

Оригинальные работы

УДК 576.3:57.042:581.43

Е.Л. КОРДЮМ, Г.И. МАРТЫН, Ю.В. ОВЧАРЕНКО

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, Киев

E-mail: cell@svitonline.com

РОСТ И ДИФФЕРЕНЦИРОВКА КЛЕТОК КОЛУМЕЛЛЫ КОРНЕВОГО ЧЕХЛИКА И СОБСТВЕННО КОРНЯ В СТАЦИОНАРНЫХ УСЛОВИЯХ И ПРИ КЛИНОСТАТИРОВАНИИ



*Представлены результаты светооптических и электронно-микроскопических исследований корневых апексов 3-суточных проростков столовой свеклы (*Beta vulgaris*), которые росли в условиях стационарного контроля и клиностатирирования. Показано, что ультраструктура и топография органелл статоцитов корневого чехлика (гравивоспринимающие клетки) и клетки дистальной зоны растяжения (гравиреагирующие клетки) собственно корня четко отображают разные направления их роста и дифференцирования в пространстве и во времени в зависимости от специализации и функций. Рост и генетически детерминированная дифференцировка клеток в условиях клиностатирирования происходят подобно контролю, хотя определенные отличия в их ультраструктуре свидетельствуют об изменениях метаболизма.*

© Е.Л. КОРДЮМ, Г.И. МАРТЫН, Ю.В. ОВЧАРЕНКО, 2008

Введение. Открытие гравичувствительности растительной клетки базируется на изменениях клеточного метаболизма и ультраструктуры в условиях микрогравитации. Для лучшего понимания механизмов этих изменений предлагается отделить понятие активного восприятия клетками гравитационного стимула для реализации нормальной пространственной ориентации, роста и жизнедеятельности растений от понятия стабильности метаболизма и ультраструктуры клеток в гравитационном поле и их изменений в условиях микрогравитации [1]. Подавляющее большинство работ посвящено вопросам влияния реальной микрогравитации в космическом полете и иммитированной микрогравитации (клиностатирирования) на структурно-функциональную организацию клеток статенхимы корневого чехлика и эндодермы стебля – специализированных гравирецепторных клеток [2–8]. Значительно меньше внимания уделяется исследованиям структурно-функциональной организации других типов клеток, не специализированных к восприятию гравитационного вектора, в условиях измененной гравитации. В то же время именно такие исследования необходимы для выяснения клеточных механизмов гравичувствительности растений. Остаются также не до конца решенными вопросы относительно степени влияния измененной гравитации на рост и дифференцировку различного типа клеток, хотя эти вопросы являются ключевыми для понимания возможностей адаптации растений к условиям реальной микрогравитации. Поэтому целью нашей работы был сравнительный анализ ультраструктуры клеток колумеллы корневого чехлика, меристемы и дистальной зоны растяжения собственно корня в течение их роста и дифференцировки в стационарных условиях и в условиях клиностатирирования, поскольку корневые апексы являются удобной моделью для такого рода исследований.

Материал и методы. Объектом исследования были выбраны апексы корней 3-суточных проростков столовой свеклы *Beta vulgaris* L. (сорт Бордо 237). Откалиброванные соплодия завертывали в трубочки из влажной фильтровальной бумаги, которые помещали в сахарные стаканчики высотой 9 см. Одну часть стаканчиков оставляли в стационарных условиях, другую – переносили на медленный горизонтальный клиностат (2 об/мин). Опыты

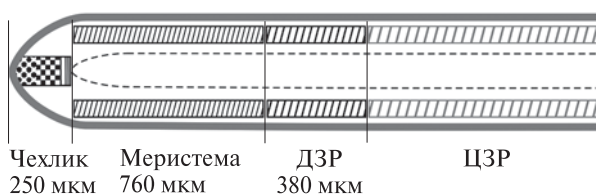


Рис. 1. Схема строения корневой апексы: ДЗР — дистальная зона растяжения, ЦЗР — центральная зона растяжения

проводили в темноте при температуре $23 \pm 1^\circ\text{C}$ и 67 % влажности. Для световой и электронной микроскопии отрезали корневые апексы длиной 1,5 см и фиксировали 3%-ным раствором глутаральдегида и 1%-ным раствором OsO_4 на 0,1 М фосфатном буфере, pH 7,2. Обезвоживание материала в спиртах возрастающей концентрации и ацетоне, а также его заключение в смесь эпоксидных смол проводили по стандартной методике. Срезы получали на ультрамикротоме LKB III толщиной 1 мкм для световой микроскопии и 500 \AA для электронной микроскопии. Полутонкие срезы окрашивали 1%-ным раствором метиленового синего и исследовали на световых микроскопах NU 2 и Axioscope («Carl Zeiss», Германия). Тонкие срезы окрашивали цитратом свинца и исследовали при помощи электронного микроскопа JEM 1200EX («Jeol», Япония). Измерения линейных параметров клеток и амилопластов проводили на световом микроскопе при помощи окуляр-микрометра, митохондрий — на фотонегативах, снятых на электронном микроскопе. Количественные данные обрабатывали статистически.

Результаты исследований и их обсуждение. Корневые апексы содержат меристематические инициали эпидермиса, коры и центрального цилиндра собственно корня, а также инициали колумеллы и периферической зоны корневой чехлика. Последние локализованы на дистальной поверхности центра покоя корня, первые — на его проксимальной поверхности. Таким образом, дифференцировка меристематических клеток происходит в двух противоположных направлениях: к базальной части собственно корня — зоны растяжения и дифференцировки, и к его апикальной части — статоциты и секреторные клетки (рис. 1).

