

І.В. БУЛАВІН

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна
iliyabulavin@rambler.ru

АНАТОМІЯ ТА УЛЬТРАСТРУКТУРА КОРЕНІВ *ARABIDOPSIS THALIANA* В КУЛЬТУРИ *IN VITRO* ПІД ВПЛИВОМ КЛІНОСТАТУВАННЯ

Булавін І.В. Анатомія та ультраструктура коренів *Arabidopsis thaliana* в культурі *in vitro* під впливом кліностакування. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(2): 180–185.

Наведено дані щодо анатомії та ультраструктури клітин коренів, утворених *in vitro* на листкових експлантах в умовах контролю і модельованої мікрогравітації (кліностакування). Показано відсутність статистично достовірної різниці стосовно довжини ростових зон коренів, кількості клітин і їхніх розмірів у контролі та експерименті. Диференціювання гравірецепторних клітин кореневого чохла *in vitro* в контролі та за модельованої мікрогравітації відбувається подібним чином, проте в разі кліностакування амілопласти не функціонують як статоліти. У клітинах меристеми виявлено зменшення площі мітохондрій, що свідчить про їхню чутливість до умов зміненої гравітації. Отримані результати дають підстави рекомендувати модель ризогенезу *in vitro* для космічних експериментів, оскільки роль гравітації у диференціюванні гравірецепторних клітин залишається ще не з'ясованою.

Ключові слова: кліностакування, корені *in vitro*, анатомія, ультраструктура

Вступ

Гравітація є постійно діючим фактором на Землі, який контролює ріст і розвиток живих істот. Пілотовані космічні польоти уможливили унікальні експерименти для з'ясування ролі гравітації у функціонуванні біосфери, в тому числі її автотрофної ланки – рослин (Kordyum, 2009). Аналіз рослинних клітин різних типів показав зміну їхньої структури та метаболізму за умов модельованої та реальної мікрогравітації (Halstead, Dutcher, 1987; Kordyum, 1997; 2014; Kittang, 2014). Слід зазначити, що переважна більшість даних отримана в дослідках, які проводилися на ембріональних коренях проростків, котрі вирости з насіння, сформованого в умовах 1g. У цій роботі вперше використано модель ризогенезу *in vitro* для дослідження впливу модельованої мікрогравітації на структуру коренів, формування яких цілковито відбувалося *de novo* за умов кліностакування.

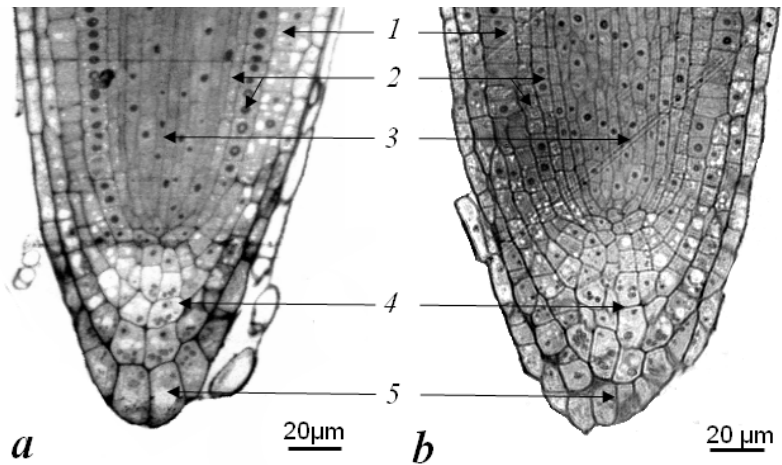
Об'єкти та методи досліджень

Для досліджень були обрані рослини *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., екотип Columbia (Col-0). Обробку насіння та культивування особин проводили за раніше описаними методиками (Bulavin, 2014). Від листків розетки 22-добових рослин відрізали

