І.В. ЖУПАНОВ, В.О. БРИКОВ
Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, МСП-1, 01601, м. Київ, Україна
izhupanov@yandex.ua

АНАТОМІЧНІ ТА УЛЬТРАСТРУКТУРНІ ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ БІЧНИХ КОРЕНІВ У ДЕЯКИХ ВИДІВ ПОВІТРЯНО-ВОДНИХ РОСЛИН

Ключові слова: Butomus umbellatus, Sagittaria sagittifolia, *адвентивні корені, зачатки бічних коренів, перицикл*

Вступ

Кількість і ступінь розгалуженості бічних коренів (БК) визначає ефективність поглинання води, засвоєння поживних речовин і закріплення рослин у ґрунті. Як відомо, в переважної більшості рослин зачатки бічних коренів (ЗБК) утворюються в зоні диференціювання, або зрілій частині батьківського кореня, шляхом поділу клітин перициклу. Однак у деяких видів рослин, наприклад у видів родин *Cucurbitaceae* та *Polygonaceae* (Гуляев, 1964; Дубровский, 1986; Demchenko K.N., Demchenko N.P., 2001), формування ЗБК відбувається в апікальній меристемі зародкового кореня або в апікальній меристемі адвентивних коренів у повітряно-водних рослин: *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms, *Pistia stratiotes* L., *Butomus umbellatus* L., *Sparganium erectum* L. і *Sagittaria sagittifolia* L. (O'Dell and Foard, 1969; Mallory et al., 1970; Seago, 1973; Clowes, 1985).

На прикладі *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Allium cepa* L., *Raphanus sativus* L. — модельних об'єктів при дослідженні формування кореневої системи (Laskowski et al., 1995; Lloret, Casero, 2002; De Smet, 2012) — детально вивчено ініціацію зачатків бічних коренів у зоні диференціювання головного кореня та їх подальший ріст. Однак послідовність початкових подій при утворенні ЗБК у меристемі адвентивних коренів повітряно-водних рослин залишається невідомою. Тому метою нашої роботи було дослідження ініціації та росту ЗБК у *Butomus umbellatus* і *Sagittaria sagittifolia* на клітинному й ультраструктурному рівнях.

Об'єкти та методи досліджень

Ми вивчали адвентивні корені повітряно-водних рослин *B. umbellatus* і *S. sagittifolia,* що зростали в природних умовах на р. Псел у районі смт Велика Багачка Полтавської обл. Матеріал збирали впродовж вегетаційного періоду 2011—2013 рр. Відрізки адвентивних коренів фіксували в розчині 2,5 %-вого глютарового альдегіду на 0,1 М кокодилатному буфері (pH 7,2) за температури 4 °С. Потім зразки промивали кілька разів 0,1 М розчином того ж буфера (pH 7,2) для видалення надлишку фіксатора. Постфіксацію зразків здійснювали 1 %-вим розчином OsO_4 протягом 4 год при температурі 4° С. Зразки промивали дистильованою водою, зневоднювали в серії спиртів зростаючої концентрації та ацетоні, після чого заливали сумішшю епон-араллдит за стандартним методом (Carde, 1986).

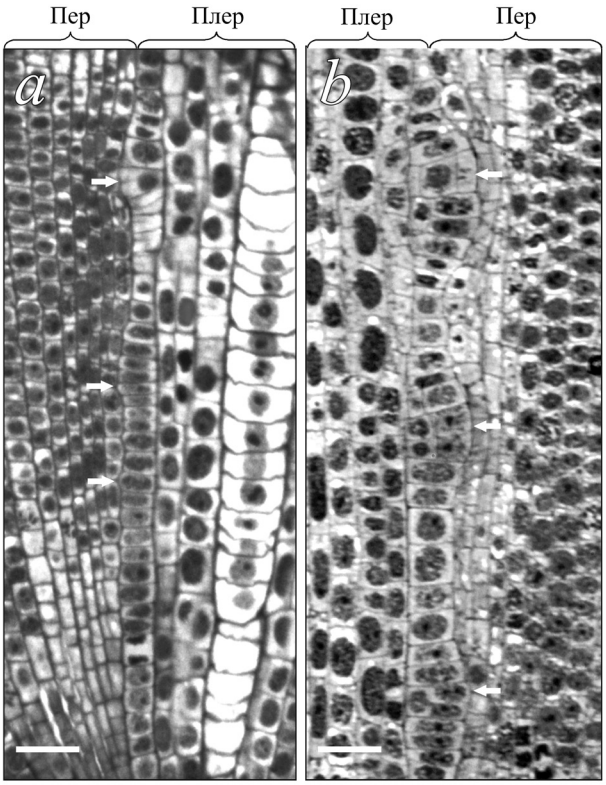
Світлова мікроскопія. Для дослідження анатомічної будови отримували поздовжні зрізи завтовшки 1,0 мкм на ультрамікротомі MT-XL (RMC Instrument, США). Зрізи забарвлювали 1 %-вим розчином толуїдинового синього в суміші з 1 %-вим розчином бури ($Na_2B_4O_7$) і досліджували у світлооптичному мікроскопі Axioscope (Carl Zeiss, Німеччина). Розмір клітин вимірювали окуляр-мікрометром МОВ-1-15. Результати обробляли статистично з використанням програми Statistica 7.0. Цифрові зображення зразків одержували за допомогою цифрової фотокамери Nikon D3100.