Корневой чехлик. Корневые чехлики проростков свеклы имеют типичное для двудоль-

ных растений строение. Центральную часть чехлика занимает колумелла, состоящая из вертикальных клеточных рядов. Формирование колумеллы происходит за счет периклиналиных делений меристемы чехлика, представленной двумя слоями клеток (рис. 2, а, б и рис. 3). В периферической части чехлика находятся клетки различного размера и формы. Периферические слои чехлика окружают апикальную меристему собственно корня, достигая дистальной зоны растяжения. Клетки периферической части чехлика имеют общие с эпидермисом инициали, деление которых происходит в разных плоскостях. Результаты измерений высоты чехликов в участке колумеллы и их диаметра на уровне меристематических инициалей показали, что высота чехликов, сформированных в условиях клиностаტიрования, достоверно меньше по сравнению с контролем, диаметры практически были подобны (рис. 4). Поскольку высота чехлика определяется числом и размером клеток колумеллы, было проведено определение этих показателей. Оказалось, что чехлики практически не отличаются по количеству клеток в каждом ряду колумеллы, начиная от меристемы, по 11 ± 2 в ряду. Высота меристематических клеток первого слоя контрольных проростков составила $10,3 \pm 0,4$ мкм. Высота клеток второго слоя меристемы значительно уменьшалась. Такое различие в высоте клеток 1-го и 2-го слоев меристемы характерно для чехликов и при клиностаტიровании. По мнению Иванова [9], имеющаяся разница в высоте обусловлена асимметричным делением клеток первого слоя, более высокой интенсивностью их деления и скоростью роста. После деления клетки переходят к росту растяжением. Наиболее интенсивно растут клетки 3–5-го горизонтальных слоев, высота которых в среднем увеличивается в три раза. Клетки колумеллы в условиях клиностаტიрования растут менее интенсивно, в результате чего их высота на 10–30 % меньше по сравнению с контролем, что и обуславливает уменьшение высоты чехликов.

Ростовые зоны собственно корня. В зародышевом корне 3-суточных проростков *B. vulgaris* уже сформированы три ростовые зоны — меристемы, растяжения и дифференцировки с корневыми волосками. Апикальная мерис-

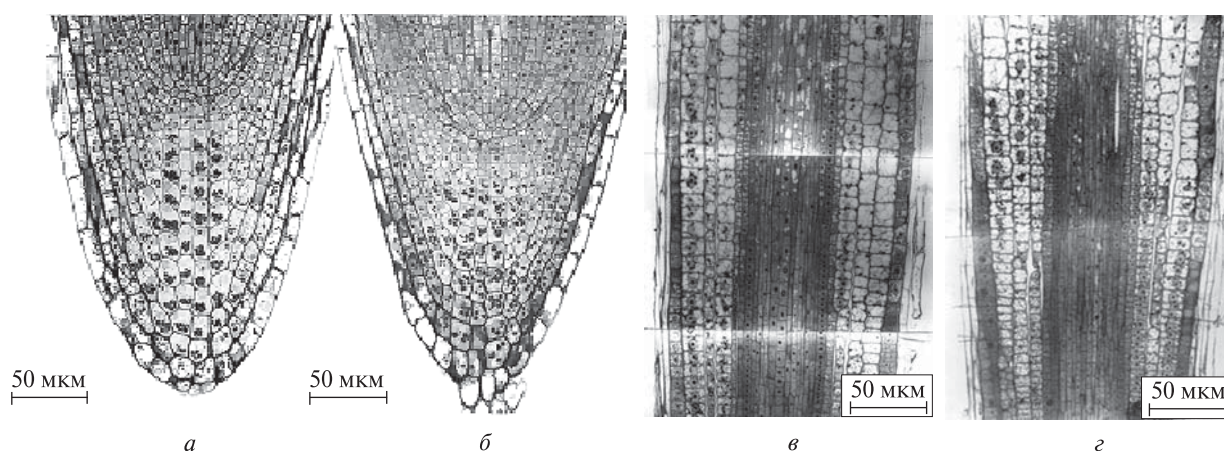


Рис. 2. Продольные срезы корневых чехликов (а, б) и дистальной зоны растяжения корней (в, з) проростков столовой свеклы, растущих в стационарном контроле (а, в) и в условиях клиностатирования (б, з)

тема собственно корня состоит из генетически детерминированных инициалей клеток будущего эпидермиса, коры и центрального цилиндра. Клетки зоны растяжения отличаются по скорости роста. Часть зоны растяжения непосредственно за меристемой, клетки которой растут медленно, определяется в настоящее время как постмитотическая зона изодиаметрического роста, или дистальная зона растяжения [4], количество клеток в каждом продольном слое коры этой зоны равняется приблизительно 25 [10]. Мы употребляем термин «дистальная зона растяжения» (ДЗР), так как такой термин указывает на локализацию этих клеток между меристемой и центральной зоной растяжения (ЦЗР), клетки которой отличаются быстрым ростом, но не ограничивает их показателями митотической активности, формы или аллометрического коэффициента роста. Для клеток ДЗР характерны специфические физиологические свойства. Они отличаются от клеток ЦЗР по чувствительности к ауксину, а также к другим эндогенным сигналам и экзогенным факторам, таким как этилен, внеклеточный кальций, механическое давление, водный или солевой стресс, гравитация, алюминий и микроорганизмы [4, 11, 12]. В зародышевом корне проростков столовой свеклы длина дистальной зоны растяжения составляет 380 мкм (рис. 2, в, з). Кора состоит из четырех слоев, внутренний из которых дифференцируется в эндодерму. Паренхимные клетки коры соединены между собой в ради-