верхівку і їхній базальний сегмент разом із частиною черешка переносили у чашки Петрі на поживне середовище МС, що містило 1/10 частину мінеральних солей, без вітамінів і гормонів. Чашки Петрі вміщували в металеві контейнери, одну частину яких закріплювали на повільному горизонтальному кліностаті (2 об./хв), другу – залишали у вертикальному положенні. Матеріал вирощували 12 діб за температури 22–24° С із фотоперіодом 16/8 год (світло/темрява) та освітленням 7,4–9,3 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. Корені, отримані в культурі *in vitro*, фіксували в розчинах 2,5%-го глутарового альдегіду та 1%-го OsO₄ на кокодилатному буфері (рН 7,2), зневоднювали у спиртах висхідної концентрації та ацетоні, заливали в суміш епону й аралдиту. Напівтонкі поздовжні зрізи (0,5–1,0 мкм) отримували на ультрамікротомі MT-XL (RMC Instrument, США), забарвлювали 0,12% розчином толюдинового синього та вивчали під світловим мікроскопом Axioscope (Carl Zeiss, Німеччина) з цифровою фотокамерою Canon Power Shot A 480. Поздовжні зрізи (50–60 мкм) одержували на ультрамікротомі вищезазначеної моделі, контрастували уранілацетатом і цитратом свинцю, досліджували на трансмісійному електронному мікроскопі JEM 1230 (Jeol, Японія). Негативні знімки клітин коренів сканували з використанням сканера HP Scanjet 5470c та програмного забезпечення HP Precisionscan Pro 3.1. На цифрових фотографіях за допомогою ПЗ

Рис. 1. Поздовжні зрізи коренів *A. thaliana*, сформованих *in vitro* в контролі (а) та за кліностакування (b): 1 – протодерма, 2 – кора, 3 – центральний циліндр, 4 – стаатоцити, 5 – секреторні клітини (світлова мікроскопія)

Fig. 1. Longitudinal sections of the *A. thaliana* roots formed *in vitro* in control (a) and under clinorotation (b): 1 – protoderm, 2 – cortex, 3 – central cylinder, 4 – statocytes, 5 – secretory cells (light microscopy)



UTHSCSA ImageTool v. 3.00 вимірювали довжину ростових зон коренів, встановлювали кількість клітин і їхню площу. Парціальний об'єм визначали як співвідношення сум площ органел одного типу до загальної площі клітини у відсотках (Silaeva, Silaev, 1979). Статистичний аналіз даних проводили за допомогою Statistica 7.0, використовуючи t-test або Mann-Whitney U test, залежно від типу розподілу вибіркової сукупності, $p=0,05$.

Результати досліджень та їх обговорення

У коренях, сформованих на листових експлантах в умовах кліностакування, як і контрольних, виділялися кореневий чохлак та ростові зони власне кореня: меристема, дистальна (ДЗР) та центральна зони розтягу (ЦЗР), зона диференціювання. На поздовжніх зрізах виявлено одношарову епідерму, в двошаровій корі розрізнялися клітини паренхіми й ендодерми. Центральний циліндр складався з перициклу та провідної тканини. В кореновому чохлаку виділялися периферійні клітини та колумела, яка містила меристематичні клітини, зрілі стаатоцити (гравірецепторні клітини) та секреторні клітини (рис. 1). Достовірної різниці щодо довжини ростових зон, кількості клітин епідерми та їхніх площ у

коренях, які утворилися в контролі та в умовах кліностакування, не виявлено (табл. 1). У космічних експериментах, тобто за реальної мікрогравітації, описано зміни розмірів органів рослин (Merkys et al., 1987) і клітин (Halstead, Dutcher, 1987). Так, наприклад, відбувалося зменшення довжини коренів *Lens culinaris* L. в інтервалі 25–35 год (Perbal et al., 1986), у 7-добових проростків *Zea sp.* – меристематичної зони, хоча площа клітин не відрізнялася (Barmicheva et al., 1989). Водночас повідомлялося про збільшення довжини зони меристеми, посилення клітинного поділу та зменшення розмірів клітин у 4-добових проростків *Arabidopsis thaliana* (Matia et al., 2010). У *Lens culinaris* L. і *Lepidium sativum* L. за 25 та 32 годин, відповідно, відсутня статистично достовірні різниця цих показників (Volkman et al., 1986; Perbal et al., 1987). У разі кліностакування також зафіксовано меншу довжину коренів у *Pisum sativum* L. за 44 год, хоча значення мітотичного індексу не змінювалось (Artemenko, 2002). Зазначається, що зменшення довжини ростових зон кореня за умов кліностакування відбувається за рахунок редуції кількості клітин у зоні меристеми й уповільнення росту клітин розтяганням (Kalinina, 2007).