Трансмісійна електронна мікроскопія. Ультратонкі зрізи (50—70 нм) отримували на ультрамікротомі MT-XL (RMC Instrument, США), контрастували ураніл ацетатом і цитратом свинцю ($C_{12}H_{10}O_{14}Pb_3$) (Reynolds, 1963). Зразки досліджували на електронних мікроскопах JEM 1200EX і JEM 1230EX (Jeol, Японія) та фотографували на плівку Agfa Alliance Camera CE. Проявлені зображення сканували з роздільною здатністю 600 dpi, використовуючи сканер HP Scanjet 5470c.

Результати досліджень і їх обговорення

Анатомічна будова адвентивних коренів *B. umbellatus* і *S. sagittifolia* є типовою для однодольних рослин. Клітини епідермісу не утворюють кореневих

© І.В. ЖУПАНОВ, В.О. БРИКОВ, 2014



Верхівки коренів

Рис. 1. Ініціація ЗБК в адвентивних коренях *Sagittaria sagittifolia: a* — збільшені клітини зовнішнього шару плероми — формування групи ініціалей; *b* — утворення двошарової структури ЗБК. Стрілками вказані клітини зовнішнього шару плероми. Масштаб — 70 мкм

Fig. 1. Initiation of lateral root primordia (LRP) in the *Sagittaria sagittifolia* adventitious roots: *a* — increased cells in the plerome outermost layer as the formation of a founder cells group; *b* — LRP two-layer structure formation. Arrows indicate plerome cells. Bar — 70 μm

волосків. Кора складається з 12—14 шарів клітин. Під корою розташований центральний циліндр, зовнішній шар якого сформований одношаровим перициклом.

Ініціація утворення ЗБК у меристемі досліджених видів відбувається в клітинах зовнішнього шару плероми (майбутнього перициклу). На відстані 0,35—0,40 мм від верхівки кореня на зрізах помітно 6—7 клітин, розміри яких збільшені. Вони у 1,5—2 рази ширші за оточуючі клітини (рис. 1, *a*). Першими периклінально діляться ініціальні клітини, які розміщуються всередині групи, на відстані 0,4 мм від верхівки кореня у *B. umbellatus* і 0,5 мм у *S. sagittifolia*, що вказує на початок формування ЗБК у меристемі. Незабаром усі клітини ініціальної групи діляться периклінально, внаслідок чого утворюється двошарова структура ЗБК. Її клітини продовжують інтенсивно ділитися тоді, коли клітини меристеми закінчують поділ і починають рости розтягом.

ЗБК у коренях досліджених видів закладаються строго акропетально. В кінці меристеми та в 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). Швидкий ріст ЗБК супроводжується зменшенням площі клітин на 32 % і пропорційним зниженням розміру ядер (рис. 3). Унаслідок потужної мітотичної активності інтенсивний ріст зачатків продовжується в зоні меристеми та дистальній зоні розтягу на відстані до 4 мм від верхівки кореня. Ультраструктура всіх клітин ЗБК

