

ОСОБЕННОСТИ ОБРАЗОВАНИЯ АЭРЕНХИМЫ В КОРНЯХ ВОЗДУШНО-ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ *SIUM LATIFOLIUM* L. (APIACEAE)

Г.В. ШЕВЧЕНКО, В.А. БРЫКОВ, Г.Ф. ИВАНЕНКО

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, Киев
E-mail: galina-shevchenko@ya.ru

*Впервые описаны типы образования аэренхимы в корнях дикорастущего вида *S. latifolium* L. Отмечена специфика деления и роста клеток в срединной и внешней коре на начальных этапах образования аэренхимы, что приводит к закладке воздухоносных полостей разного типа. Указаны особенности деградации клеток коры корней *S. latifolium*, которые рассматриваются в контексте известных процессов программируемой клеточной гибели у растений.*

Ключевые слова: аэренхима, меристема корня, срединная и внешняя кора, ультраструктура и деградация клеток.

Введение. Известно, что в вегетативных органах гидрофитов воздушно-водных и водных растений образуется аэренхима (АР) – совокупность воздушных полостей, по которым осуществляется газообмен между надводными и находящимися в воде частями растений.

В настоящее время изучению процесса формирования АР уделяют повышенное внимание, поскольку затопление существенно влияет на урожайность многих сельскохозяйственных культур. В связи с этим исследуют процессы образования индуцированной АР у *Zea mays* [1], *Arabidopsis thaliana* [2], *Pisum sativum* [3, 4], представителей *Poaceae* [5], а также природной АР дикорастущих и культурных видов, в основном *Sagittaria lancifolia* [6] и *Oryza sativa* [7, 8]. Известно, что АР образуется в результате специфической реорганизации клеточной стенки, которая приводит к расхождению клеточных рядов (схизогенная АР) [2] и/или вследствие дегенерации отдельных клеток, подвергшихся программируемой клеточной гибели (ПКГ) (лизогенная АР) [9–11]. Однако такое деление АР на типы остается во многом условным, поскольку не отражает всего многообразия процессов, связанных как с анатомическими перестройками коры, так и путями деградации со-

держимого клеток у разных видов растений [12–14]. В связи с этим особый интерес представляют дикорастущие виды водных растений с конститутивной АР.

Мы исследовали клетки меристемы и зоны растяжения в адвентивных корнях воздушно-водных растений *Sium latifolium* L. (поручейник широколистный, *Apiaceae*) с целью выяснить какой тип аэренхимы характерен для этого дикорастущего вида. В настоящей работе проанализированы анатомия корневых апексов, состояние внешних (эпидермис и 2–3 первых слоя коры) и 6–10 слоев срединной коры на уровне меристемы между эпидермисом и эндодермой, а также ультраструктура клеток коры в области образования первичных лакун АР. Кроме того, рассмотрены отдельные клеточные органеллы, состояние которых, в частности ядер и микротрубочек (МТ), отражает целостность клетки.

Материал и методы. Исследовали апексы адвентивных корней воздушно-водных растений *S. latifolium*, собранных в прибрежной зоне р. Псел в районе п.г.т. Велька Багачка, Полтавской области. Для выявления цитоскелета корневые апексы длиной 1 см промывали фосфатным буфером (рН 6,9), фиксировали в течение 1 ч в 3,7%-ном формальдегиде, заключали в спирторастворимый воск и оставляли полимеризоваться. Продольные срезы толщиной 10 мкм получали на микротоме МС-2. Срезы проводили по нисходящим концентрациям спиртов (96, 70, 50°) и окрашивали 0,1%-ным раствором толуидинового синего для наблюдения анатомического строения корней [14]. Микротрубочки выявляли с помощью первичных моноклональных антител к β -тубулину (Т-4026, «Sigma», США) и вторичных антител с флуоресцентной меткой FITC (F-9026, «Sigma», США).