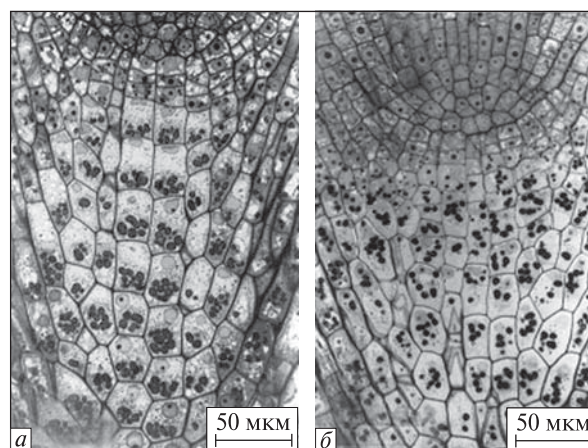


Рис. 3. Продольные срезы колумеллы корневых чехликов проростков столовой свеклы, растущих в стационарном контроле (а) и в условиях клиностатирования (б)

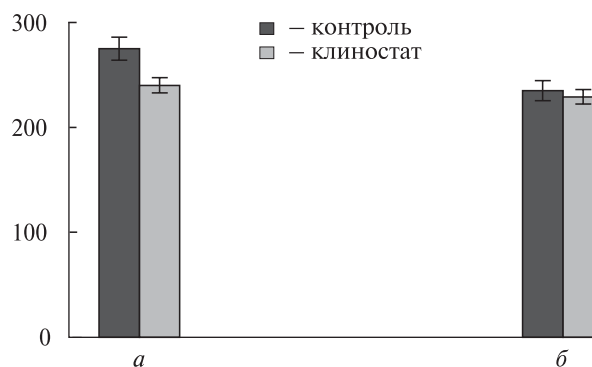


Рис. 4. Высота (а) и диаметр (б) (по вертикали, мкм) корневых чехликов проростков столовой свеклы, растущих в стационарном контроле и в условиях клиностатирования

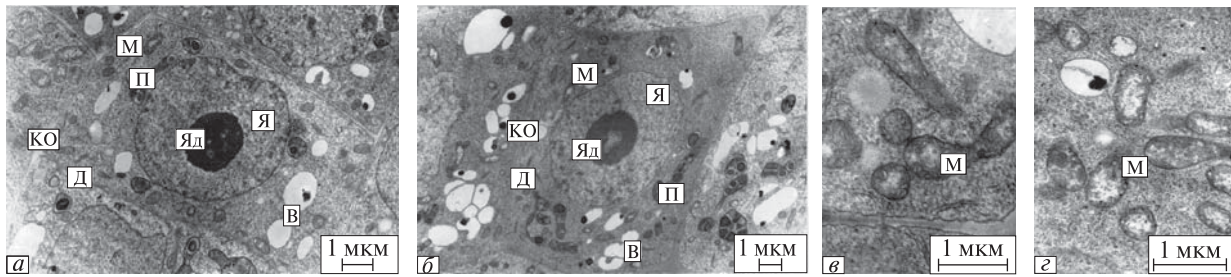


Рис. 5. Клетки (а, б) и фрагменты клеток (в, з) меристемы корневых чехликов проростков столовой свеклы, растущих в стационарном контроле (а, в) и в условиях клиностатирирования (б, з): Я – ядро, Яд – ядрышко, М – митохондрия, П – пластида, Д – диктиосома, В – вакуоль, КО – клеточная оболочка

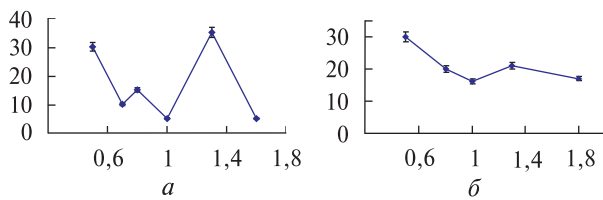


Рис. 6. Кривые процентного распределения митохондрий по размеру в клетках меристемы корневых чехликов в стационарном контроле (а) и в условиях клиностатирирования (б): по вертикали – %; по горизонтали – мкм

альном и продольном направлениях, что обеспечивает восходящий и нисходящий симпластный транспорт внутри этой ткани [13].

Ультраструктура клеток колумеллы. Ультраструктура клеток меристемы корневых чехликов в контроле и при клиностатирировании была подобной и характерной для этого типа клеток (рис. 5, а, б). Центральную часть клетки занимает ядро преимущественно сферической формы с крупным ядрышком. Практически отсутствуют элементы эндоплазматического ретикулаума (ЭР). Основной объем клетки занимает гиалоплазма с плотно размещенными в ней рибосомами. Пластидом клеток представлен преимущественно лейкопластами эллипсоидной формы с относительно плотной строимой, в которой находятся мелкие крахмальные зерна. Митохондрии достаточно равномерно размещаются по всему объему клетки и характеризуются значительной гетерогенностью по размеру и форме (рис. 5, в, з), наличием больших электроннопрозрачных зон преимущественно в центральной части органелл. Графическое изображение процентного распределения митохондрий по размеру в контроле демонстрирует значительную асиммет-