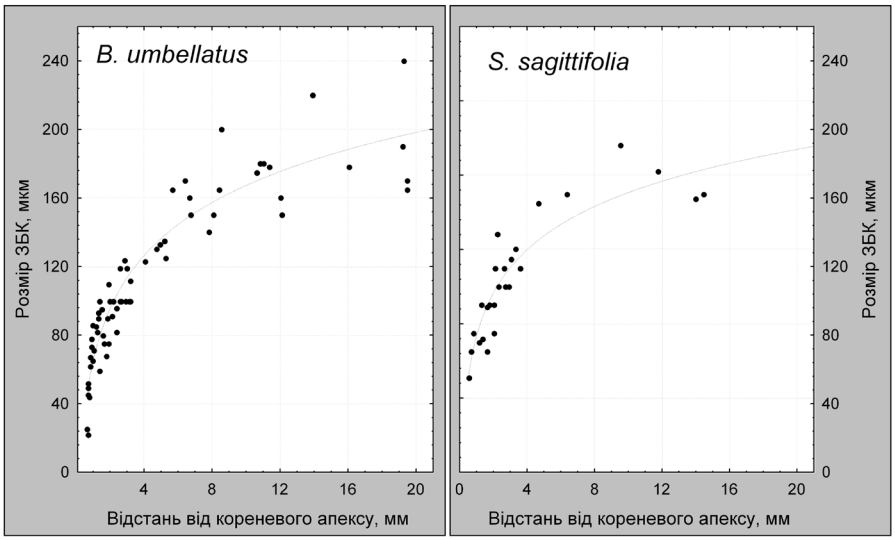


Рис. 2. Розмір ЗБК *Butomus umbellatus* і *S. sagittifolia* на різній відстані від апексу кореня

Fig. 2. The *Butomus umbellatus* and *S. sagittifolia* LRP size at the different distance from the root apex

на цьому рівні є типовою для меристематичних клітин (рис. 4, *a*). У дистальній зоні розтягу електронна щільність клітин ЗБК значно перевищує таку в прилеглих клітин кори, які вже перейшли до росту розтягом і мають початкові ознаки диференціювання. Периферійні клітини ЗБК відмежовані від кори досить товстою клітинною стінкою без плазмодесм, що обмежує метаболічні та сигнальні контакти між ними й клітинами кори, що їх оточують (рис. 4, *b*). Для клітин ЗБК характерне округле або овальне ядро, що займає центральне положення. Його площа становить близько 50 % від площі клітини на зрізах. Гіалоплазма заповнена вільними рибосомами (рис. 4). Матрикс поодиноких мітохондрій має низьку електронну щільність. Кристи не розвинені (рис. 4, *c*). Пластидом сформований лейкопластами, в яких зрідка спостерігаються дрібні крохмальні зерна (рис. 4, *d*). Вакуолі поодинокі й дрібні. Трапляються ліпідні краплі. Ендоплазматичний ретикулум і диктіосоми розвинуті слабо, що характерно для меристематичних клітин.

На відстані 4 мм від верхівки кореня, в центральній зоні розтягу, ЗБК складаються з семи шарів клітин у *S. sagittifolia* та восьми — у *B. umbellatus*. На поперечних зрізах зачатки мають чітку, диференційовану структуру, що свідчить про закінчення закладання гістогенів. Зовнішній шар клітин ЗБК — протодерма, утворена невеликими, щільно розташованими ізодіаметричними клітинами. Під протодермою розміщена периблема (майбутня кора), 3—4 шари якої складаються з відносно великих округлих або овальних клітин. Найглибша гістологічна зона ЗБК — плерома (майбутній центральний циліндр) — утворена 3—4 шарами щільно розташованих клітин овальної форми (рис. 5). У клітинах різних шарів спостерігаються мітози. Збільшення об'єму вакуолей клітин основи ЗБК свідчить про початок їхнього диференціювання у спеціалізовані тканини майбутнього кореня. Характер проходження ЗБК через кору батьківського кореня відрізнявся в досліджених видів. У *S. sagittifolia* ріст ЗБК спричиняє розходження суміжних із зачатками шарів кори і, таким чином, формування досить великих порожнин навколо ЗБК. У *B. umbellatus* спостерігається деформація клітинних рядів і частковий лізис оточуючих клітин, навколо зачатка утворюються порожнини меншого розміру (рис. 5).

З'ясовано, що у вищих рослин, за винятком папоротей, ініціалями ЗБК у зоні диференціюван-

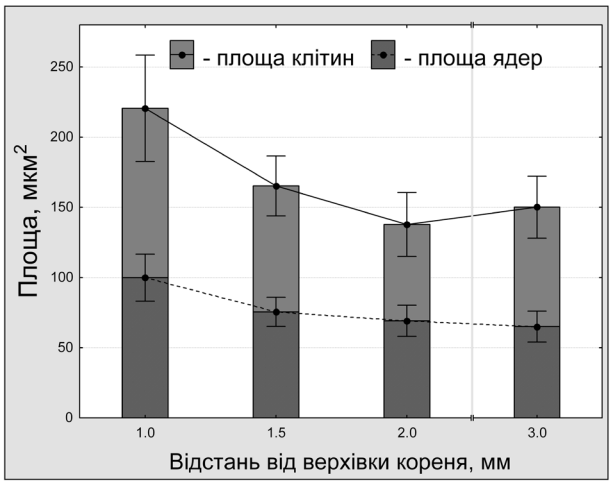


Рис. 3. Площа клітин і ядер апікальної частини ЗБК *S. sagittifolia* на різній відстані від верхівки кореня

Fig. 3. The *S. sagittifolia* cell and nucleus area in the LRP apical part at the different distance from the root apex