Срезы монтировали в 80%-ном глицерине на фосфатном буфере. Наблюдения проводили с

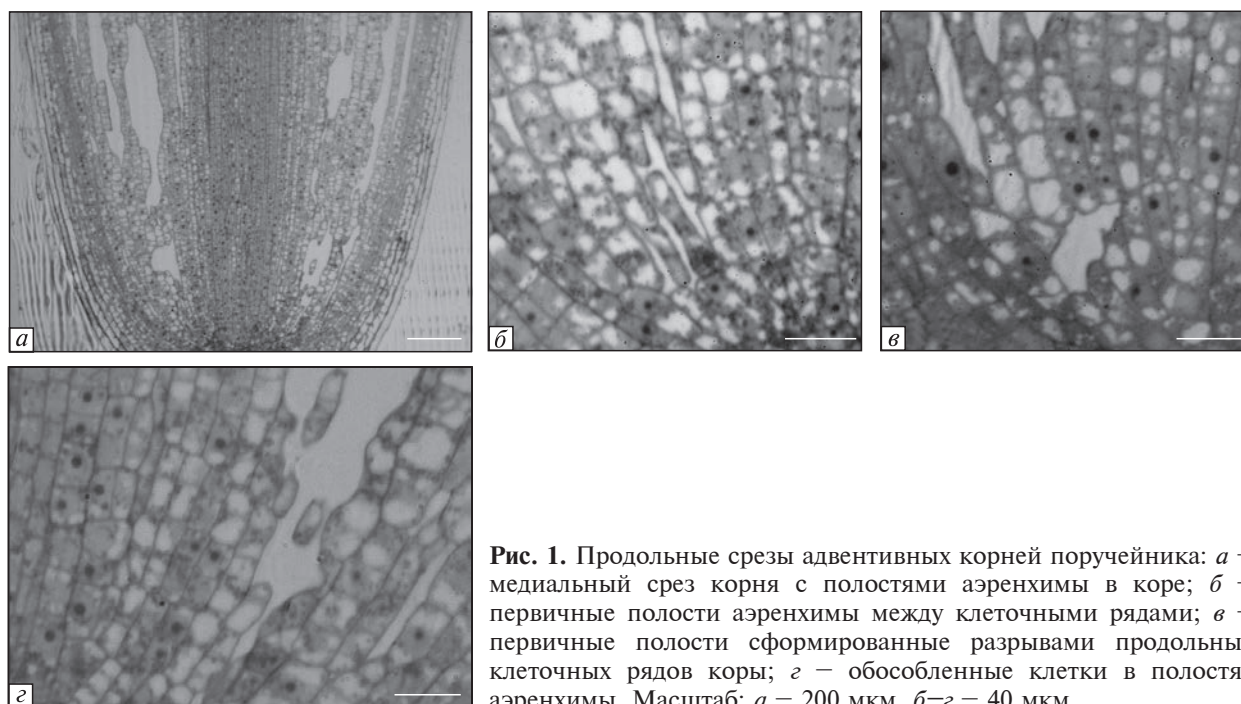


Рис. 1. Продольные срезы адвентивных корней поручейника: *a* – медиальный срез корня с полостями аэренхимы в коре; *б* – первичные полости аэренхимы между клеточными рядами; *в* – первичные полости сформированные разрывами продольных клеточных рядов коры; *г* – обособленные клетки в полостях аэренхимы. Масштаб: *a* – 200 мкм, *б–г* – 40 мкм

использованием лазерного сканирующего микроскопа LSM-5 PASCAL («Zeiss», Германия) со стандартными фильтрами (BP 450-490, LP 520).

Ультраструктура клеток. Для исследований методом электронной микроскопии корневые апексы фиксировали в 2,5%-ном глутаральдегиде с последующей постфиксацией в 1%-ном OsO₄. Образцы обезживали в серии спиртов восходящей концентрации и ацетоне, затем заливали смесью эпон–аралдит по стандартной методике [16]. Ультратонкие срезы (50–70 нм) получали на микротоме MT-XL (RMC, США) и контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца [17]. Ультраструктуру клеток исследовали в трансмиссионном электронном микроскопе JEM 1230EX («Jeol», Япония). Снимки анализировали с помощью программного обеспечения Image J (<http://imagej.nih.gov>).

