

דוח לתוכנית מחקר מס' 256093913

אופטימיזציה של תנאי השרשה וריבוי של צמחי נוי חדשים מאינטרודוקציה וכאלו שנמצאים

בגידול חקלאי על מנת לבחון או להגדיל פונציאל ליצוא

Optimization of conditions for rooting and propagation of new ornamental plants or of plants that are in production in order to increase export potential

מוגש לקרן המדען הראשי של משרד החקלאות

ע"י

עינת שדות, המחלקה לפרחים וצמחי נוי, המכון למדעי הצמח, מרכז וולקני, מנהל המחקר החקלאי, בית דגן
סימה קגן, המחלקה לפרחים וצמחי נוי, המכון למדעי הצמח, מרכז וולקני, מנהל המחקר החקלאי, בית דגן
יוסי ריוב, למדעי הצמח ע"ש רוברט סמית, הפקולטה לחקלאות, האוניברסיטה העברית בירושלים, רחובות
מוחמד אבו-עביד, המחלקה לפרחים וצמחי נוי, המכון למדעי הצמח, מרכז וולקני, מנהל המחקר החקלאי, בית דגן
עוזי בן צבי, משתלות נטף, ד.ג. הרי יהודה 90804.

Einat Sadot, Ornamental Horticulture, Bet-Dagan POBox 6 50250 vhasadot@agri.gov.il

Sima Kagan, Ornamental Horticulture, Bet-Dagan POBox 6 50250 simak@agri.gov.il

Joseph Riov, Faculty of Agriculture, Rehovot 76100. riov@agri.huji.ac.il

Mohamad Abu-Abied, Ornamental Horticulture, Bet-Dagan POBox 6 50250 abuabied@agri.gov.il

Uzi ben-Zvi, Nataf Nurseries ouzibz@gmail.com

March 2014

אדר א' תשע"ד

הממצאים בדו"ח זה הינם תוצאות ניסויים.
הניסויים מהווים המלצות לחקלאים : כן / לא מחק את המיותר*
*חתימת החוקר _____

תקציר

הצגת הבעיה: אופטימיזציה של השרשה של צמחים בעלי דרישה מתועדת בשוק היא תנאי חשוב לרווחיות המוצר. מרכז הריבוי של המחלקה לפרחים מספק תשתית של ציוד וידע לריבוי צמחי נוי **מטרות המחקר:** פיתוח ואופטימיזציה של שיטות ריבוי וגטטיבי. **שיטות העבודה:** השרשת ייחורים בשולחנות השרשה תוך מתן טיפולים שונים של המטרה, טיפולי הורמונים וחומרים נוספים התורמים לעידוד השרשה. כמו כן נבדקים מצעים שונים, עונה מועדפת, סוג הייחור, וטיפולים שונים לצמחי האם. **תוצאות עיקריות:** בשנה הנוכחית, העבודה התמקדה ב (1) המשך כיוול תנאי השרשה ועיצוב עציצים של צמחי רימון ננסי מתוכנית הטיפוח המתבצעת בנווה יער, (2) התחלת עבודה בנושא השרשת ייחורים ועיצוב של צמחי ארומה לנוי. בתור מועמד ראשון לקו המוצרים הזה התחלנו לבחון את מור הגלעד (3) כיוול תנאי השרשה לצמחי נוי קשיי השתרשות (אסקליפס טוברוזה) (4) המשך בדיקות של יעילות חומרים מפרקי מיקרוטובולי בעידוד השתרשות איקליפטוס גרנדיס ובחינת מנגנוני הפעילות בארבידופסיס (5) ריבוי צמחי בר על סף הכחדה (קדד הקרקפות). **מסקנות והמלצות לגבי יישום התוצאות:** עדין אין.

תוצאות

(1) פיתוח צמחי רימון ננסי בעציצים:

צמח פוטנציאלי לפיתוח כעציץ מעוצב נושא פרחים או פירות הוא הרימון. מוצאו של רימון הבר (*Punica*) *granatum* L. הוא האזור האיראנו-טוראני, ומשם הוא הופץ לכל ארצות הים התיכון כצמח תרבות. באירופה התפתח שוק של צמחי עציץ של מינים ים תיכוניים, כמו זיתים, הדסים, אלת המסטיק, הדרים. רימונים בעציצים מיוצרים כיום בארצות ים-תיכוניות, כמו איטליה. מישראל שיווקו (בעבר) צמחי רימון ערומי שורש ללא עלווה, שפיתוחם הושלם ע"י מגדלים אירופיים. מאוחר יותר עברו לגידול של רימון כצמח עציץ מעוצב נושא פריחה. הייצור והשיווק של מוצר זה נתקלו בבעיות קשות, שהבולטות בהן היו קשיים בעיצוב (קבלת נוף כדורי צפוף), חוסר יכולת לקבל פריחה מספקת בעונת השיווק העיקרית בחודשים מרץ-אפריל, כמישה מהירה של עלי הכותרת של הפרחים ובעיקר הזדקנות ונשירה של עלים בשלבים האחרונים של הגידול, במשלוח ובחיי המדף. לעתים חלה התמוטטות של העציצים במהלך השיווק או חיי המדף. יתכן שהגורם לנשירה וההתמוטטות הוא החשיפה לטמפרטורות נמוכות.