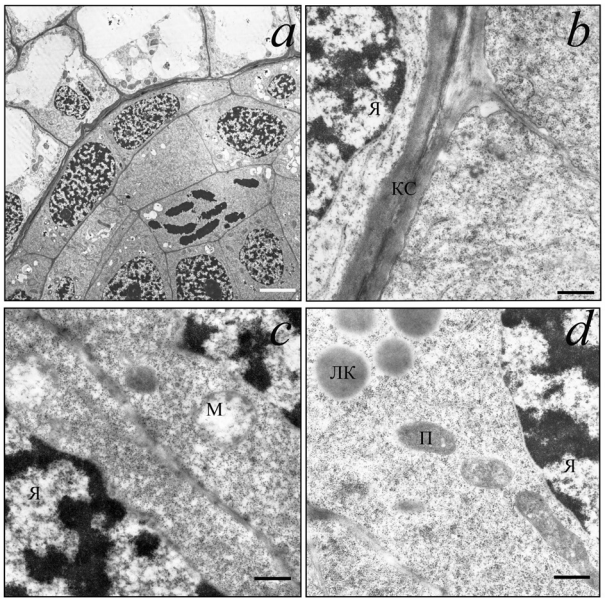


Рис. 4. Ультраструктура клітин ЗБК *S. sagittifolia* на відстані 2,5 мм від верхівки кореня: *a* — апікальна частина ЗБК, що межує з клітинами ендодерми; *b* — потовщена стінка клітини зовнішнього шару ЗБК; *c*, *d* — фрагменти клітин апікальної частини ЗБК; *c* — мітохондрії, *d* — пластиди та ліпідні краплі. Скорочення: КС — клітинна стінка, М — мітохондрія, П — пластида, ЛК — ліпідна крапля, Я — ядро. Масштаб: *a* — 5 мкм; *b, c, d* — 0,5 мкм

Fig. 4. Ultrastructure of the *S. sagittifolia* LRP cells at the distance of 2.5 mm from the root apex: *a* — LRP apical part adjacent to endodermis cells, *b* — thickened wall of a cell of the LPR outermost layer; *c* and *d* — cell fragments of the LPR apical part; *c* — mitochondria, *d* — plastids and lipid drops. Abbreviations: КС — cell wall, М — mitochondrion, П — plastid, ЛК — lipid drop, Я — nucleus. Bar: *a* — 5 μm; *b, c, d* — 0.5 μm

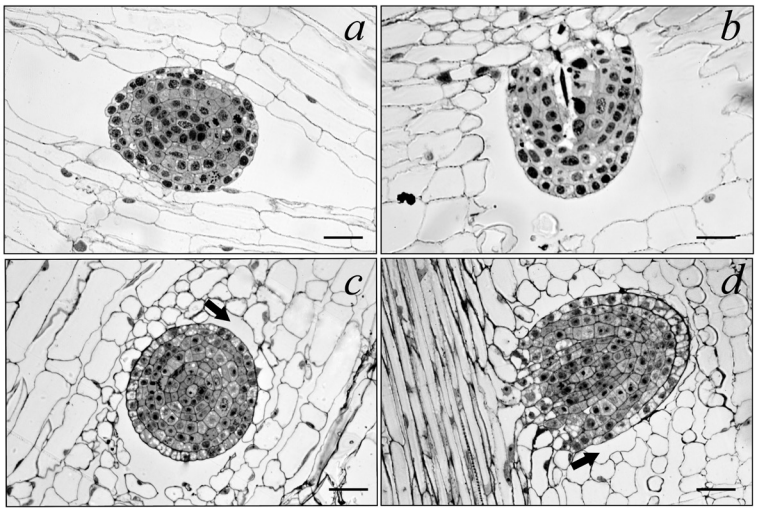


Рис. 5. Поперечні (*a, c*) та поздовжні (*b, d*) зрізи зрілих ЗБК на відстані 4—8 мм від верхівки кореня *S. sagittifolia* (*a, b*) і *B. umbellatus* (*c, d*). Масштаб — 50 мкм

Fig. 5. Transversal (*a, c*) and longitudinal (*b, d*) sections of mature LRP at the distance of 4—8 mm from the *S. sagittifolia* (*a, b*) and *B. umbellatus* (*c, d*) root apices. Bar — 50 µm

