



УДК 581.4:581.8

АНАТОМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ЗАЧАТКІВ БІЧНИХ КОРЕНІВ У *BUTOMUS UMBELLATUS* L.

ІВАН В. ЖУПАНОВ

Анотація. Дослідження показали, що зачатки бічних коренів (ЗБК) *Butomus umbellatus* формуються з клітин перициклу. Процес ініціації ЗБК відбувається в апікальній меристемі. Першою помітною подією є збільшення розмірів групи ініціальних клітин перициклу. Ріст ЗБК має двофазний характер. На першій фазі відбуваються активні клітинні ділення і формування майбутніх тканин БК. На другій фазі ріст ЗБК значно сповільнюється. Вихід ЗБК на поверхню спостерігався на відстані 6-8 см від верхівки кореня.

Ключові слова: *Butomus umbellatus*, адвентивні корені, зачатки бічних коренів (ЗБК), перицикла

Інститут ботаніки ім. М.Г.Холодного НАН України, вул. Терещківська, 2, Київ, 01601, Україна; izhupanov@yandex.ua

Вступ

Як відомо, в переважній більшості рослин зачатки бічних коренів (ЗБК) утворюються у зоні диференціювання, або зрілій частині батьківського кореня, шляхом поділу клітин перициклу. Однак відомо, що у деяких видів рослин, наприклад у видів родин Cuscutraceae та Polygonaceae (Гуляев 1964; ДУБРОВСКИЙ 1986; ДЕМСЕНКО & ДЕМСЕНКО 2001), формування ЗБК відбувається в апікальній меристемі зародкового кореня, або в апікальній меристемі адвентивних коренів у деяких повітряно-водних рослин (O'DELL & FOARD 1969; MALLORY *et al.* 1970; SEAGO 1973; CLOWES 1985).

Ініціацію зачатків бічних коренів у зоні диференціювання головного кореня та їх подальший ріст детально вивчено на прикладі *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Allium cepa* L., *Raphanus sativus* L., які є модельними об'єктами під час дослідження формування кореневої системи (LASKOWSKI *et al.* 1995; LLORET & CASERO 2002; DE SMET 2012). Однак послідовність первинних подій при формуванні ЗБК у меристемі адвентивних коренів повітряно-водних рослин залишається невідомою. Тому метою нашої

роботи було дослідити особливості ініціації та росту ЗБК у *Butomus umbellatus* L.

Матеріали і методи досліджень

Об'єктом досліджень було обрано адвентивні корені повітряно-водної рослини *B. umbellatus*, що росла у природних умовах на р. Псел у районі смт Велика Багачка Полтавської обл. Матеріал збирали протягом вегетаційного періоду 2011-2013 рр. Відрізки адвентивних коренів фіксували у розчині 2,5% глютарового альдегіду на 0,1 М кокодилатному буфері (pH 7,2) при температурі +4°C. Потім зразки промивали декілька разів 0,1 М розчином того ж буферу (pH 7,2) для видалення надлишку фіксатора. Постфіксацію зразків здійснювали 1% розчином OsO₄ протягом 4 год. при температурі +4°C. Зразки промивали дистильованою водою, зневоднювали у серії спиртів зростаючої концентрації, та ацетоні, після чого заливали сумішшю епон-аралдит.

Для дослідження анатомічної будови виготовляли повздовжні зрізи завтовшки 1,0 мкм на ультрамікротомі MT-XL (RMC Instrument, США). Зрізи фарбували 1% розчином толуїдинового синього у суміші з