ричность кривой с двумя выраженными пиками, которые соответствуют органеллам размером 0,5 и 1,3 мкм (рис. 6). Мы допускаем, что гетерогенность митохондрий по размерам обусловлена различной скоростью их репродукции в процессе деления клеток. Кривая распределения митохондрий по размеру в клетках при клиностатирировании имеет менее выраженную асимметричность, что может свидетельствовать о переходе к делению митохондрий меньшего размера. Аппарат Гольджи представлен многочисленными диктиосомами, которые состоят из 4–5 плоских цистерн и размещаются в разных участках цитоплазмы без определенной пространственной ориентации. В меристематических клетках колумеллы малое количество секреторных пузырьков вокруг диктиосом в контроле и при клиностатирировании свидетельствует об их низкой функциональной активности. Окончившие деление клетки переходят к росту растяжением. Особенностью колумеллы является отсутствие межклетников. Одновременно с ростом клетки колумеллы дифференцируются в статоциты, рост которых в отличие от клеток других тканей не сопровождается образованием и увеличением объема центральной вакуоли. Остается невыясненным, за счет чего в клетках создается соответствующий тургорный потенциал, необходимый для роста клеток растяжением. Предполагается, что тургор может создаваться увеличением в клетках объема гиалоплазмы в процессе их роста. Оболочки клеток колумеллы в контроле и при клиностатирировании достаточно тонкие, их толщина не превышает 0,2 мкм. Вдоль латеральных оболочек перпендикулярно к оси чехлика размещаются много-

численные микротрубочки, которые и обеспечивают строго осевой рост клеток. В фазу роста клеток лейкопласты постепенно трансформируются в амилопласты благодаря образованию многочисленных крахмальных зерен в стромах органелл, объем которых значительно увеличивается — от 2 мкм в меристеме до 5 мкм. Следует отметить, что формирование амилопластов статолитов коррелирует с ростом клеток колумеллы и их дифференцировкой в статоциты, специализированных к восприятию гравитационного вектора. Диктиосомы в статоцитах, как и в клетках меристемы, представлены 5–6 плоскими цистернами с расширениями на концах. Их активность повышается, о чем свидетельствует увеличение количества пузырьков, которые они продуцируют. В клетках колумеллы на срезах наблюдаются в основном трубчатые элементы ГЭР и везикулы агранулярного ЭР. Ядра в процессе дифференцировки клеток приобретают лопастную форму. Характерной особенностью статоцитов в сравнении с клетками других тканей является их поляризация (рис. 3, а). В контроле ядра в статоцитах размещаются в проксимальной, а амилопласты — в дистальной части клетки. В условиях клиностаტიрования амилопласты не седиментируют в дистальную часть статоцитов, выявляя тенденцию группироваться в центральной части клетки (рис. 3, б). Ядро, как и в контроле, находится в проксимальной части клеток. Митохондрии и диктиосомы в статоцитах при клиностаტიровании и в контроле размещаются относительно равномерно по всей цитоплазме. Особенности структуры статоцитов столовой свеклы в условиях клиностаტიрования такие же, как у других видов покрытосеменных растений [14, 15], и подтверждают положение, что гравирецепторный аппарат корня формируется в условиях измененной силы тяжести, но не функционирует при постоянном вращении проростков в гравитационном поле.

Зоны меристемы и растяжения собственно корня. Поскольку клетки эпидермиса и различных слоев коры несколько различаются по размеру и форме на одном и том же уровне, мы изучали первый-третий слои коры со стороны эпидермиса. Проведенные исследования показали, что ультраструктура клеток апикаль-

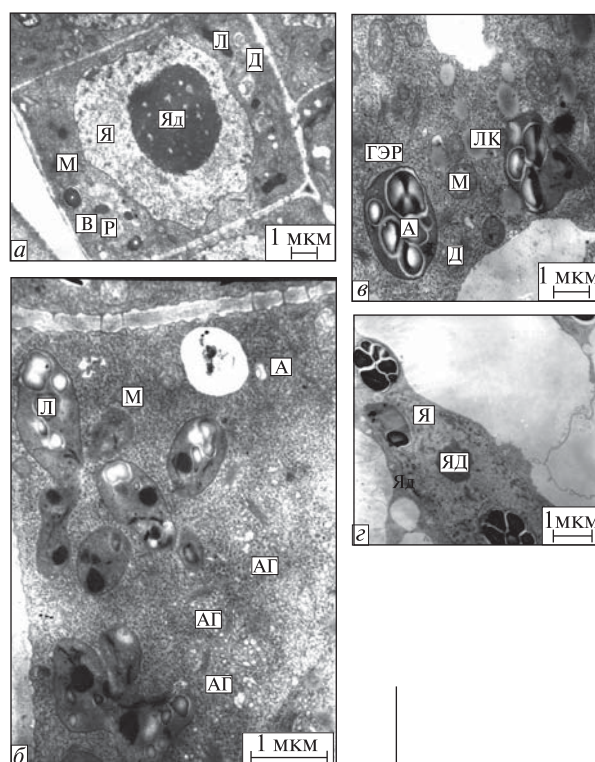


Рис. 7. Меристематическая клетка (а) и фрагменты клеток ДЗР: б — начало ДЗР, в — середина ДЗР, г — конец ДЗР собственно корня в стационарных условиях; Я — ядро, Яд — ядрышко, Л — лейкопласт, М — митохондрия, В — вакуоль, Д — диктиосома, Р — рибосома, АГ — аппарат Гольджи, А — амилопласт, ЛК — липидная капля, ГЭР — гранулярный эндоплазматический ретикулум

ной меристемы корня является типичной для клеток этого типа в условиях стационарного контроля (рис. 7, а) и клиностаტიрования.