בשנים האחרונות פותחו בנווה יער טיפוסים ננסיים חדשים של רימון, שהנם בעלי פוטנציאל לצמח עציץ, באמצעות הכלאות בין טיפוס רימון שונים לבין רימון ננסי (*P. granatum* var. *Nana*). כתוצאה מהכלאות אלו התקבלו מכלואים רבים בעלי פרחים ופירות בגדלים ובצבעים שונים, וכן טיפוסים השונים בגודל ובצורת הנוף. בין הטיפוסים

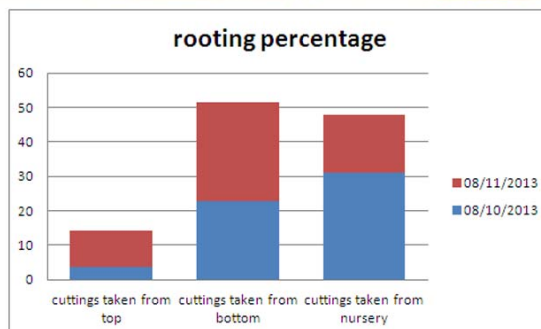
שהתקבלו ישנם גם כאלו בעלי פרחים שאינם נפתחים. יש להדגיש שלא כל הטיפוסים החדשים קלים לריבוי מייחורים. בנוסף לפיתוח של טיפוסים חדשים, נרכש בשנים האחרונות במנהל המחקר החקלאי ידע ראשוני על האגרוטכניקה של גידול רימונים כצמחי עציץ, כמו משטר הדישון הרצוי, שימוש במננסים לבקרת צמיחה ולהשראת פריחה ומניעת נשירה של עלים ע"י טיפול בג'יברלינים, ותנאי המשלוח. אנו צופים שהתנאים החדשים שנוצרו יאפשרו להצליח בפיתוח הרימון כצמח עציץ, שהעוסקים בתחום מייחסים לו פוטנציאל כלכלי רב. המוצר הראשון של פרויקט ההשבחה הוא הזן שנרשם לזכויות מטפחים בשם "אופק". בנוסף ערכנו ניסיונות לעיצוץ קו נוסף בו הפרחים אינם נפתחים. תכונה זו הינה בעלת ערך כלכלי מכיוון שעלי הכותרת של הפרחים נוטים ליפול ולהוריד את ערך המוצר. אנו בוחנים ארבעה קוים בעלי פרחים סגורים (איור 1א). בנוסף התחלנו לייצר פרוטוקול לריבוי ועיצוץ צמחי רימון ננסיים בעלי פרחים לבנים (איור 1ב). אנו בוחנים שלושה קוים שונים כאלו.



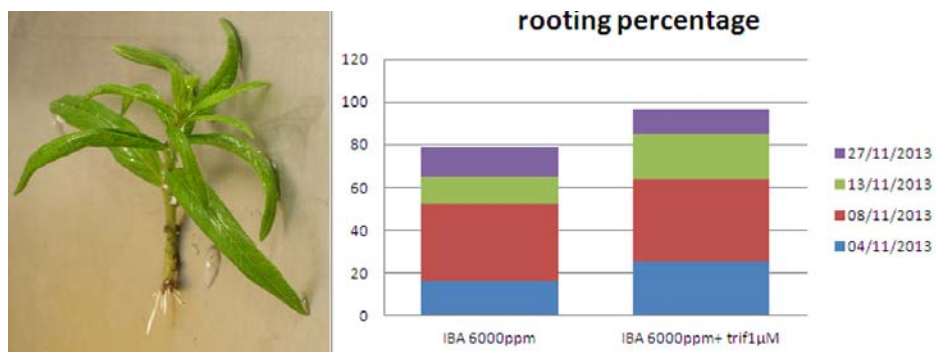
איור 1. פיתוח קווי רימון ננסי בעלי פרחים סגורים (א) או בעלי פרחים לבנים (ב).