Таблиця 1. Параметри ростових зон коренів, утворених *in vitro* (M+m), n=15

Варіант досліду	Апікальна меристема			Дистальна зона розтягу		
	Довжина (мкм)	Кількість клітин	Площа клітин (мкм ²)	Довжина (мкм)	Кількість клітин	Площа клітин (мкм ²)
Контроль	223,4±	22,67±	58,77±	95,51±	6,13±	222,53±
	10,87	1,2	17,35	6,06	0,41	15,42
Кліностат	237,0±	25,13±	60,34±	94,37±	6,6±	247,52±
	10,98	0,99	12,86	5,95	0,4	11,43

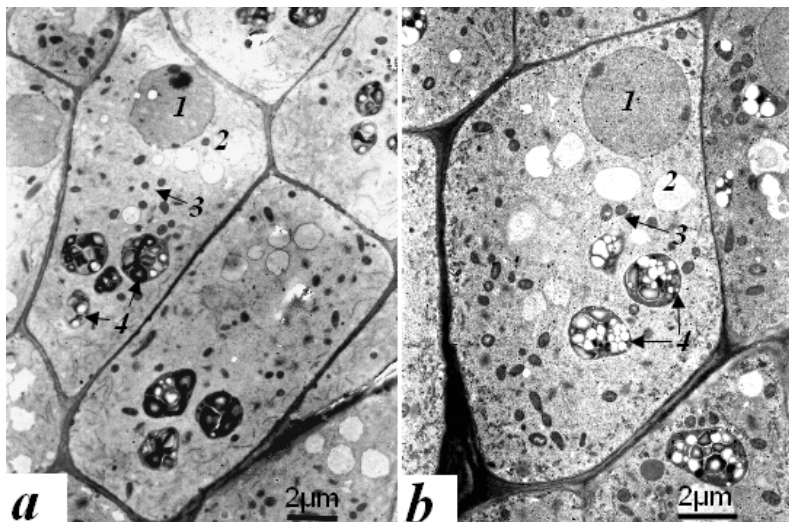


Рис. 2. Ультраструктура гравірецепторних клітин коренів, утворених *de novo in vitro* в стаціонарних умовах (а) та за кліностатування (б): 1 – ядро, 2 – вакуолі, 3 – мітохондрії, 4 – амілопласти (трансмисійна електронна мікроскопія)

Fig. 2. Graviperceptive cell ultrastructure of roots formed *de novo in vitro* in stationary conditions (a) and under clinorotation (b): 1 – nucleus, 2 – vacuoles, 3 – mitochondria, 4 – amyloplasts (transmission electron microscopy)

Отже, порівняння отриманих нами даних на коренях, утворених *in vitro*, з літературними відомостями стосовно коренів інтактних проростків засвідчує, що певні розбіжності результатів, імовірно, залежать від тривалості експериментів, а також умов, створюваних під час вирощування рослин у культивацийних контейнерах.

Дослідження ультраструктури гравірецепторних клітин кореневого чохла виявило, що в контролі вони характеризувалися полярністю: ядро містилось у проксимальній частині клітини, амілопласти-статоліти – у дистальній (рис. 2). Скупчення цистерн ендоплазматичного ретикулуму спостерігалося в кутах клітин. Окремі цистерни розташовувалися біля поздовжніх клітинних стінок. Доволі численні мітохондрії мали овальну та видовжену форму на зрізах. За умов кліностатування полярність порушувалася, що виражалося в розподілі амілопластів по всьому об'єму гравірецепторних клітин або скупченні в центральній частині.

Ультраструктура клітин протодерми меристематичної зони коренів у контролі була типовою. У центрі клітини – округле ядро, що містило дифузний хроматин і ядерце, діаметр якого становив більше половини такого ядра. В деяких ядерцях виявлено ядерцеву вакуоль. Вільні рибосоми були найбільшим компонентом гіалоплазми і зумовлювали її високу електронну щільність. Контури органел невизначні на тлі інтенсивно забарвлених рибосом. У пластидах округлої або видовженої форми зі щільною строюю і слабкорозвиненою внутрішньою мембранною системою іноді трап-