Характерной чертой меристематических клеток в контроле и эксперименте является большое разнообразие размера и формы митохондрий, а также количества крист на срезах митохондрий и их расположения. Кристы могут быть ориентированы параллельно, перпендикулярно или под углом к оболочке органелл. Отмечено наличие интрамитохондриальных гранул. Встречаются митохондрии с глубокими инвагинациями, имеющие на поперечных срезах вид электроннопрозрачных зон, окруженных оболочкой органеллы с расширенным внутренним мембранным пространством. На продольных срезах инвагинации имеют кувшиноподобную форму с расширенной внутренней электроннопрозрачной частью. Верхняя

часть инвагинации заполнена гиалоплазмой с рибосомами. Пластидный аппарат представлен преимущественно лейкопластами округлой, овальной, удлинённой, веретенообразной и неправильной формы. Количество крахмальных зерен в пластидах варьирует на срезах. Мембранная система пластид на срезах состоит из везикул, одной или нескольких трубочек пластидного периферического ретикулума и ламелл, одиночных или формирующих более или менее разветвленную систему; ламеллы обычно ассоциируются с осмиофильными глобулами. Строма пластид имеет среднюю электронную плотность, в стромах наблюдаются электронно-плотные скопления фитоферритина (белка, содержащего ферритин), рибосомы, в более прозрачных участках строма — фибриллы ДНК. Вакуолярный аппарат представлен мелкими вакуолями различной формы с электронно-прозрачным, фибриллярным или электронно-плотным содержимым. Диктиосомы состоят в среднем из шести цистерн, более узких на секреторном дистальном полюсе стопки и слегка расширенных на регенерационном проксимальном. Контуры мембран, окружающих цистерны, тонкие. Везикулы Гольджи немногочисленны, в цитоплазме присутствуют рибосомы и одиночные липидные капли. ЭР развит слабо и представлен мембранными профилями с рибосомами на поверхности. Цитоплазматическая мембрана более-менее извилиста и вплотную прилегает к клеточной стенке. Инвагинации цитоплазматической мембраны (ломасомы) различаются по размеру и форме и содержат преимущественно везикулярные элементы неодинакового диаметра.

Отличия в ультраструктуре меристематических клеток собственно корня между стационарным контролем и клиностаტიрованием не были значительными и в основном заключались в появлении одиночных, удлинённых и разветвленных лейкопластов, не характерных для меристематических клеток, изменении плотности матрикса и количества крист митохондрий, а также увеличении объема электронно-плотного вещества в вакуолях. Отмечена определенная гетерогенность органелл в клеточной популяции в отношении степени их перестроек при клиностаტიровании.

В стационарном контроле и в условиях

клиностаტიрования при переходе меристематических клеток к росту растяжением резко повышается активность диктиосом, продуцирующих многочисленные везикулы, включая окаймленные, неодинаковые по размеру и содержанию: электроннопрозрачному или различной электронной плотности (рис. 7, б). ЭР представлен в основном гранулярными цистернами различной длины. Количество микротелец, которые формируются на концах цистерн эндоплазматического ретикулума, постепенно увеличивается. Микротельца окружены одинарной мембраной и содержат плотный гранулярно-фибриллярный матрикс. Форма большинства микротелец округлая или овальная, значительно реже грушеобразная или напоминает ракетку. Матрикс стареющих микротелец просветляется. Ядро округлой формы. Гранулярный компонент ядрышка расположен по его периферии и образует многочисленные протуберанцы в нуклеоплазму. Ядро находится в центральной части клетки, поверхность ядерной оболочки покрыта рибосомами. Количество свободных рибосом в цитоплазме значительно уменьшается. Многочисленные мелкие вакуоли с плотным гомогенным содержимым присутствуют в клетках.

По мере прохождения клеток по ДЗР цистерны ГЭР расширяются, формируя вакуоли. Ядро постепенно приобретает овальную форму и удлиняется в продольном направлении, формируя лопасти различной длины и ширины. Пластидный аппарат представлен лейко- и амилопластами округлой, овальной, вытянутой и неправильной формы на срезах. Характерной чертой клеток ДЗР являются локальные скопления пластид, преимущественно вокруг ядра (рис. 7, в и рис. 8). Строма пластид средней электронной плотности содержит осмиофильные глобулы и фитоферритин. Мембранная система пластид на срезах представлена многочисленными везикулами, трубочками периферического пластидного ретикулума и короткими или длинными ламеллами, часто ассоциирующимися с осмиофильными глобулами. Оболочка пластид извилиста. По мере продвижения клеток по ДЗР объем крахмальных зерен в стромах пластид значительно увеличивается. Митохондрии в основном имеют округлую или овальную форму, реже чаще-