Редуцированные клетки меристемы идентифицировали по ряду признаков: размер и форма, высокая степень обособления (сегрегации) (площадь контакта клеток с полостями АР превышает площадь контакта с соседними клетками), отсутствие ядер, утолщенная клеточная стенка. Для морфометрического анализа измеряли площадь клеток, а также размеры и ко-

личество вакуолей, митохондрий, пластид и липидных капель в 15 редуцированных безъядерных клетках и 15 контрольных. При подсчете количества органелл на единицу площади цитоплазмы клеток в норме размер ядра не учитывали. Цифровые данные обрабатывали статистически, используя *t-test* для сравнения независимых выборок.

Проверка целостности ДНК. Общую ДНК выделяли СТАБ методом [18] из 100 мкг навески корней воздушно-водного и суходольного экотипов *S. latifolium*. Концентрация выделенной ДНК в обоих случаях составляла 1,2 мкг/мл. Проверку целостности ДНК осуществляли с помощью электрофореза в 2%-ном агарозном геле.

Результаты исследования и их обсуждение.
Анатомическое строение и специфика формирования коры в корнях *S. latifolium*. У поручейника первичные полости АР выявлены уже в дистальной (ранней) меристеме на расстоянии 70–120 мкм от ее верхушки (рис. 1, *a*). На этом уровне полости, как правило, представлены локальными расширениями межклетников между продольными клеточными рядами (рис. 1, *б*), реже – между группами клеток в рядах