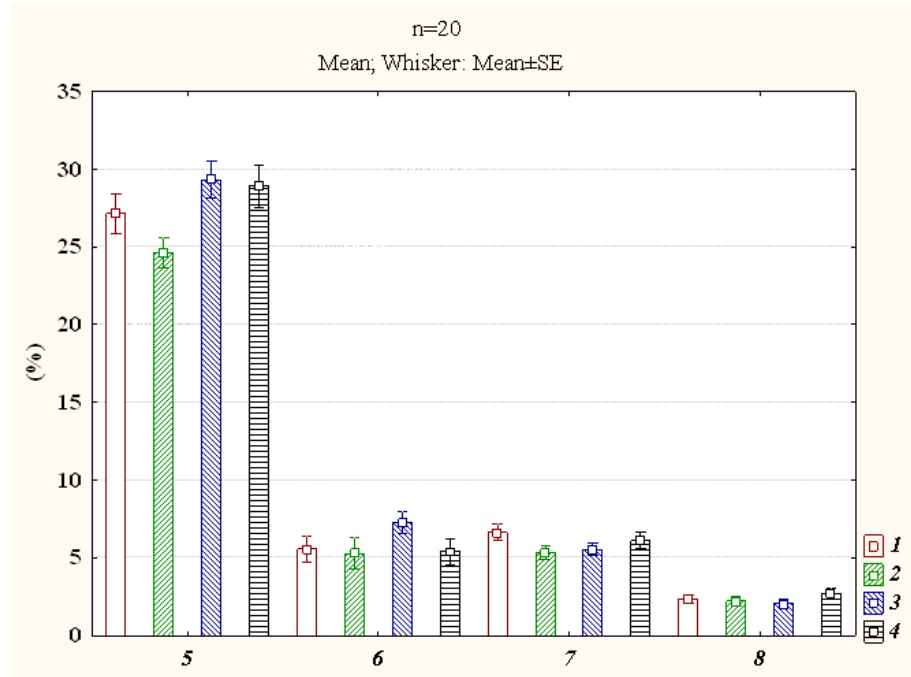
лялися крохмальні зерна. Округлої або видовженої форми мітохондрії мали розвинені кристи та матрикс середньої електронної щільності. Нечисленні диктіосоми характеризувалися тонкими контурами мембран та слабвираженою полярністю. Ендоплазматичний ретикулум був слабкорозвиненим, спостерігалися дрібні вакуолі.

В епідермальних клітинах ДЗР коренів дрібні вакуолі збільшувалися в об'ємі та поступово зливалися. Гіалоплазма в процесі росту клітини втрачала електронну щільність унаслідок зменшення кількості вільних рибосом. Ядро овальної або лопатевої форми зазвичай займало центральне положення. Ендоплазматичний ретикулум представлений довгими цистернами, на яких щільно розміщувалися рибосоми. Форма та розміри пластид варіювали на зрізах, хоча здебільшого спостерігалися органели овальної або видовженої форми. Деякі пластиди містили крохмальні зерна. Диктіосоми набували характерної для зрілих органел полярності та продукували численні везикули різного розміру. В клітинах виявлені овальні або видовжені ЕР-тілця, що являють собою локальні розширення цистерн гранулярного ендоплазматичного ретикулуму, містять фермент β -глюкозидазу (Matsushima et al., 2004) та характерні для *Brassicaceae* (Iversen, 1970).

Основний об'єм клітин ЦЗР, які швидко ростуть, займає центральна вакуоля, що відтісняє до периферії ядро і цитоплазму з усіма органелами. Внаслідок різкого зменшення кількості вільних рибосом електронна щільність цитоплазми значно знижується.

Рис. 3. Парціальний об'єм органел у клітинах протодерми (1, 2) та першого шару кори (3, 4) коренів, утворених *in vitro* в контролі (1, 3) та за кліноостатування (2, 4): 5 – ядро, 6 – вакуолі, 7 – мітохондрії, 8 – пластиди

Fig. 3. Percentage ratio of organelles in protoderm cells (1, 2) and the first layer of cortex (3, 4) in roots, formed *in vitro* in control and under clinorotation: 5 – nucleus, 6 – vacuoles, 7 – mitochondria, 8 – plastids



Таблиця 2. Середня площа зрізів органел у клітинах меристеми ($M \pm m$)

