Sablowski, 2011].

Нами ранее были получены трансгенные растения табака с конститутивной экспрессией гена *CLV3* [Effect ... , 2018]. При выращивании на почве поколения *T<sub>1</sub>* трансгенных 35S::*CLV3* растений табака были выявлены три различных фенотипа, обозначенные нами фенотипы 1–3. У растений фенотипа 1 не формировались стебли, развивались два-три искривлённых бледных листа. Проводящая система листьев у растений фенотипов 1 и 2 нормально не развивалась, размеры клеток нижнего и верхнего эпидермиса листьев были увеличены в несколько раз по сравнению с контролем. Для всех

трёх фенотипов был характерен высокий уровень содержания транскриптов гена *CLV3*, что могло способствовать проявлению признаков фенотипов 1 и 2, так как продукт гена *CLV3* способствует раннему переходу клеток на стадию дифференциации. В то же время трансгенные растения с фенотипом 3, несмотря на относительно высокий уровень экспрессии гена *CLV3*, по ростовым параметрам не отличались от контрольных растений за счёт функционирования ряда компенсаторных механизмов, направленных в том числе на стимуляцию роста клеток растяжением [Effect ... , 2018].

Неизученным оставался вопрос о влиянии этого трансгена на рост корней. Нельзя было исключать того, что продукт гена *CLV3* будет включаться в клеточный сигналинг регуляции пролиферации и в апикальной меристеме корней, что может приводить к стимуляции роста корней растяжением. Такой тип роста корней особенно важен для растений при действии стрессовых факторов. В связи с этим целью данной работы стал анализ роста корней трансгенных растений табака *35S::CLV3* при воздействии различных стрессовых факторов: засоления, гипотермии, влиянии ионов тяжёлых металлов.

Для работы использовали отобранные и изученные ранее четыре линии трансгенных растений табака *Nicotiana tabacum* сорта Petit Havana SR1 с конститутивной экспрессией гена *CLV3* [Effect ... , 2018]. Проростки контрольных и трансгенных растений выращивали в климатических камерах (Binder GmbH, Германия) при температуре +25 °С, освещённости около 140 мкмоль/(м<sup>2</sup>·с) и фотопериоде 16/8 ч (свет/темнота) (нормальные условия) на питательной среде Мурасиге – Скуга (MS). В качестве контроля использовали нетрансгенные растения *N. tabacum* сорта Petit Havana, линии SR1 (дикий тип). Через 10 дней выращивания на селективной среде проростки с одинаковыми размерами корней переносили на вертикально ориентированные чашки Петри со средой MS и по прошествии 10 дней определяли прирост корней (изменение длины) при норме (контроль) и действии стрессовых факторов: засоление (воздействие 50 и 100 мМ раствора NaCl), гипотермия (выращивание при +10 °С), тяжёлых металлов (воздействие ацетата кадмия (CdAc) в концентрациях 100, 200 и 400 мкМ). Выбор таких параметров стрессового воздействия объясняется тем, что именно с этих показателей начиналось торможение роста корней табака дикого типа.

Выборка составила 15 растений для каждой линии. Результаты исследований представляли в виде гистограмм со средними значениями выборки. Барами обозначали стандартную ошибку среднего. Достоверность различий во всех экспериментах оценивали при помощи *U*-критерия Манна – Уитни.

При нормальных условиях корни растений всех четырёх трансгенных линий росли достоверно быстрее корней растений дикого типа (рис. 1, а). Наилучшие показатели скорости роста были характерны для растений линии 2, корни которых росли в 2,3 раза быстрее, чем в контроле. При действии 50 мМ NaCl корни трансгенных растений также росли быстрее, за исключением линии 3 (рис. 1, б). Корни трансгенных растений линий 4 и 5 в среднем росли в 2,4 раза быстрее дикого типа.

В условиях засоления 100 мМ NaCl трансгенные растения также демонстрировали увеличение темпов роста корней (рис. 1, в). Корни растений линии 2 росли быстрее контроля в среднем вдвое. В то же время растения линии 3 по росту корней в этих условиях достоверно не отличались от дикого типа. В условиях гипотермии различия в росте корней были менее выражены: только для линии 2 было выявлено достоверное увеличение данного параметра по сравнению с контролем (рис. 1, г).