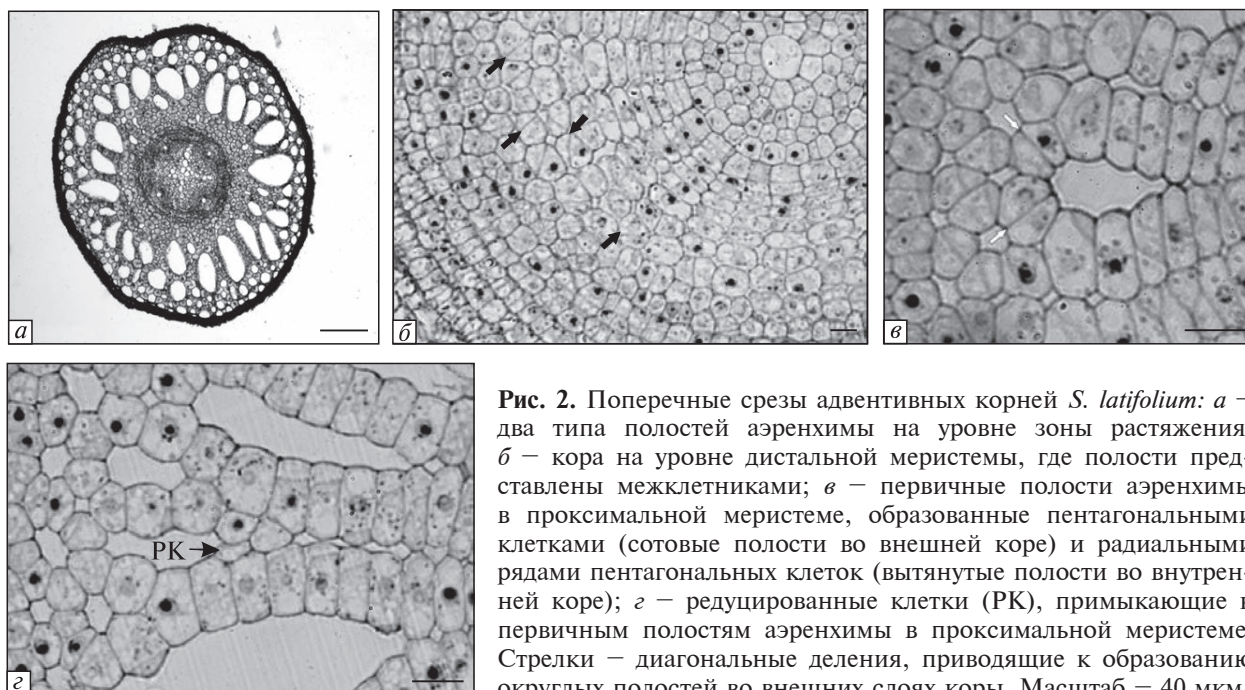


Рис. 2. Поперечные срезы адвентивных корней *S. latifolium*: *a* – два типа полостей аэренхимы на уровне зоны растяжения; *б* – кора на уровне дистальной меристемы, где полости представлены межклетниками; *в* – первичные полости аэренхимы в проксимальной меристеме, образованные пентагональными клетками (сотовые полости во внешней коре) и радиальными рядами пентагональных клеток (вытянутые полости во внутренней коре); *г* – редуцированные клетки (РК), примыкающие к первичным полостям аэренхимы в проксимальной меристеме. Стрелки – диагональные деления, приводящие к образованию округлых полостей во внешних слоях коры. Масштаб – 40 мкм

(рис. 1, *в*). Иногда наблюдается значительная сегрегация как отдельных клеток, так и групп из нескольких соседних (рис. 1, *г*). Размер полостей АР прогрессивно увеличивается в акропетальном направлении (рис. 1, *а*). Такое образование первичных полостей АР путем увеличения размеров межклетников и расхождения клеточных рядов в пределах кортикальных инициалей меристемы отмечали и у многих других видов растений [12, 19–21].

В проксимальной (поздней) меристеме и начале зоны растяжения в слоях срединной и внешней коры наблюдают два различных по форме и размерам типа полостей. Во внешних слоях коры небольшие и округлые полости расположены концентрично в 2–3 слоя (рис. 2, *а*), а в ее срединных слоях – полости большего размера овальной и каплевидной формы, расширяющиеся по направлению к эпидермису. Клетки внешних слоев коры имеют пента- или гексагональную форму, они граничат как правило с тремя, реже четырьмя смежными клетками. Благодаря такому соприкосновению 5–7 соседних клеток образуют в центре небольшую полость, и вся структура становится подобной «пчелиным сотам» (рис. 2, *в*, *г*).

Клетки срединных слоев коры в области вытянутых полостей, а также клетки внутренних слоев коры, включая эндодерму, имеют тетрагональную форму, несколько изогнуты в тангентальном направлении и образуют радиальные ряды (рис. 2, *г*). Большие полости срединной коры образованы расхождением таких радиальных рядов (рис. 2, *в*, *г*).

Установлено, что образованию упорядоченных полостей предшествуют разные типы делений клеток внешней и внутренней коры. Так, на уровне дистальной меристемы происходит интенсивный рост коры в радиальном направлении – увеличение количества ее слоев за счет периклинальных делений. Кроме того, клетки внешних слоев коры делятся, как правило, диагонально под углом 45° к радиальной плоскости (рис. 2, *б*, стрелки). Такие диагональные деления приводят к образованию пента- и гексагональных клеток, рост которых сопровождается увеличением межклетников (рис. 2, *в*, *г*). Формирование АР, в процессе которого межклеточные полости переходят в большие воздушные пазухи посредством роста и делений клеток без их разрушения, называют экспансионией (от лат. *expando* – растяжение и греч. *-geny* – про-