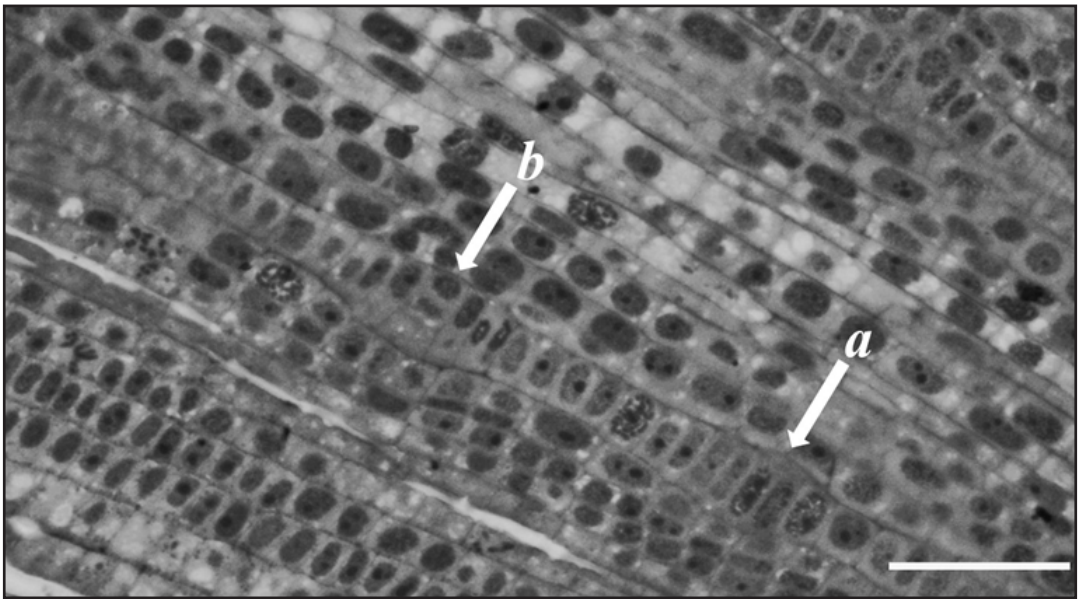


Рис. 1. Ініціація ЗБК в адвентивних коренях *Butomus umbellatus*: **a** – збільшені клітини зовнішнього шару плероми; **b** – переκлінальний поділ клітин плероми. Масштаб – 50 мкм.

Fig. 1. Initiation of lateral root primordia (LRP) in *Butomus umbellatus* adventitious roots: **a** – increased cells in the periderm outermost layer; **b** – periclinal division of periderm cells. Bar – 50 μ m.

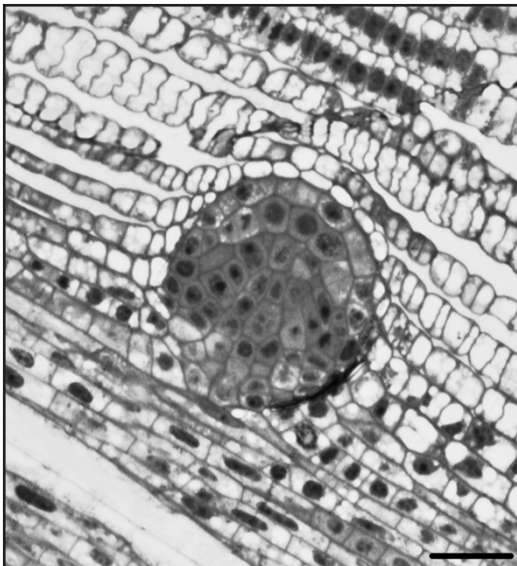


Рис. 2. Повздовжний зріз молодого ЗБК *Butomus umbellatus* на відстані 1,5 мм від верхівки кореня. Масштаб – 25 мкм.

Fig. 2. Longitudinal section through the young LRP of *Butomus umbellatus* at the distance of 1,5 mm from root apex. Bar – 25 μ m.

1% розчином бури ($\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7$), та досліджували у світлооптичному мікроскопі Axioscope (Carl Zeiss, Німеччина). Для вимірювання розмірів клітин використовували окуляр-мікрометр МОВ-1-15. Статистичну обробку даних здійснювали Statistica 7.0. Цифрові зображення зразків отримували за допомогою цифрової фотокамери Nikon D3100.

Результати та їх обговорення

Анатомічна будова адвентивних коренів *B. umbellatus* є типовою для однодольних рослин. Клітини епідермісу не утворюють корневих волосків. Кора складається з 12-14 шарів клітин. Під корою розташований центральний циліндр, зовнішній шар якого представлений одношаровим перициклом.