образную на срезах. В клетках этой зоны митохондрии значительно варьируют по размерам (рис. 9), плотности матрикса, количеству и расположению крист (9–12 в среднем на срезе), размеру и электронной плотности зон с фибриллами ДНК. Многочисленные, четко поляризованные диктиосомы состоят в среднем из шести цистерн. Периферические цистерны дистального полюса узкие, проксимального полюса – шире, с фибриллярным содержанием. Часто наблюдаются локальные значительные расширения одной или реже двух цистерн дистального полюса. Формирование нескольких более мелких локальных расширений периферийной цистерны дистального полюса приводило к постепенной ее фрагментации и миграции везикул в цитоплазму. В цитоплазме наблюдаются свободные рибосомы и полисомы, количество которых постепенно уменьшается в процессе вакуолизации клетки. ГЭР состоит из длинных узких цистерн, которые располагаются более или менее параллельно клеточной стенке или тонопласту и могут значительно ветвиться. АЭР представлен расширенными ветвящимися цистернами и везикулами различного размера и формы на срезах. В клетках коры ДЗР четко визуализирована единая система ГЭР и АЭР – более узкие цистерны ГЭР непосредственно переходят в расширенные агранулярные цистерны, в которую погружены клеточные органеллы. Выявлены многочисленные функциональные и структурные контакты органелл между собой и их связь с ЭР (рис. 7, в и рис. 8, а, б). На срезах можно наблюдать митохондрии в виде ракетки, узкая часть которых непосредственно трансформируется в цистерну ЭР. Аналогичные контакты диктиосом и пластид с ЭР также многочисленны. Связь между митохондриями и пластидами может быть установлена через удлинённый узкий носик митохондрии. Для клеток коры в ДЗР характерны тесная ассоциация различных органелл между собой, митондрий и пластид с ядерной оболочкой и липидными каплями. Липидные капли обычно тесно окружены мембранами ГЭР и также контактируют с везикулами Гольджи. Кроме того, наблюдаются непосредственные контакты органелл с липидными каплями, локальные ассоциации пластид, мито-

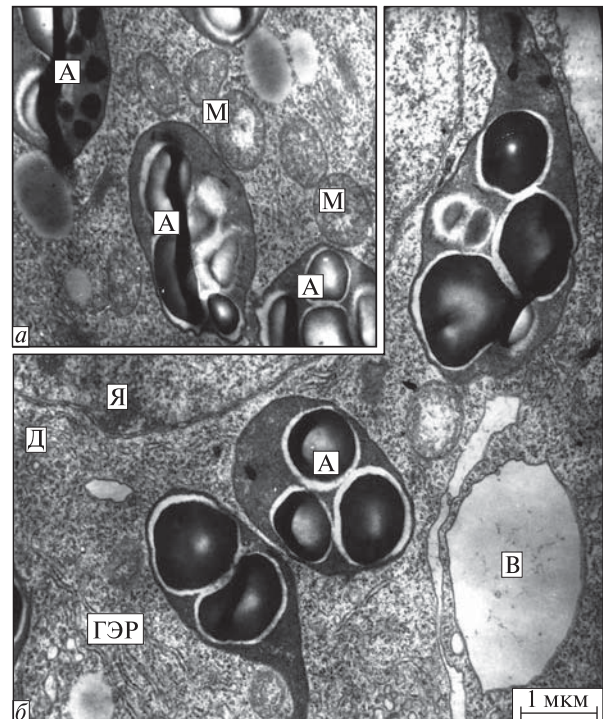


Рис. 8. Фрагменты (а, б) клеток ДЗР (середины ДЗР) собственно корня в стационарном контроле: Я – ядро, М – митохондрия, В – вакуоль, ГЭР – гранулярный эндоплазматический ретикулум, А – амилопласт, Д – диктиосома

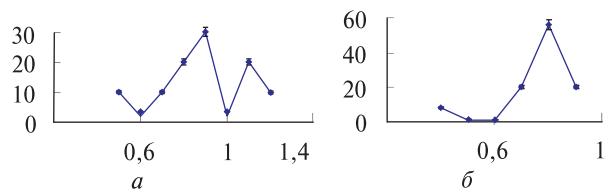


Рис. 9. Процентное распределение митохондрий по размеру в конце ДЗР (первый слой клеток коры) в стационарном контроле (а) и в условиях клиностагирования (б): по вертикали – %; по горизонтали – мкм

хондрий, диктиосом, мембран ГЭР и АЭР. Цистерны ЭР проходят через плазмодесмы, устанавливая контакт между клетками. Многочисленные и часто длинные (одна полисома содержит до 20 рибосом) полисомы преимущественно локализованы на поверхности мембран ЭР, которые расширяются и ветвятся. В этот период ядро расположено приблизительно в центре клетки и приобретает вытянутую лопастную форму. Его лопасти отличаются по длине и ширине на срезах (рис. 7, з). Большие и многочис-

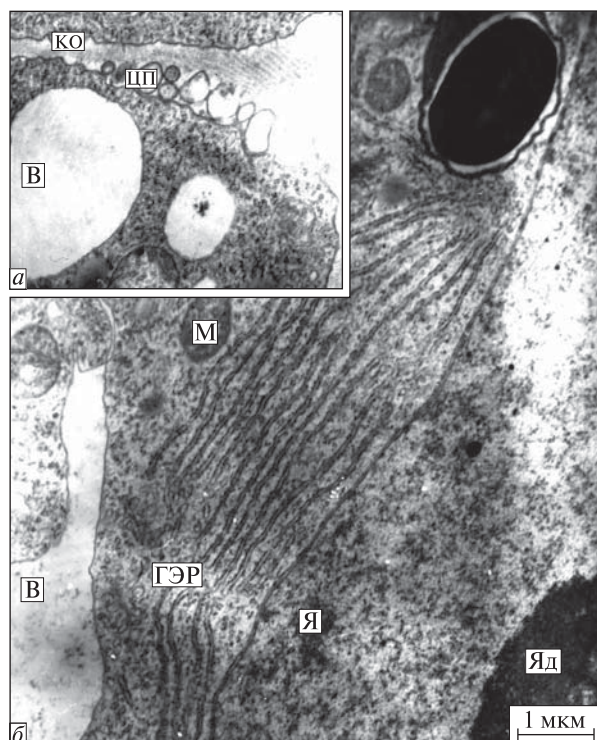


Рис. 10. Фрагменты (а, б) клеток ДЗР (середина ДЗР) собственно корня в условиях клиностагирования: Я – ядро, Яд – ядрышко, М – митохондрия, В – вакуоль, КО – клеточная оболочка, ЦП – цитоплазматическая мембрана, ГЭР – гранулярный эндоплазматический ретикулум