Варіант дослідю	Площа зрізів, мкм ²			
Протодерма				
	Ядро	Вакуолі	Мітохондрії	Пластиди
Контроль	15,466±0,895 (n=20)	0,431±0,041 (n=175)	0,23±0,007* (n=335)	0,414±0,033 (n=67)
Кліноостатування	14,702±0,759 (n=20)	0,365±0,044 (n=185)	0,197±0,004* (n=322)	0,442±0,037 (n=62)
Перший шар кори				
	Ядро	Вакуолі	Мітохондрії	Пластиди
Контроль	14,327±0,802 (n=20)	0,659±0,075 (n=112)	0,201±0,006 (n=277)	0,341±0,027 (n=57)
Кліноостатування	13,364±0,634 (n=20)	0,48±0,048 (n=113)	0,198±0,005 (n=300)	0,3±0,025 (n=90)

Примітка: * – достовірні зміни між контролем та кліноостатуванням.

За умов кліноостатування ультраструктура клітин протодерми в загальних рисах була подібною до такої у контролі. Парціальний об'єм органел загалом не відрізнявся (рис. 3). Проте дослідження середньої площі зрізів органел виявили статистично достовірне зменшення розмірів мітохондрій у протодермі в разі кліноостатування (табл. 2), їхня кількість у клітинах не змінювалася (табл. 3).

Проведені нами дослідження коренів, утворених *de novo in vitro* з листових експлантів, показали, що їхня структурна організація тотожна зародковим кореням проростків. Виявлено також подібність ступеня гравічутливості клітин власне

Таблиця 3. Середня кількість мітохондрій на клітину ($M \pm m$), n=20

Варіант дослідю	Протодерма	Перший шар кори
Контроль	16,75±1,59	14,15±0,91
Кліноостатування	16,1±1,22	15±1,18

Примітка: статистично достовірної різниці не виявлено.

кореня, не спеціалізованих до сприйняття гравітації, і гравірецепторних клітин чохла коренів, утворених *in vitro* та *in vivo* з насіння. Так, показано зменшення площі мітохондрію клітин протодерми меристематичної зони коренів, утворених *de novo*, що може свідчити про найвищу чутливість

мітохондрій серед органел клітин, не спеціалізованих до сприйняття гравітації, до дії кліностакування. Підтверджено, що найбільшу чутливість до зміненої гравітації виявляють клітини, які проліферують і перебувають в активному метаболічному стані (Kordyum, 1997).

Ступінь гравічутливості статоцитів коренів *in vitro*, ультраструктура яких не відрізнялася від такої гравірецепторних клітин зародкових коренів, виявився також подібним до статоцитів зародкових коренів, тобто вони були диференційованими гравірецепторними клітинами, але не функціонували в разі кліностакування. Як відомо, за відсутності вектора гравітації в космічному польоті або неможливості його сприйняття статоцитами в умовах кліностакування амілопласти-статоліти не переміщуються в дистальну частину статоцита, а розташовуються по всьому об'єму клітини або скупчуються в її центральній частині (Slocum et al., 1984; Volkmann et al., 1986; Laurinavicius et al., 1996; Smith et al., 1997; Guisinger, Kiss, 1999; Koryzniene, 2013), тобто вони не виконують своєї статолітної функції у гравірецепторних клітинах (Kordyum, 1997). Разом з тим існує лише одне повідомлення про нездатність формування статоцитів у коренях *A. thaliana*, які утворилися *de novo* з калусу в культурі *in vitro* за умов реальної мікрогравітації в космічному польоті. Показано зменшення шарів кореневого чохла через відсутність центральної зони статенхіми (Podlutsky, 1992). Недостатня кількість подібних експериментів залишає відкритим питання щодо ролі гравітації в диференціюванні статоцитів.