Ініціація утворення ЗБК в меристемі *B. umbellatus* відбувається у клітинах зовнішнього шару плероми (майбутнього перициклу). На відстані 0,35-0,40 мм від верхівки кореня, де на зрізах помітно 6-7 клітин, які збільшуються у розмірах і стають у 1,5-2 рази ширші за оточуючі клітини

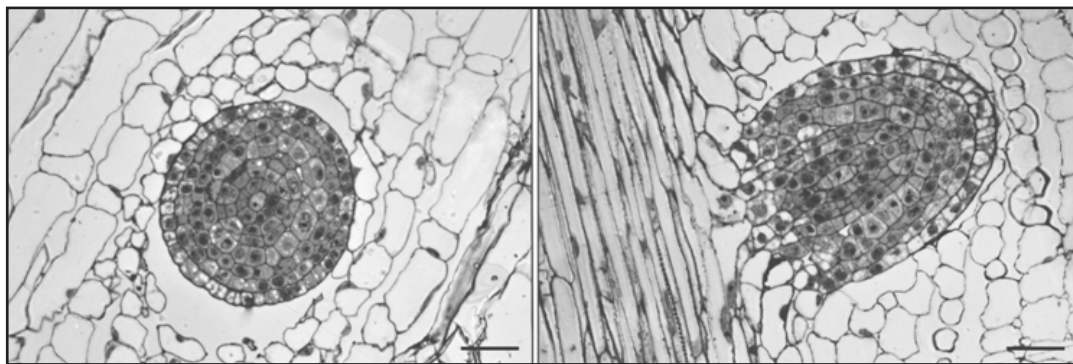


Рис. 3. Поперечний та поздовжній зрізи зрілих ЗБК *Butomus umbellatus* на відстані 4-8 мм від верхівки кореня. Масштаб – 50 мкм.

Fig. 3. Transversal and longitudinal sections of mature LRP of *Butomus umbellatus* at the distance of 4-8 mm from root apex. Bar – 50 μ m.

(Рис. 1). Першими периклінально діляться ініціальні клітини, які розташовані в середині групи, на відстані 0,4 мм від верхівки кореня. Ця подія вказує на початок утворення ЗБК у меристемі. Незабаром, всі клітини ініціальної групи діляться периклінально, що призводить до утворення двошарової структури ЗБК. Клітини ЗБК продовжують інтенсивно ділитися у той час, як клітини меристеми закінчують поділ та починають рости розтягом.

ЗБК закладаються строго акропетально. В кінці меристеми та у дистальній частині зони розтягу вони набувають округлої або злегка витягнутої форми. На відстані 1-2 мм від верхівки кореня розмір ЗБК різко збільшується у 2,5-3 рази, за рахунок інтенсивного поділу клітин (Рис. 2).

На відстані 4 мм від верхівки кореня, в центральній зоні розтягу, ЗБК складаються з 8 шарів клітин. На поперечних зрізах зачатки мають чітку, диференційовану структуру, що свідчить про закінчення закладання гістогенів. Зовнішній шар клітин ЗБК – протодерма представлена невеликими, щільно розташованими ізодіаметричними клітинами. Під протодермою розташована перифлема (майбутня кора), 3-4 шари якої складаються з відносно крупних, округлих або овальних клітин. Найглибша гістологічна зона ЗБК – плерома (майбутній центральний циліндр), утворена 3-4 шарами щільно розташованих

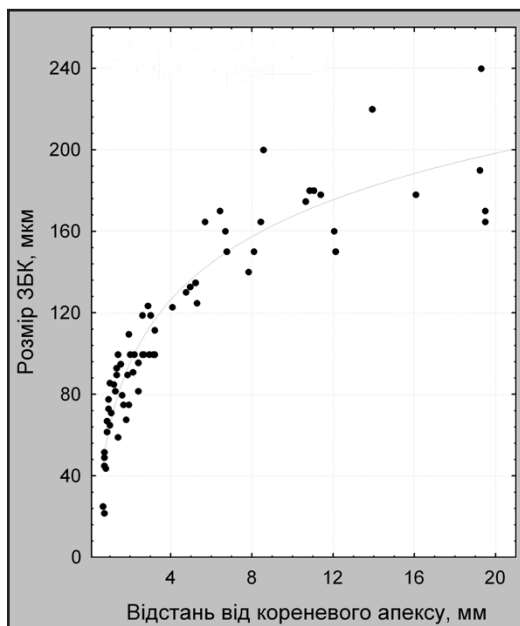


Рис. 4. Розмір ЗБК *Butomus umbellatus* на різній відстані від апексу кореня.

Fig. 4. *Butomus umbellatus* LRP size at the different distance from a root apex.