ня головного кореня завжди є клітини перициклу (Lloret and Casero, 2002). У деяких видів покритонасінних рослин клітини ендодерми та, зрідка, кори (в *Ipomoea purpurea* (L.) Roth, *Cucumis sativus* L., *Cucurbita pepo* L.) можуть також брати участь у формуванні ЗБК або утворювати тимчасові їх покрови, що з часом злущуються (Mallory, 1970; Seago, 1973; McCully, 1975; Дубровський,1986; Charlton, 1996; Demchenko et al., 2001; Ilina et al., 2012). Як показали наші дослідження, у *S. sagittifolia* та *B. umbellatus* ЗБК формуються лише з клітин перициклу. Отже, отримані нами дані не підтверджують наявне в літературі єдине повідомлення (Severin, 1932) про те, що у *S. latifolia* клітини ендодерми утворюють покрови ЗБК. Як ми вже відзначали, в *S. sagittifolia* та *B. umbellatus* формування груп ініціальних клітин ЗБК відбувається у зовнішньому шарі плероми — майбутньому перициклу апікальної меристеми адвентивних коренів. Переконливим доказом такого положення є також уперше описане нами на ультраструктурному рівні потовщення стінок периферійних клітин ЗБК, які межують із ендодермою. Товста клітинна стінка без плазмодесм виконує роль метаболічного бар'єра між клітинами кори та ЗБК, що виключає можливість безпосередньої участі клітин ендодерми у формуванні бічних коренів (БК).

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 ріст ЗБК *S. sagittifolia* та *B. umbellatus* має двофазний характер. На віддалі 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. 2). Вихід БК на поверхню спостерігається на віддалі 6—8 см від верхівки батьківського кореня. Одержані дані цікаво було порівняти з такими для ЗБК, що закладаються в меристемі зародкового кореня проростків гарбузових. На відміну від досліджуваних повітряно-водних рослин, перші переклінальні поділи перициклу в меристемі зародкового кореня гарбузових, наприклад *C. pepo*, відбуваються на відстані близько 1 мм від його верхівки. Сформовані ЗБК швидко ростуть і виходять на поверхню кореня на віддалі близько 7 мм від верхівки кореня (Гуляев, 1964), тому можна вважати, що такий ріст ЗБК має лінійний характер.

Отже, активність перициклу в меристемі зародкових коренів *Cucurbitaceae* та *Polygonaceae* одночасно забезпечує формування і ріст ЗБК, унаслідок чого БК виходять на поверхню на незначній відстані від верхівки головного кореня. Група ініціальних клітин у перициклі в зоні диференціювання, наприклад у *Zea mays*, де меристема закінчується на рівні 1,9—2,0 мм від верхівки кореня (Luxová, 1975), стає помітною на відстані 12—15 мм від верхівки, перший периклінальний поділ яких (утворення ЗБК) відбувається на віддалі 21—24 мм від апексу (Casero et al., 1995), а вихід ЗБК на поверхню органу спостерігається на відстані 90—110 мм від апексу (Mac Leod and Thompson, 1979), тобто перицикл послідовно реалізує свою ростову функцію, після чого — функцію формування ЗБК. Тому БК виходять на поверхню на значній віддалі від верхів-

ки батьківського кореня. Таким чином, ріст ЗБК у *Z. mays* за рахунок збільшення об'єму та кількості до моменту його виходу на поверхню, як і в *C. pepo,* має лінійний характер (Mac Leod and Thompson, 1979). Загалом утворення бічних коренів є реалізацією програмованої функції меристематичних ініціалів перициклу, які або одночасно (утворення ЗБК у меристемі), або послідовно (формування в зоні диференціювання) реалізують ростову функцію, пов'язану з подовженням кореня, та функцію формування архітектури кореневої системи. В досліджених повітряно-водних рослин ініціація та утворення ЗБК у меристемі батьківського кореня здійснюється подібно таким у *Cucurbitaceae* та *Polygonaceae*, але відрізняється наявністю латентного періоду росту. Останнє, до певної міри, нагадує послідовність стадій утворення ЗБК у період пізнього ембріогенезу в насінні. Для опису цього явища запропоновано термін «латентна зародкова коренева система» (Дубровский, 1987), під яким автор розуміє сукупність усіх ЗБК, що формуються у зародковому корені в насінні. Утворення ЗБК у зародковому корені в насінні під час пізнього ембріогенезу характерне також для *Cucumis sativus* (Гуляев, 1964; Ilina et al., 2012). Але вихід БК на поверхню в повітряно-водних рослин здійснюється на значно більшій відстані від верхівки кореня подібно до такої, коли БК формуються в зоні диференціювання батьківського кореня.