(2) השרשה ועיצוץ של צמחי מור הגלעד. מור הגלעד (*Commiphora gileadensis*) נחשב לצמח הבושם התנכי וכיוון שכך עשוי להוות מוצר אטרקטיבי. בשיתוף פעולה עם צוות הגן הבוטני בקיבוץ עין גדי ונתיב דודאי מנוה יער התחלנו בכיול פרוטוקול השרשה ועיצוץ (איור 2). בשלב הראשון זיהינו את מקור הייחור האופטימאלי. מצאנו שייחורים מתחתית השיח הבוגר או משתילים צעירים שגדלו בדליים השתרשו ביעילות של 50%, בעוד שייחורים מצימוח צעיר מקצוות הענפים של השיח הבוגר השתרשו בשעור של 15% בלבד. הייחורים נאספו ב 8 בספטמבר 2013 ושיעורי השתרשות נבדקו חודש וחודשיים לאחר מכן.

איור 2. שיח של מור הגלעד
 ושתיל מושרש בעציץ. גרף
 המראה את תוצאות ניסוי
 ההשרשה.



(3) השרשת צמחי נוי שנמצאים במסחר על מנת לייעל ולהוזיל את הגידול. אסקלפיאס טוברוזה הוא צמח קשה השתרשות. זהו צמח נוי שמגדלי ישראל התמחו בשיווקו לשווקים האירופיים. הפרחים כתומים אך לעיתים נמצאות סלקציות צהובות ואדומות בחלקות. הריבוי נעשה בדרך כלל מזרעים אבל יש עניין מסחרי לפתח קוים אחידים בעלי צבעים שונים. למטרה זו החלנו לשיטה לריבוי וגטיבי של אסקלפיאס טוברוזה (איור 3).

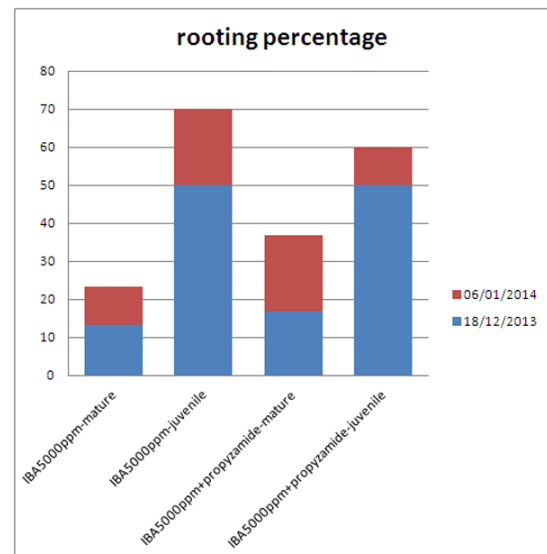


איור 3. השרשת אסקלפיאס טוברוזה. הייחורים נאספו בתאריך 16.10.13. נטבלו לדקה בתמיסות המצוינות והונחו בשולחן השרשה. בכל אחד מן התאריכים הנקובים בגרף נספרו השתילים המושרשים. נראה יתרון קל לטיפול של אוקסין בתוספת טרפלן שהוא חומר מפרק מיקרוטובולי.

(4) בדיקות של יעילות חומרים מפרקי מיקרוטובולי בעידוד השתרשות איקליפטוס גרנדיס:

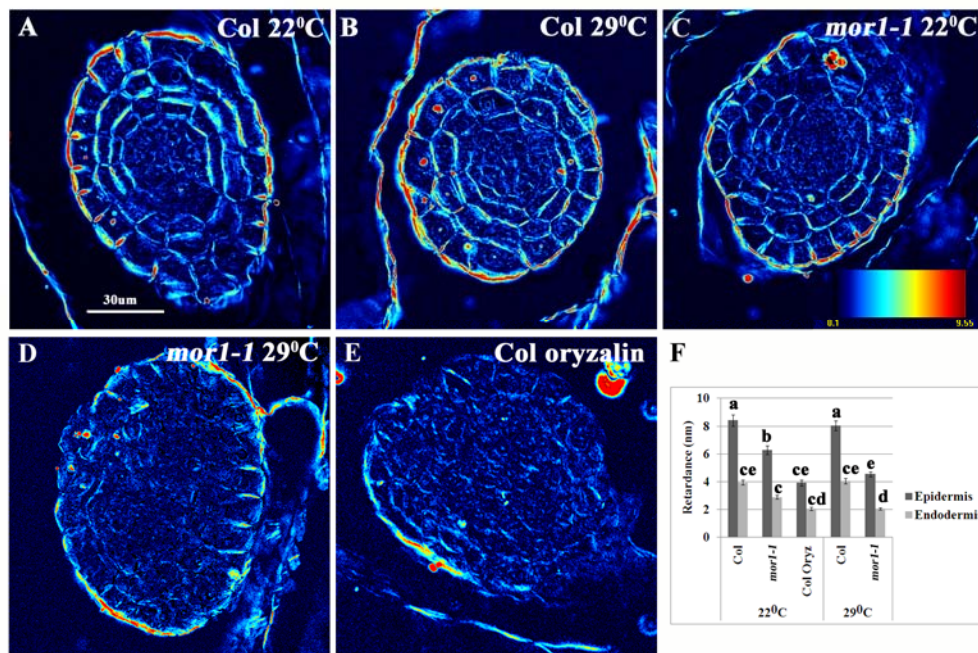
מיקרוטובולי משתתפים בבניית הקישור ומבנים נוספים בעלי חשיבות בחלוקות תאים^{1,2}. בנוסף הם מהווים מסלולים מנחים לקומפלקס של המערכת האנזימתית האחראית להרבצת צלולוז³ ולכן משפיעים על מבנה דופן התא ותכונות החוזק שלה⁴⁻⁶. לאחרונה נמצא שלדינאמיקה של מיקרוטובולי גם תפקיד בקליטת אותות של לחץ וקואורדינציה של תאים מתחלקים על מנת לאפשר התמיינות⁷. בהתבסס על הידע הזה ועל תוצאות מאנליזה של שבבי דנ"א עליה דיווחנו בדו"ח המסכם של תוכנית 256 5820 12 בדקנו האם התערבות בדינמיקה של מיקרוטובולי בייחורים של איקליפטוס גרנדיס תוך כדי אינדוקציה עם אוקסין תשפיע על אחוזי השתרשות. מצאנו שטיפול בכמויות קטנות של אוריזלין הגדילו את מספר השורשים לייחור בייחורים צעירים אך הטיפול לא תרם לעליה באחוזי השתרשות בייחורים בוגרים (דו"ח מסכם 256 5820 12). בהמשך ניסינו חומר נוסף טריפלורלין (trifluralin), שגם הוא כמו אוריזלין משמש מרכיב בקוטלי עשבים. בדו"ח המסכם של תוכנית 256 0840 12 דיווחנו שגם טריפלורלין עודד השתרשות ייחורים בוגרים מאיקליפטוס גרנדיס. בהמשך בדקנו חומר נוסף, פרופיזאמיד שגם הוא ידוע כמפרק מיקרוטובולי ומשמש כחומר להדברת עשבים. איור 4 מראה טיפול ב 6000 חלקי מיליון IBA בתוספת 1000nM פרופיזאמיד שיפר השתרשות ייחורים בוגרים. הניסוי החל ב 18.11.13, הייחורים נגזמו, טופלו כמפורט והונחו בשולחן השרשה. בתאריכים הנקובים בגרף נספרו הייחורים המושרשים.

איור 4. הטיפול בחומר מפרק מיקרוטובולי פרופיזאמיד משפר השתרשות ייחורים בוגרים של איקליפטוס גרנדיס.



(5) על מנת להמשיך וללמוד על מנגנון הפעולה של מפרקי מיקרוטובולי השתמשנו בצמח המודל ארבידופסיס. צמחי ארבידופסיס גודלו בחושך ובגיל שבוע ימים נחתכו מקטעי היפוקוטייל והושרו בתמיסת MS בתוספת IBA 10μM. לאחר 3 ימים נוצרו פרימורדיות מרובות של שורשים אדוונטיבים. ניסוי כזה נערך גם בתוספת 100nM אוריזלין שהוא חומר מפרק מיקרוטובולי. כמו כן, בנוסף לצמח הבר השתמשנו גם בצמח המכיל מוטציה רגישה לטמפרטורה בגן למור 1. זהו גן המקודד לחלבון קושר מיקרוטובולי. בטמפרטורה של 22 מעלות הצמח מתנהג כמו צמח הבר, אולם,