клітин овальної форми. У клітинах різних шарів спостерігаються мітози. Збільшення об'єму вакуолей клітин основи ЗБК свідчить про початок їх диференціювання у спеціалізовані тканини майбутнього кореня. Проходження ЗБК через кору батьківського кореня *B. umbellatus* викликає деформацію

клітинних рядів та частковий лізис оточуючих клітин кори, при цьому спостерігається формування невеликих порожнин навколо ЗБК (Рис. 3).

Для аналізу динаміки росту ЗБК ми виміряли розмір окремих зачатків на різній відстані від верхівки. Проаналізувавши розподіл зачатків за розмірами вздовж кореня, ми встановили, що їх ріст має двофазний характер. На відстані до 4 мм (перший етап) відбувається швидкий ріст ЗБК за рахунок активних клітинних поділів, а також формується структура (закладаються гістогени) майбутнього БК. На відстані більше 4 мм від верхівки кореня (другий етап) ріст ЗБК значно сповільнюється (Рис. 4). Вихід БК на поверхню спостерігається на відстані 6-8 см від верхівки батьківського кореня.

Висновки

Припускається, що утворення ЗБК в апікальній меристемі адвентивних коренів повітряно-водних рослин може бути пов'язане з особливостями існування цієї групи рослин. Безумовно, що ріст коренів у водному середовищі потребує ряду суттєвих адаптивних структурно-функціональних перетворень, що обумовлені насамперед дією фактора гіпоксії/аноксії. Таким чином, ріст ЗБК у цієї екологічної групи рослин може обмежуватися прямо чи опосередковано через ендогенні сигнали (гормональні чи трофічні) гіпоксією і корелювати з утворенням повітряних порожнин у корені, тобто аеренхіми.

Використані джерела

- ГУЛЯЕВ В.А. 1964. Заложение и формирование боковых корешков у некоторых растений семейства тыквенных. *Ботан. журн.* **49**: 1482–1485.
- ДУБРОВСКИЙ И.Г. 1986. Происхождение тканей зародышевого бокового корня огурца, межтканевые взаимодействия и позиционный контроль в его развитии. *Онтогенез* **17**: 176–189.
- CLOWES F.A.L. 1985. Origin of epidermis and development of root primordia in *Pistia*, *Hydrocharis* and *Eichhornia*. *Ann. Bot.* **55**: 849–857.
- DE SMET I. 2012. Lateral root initiation: one step at a time. *New Phytol.* **193**: 867–873.
- ДЕМЧЕНКО К.Н., ДЕМЧЕНКО Н.Р. 2001. Changes of root structure in connection with the development of lateral root primordia in wheat and pumpkins. Recent advances of plant root structure and function. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- LASKOWSKI M.J., WILLIAMS M.E., NUSBAUM H.C., SUSSEX I.M. 1995. Formation of lateral root meristems is a two-stage process. *Development* **121**: 3303–3310.
- LLORET P.G., CASERO P.J. 2002. Lateral root initiation. In: WASEL Y., ESHEL A., KAFKAFI U. (eds), *Plant roots – the hidden half*: 127–155. Marcel Dekker, New York.
- MALLORY T.E., CHIANG S.H., CUTTER E.G., GIFFORD E.M. JR. 1970. Sequence and pattern of lateral root formation in five selected species. *Am. J. Bot.* **57**: 800–809.
- SEAGO J.L. 1973. Developmental anatomy in roots of *Ipomoea purpurea*. II. Initiation and development of secondary roots. *Am. J. Bot.* **60**: 607–618.
- O'DELL D.H., FOARD D.E. 1969. Presence of lateral root primordia in the radicle of buckwheat embryos. *Bull. Tor. Bot. Club* **96**: 1–3.

ANATOMICAL FEATURES OF LATERAL ROOT FORMATION IN *BUTOMUS UMBELLATUS* L.

I.V. ZHUPANOV

Abstract. The study of lateral root formation in adventitious roots in *Butomus umbellatus* showed that lateral root primordia (LRP) form from pericycle cells. The LRP initiation took place in the apical meristem. The first morphological event related to the LRP initiation is the enlargement of initial pericycle cells. The LRP growth has a biphasic pattern. At the first phase an active cell divisions and formation of future tissues of LR are observed. At the second phase the LRP growth considerably slows. Mature LRPs reach the parental root surface at the distance of 6-8 cm from its apex.

Key words: *Butomus umbellatus*, adventitious roots, lateral root primordia (LRP), pericycle