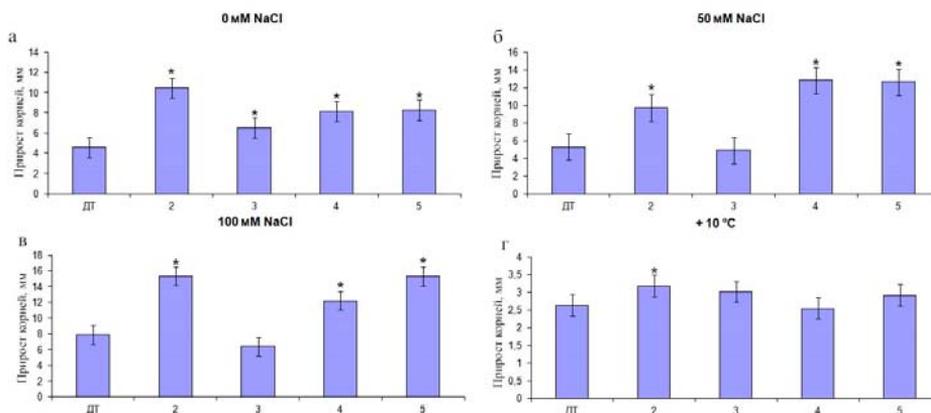


Рис. 1. Рост корней трансгенных растений табака при норме (а), действии 50 мМ NaCl (б), 100 мМ NaCl (в) и гипотермии +10 °C (г)

На питательной среде со 100 мкМ CdAc были получены противоречивые результаты. По сравнению с диким типом для линии 2 было показано достоверное уменьшение скорости роста корней, а для линии 4, наоборот, увеличение (рис. 2, а). В то же время линии 3 и 5 достоверно не отличались от контроля. При действии 200 мкМ CdAc все линии трансгенных растений характеризовались достоверным увеличением скорости роста корней по сравнению с диким типом (рис. 2, б). При этом увеличение скорости роста корней было весьма существенным, к примеру, у линии 5 было зафиксировано возрастание скорости роста по сравнению с контролем в пять раз. Примерно такая же картина наблюдалась при изучении роста корней на среде с 400 мкМ CdAc. Для всех четырёх линий было зафиксировано увеличение скорости роста корней по сравнению с диким типом. Наиболее существенное увеличение скорости роста корней было характерно для растений линии 3 (рис. 2, в): в 4,7 раза по сравнению с контролем.

Таким образом, конститутивная экспрессия гена *CLV3* способствовала улучшению роста корней табака как при нормальных условиях, так и при действии стрессовых факторов. Особенно ярко это проявилось при действии засоления и кадмиевого стресса. В наших предыдущих исследованиях было показано, что сверхэкспрессия гена *CLV3* способствует стимуляции роста клеток растяжением в органах побега табака [Effect ... , 2018]. Нельзя исключить того, что аналогичный эффект продукт данного гена оказывает и на корни, т. е. стимулирует в них рост клеток растяжением. Всё это в итоге мо-

жет приводить к улучшению роста корней. Рост клеток растяжением важен именно при действии стрессовых факторов, особенно тех, которые вызывают дефицит влаги. Засоление и влияние кадмия могут вызвать нехватку влаги, а в таких условиях растения могут активировать экспрессию экспансинов и ксилоглюканэндотрансгликозилаз [Effect ... , 2018]. Интересно, что у трансгенных по гену *CLV3* растений табака компенсаторный рост клеток растяжением стимулировался как раз повышением экспрессии тех групп генов, продукты которых обеспечивают рост клеточных стенок [Effect ... , 2018]. Исходя из этого, можно предполагать, что в корнях растений *35S::CLV3*, как и в органах их побегов, происходит стимуляция роста клеток растяжением, что в итоге выражается в улучшении роста корней как при нормальных условиях, так и при действии стрессовых факторов. Однако данное предположение требует дальнейших проверок.