ленные мелкие вакуоли сливаются в результате автолиза участков цитоплазмы между ними, формируя центральную вакуоль. Следовательно, формирование центральной вакуоли происходит за счет активности аппарата Гольджи и ЭР, что ведет к прогрессирующему автолизу цитоплазмы. Тонкие цитоплазматические тяжи пересекают вакуоль в разных направлениях от ядра к периферии клетки. На основе полученных данных мы считаем, что ДЗР заканчивается с формированием центральной вакуоли, быстрый рост которой, как и клетки в целом, происходит в ЦЗР.

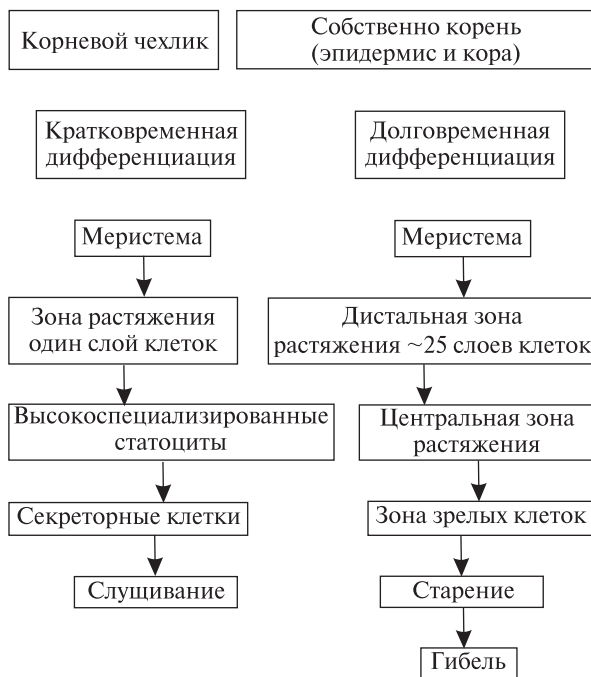
В условиях клиностагирования наблюдали более сложные завитки цитоплазматической мембраны (рис. 10, а) в сравнении с контролем. Кроме того, цистерны ГЭР, располагающиеся параллельно друг другу и ядерной оболочке (рис. 10, б), были длиннее, чем в контроле.

Результаты наших исследований согласу-

ются с литературными данными, что ДЗР не представляет гомогенную популяцию клеток. Клетки различных слоев коры в ДЗР несколько отличаются по динамике ультраструктурных перестроек в процессе роста, что скорее всего генетически детерминировано, поскольку их меристематические инициалы имеют различную плотность гиалоплазмы и отличаются по времени окончания митоза и перехода в G_0 , т.е. к растяжению и дифференцировке. Предполагается, что специфические физиологические свойства ДЗР могут быть присущи определенным популяциям клеток в этой зоне корня [10]. Как известно, водный стресс не влияет на рост клеток в ДЗР, но подавляет его в ЦЗР. Когда корни кукурузы росли в вермикулите с низким водным потенциалом, рост клеток ингибировался почти по всей зоне растяжения, за исключением группы клеток в ее апикальной зоне, т.е. ДЗР [16]. Такие особенности ДЗР по отношению к водному стрессу вполне логично объясняются характером роста клеток, который происходит путем увеличения объема цитоплазмы. Допускается также, что рост клеток ДЗР при гравистимуляции не зависит от любого градиента ауксина. Так, гравитропический изгиб начинается в ДЗР при гравистимуляции в присутствии высокой концентрации ауксина, достаточной для полного ингибирования роста [10]. В верхней стороне гравистимулированных корней дикого типа и крахмал-дефицитных мутантов *Arabidopsis thaliana* именно в зоне ДЗР кислый pH уже выявляли в течение 10 мин после начала гравистимуляции. Такой ответ был намного быстрее, чем ожидаемый при индукции ауксиновым сигналом, который генерируется статоцитами корневого чехлика [12]. Как известно, окислительные стимулирует растяжение клеток. Предполагается, что клетки ДЗР могут получать от корневого чехлика при гравистимуляции некоторые другие электрические и химические сигналы с участием апопластного Ca^{2+} [17–19], или они сами являются чувствительными к гравитации.

В целом ультраструктура клеток ДЗР четко демонстрирует резкую активацию метаболизма, связанную, в частности, с формированием ферментных систем [20], накоплением материалов клеточной стенки и усилением фосфо-

рилирования, что обеспечивает быстрый рост клеток ЦЗР, их жизнедеятельность, специфические функции получения веществ из внешней среды и их симпластный транспорт в период формирования специализированных проводящих тканей. Ультраструктура и топография органелл статочитов корневого чехлика (гравивоспринимающие клетки) и клеток дистальной зоны растяжения (гравиреагирующие клетки собственно корня) четко отображают различные направления их специализации в зависимости от выполняемых функций:



Выводы. Рост и генетически детерминированная дифференцировка клеток в условиях клинотатирования осуществляются сходно с контролем, хотя имеющиеся отличия в темпах роста и ультраструктуре клеток свидетельствуют об изменениях в их метаболизме. Предполагается, что изменения метаболизма имеют адаптивный характер и обеспечивают жизнедеятельность клеток в условиях клинотатирования и микрогравитации.