בטמפרטורה של 29 מעלות, מור 1 חדל מלתפקד ובעקבות זאת, סיבי המיקרוטובולי מאבדים יציבות, נשברים ודינמיקת ההתפלמרות שלהם נפגעת. כאשר משרים היפוקוטילים של מור 1 בתמיסת גידול עם IBA ב 22 מעלות נוצרות פרימורדיות של שורשים אדוונטיבים. כאשר טמפרטורת הניסוי היא 29 מעלות, נוצרים גושים של תאים מתחלקים שאינם נראים כמו פרימורדיות נורמליות. היפוקוטילים מכל הטיפולים שתוארו לעיל קובעו, ונעשו בהם חתכים היסטולוגיים. החתכים לא נצבעו, אלא רק הודבקו על זכוכיות של מיקרוסקופ וניצפו ב-LC PoleScope באור מקוטב. מכיוון שצלולוז הוא חומר birefringent, כאשר פוגע בו אור מקוטב שלא במקביל לציר האופטי שלו, האור נשבר וחל שינוי באורך הגל שלו (retardance). זוהי תופעה הניתנת למדידה ומצביעה על שינויים בדופן התא. איור 5 מראה על ירידה ב polarized light retardance בדפנות של גושי התאים שנוצרו כאשר התבצע עידוד של התמיינות שורשים במצב של פירוק חלקי של מיקרוטובולי. בנוסף בפרימורדיות נורמליות נראה גרדיינט ב light retardance מכיוון האפידרמיס כלפי פנים. כמו כן נראו הבדלים בין דפנות התאים הפונות כלפי חוץ יחסית לאלו הפונות כלפי פנים הפרימורדיה. כל זה מראה שפירוק חלקי של מיקרוטובולי משפיע על דופן התא והאירגון הקוהרנטי של התאים בתוך הפרימורדיה.



איור 5. השפעת פירוק חלקי של מיקרוטובולי על דופן התאים בפרימורדיות השורשים האדוונטיבים. היפוקוטילים של צמחי ארבידופסיס אתילונטים טפלו באוקסין בנוכחות אוריזלין או בטמפרטורות שונות כמתואר. מקטעי הרקמה קובעו, נחתכו במיקרוטום וניצפו ע"י מיקרוסקופ המייצר אור מקוטב. ככל שהסיגנל יותר אדום כך עיכוב האור המקוטב גדל דבר המצביע על כיווניות מסודרת של סיבי הצלולוז ו/או על דרגת הגבישיות שלהם.

(6) פעילות נוספת במרכז הריבוי נעשית בשיתוף פעולה עם אנשי בנק הגנים וכוללת הצלת צמחי בר הנתונים בסכנת הכחדה. ייחורים של קדד הקרקפות (*Astragalus ocephalus*) צמח נדיר מאד ממשפחת הקטניות, הושרשו בהצלחה אצלנו (איור 6) ובקרוב יוחזרו לטבע.



איור 6. הצלת צמחי קדד הקרקפות, צמח בסכנת הכחדה.

דיון

ענף הפרחים סובל משתי בעיות עיקריות. האחת מחסור במוצרים חדשים והשנייה מחסור בכח אדם. העבודה המתוארת כאן מכוונת כדי לתרום להקלה בשני האספקטים האלו. עציצי רימון ננסי במגוון של צבעים וצורות של פרחים ופירות יכולים להוות מוצר אטרקטיבי שיחדש ויעשיר את השוק של עציצי רימון הקיים במילא. ייעול השרשת צמחי נוי הנמצאים במסחר יקל ויזיל את עבודת השתלנות.

אובדן כשר ההשתרשות בצמחים מעוצים לאחר שעברו מהשלב היונילי לבוגר היא בעיה המהווה מכשול בתוכניות טיפוח של צמחי נוי מעוצים, עצי יער וכנות של עצי פרי. ההבנה המעמיקה של המקור ההתפתחותי, הפיזיולוגי, והמולקולארי של התופעה תתרום רבות לפתרון הבעיה.

התמיינות שורשים אדוונטיבים הוא תהליך מורכב בו שורשים מתמיינים מרקמות שאינן שורש^{8,9}. תהליך ההתמיינות מתאפיין בארבעה שלבים, אשר בכל אחד מהם לאוקסין תפקיד חשוב: (1) שלב דה-דיפרנציאציה, (2) שלב חלוקות התאים, (3) שלב הדיפרנציאציה (התמיינות) ו-(4) שלב הצצת השורש¹⁰. בצמחים קשי השתרשות, רוחת התופעה של חלוקות תאים והיווצרות קאלוס ללא התמיינות שרשים¹¹⁻¹³. כלומר, המעבר משלב (2) לשלב (3) חסום. שורשים אדוונטיבים מתמיינים בד"כ מרקמות פנימיות כמו הקמביום או רקמות שיפה ועצה בקרבתו בצמחים מעוצים