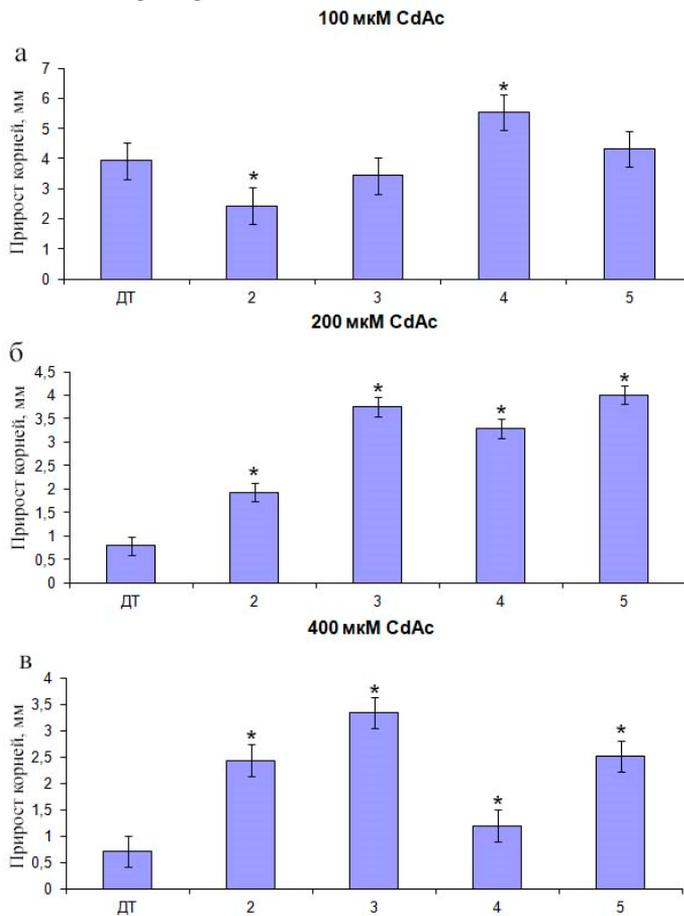


Рис. 2. Рост корней трансгенных растений табака при действии 100 мкМ CdAc (а), 200 мкМ CdAc (б), 400 мкМ CdAc (в)

Полученные нами результаты позволяют предполагать, что трансген *CLV3* может быть использован для улучшения роста корней растений при нормальных условиях и действии ряда стрессовых факторов. Конкретные молекулярные механизмы выявленного нами эффекта пока остаются неизвестными.

### Список литературы

Analysis of interactions among the *CLAVATA3* receptors reveals a direct interaction between *CLAVATA2* and *CORYNE* in *Arabidopsis* / Y. Zhu, Y. Wang, R. Li, X. Song, Q. Wang, S. Huang, J. Bo Jin, C. M. Liu, J. Lin // *Plant J.* 2010. Vol. 61. P. 223–233. <http://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2009.04049.x>

Clark S. E., Williams R. W., Meyerowitz E. M. The *CLAVATA1* gene encodes a putative receptor kinase that controls shoot and floral meristem size in *Arabidopsis* // *Cell.* 1997. Vol. 89, N 4. P. 575–585. [http://dx.doi.org/10.1016/S0092-8674\(00\)80239-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0092-8674(00)80239-1)

Effect of constitutive expression of *Arabidopsis CLAVATA3* on cell growth and possible role of cytokinins in leaf size control in transgenic tobacco plants / B. R. Kuluev, A. M. Avalbaev, Y. M. Nikonorov, A. A. Ermoshin, R. A. Yuldashev., G. R. Akhiarova, F. M. Shakirova, A. V. Chemeris // *J. Plant Physiol.* 2018. Vol. 231. P. 244–250. <http://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.09.011>

Sablowski R. Plant stem cell niches: from signalling to execution // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2011. Vol. 14. P. 4–9. <http://doi.org/10.1016/j.pbi.2010.08.001>

Shinohara H., Matsubayashi Y. Arabinosylated glycopeptide hormones: new insights into *CLAVATA3* structure // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2010. Vol. 13. P. 515–519. <http://doi.org/10.1016/j.pbi.2010.05.008>