SUMMARY. The results of light- and electron-microscopic investigations of root apices of *Beta vulgaris* 3-day-old seedlings grown in the stationary conditions and under clinorotation are presented. It was shown that ultrastructure and topography of organelles in root cap statocytes

(graviperceptive cells) and in the cells of distal elongation zone clearly reflected the different direction in their growth and differentiation in space and time in dependence on specialization and functions. Cell growth and genetically determined differentiation occur similarly to control, although certain differences in ultrastructure are evident on metabolism changes.

РЕЗЮМЕ. Представлено результати світлооптичних та електронно-мікроскопічних досліджень корневих апексів 3-добових паростків столового буряку (*Beta vulgaris*), які росли в умовах стаціонарного контролю та клінотативання. Показано, що ультраструктура і топографія органелл статочитів корневого чохлика (гравісприймаючі клітини) та клітини дистальної зони розтягання (гравіреагуючі клітини) власне кореня чітко відображують різні напрями їх росту та диференціювання у просторі та часі в залежності від спеціалізації та функцій. Ріст та генетично детерміноване диференціювання клітин в умовах клінотативання відбуваються подібно до контролю, хоча певні відмінності в їхній ультраструктурі свідчать про зміни метаболізму.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Kordyum E.L., Guikema J.A. An active role of the amyloplasts and nuclei of root statocytes in graviperception // Adv. Space Res. – 2001. – 27. – P. 51–56.
2. Sievers A., Buchen B., Volkmann D., Hejnowicz Z. Role of the cytoskeleton in gravity perception // The cytoskeletal basis of plant growth and form / Ed. C.W. Lloyd. – London : Acad. press, 1991. – P. 169–182.
3. Sack F.D. Plastids and gravitropic sensing // Planta. – 1997. – 203. – P. 63–68.
4. Ishikawa H., Evans M.L. Specialized zone of development in roots // Plant Physiol. – 1995. – 109. – P. 725–727.
5. Driss-Ecole D., Lefranc A., Perbal G. A polarized cell: the root statocyte // Physiol. Plant. – 2003. – 118. – P. 305–312.
6. Kiss J.Z. Mechanisms of the early phases of plant gravitropism // Crit. Rev. Plant Sci. – 2000. – 19. – P. 551–573.
7. Collings D.A., Zsuppan G., Allen N.S., Blancaflor E.B. Demonstration of prominent actin filaments in the root columella // Planta. – 2001. – 212. – P. 392–403.
8. Kordyum E.L. A role for the cytoskeleton in plant cell gravisensitivity and Ca²⁺ signaling in microgravity // Cell Biol. Int. – 2003. – 27. – P. 219–221.
9. Иванов В.Б. Пролиферация клеток в растениях. – М.: ВИНТИ, 1987. – 219 с. (Итоги науки и техники. Цитология; т. 5).
10. Baluška F., Kubica S., Hauskrecht M. Postmitotic isodiametric cell growth in the maize root apex // Planta. – 1990. – 181. – P. 269–274.
11. Ishikawa H., Evans M.L. The role of the distal elongation zone in the response of maize roots to auxin and

- gravity // *Plant Physiol.* – 1993. – **102**. – P. 1203–1210.
12. *Fasano J.M., Swanson S.J., Blancaflor E.B., Dowd P.E., Kao T.H., Gilroy S.* Changes in root cap pH are required for the gravity response of the *Arabidopsis* root // *Plant Cell.* – 2001. – **13**. – P. 907–921.
13. Данилова М.Ф. Структурные основы поглощения веществ корнем. – Л.: Наука, 1974. – 207 с.
14. *Moore R., Fondren W.M., McClelen C.E., Wang C.L.* Influence of microgravity on cellular differentiation in root caps of *Zea mays* // *Amer. J. Bot.* – 1987. – **74**. – P. 1006–1062.
15. *Moore R., McClelen C.E., Fondren W.M., Wang C.L.* Influence of microgravity on root-cap regeneration and the structure of columella cells in *Zea mays* // *Amer. J. Bot.* – 1987. – **74**. – P. 218–223.
16. *Sharp R.E., Silk W.K., Hsiao T.C.* Growth of the maize primary root at low water potentials. I. Spatial distribution of expansive growth // *Plant Physiol.* – 1988. – **87**. – P. 50–57.
17. *Baluška F., Volkmann D., Barlow P.* Specialized zones of development in roots: view from the cellular level // *Plant Physiol.* – 1996. – **112**. – P. 3–4.
18. *Böjrkman T., Cleland R.E.* The role of extracellular free calcium gradients in gravitropic signaling in maize roots // *Planta.* – 1991. – **185**. – P. 379–384.
19. *Lee J.S., Mulkey T.J., Evans M.L.* Gravity-induced polar transport of calcium across root tips of maize // *Plant Physiol.* – 1983. – **73**. – P. 874–876.
20. Хавкин Э.Е. Формирование метаболических систем в растущих клетках растений. – Новосибирск: Наука, 1977. – 221 с.

Поступила 31.01.07