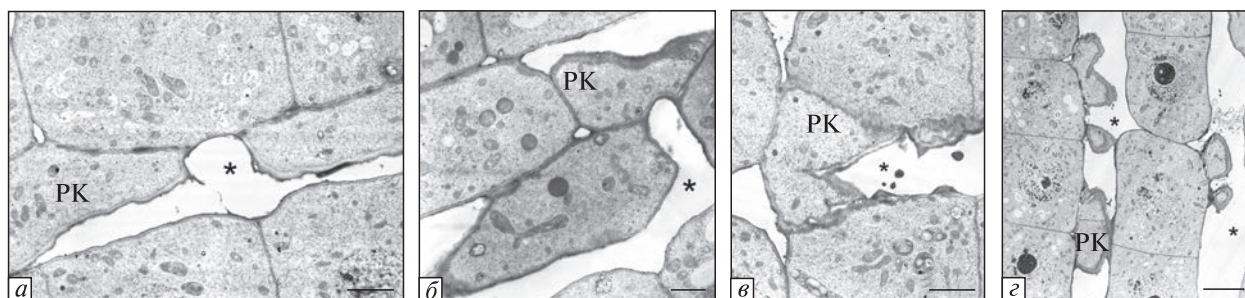


Рис. 3. Сегрегация клеток коры адвентивных корней *S. latifolium* при образовании аэренхимы: *a* – утолщение и разрывы клеточных стенок, образование отдельных редуцированных клеток (ПК); *б* – деформация ПК; *в* – компрессия отдельных ПК; *г* – разрушение групп клеток в продольных рядах. Звездочкой отмечены полости аэренхимы. Масштаб: *a, в* – 2 мкм; *б* – 1 мкм; *г* – 5 мкм

исхождении) [12]. Полости АР, образованные полигональными клетками, называют АР по типу «пчелиные соты», или сотовой экспансионией. Этот тип АР распространен как среди однодольных *Acorus calamus*, *Najas*, *Habenaria*, так и двудольных *Nymphaea*, *Rumex* и *Hydrocotyle* [22–25]. Однако у *S. latifolium* в отличие от других растений сотовые полости занимают площадь не всей коры, а лишь ее внешние слои. Расхождение радиальных рядов через отделение клеток вдоль их совместных клеточных стенок по срединной пластинке является схизогенным типом АР [12]. Принято считать, что схизогенная АР – это всегда комплексный и хорошо организованный процесс [26], но до сих пор остается неясной его регуляция в ходе развития растения [27].

Совместное наличие схизогенных и экспансионных полостей АР мало распространено и, по нашим данным, описано только у *Neptunia* (*Fabaceae*) [12]. У *S. latifolium* в отличие от *Neptunia* экспансионные и схизогенные полости АР разделены пространственно во внешней и внутренней коре соответственно.

Редукция части клеток в процессе формирования АР. На поперечных срезах корней *S. latifolium* на уровне дистальной меристемы на границе внешней и внутренней коры в области первичных полостей встречаются клетки небольшого размера, которые не участвуют в формировании схизогенных полостей (рис. 1, *г*; 2, *г* и рис. 3). Это, как правило, одиночные клетки, одной стороной выступающие в полость АР, а другой соприкасающиеся с клеточными рядами, которые выстилают полость

АР (рис. 3, *б, г*). Такие клетки теряют характерную для меристемы тетрагональную форму и становятся бесформенными. Размер их существенно меньше, чем у клеток в норме, а клеточная стенка, выступающая в полость АР, утолщена и разрыхлена (рис. 3, *в*). Отмечено, что в таком редуцированном состоянии клетки сохраняются до перемещения в зону растяжения. Наличие в срединной коре *S. latifolium* таких редуцированных клеток (в дальнейшем ПК), а также фрагментов клеточных рядов, которые не являются составной частью архитектуры корня, означает, что в процессе образования полостей происходит характерное для АР лизогенного типа разрушение (элиминация) отдельных клеток слоя. Деградацию отдельных клеток при образовании АР наблюдаются у некоторых видов семейства *Alismatales* (*Pistia stratiotes*) и *Hydrocharitaceae* [28]. У *S. latifolium* такой процесс сложно обнаружить на поперечных срезах, однако на продольных срезах этот тип клеток отчетливо идентифицируется. В целом же мы разделяем точку зрения тех авторов, которые отмечают, что в некоторых случаях трудно установить, как образованы первичные полости АР – путем клеточного деления/экспансии или же посредством отделения или разрушения клеток [12, 26]. Более того, у видов с конститутивной АР трудно определить точную хронологию процессов гибели клеток и образования полостей [26].