The *CLAVATA1* receptor-like kinase requires *CLAVATA3* for its assembly into a signaling complex that includes KAPP and rho-related protein / A. E. Trotochaud, T. Hao, G. Wu, Z. Yang, S. E. Clark // *Cell.* 1999. Vol. 11, N 3. P. 393–406. <http://doi.org/10.1105/tpc.11.3.393>

### References

Zhu Y., Wang Y., Li R., Song X., Wang Q., Huang S., Bo Jin J., Liu C.M., Lin J. Analysis of interactions among the *CLAVATA3* receptors reveals a direct interaction between *CLAVATA2* and *CORYNE* in *Arabidopsis*. *Plant J.*, 2010, vol. 61, is. 2, pp. 223-233. <http://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2009.04049.x>

Clark S.E., Williams R.W., Meyerowitz E.M. The *CLAVATA1* gene encodes a putative receptor kinase that controls shoot and floral meristem size in *Arabidopsis*. *Cell*, 1997, vol. 89, is. 4, pp. 575-585. [http://dx.doi.org/10.1016/S0092-8674\(00\)80239-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0092-8674(00)80239-1)

Kuluev B.R., Avalbaev A.M., Nikonorov Y.M., Ermoshin A.A., Yuldashev R.A., Akhiarova G.R., Shakirova F.M., Chemeris A.V. Effect of constitutive expression of *Arabidopsis CLAVATA3* on cell growth and possible role of cytokinins in leaf size control in transgenic tobacco plants. *J. Plant Physiol.*, 2018, vol. 231, pp. 244-250. <http://doi.org/10.1016/j.jplph.2018.09.011>

Sablowski R. Plant stem cell niches: from signalling to execution. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2011, vol. 14, pp. 4-9. <http://doi.org/10.1016/j.pbi.2010.08.001>

Shinohara H., Matsubayashi Y. Arabinosylated glycopeptide hormones: new insights into *CLAVATA3* structure. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2010, vol. 13, pp. 515-519. <http://doi.org/10.1016/j.pbi.2010.05.008>

Trotochaud A.E., Hao T., Wu G., Yang Z., Clark S.E. The *CLAVATA1* receptor-like kinase requires *CLAVATA3* for its assembly into a signaling complex that includes KAPP and rho-related protein. *Cell*, 1999, vol. 11, no. 3, pp. 393-406. <http://doi.org/10.1105/tpc.11.3.393>

### Сведения об авторах

**Бережнева Зоя Александровна**  
кандидат биологических наук,  
научный сотрудник

### Information about the authors

**Berezhneva Zoya Aleksandrovna**  
Candidate of Sciences (Biology),  
Research Scientist

*Институт биохимии и генетики  
Уфимского федерального исследовательского  
центра РАН Россия, 450054, г. Уфа,  
просп. Октября, 71, лит. Е  
e-mail: berezhneva-z@yandex.ru*

**Кулуев Булат Рязанович**  
*доктор биологических наук, заведующий  
лабораторией  
Институт биохимии и генетики  
Уфимского федерального исследовательского  
центра РАН  
Россия, 450054, г. Уфа, просп. Октября, 71,  
лит. Е  
e-mail: kuluev@bk.ru*

*Institute of Biochemistry and Genetics –  
Subdivision of the Ufa FRC RAS  
71E, Oktyabrya ave., Ufa, 450054,  
Russian Federation  
e-mail: berezhneva-z@yandex.ru*

**Kuluev Bulat Razyapovich**  
*Doctor of Sciences (Biology), Head of  
Laboratory  
Institute of Biochemistry and Genetics –  
Subdivision of the Ufa FRC RAS  
71E, Oktyabrya ave., Ufa, 450054,  
Russian Federation  
e-mail: kuluev@bk.ru*

Статья поступила в редакцию **17.04.2025**; одобрена после рецензирования **01.07.2025**; принята к публикации **23.07.2025**  
Submitted **April, 17, 2025**; approved after reviewing **July, 01, 2025**; accepted for publication **July, 23, 2025**