^{14, 15} או הפריציקל בצמחי ארבידופסיס ¹⁶. לפיכך במהלך כל תהליך ההתמיינות נתונים התאים המתחלקים תחת לחץ שכבות התאים שמעליהם. נמצא שהתמיינות של שורשים צדדיים (שורשים המתמיינים מרקמת שורש) מושפעת מלחצים המופעלים בין התאים ולכן לעיתים קרובות מתמייין שורש צדדי בחלק החיצוני של כיפוף בשורש העיקרי שם גם מצטבר אוקסין ¹⁷⁻¹⁹. לחצים וכוחות המופעלים בין תאים צמחיים תלויים במידה רבה בחוזק הדופן ²⁰. בנוסף נמצא שהתמיינות של פרימורדיות של עלים במריסטמת הנצר הקודקודית מושפעות מתכונות דופן התא. לדוגמא, החלשה מקומית של חוזק הדופן באמצעות האנזים אקספנסין ²¹ או באמצעות אסטרפיקציה של פקטין ²² גרמה להתפתחות פרימורדיה חדשה ממריסטמת הנצר הקודקודית. כמו כן נמצא שהתאים בפריפריה של המריסטמה, שם מתמיינות הפרימורדיות בעלי דופן יותר אלסטית מאשר התאים במרכז המריסטמה ²³. מידת הקושי והאלסטיות של הדופן מוכתבת במידה רבה ע"י סינטזה וכיוון סיבי הצלולוז ²⁴ ושלד המיקרוטובולי ידוע כבעל תפקיד חשוב בהכוונת קומפלקס הצלולוז סינטאז ובקרה על כיוון סיבי הצלולוז ³. לכן לשלד המיקרוטובולי תפקיד בבקרה על חוזק הדופן אבל מאידך גם ארגון המיקרוטובולי עצמו מושפע משינויים בסינטזה של צלולוז ^{25, 26} ומלחצים המופעלים על התא ²⁰, ²⁷⁻²⁹. מערכת ההיזון החוזר הזו שקימת בין שלד המיקרוטובולי ודופן התא קשורה קשר הדוק לאוקסין. אוקסין גורם לעליה בחמיצות הדופן ובכך יוצר תנאים המעודדים את פעילות האנזים אקספנסין שכאמור מחליש את הדופן ³⁰. מאידך שינויים בסינטזה של צלולוז ^{20, 31, 32} ולחץ ³³ משפיעים על מיקום של PIN1 שהוא טרנספורטר של אוקסין. אוקסין גם משפיע על אירגון של מיקרוטובולי ³⁴⁻³⁷ ומיקרוטובולי משפיע על מיקום פולרי של טרנספורטים (PIN1 and PIN2) של אוקסין ^{20, 32, 38, 39}.

לפיכך ניתן להסיק שמאזן עדין בין ארגון מיקרוטובולי, חוזק דופן התא והצטברות של אוקסין הינו בעל משמעות רבה בזמן חלוקות תאים והתמיינות פרימורדיות של איברים בצמח. ניסויים המוצגים כאן מצביעים על כך ששינויים בדינמיקה של מיקרוטובולי ע"י טיפול בחומרים מפרקי מיקרוטובולי בכמויות קטנות שיפרו התמיינות שורשים אדוונטיבים באיקליפטוס גרנדיס. אנו ממשיכים ללמוד את התופעה לבדוק את הטיפול על צמחים נוספים.

סיכום עם שאלות מנחות

נא להתייחס לכל השאלות בקצרה ולעניין, ב-3 עד 4 שורות לכל שאלה (לא תובא בחשבון חריגה מגבולות המסגרת המודפסת).

שיתוף הפעולה שלך יסייע לתהליך ההערכה של תוצאות המחקר.

הערה: נא לציין הפנייה לדו"ח אם נכללו בו נקודות נוספות לאלה שבסיכום.