Традиционно считается, что гибель клеток при формировании лизогенной АР – это программируемый процесс (программируемая кле-

точная гибель, ПКГ). Из-за схожести отдельных этапов с апоптозом животных этот процесс у растений еще часто называют ПКГ апоптозного типа [29, 30]. У растений клеточная гибель происходит также в результате аутофагии, аутолизиса и некроза. Однако в целом остается неизвестным, сколько типов ПКГ присутствуют у растений и каковы взаимоотношения между ними, поскольку большинство работ по этой теме указывают лишь на факт гибели клеток, без детализации и хронологии клеточных процессов [14, 31]. Это отчасти связано с отсутствием у растений четких признаков классификации ПКГ, что значительно затрудняет исследования, так как многие пути имеют общие этапы и отличаются лишь по временным параметрам [30, 32].

Исследование ультраструктуры редуцированных клеток у *S. latifolium* выявило их отличительные признаки и особенности образования.

Согласно нашим наблюдениям обособление таких клеток в коре начинается с утраты межклеточных контактов – происходит разрушение плазмодесм и локальное утолщение клеточной стенки, затем сегрегация клеток через их отслоение по срединной пластинке (рис. 3, а) и как результат – клетки теряют форму (деформируются) и уменьшаются в размерах (рис. 3, б, в). Можно предположить, что одним

из факторов, нарушающих форму клеток, является разрушение сети кортикальных МТ.

Как известно, МТ в норме отвечают за поддержание формы [33], а в РК корней поручейника МТ из продольно ориентированных становятся разрозненными и хаотическими (рис. 4). Однако они присутствуют в местах сохранения плазмодесм между РК и клетками соседних цельных рядов (рис. 3, з), что указывает на сохранение связи с тканями. Помимо того, наличие довольно хорошо сохраненной сети эндоплазматических МТ (рис. 4) позволяет клеткам сберечь симпластную связь и внутреннюю компартментацию цитоплазмы, что, по-видимому, и поддерживает их жизнедеятельность до зоны растяжения.

Более сложно интерпретировать события, которые происходят в процессе деградации цитоплазмы РК у *S. latifolium*. По ультраструктурным признакам РК не отличаются от меристематических, однако их цитоплазма бедна органеллами. РК характеризуются отсутствием ядер, уменьшением количества вакуолей (встречаются на 25–33 % срезов), однако в них присутствуют (хотя и в меньшем по сравнению с нормой количестве) все остальные органеллы, включая пластиды и митохондрии (таблица).

Нечто подобное наблюдали и у риса, у которого в клетках корней, гибнущих при обра-

Количественные показатели ультраструктуры редуцированных безъядерных клеток и клеток в норме в меристеме адвентивных корней *S. latifolium*

Показатель	Клетки с ядром	Редуцированные клетки
	M ± SD	
Размер клеток	92,00 ± 8,35 *	20,00 ± 5,35 *
Вакуоли		
размер, мкм ²	0,41 ± 0,35	0,39 ± 0,52
количество на 100 мкм ²	12,40 ± 7,70 *	4,52 ± 1,34 *
Митохондрии		
размер, мкм ²	0,16 ± 0,089	0,14 ± 0,072
количество на 100 мкм ²	41,00 ± 13,3 *	23,00 ± 7,6 *
Пластиды		
размер, мкм ²	0,66 ± 0,33 *	0,40 ± 0,28 *
количество на 100 мкм ²	7,07 ± 4,23	7,56 ± 5,23
содержание крахмальных зерен (% органелл)	51	14

* p < 0,05.