Вважається, що відстань, на якій утворюються ЗБК, кількість їх і частота закладання є видоспецифічними, тобто ці показники детермінуються на генетичному рівні, а посередником у процесах ініціації та подальшого росту ЗБК виступає ауксин (De Smet, 2007, 2012; Laplaze et al., 2007; Ivanchenko et al., 2008; Negi et al.,2008, 2010; Péret et al., 2009; Overoorde, 2010). Визнається також, що процес ініціації ЗБК контролюється апікальною меристемою кореня та інгібується фактором апікального домінування (McCully, 1975), роль якого може відігравати цитокінін (Mac Isaac et al., 1989; Van Staden and Ntigane, 1996). Роль ендогенного ауксину показана як на рівні його накопичення в ініціальних клітинах ЗБК, так і при дослідженні мутантів із підвищеним рівнем ауксину (*sur1*), порушеннями катаболізму ауксину (*alf1*) та не чутливих до ауксину (*axr*, *alf1*) (Celenza et al., 1995; Scheres et al., 1996; Malamy and Benfey,1997). Оброблення коренів екзогенними ауксинами також індукує ЗБК (Malamy and Benfey,1997; Casimiro 2001; De Smet 2007). Стосовно гормональної регуляції процесів ініціації та росту ЗБК у апікальній меристемі коренів у літературі є лише окремі повідомлення. Так, обробка екзогенним ауксином тридобових проростків *Cucurbita pepo* та проростків *Ceratopteris richardii* Brongn. *in vitro* не впливала на ініціацію ЗБК (Hou et al., 2004; , Ilina et al., 2012). Тому подальші дослідження саме ролі ендогенного ауксину в індукції ЗБК у меристемі адвентивних коренів повітряно-водних рослин викликають безсумнівний інтерес, оскільки завдяки наявності періоду сповільненого росту ЗБК логічно констатувати дію цього гормону в утворенні та на початкових етапах росту ЗБК.

Фізичні та хімічні фактори середовища, наприклад температура, механічний імпеданс, світло, нітрати, важкі метали, можуть суттєво впливати на розвиток бічних коренів. Більшість цих факторів, як припускається, опосередковано впливають на метаболізм цілісного організму (Lloret and Casero, 2002). Рослини, для яких характерне формування ЗБК у меристемі, відрізняються за своєю екологією: *Cucurbita pepo, Cucumis. sativus* і *Fagopyrum esculentum* Moench. є суходільними, а *E. crassipes*, *P. stratiotes*, *B. umbellatus*, *S. erectum*, *S. sagittifolia*, *Typha glauca* Godr. і *Pontederia cordata* L. — водними та повітряно-водними рослинами, корені яких знаходяться у воді або в ґрунті під водою. Припускається, що утворення ЗБК у апікальній меристемі адвентивних коренів повітряно-водних рослин може бути пов'язане з особливостями зростання цієї групи рослин. Безумовно, що ріст коренів у водному середовищі потребує низки суттєвих адаптивних структурно-функціональних перетворень, що обумовлені, насамперед, дією фактора гіпоксії/аноксії. Отже, 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.

Висновки

Формування ЗБК у *B. umbellatus* і *S. sagittifolia* відбувається в апікальній меристемі адвентивних коренів із клітин майбутнього перициклу. Вперше на ультраструктурному рівні доведено, що ендодерма не бере безпосередньої участі в утворенні ЗБК у досліджених видів.

Ріст ЗБК адвентивних коренів має двофазний характер: 1) швидке формування структури ЗБК і

2) наступний повільний ріст ЗБК до поверхні батьківського кореня. Такий характер утворення БК є специфічним для досліджених повітряно-водних рослин, що, як припускається, зумовлено їхньою екологією.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

Гуляев В.А. Заложение и формирование боковых корешков у некоторых растений семейства тыквенных // Ботан. журн. — 1964. — **49**, № 10. — С. 1482—1485.

Дубровский И.Г. Происхождение тканей зародышевого бокового корня огурца, межтканевые взаимодействия и позиционный контроль в его развитии // Онтогенез. — 1986. — **17**, № 2. — С. 176—189.

Дубровский И.Г. Латентная зародышевая корневая система огурца // Ботан. журн. — 1987. — **2**, № 72 — С. 171—173.

Carde J.P. Electron microscopy of plant cell membranes // Methods in enzymology. — USA: Academic Press Inc., 1986. — P. 599—622.

Casero P.J., Casimiro I., Lloret P.G. Lateral root initiation by asymmetrical transverse divisions of pericycle cells in four plant species: *Raphanus sativus, Helianthus annuus, Zea mays,* and *Daucus carota* // Protoplasma. — 1995. — **176**(1—2). — P. 49—58.

Casimiro, I., Marchant, A., Bhalerao, R.P., Beeckman, T., Dhooge, S., Swarup, R., Graham, N., Inzé, D., Sandberg, G., Casero, P.J., and Bennett, M.J. Auxin transport promotes *Arabidopsis* lateral root initiation // Plant Cell. — 2001. — **13**(4). — P. 843—852.