מטרות המחקר תוך התייחסות לתוכנית העבודה.
מטרות המחקר כרגע נאמנות לתוכנית המחקר המקורית ואנו ממלאים אותן בזו אחר זו
עיקרי הניסויים והתוצאות.
1. ריבוי ועיצוב עציצים של רימון ננסי מתוכנית הטיפוח של דורון הולנד. 2. כיול פרוטוקולים לריבוי צמחי ארומה וצמחי נוי שנמצאים במסחר. 3. לימוד השימוש בחומרים מפרקי מיקרוטובולי כמעודדי השתרשות. 4. הצלת צמחי בר בסכנת הכחדה
2. בעיות שונות לפתרון ו/או שינויים (טכנולוגיים, שיווקיים ואחרים) שחלו במהלך העבודה; התייחסות המשך המחקר לגביהן, האם יושגו מטרות המחקר בתקופה שנתרה לביצוע תוכנית המחקר?
1. ברימון עדין יש לעצץ קווים מצטיינים חדשים בעלי תכונות ייחודיות. 2. לימוד היסטולוגי מעמיק של השפעת מפרקי מיקרוטובולי על השרשת ייחורים מעוצים. 3. פיתוח צמחי ארומה נוספים כצמחי נוי בעציצים
הפצת הידע שנוצר בתקופת הדו"ח: פרסומים בכתב - <u>ציטט</u> ביבליוגרפי כמקובל בפרסום מאמר מדעי; פטנטים - יש לציין שם ומס' פטנט; הרצאות וימי עיון - יש לפרט מקום, תאריך, ציטוט ביבליוגרפי של התקציר כמקובל בפרסום מאמר מדעי.
פרסום הדוח: אני מבקשת לא לפרסם את הדוח
רק בספריות X כרגע עוד אין מה להפיץ לחקלאים
ללא הגבלה (בספריות ובאינטרנט)
חסוי - X על הדו"ח להישאר חסוי
האם בכוונתך להגיש תוכנית המשך בתום תקופת המחקר הנוכחי? כן* -

- (1) Rasmussen, C. G.; Humphries, J. A.; Smith, L. G., *Annu Rev Plant Biol* **2011**, 62, 387-409.
- (2) Wasteneys, G. O., *J Cell Sci* **2002**, 115, (Pt 7), 1345-54.
- (3) Paredes, A. R.; Somerville, C. R.; Ehrhardt, D. W., *Science* **2006**, 312, 1491-1495.
- (4) Wasteneys, G. O., *Curr Opin Plant Biol* **2004**, 7, (6), 651-60.
- (5) Wasteneys, G. O.; Collings, D. A., Expanding beyond the great divide: the cytoskeleton and axial growth. In *The Plant and Cytoskeleton in Cell Differentiation and Development*, ed.; Hussey, P. J., 'Ed.' 'Eds.' Blackwell Publishing: Oxford.uk, 2004; 'Vol.' 10, p^pp 83-116.
- (6) Wasteneys, G. O.; Fujita, M., *J Plant Res* **2006**, 119, (1), 5-10.
- (7) Landrein, B.; Hamant, O., *Plant J* **2013**.
- (8) Casson, S. A.; Lindsey, K., *New Phytol* **2003**, 158, 11-38.
- (9) Geiss, G.; Gutierrez, L.; Bellini, C., *Annu Plant Rev* **2009**, 37, 127-156.
- (10) De Klerk, G. J.; Van der Krieken, W.; de Jong, J. C., *In Vitro Cell Dev Biol Plant* **1999**, 35, 189-199.
- (11) Ballester, A.; San-Jose, M. C.; Vidal, N.; Fernandez-Lorenzo, J. L.; Vieitez, A. M., *Ann Bot* **1999**, 83, 619-629.
- (12) Greenwood, M. S.; Cui, X.; Xu, F., *Physiol Plant* **2001**, 111, (3), 373-380.
- (13) Vidal, N.; Arellano, G.; San-Jose, M. C.; Vieitez, A. M.; Ballester, A., *Tree Physiol* **2003**, 23, (18), 1247-54.
- (14) Blakesley, D.; Weston, G. D.; Hall, J. F., *Plant Growth Regul* **1991**, 10, 341-353.
- (15) Fahn, A., *Fourth Edition, Pergamon Press* **1990**.
- (16) Falasca, G.; Altmura, M. M., *Plant Biosystems* **2003**, 137, 265-274.
- (17) Ditengou, F. A.; Teale, W. D.; Kochersperger, P.; Flittner, K. A.; Kneuper, I.; van der Graaff, E.; Nziengui, H.; Pinosa, F.; Li, X.; Nitschke, R.; Laux, T.; Palme, K., *Proc Natl Acad Sci U S A* **2008**, 105, (48), 18818-23.
- (18) Laskowski, M.; Grieneisen, V. A.; Hofhuis, H.; Hove, C. A.; Hogeweg, P.; Maree, A. F.; Scheres, B., *PLoS Biol* **2008**, 6, (12), e307.
- (19) Richter, G. L.; Monshausen, G. B.; Krol, A.; Gilroy, S., *Plant Physiol* **2009**, 151, (4), 1855-66.
- (20) Heisler, M. G.; Hamant, O.; Krupinski, P.; Uyttewaal, M.; Ohno, C.; Jonsson, H.; Traas, J.; Meyerowitz, E. M., *PLoS Biol* **2010**, 8, (10), e1000516.
- (21) Pien, S.; Wyrzykowska, J.; McQueen-Mason, S.; Smart, C.; Fleming, A., *Proc Natl Acad Sci U S A* **2001**, 98, (20), 11812-7.
- (22) Peaucelle, A.; Braybrook, S. A.; Le Guillou, L.; Bron, E.; Kuhlemeier, C.; Hofte, H., *Curr Biol* **2011**, 21, (20), 1720-6.
- (23) Kierzkowski, D.; Nakayama, N.; Routier-Kierzkowska, A. L.; Weber, A.; Bayer, E.; Schorderet, M.; Reinhardt, D.; Kuhlemeier, C.; Smith, R. S., *Science* **2012**, 335, (6072), 1096-9.
- (24) Somerville, C.; Bauer, S.; Brininstool, G.; Facette, M.; Hamann, T.; Milne, J.; Osborne, E.; Paredes, A.; Persson, S.; Raab, T.; Vorwerk, S.; Youngs, H., *Science* **2004**, 306, (5705), 2206-11.
- (25) Bringmann, M.; Li, E.; Sampathkumar, A.; Kocabek, T.; Hauser, M. T.; Persson, S., *Plant Cell* **2012**, 24, (1), 163-77.
- (26) Fisher, D. D.; Cyr, R. J., *Plant Physiol* **1998**, 116, (3), 1043-51.
- (27) Hamant, O.; Heisler, M. G.; Jonsson, H.; Krupinski, P.; Uyttewaal, M.; Bokov, P.; Corson, F.; Sahlin, P.; Boudaoud, A.; Meyerowitz, E. M.; Couder, Y.; Traas, J., *Science* **2008**, 322, (5908), 1650-5.
- (28) Uyttewaal, M.; Burian, A.; Alim, K.; Landrein, B.; Borowska-Wykret, D.; Dedieu, A.; Peaucelle, A.; Ludynia, M.; Traas, J.; Boudaoud, A.; Kwiatkowska, D.; Hamant, O., *Cell* **2012**, 149, (2), 439-51.
- (29) Wymer, C. L.; Wymer, S. A.; Cosgrove, D. J.; Cyr, R. J., *Plant Physiol* **1996**, 110, (2), 425-30.