Висновки

Уперше проведено порівняльний аналіз структури коренів *A. thaliana*, сформованих *de novo in vitro* у стаціонарних умовах і за кліностакування. Він виявив подібність досліджених ознак і ступеня гравічутливості клітин ростових зон власне кореня, не спеціалізованих до сприйняття гравітації, і гравірецепторних клітин чохла з такими зародкових коренів проростків. У протодермальних клітинах зони меристеми показано статистично достовірне зменшення площі мітохондрій, що вказує на їхню чутливість до дії кліностакування. В контролі доведено формування гравірецепторних клітин кореневого чохла *in vitro*, які не функціонують у разі дезорієнтації коренів щодо вектора гравітації під впливом кліностакування. Одержані результати да-

ють підстави рекомендувати модель ризогенезу для космічних експериментів, оскільки роль гравітації у диференціюванні гравірецепторних клітин залишається ще не з'ясованою.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Artemenko O.A., 2002. — Visn. Lviv. un-tu. Ser. biol. — **28**. — P. 80–83 [Артемченко О.А. Мітотична активність клітин кореневої меристеми паростків гороху в умовах кліностакування // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. — 2002. — **28**. — С. 80–83].
- Barmicheva E.M., Grif V.G., Tairbekov M.G., 1989. — Tsitologiya. — **41**(11). — P. 1324–1328 [Бармичева Е.М., Гриф В.Г., Таїрбеков М.Г. Рост і структура кліток кончика корня кукурузи в умовах космічного польота // Цитологія. — 1989. — **41**(11). — С. 1324–1328].
- Bulavin I.V., 2014. — Ukr. botan. zhurn. — **71**(1). — P. 78–82 [Булавін І.В. Ризогенез у культурі *in vitro Arabidopsis thaliana* дикого типу та *scr* мутанта // Укр. ботан. журн. — 2014. — **71**(1). — С. 78–82].
- Guisinger M.M., Kiss J.Z. The influence of microgravity and spaceflight on columella cell ultrastructure in starch-deficient mutants of *Arabidopsis* // Amer. J. Bot. — 1999. — **86**(10). — P. 1357–1366.
- Halstead T.W., Dutcher R.F. Plants in space // Ann. Rev. Plant. Physiol. — 1987. — **38**. — P. 317–345.
- Iversen T.-H. The morphology, occurrence, and distribution of dilated cisternae of the endoplasmic reticulum in tissues of plants of the *Cruciferae* // Protoplasma. — 1970. — **71**. — P. 467–477.
- Kalinina Ia.M., 2007. — Rist ta dyferentsiatsiia klityn korenia *Brassica rapa* L. v umovakh mikrogravitatsii ta klinostatuvannia: Avtoref. dys... kand. biol. nauk. — K. — 19 p. [Калініна Я.М. Ріст та диференціація клітин кореня *Brassica rapa* L. в умовах мікрогравітації та кліностакування: Автореф. дис... канд. біол. наук. — К., 2007. — 19 с.].
- Kittang A.I., Iversen T.H., Fossum K.R., Mazars C., Carnero-Diaz E., Boucheron-Dubuisson E., Le Disquet I., Legué V., Herranz R., Pereda-Loth V., Medina F.J. Exploration of plant growth and development using the European Modular Cultivation System facility on the International Space Station // Plant Biol. — 2014. — **16**(3). — P. 528–538.
- Kordyum E.L. Biology of plant cells in microgravity and under clinostating // Inter. Rev. Cyt. — 1997. — **171**. — P. 1–78.
- Kordyum E.L., 2009. — Probl. noosferologii ta kosmichnoi ekologii. — **20**(1–2). — P. 20–23 [Кордюм Е.Л. Умовля мікрогравітації — експериментальна основа для познання ролі гравітації в онтогенезі рослин // Пробл. ноосферології та космічної екології. — 2009. — **20**(1–2). — С. 20–23].
- Kordyum E.L. Plant cell gravisensitivity and adaptation to microgravity // Plant Biol. — 2014. — **16** (Suppl. 1). — P. 79–90.