зовании АР, после нарушений клеточной стенки (разрыв срединной пластинки в период от 6 до 12 ч жизни клетки) и потери тургора происходит лизис вакуолей, однако большинство клеточных органелл оставались без изменений [7]. Kawai et al. [8] считают, что первичные процессы гибели клеток у риса заключаются в потере целостности плазмалеммы. Inada et al. [34] предполагают, что вначале происходит разрыв тонопласта, однако эти авторы не выявили характерной клеточной морфологии, которая бы указывала на отличие РК клеток от окружающих их соседних, как это присуще *S. latifolium*. Возможно, что и у *S. latifolium* на начальных этапах развития АР происходит значительная редукция вакуолярного компартмента, поскольку в дальнейшем РК почти полностью лишены вакуолей, однако мы не наблюдали последовательных стадий этого процесса. Не исключено, что деградация вакуолей происходит быстро и ее трудно обнаружить ультраструктурными исследованиями. В целом же для растений характерна скоротечность процессов гибели и элиминации клеток. Так, процессы ПКГ апоптозного типа в основном развиваются в течение 6 ч, и гибель клеток при старении происходит в течение 3–12 ч [31]. У того же риса в отличие от поручейника после разрыва тонопласта цитоплазма разрыхляется, плазмалемма часто разрывается, происходит потеря органелл и разрушение клеточной стенки. У *S. latifolium* клеточная стенка сохраняется до последних стадий деградации клетки. Следует отметить, что тип разрушения клеток у риса некоторые авторы классифицируют как «неапоптозный» [35].

У *S. latifolium* очень интригующая ситуация с ядром. Хотя РК всегда безъядерные, нами на срезах не обнаружены промежуточные этапы элиминации ядра – изменение формы или его фрагментация, считающиеся одним из явных признаков ПКГ у животных и некоторых растений [3, 36]. Отсутствие фрагментации ядер отмечали также при формировании индуцированной АР у *O. sativa*, *Z. mays* и *P. sativum* [1, 3]. Однако у *S. latifolium* в ядрах клеток ранней меристемы встречался хроматин разной степени конденсации, что типично для ПКГ у животных, но также встречается и в клетках растений [26]. Другим признаком ПКГ является разрыв ДНК

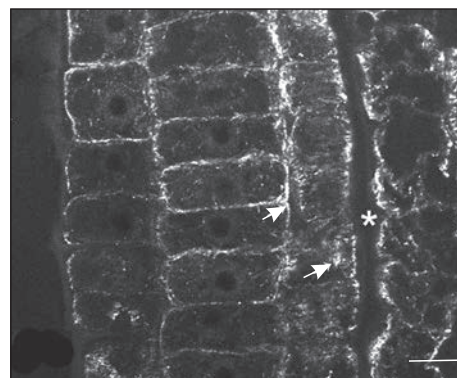


Рис. 4. Микротрубочки в клетках коры меристемы адвентивных корней поручейника. Звездочкой отмечена полость аэренхимы, стрелками – элементы цитоскелета. Масштаб – 10 мкм

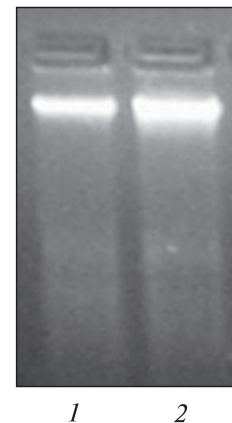


Рис. 5. Электрофореграмма ДНК воздушно-водных (1) и суходольных растений (2) поручейника

на характерные олигомерные фрагменты 300–50 kb, 180–200 bp [31, 36, 37], появление которых всегда совпадает с конденсацией хроматина на периферии ядра. В корнях *S. latifolium* отсутствовали фрагменты ДНК, и целостность ядерной ДНК подтвердилась электрофорезом в агарозном геле. При этом целостной была и ДНК наземных растений поручейника, в которых АР не образуется (рис. 5).