Celenza J.L., Grisafi P.L., Fink G.R. A pathway for lateral root formation in *Arabidopsis thaliana* // Gene Dev. — 1995. — **9**(17). — P. 2131—2142.

Charlton W.A. Lateral root initiation // Plant Roots: The Hidden Half. 2nd ed. — New York: Marcel Dekker, 1996. — P. 149—173.

Clowes F. A.L. Origin of epidermis and development of root primordia in *Pistia*, *Hydrocharis* and *Eichhornia* // Ann. Bot. — 1985. — **55**(6). — P. 849—857.

De Smet I., Vanneste S., Inzé D., Beeckman T. Lateral root initiation or the birth of a new meristem // Plant Mol. Biol. — 2006. — **60**(6). — P. 871—887.

De Smet I. Lateral root initiation: one step at a time // New Phytol. — 2012. — **193**(4). — P. 867—873.

Demchenko K.N., Demchenko N.P. 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. — Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2001. — P. 39—47.

Ilina E.L., Logachov A.A., Laplaze L., Demchenko N.P., Pawlowski K., Demchenko K.N. Composite *Cucurbita pepo* plants with transgenic roots as a tool to study root development // Ann. Bot. — 2012. — **110**(2). — P. 479—489.

Ivanchenko M.G., Muday G.K., Dubrovsky J.G. Ethylene-auxin interactions regulate lateral root initiation and emergence in *Arabidopsis thaliana* // Plant J. — 2008. — **55**(2). —P. 335—347.

Hou G., Hill J.P. and Blancaflor E.B. Developmental anatomy and auxin response of lateral root formation in *Ceratopteris richardii* // J. Exp. Bot. — 2004. — **55**(397). — P. 685—693.

Laplaze L., Benkova E., Casimiro I., Maes L., Vanneste S., Swarup R., Weijers D., Calvo V., Parizot B., Herrera-Rodriguez M.B., Offringa R., Graham N., Doumas P., Friml J., Bogusz D., Beeckman T., Bennett M. Cytokinins act directly on lateral root founder cells to inhibit root initiation // Plant Cell. — 2007. — **19**(12). — P. 3889—3900.

Laskowski M.J., Williams M.E., Nusbaum H.C., Sussex I.M. Formation of lateral root meristems is a two-stage process // Development. — 1995. — **121**(10). — P. 3303—3310.

Lloret P.G., Casero P.J. Lateral root initiation // Plant roots — The hidden half. — New York: Marcel Dekker. — 2002. — P. 127—156.

Luxová M. Some aspects of the differentiation of primary root tissues // The Development and Function of Roots. — London: Academic Press, 1975. — P. 73—90.

MacIsaac S.A., Sawhney V.K., Pohorecky Y. Regulation of lateral root formation in lettuce (*Lactuca sativa*) seedling roots: Interacting effects of α-naphthaleneacetic acid and kinetin // Physiol. Plant. — 1989. — **77**(3). — P. 287—293.

MacLeod R.D, Thompson A. Development of lateral root primordia in *Vicia faba, Pisum sativum, Zea mays* and *Phaseolus vulgaris*. Rates of primordium formation and cell doubling times // Ann. Bot. — 1979. — **44**(4). — P. 435—449.

Malamy J.E., Benfey P.N. Organization and cell differentiation in lateral roots of *Arabidopsis thaliana* // Development. — 1997. — **124**(1). — P. 33—44.

Mallory T.E., Chiang S.H., Cutter E.G., Gifford E.M. Jr. Sequence and pattern of lateral root formation in five selected species // Am. J. Bot. —1970. — **57**(7). — P. 800—809.

McCully M.E. The development of lateral roots // The Development and Function of Roots — London: Academic Press, 1975. — P. 105—124.

Negi S., Ivanchenko M.G., Muday G.K. Ethylene regulates lateral root formation and auxin transport in *Arabidopsis thaliana* // Plant J. — 2008. — **55**(2). — P. 175—187.

Negi S., Sukumar P., Liu X., Cohen J.D., Muday G.K. Genetic dissection of the role of ethylene in regulating auxin-dependent lateral and adventitious root formation in tomato // Plant J. — 2010. — **61**(1). — P. 3—15.

O'Dell D.H., Foard D.E. Presence of lateral root primordia in the radicle of buckwheat embryos // Bull. Tor. Bot. Club. — 1969. — **96**(1). — P. 1—3.

Overvoorde P., Fukaki H., Beeckman T., Auxin control of root development // Cold Spring Harbor Perspect. Biol. —2010. — **2**(6). — P. 1—8.

Péret B., Larrieu A., Bennett M.J. Lateral root emergence: a difficult birth // J. Exp. Bot. — 2009. — **60**(13). — P. 3637—3643.