- Koryzniene D.* Investigation of gravity sensing in garden cress seedlings. Summary of doctoral dissertation Biomedical sciences, botany (04 B). – Vilnius, 2013. – P. 35.
- Laurinavicius R., Stockus A., Buchen B., Sievers A.* Structure of cress root statocytes in microgravity (Bion-10 Mission) // *Adv. Space Res.* – 1996. – 17(6–7). – P. 91–94.
- Matia I., Gonzalez-Camacho F., Herranz R., Kiss J.Z., Gasset G., van Loon J.J.W.A., Marcoe R., Medina F. J.* Plant cell proliferation and growth are altered by microgravity conditions in spaceflight // *J. Plant. Physiol.* – 2010. – 167. – P. 184–193.
- Matsushima R., Fukao Y., Nishimura M., Hara-Nishimura I.* NAI1 gene encodes a basic-helix-loop-helix-type putative transcription factor that regulates the formation of an endoplasmic reticulum-derived structure, the ER body // *Plant Cell.* – 2004. – 16(6). – P. 1536–1549.
- Merkys A.J., Laurinavicius R.S., Jarosius A.V., Rupainiene O.J.* Root development, anatomy and morphological structure of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. under spaceflight condition. – 1987. <http://www.arabidopsis.org/ais/1987/merky-1987-aabhv.html> (9.05.2014).
- Perbal G., Driss-Ecole D., Rutin G., Salle G.* Graviperception of lentil seedlings roots grown in space (Spacelab D1 Mission) // *Physiol. Plant.* – 1987. – 70. – P. 119–126.
- Perbal G., Driss-Ecole D., Salle G.* Perception of gravity in the lentil root // *Naturwissenschaften.* – 1986. – 73. – P. 444–446.
- Podlitsky A.G.* Ultrastructural analysis of organization of roots obtained from cell cultures at clinostatating and under microgravity // *Adv. Space Res.* – 1992. – 12(1). – P. 93–98.
- Silaeva A.M., Silaev A.V., 1979.* – *Fiziol. biokhim. kult. rast.* – 6. – P. 547–562 [*Силаева А.М., Силаев А.В.* Методы качественного анализа электронно-микроскопических изображений хлоропластов // *Физиол., биохим. культ. раст.* – 1979. – 6. – С. 547–562].
- Slocum R.D., Gaynor J.J., Galston A.W.* Cytological and ultrastructural studies on root tissues // *Ann. Bot.* – 1984. – 54 (Suppl. 3). – P. 65–76.
- Smith J.D., Todd P., Staehelin L.A.* Modulation of statolith mass and grouping in white clover (*Trifolium repens*) growth in 1-g, microgravity and on the clinostat // *Plant J.* – 1997. – 12(6). – P. 1361–1373.
- Volkman D., Behrens H.M., Sievers A.* Development and gravity sensing of cress roots under microgravity // *Naturwissenschaften.* – 1986. – 73. – P. 438–441.

Рекомендує до друку Надійшла 06.04.2015 р.
I.B. Косаківська

Булавин И.В. Анатомия и ультраструктура корней *Arabidopsis thaliana* в культуре *in vitro* под воздействием клиностатирования. – Укр. ботан. журн. – 2015. – 72(2): 180–185.

Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

В статье приведены данные по анатомии и ультраструктуре клеток корней, образованных *in vitro* на листовых эксплантах в условиях контроля и моделированной микрогравитации (клиностатирования). Показано отсутствие статистически достоверной разницы в длине ростовых зон корня, количестве клеток и их размеров в контроле и эксперименте. Дифференциация гравирецепторных клеток корневого чехлика *in vitro* в контроле и в условиях моделированной микрогравитации проходит подобным образом, но при клиностатировании амиллопласты не функционируют как статолиты. В клетках меристемы установлено уменьшение площади митохондрий, что свидетельствует об их чувствительности к условиям измененной гравитации. Полученные данные позволяют рекомендовать модель ризогенеза *in vitro* для космических экспериментов, поскольку роль гравитации в дифференцировке гравирецепторных клеток остается еще не выясненной.

К л ю ч е в ы е с л о в а: клиностатирование, корни *in vitro*, анатомия, ультраструктура.

Bulavin I.V. *In vitro Arabidopsis thaliana* root anatomy and ultrastructure under clinorotation. – *Ukr. Bot. J.* – 2015. – 72(2): 180–185.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

Anatomical and ultrastructural patterns of roots formed *in vitro* on leaf explants in control and under clinorotation are described. It was shown that there is no significant differences in length of root growth zones, their cell number and size. Gravi-perceptive cells in a root cap are differentiated under clinorotation, likewise in the control; however, they do not function in these conditions. A mitochondrion size decreases in meristem cells under clinorotation that is an evidence of these organelle sensitivity to altered gravity conditions. We proposed the model of rhizogenesis *in vitro* for performing the space experiments to study the importance of a gravity scalar value to start the program of graviperceiving cell differentiation.

Key words: clinorotation, *in vitro* roots, anatomy, ultrastructure.