- (30) Cosgrove, D. J., *Nat Rev Mol Cell Biol* **2005**, 6, (11), 850-61.
- (31) Feraru, E.; Feraru, M. I.; Kleine-Vehn, J.; Martinieri, A.; Mouille, G.; Vanneste, S.; Vernhettes, S.; Runions, J.; Friml, J., *Curr Biol* **2011**, 21, (4), 338-43.
- (32) Hamant, O.; Meyerowitz, E. M.; Traas, J., *Plant Signal Behav* **2011**, 6, (1), 137-9.
- (33) Nakayama, N.; Smith, R. S.; Mandel, T.; Robinson, S.; Kimura, S.; Boudaoud, A.; Kuhlemeier, C., *Curr Biol* **2012**, 22, (16), 1468-76.
- (34) Dhonukshe, P.; Mathur, J.; Hulskamp, M.; Gadella, T. W., Jr., *BMC Biol* **2005**, 3, 11.
- (35) Dhonukshe, P.; Weits, D. A.; Cruz-Ramirez, A.; Deinum, E. E.; Tindemans, S. H.; Kakar, K.; Prasad, K.; Mahonen, A. P.; Ambrose, C.; Sasabe, M.; Wachsmann, G.; Luijten, M.; Bennett, T.; Machida, Y.; Heidstra, R.; Wasteneys, G.; Mulder, B. M.; Scheres, B., *Cell* **2012**, 149, (2), 383-96.
- (36) Lin, D.; Cao, L.; Zhou, Z.; Zhu, L.; Ehrhardt, D.; Yang, Z.; Fu, Y., *Curr Biol* **2013**, 23, (4), 290-7.
- (37) Xu, T.; Wen, M.; Nagawa, S.; Fu, Y.; Chen, J. G.; Wu, M. J.; Perrot-Rechenmann, C.; Friml, J.; Jones, A. M.; Yang, Z., *Cell* **2010**, 143, (1), 99-110.
- (38) Ambrose, C.; Ruan, Y.; Gardiner, J.; Tamblyn, L. M.; Catching, A.; Kirik, V.; Marc, J.; Overall, R.; Wasteneys, G. O., *Dev Cell* **2013**, 24, (6), 649-59.
- (39) Kakar, K.; Zhang, H.; Scheres, B.; Dhonukshe, P., *Nature* **2013**, 495, (7442), 529-33.