Reynolds E.S. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy // J. Cell Biol. — 1963. — **17**(1). — P. 208—212.

Scheres B, McKhann HI, Van den Berg C. Roots redefined: anatomical and genetic analysis of root development // Plant Physiol. — 1996. — **111**(4). — P. 959—964.

Seago J.L. Developmental anatomy in roots of *Ipomoea purpurea*. II. Initiation and development of secondary roots // Amer. J. Bot. — 1973. — **60**(7). — P. 607—618.

Severin C.F. Origin and structure of the secondary root of *Sagittaria* // Bot. Gaz. — 1932. — **93**(1). — P. 93—99.

Van Staden J., Ntingane BM. The effect of a combination of decapitation treatments, zeatin and benzyladenine on the initiation and emergence of lateral roots in *Pisum sativum* // S. Afr. J. Bot. — 1996. — **62**(1). — P. 11—16.

Рекомендує до друку Надійшла 07.11.2013 р.
І.В. Косаківська

И.В. Жупанов, В.А. Брыков
Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

АНАТОМИЧЕСКИЕ И УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ БОКОВЫХ КОРНЕЙ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ВОЗДУШНО-ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

Исследования образования боковых корней у *Butomus umbellatus* L. и *Sagittaria sagittifolia* L. показали, что зачатки боковых корней (ЗБК) формируются из клеток перицикла. Процесс инициации ЗБК происходит в апикальной меристеме. Первым видимым событием является увеличение размеров группы инициальных клеток перицикла. Рост ЗБК имеет двухфазный характер. В первой фазе происходят активные клеточные деления и формирование будущих тканей БК. Во второй — рост ЗБК значительно замедляется. Выход ЗБК на поверхность наблюдался на расстоянии 6—8 см от верхушки корня.

Ключевые слова: Butomus umbellatus, Sagittaria sagittifolia, *адвентивные корни, зачатки боковых корней, перицикл.*

I.V. Zhupanov, V.A. Brykov
M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

ANATOMICAL AND ULTRASCULPTURAL FEATURES OF LATERAL ROOT FORMATION IN SOME AMPHIBIOUS PLANTS

The study of the lateral root formation in adventitious roots in *Butomus umbellatus* L. and *Sagittaria sagittifolia* L. demonstrated 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 slows considerably. Mature LRPs reach the parental root surface at the distance of 6—8 cm from apex.

Key words: Butomus umbellatus, Sagittaria sagittifolia, *adventitious roots, lateral root primordia, pericycle.*

НОВІ ВИДАННЯ

Barseghyan G.S., Wasser S.P. **Operculate Discomycetes (Pezizales, Ascomycetes) of Israel** / Biodiversity of Cyanoprocaryotes, Algae and Fungi of Israel. Operculate Discomycetes (Pezizales, Ascomycota) of Israel [Eds. Volz P.A., Nevo E.] — Liechtenstein: Ruggell, A R.G. Gantner Verlag K.-G., Koeltz Sci. Books, 2013. — 240 p.

This book is devoted to the biodiversity of Operculate Discomycetes (Pezizales, Ascomycota) of Israel. A total of 121 species belonging to 9 families, 40 genera from which two genera with uncertain family positions (insertae sedis) are outlined; 10 species and one genus (*Pseudoplectania*) are newly recorded taxa for Israel. This book is divided into two main parts: (a) a **general part** providing data regarding materials and methods, phylogeny and taxonomy of Operculate Discomycetes with special attention to the genus *Morchella*, together with a chapter devoted to the studies of cultural morphology and molecular phylogeny of *Morchella*; and (b) a **special part** (taxonomic part) providing information regarding detailed macro- and micromorphological descriptions, ecology, distribution and habitat in Israel, general distribution, notes and discussions. In addition, plates with illustrations of some species are also provided.

Книга присвячена результатам вивчення біорізноманіття оперкулятних дискоміцетів (*Pezizales, Ascomycota*) Ізраїлю. Встановлено, що ця група дискоміцетів налічує 121 вид, 40 родів із дев'яти родин, серед яких два види невизначеної систематичної належності, а 10 видів і один рід є новими для мікобіоти Ізраїлю. Книга складається з двох основних частин: загальної, де представлені дані щодо методики та об'єктів дослідження, питань філогенії й таксономії оперкулятних дискоміцетів. Особлива увага звертається на рід *Morchella*. Дослідженню морфології його представників в умовах культури та молекулярної філогенії присвячена окрема глава. Спеціальна (таксономічна) частина містить інформацію щодо макро- та мікроморфологічних особливостей, екології, поширення й оселищ досліджуваних об'єктів у Ізраїлі, а також примітки та обговорення. У додатку вміщено таблиці з ілюстраціями окремих видів.