Фрагментацию ДНК не отмечали и у риса, у которого в отличие от *S. latifolium* ядра сохраняются до последних стадий гибели клеток [8]. Тем не менее отсутствие ядер в деградирующих клетках у *S. latifolium* все же свидетельствует о разрушении ядерного материала. Безъядерные клетки при образовании АР описывают и другие авторы [29]. Наиболее полно процесс исчезновения ядер описан при развитии

лизогенной АР у дикорастущего *Sagittaria lancifolia* [6]. В этом случае исчезновение ядер происходит аутофагическим путем, в результате которого ядра окружаются и захватываются специфическими вакуолями. Некоторые авторы определенно считают, что ПКГ у растений развивается именно как аутофагия [38]. У *S. latifolium* мы изредка наблюдали захват ядер вакуолями, но скорее всего это один из этапов формирования центральной вакуоли в процессе естественной дифференцировки тканей. Не исключено, что процесс элиминации ядер у *S. latifolium* также быстротечен и трудноуловим.

Ядра у *S. latifolium* могут исчезать и в результате аутолизиса, в процессе которого не задействованы специфические вакуоли, а происходит постепенная деградация всех органелл. В целом же и аутолизис, и аутофагию считают специфическим типом ПКГ для растений [31, 39] и предполагают, что оба эти процесса могут осуществляться совместно, как, например, при гибели клетки-суспензора зародыша [36, 40].

В целом же, несмотря на сложность в установлении последовательности событий при элиминации клеток при формировании АР у *S. latifolium*, можно утверждать: 1) события в цитоплазме клеток, которые деградируют, происходят на самых ранних стадиях развития коры; 2) возможно, одним из первичных этапов является потеря ядерного материала, редукция вакуоля, а также дезорганизация цитоскелета (МТ), в результате которых изменяется морфология клеток; 3) почти все органеллы, а также клеточная стенка сохраняются до поздних стадий гибели клеток.

Таким образом, исследования корней *S. latifolium* и анализ классификации АР у других видов свидетельствуют о наличии у поручейника разных типов АР. Основной тип АР, который вовлечен в образование архитектуры полостей — это смешанная АР (сотовая экспансионгенная и радиальная схизогенная). Происходит также лизис отдельных клеток, который имеет особенности, не описанные у других видов, в частности отсутствие ядра и сохранение остальных органелл до зоны растяжения. Следует учитывать, что сосуществование лизогенной и схизогенной АР — весьма распространенный процесс даже в пределах одного и того же органа растения, причем схизогенная аэрен-

хима часто предшествует лизогенной [19, 41, 42]. Вероятно, все описанные типы АР дополняют друг друга в процессе установления постоянного газообмена в тканях растений в условиях полного водного обеспечения. Следует отметить, что сведения об особенностях редукции клеток при формировании воздухоносных пазух у *S. latifolium* в целом дополняют и расширяют наши знания об уже известных типах гибели клеток и указывают на необходимость более широкого изучения биохимических и молекулярных процессов ПКГ, а также путей их регуляции.

SPECIFIC FEATURES OF ROOT AERENCHYMA FORMATION IN *SIUM LATIFOLIUM* L. (*APIACEAE*)

G.V. Shevchenko, V.A. Brykov, G.F. Ivanenko

M.G. Kholodny Institute of Botany NAS Ukraine,
E-mail: galina-shevchenko@ya.ru

Types of aerenchyma formation in adventive roots of wild plant *S. latifolium* L. are described for the first time. Specific cell divisions and patterns of cell growth in the inner and outer root cortex at the initial stages of aerenchyma formation are highlighted in detail. Destructive processes in cells occurred under aerenchyma formation are considered in the view of known stages of programmed cell death in plants.

ОСОБЛИВОСТІ УТВОРЕННЯ АЕРЕНХІМИ У КОРЕНЯХ ПОВІТРЯНО-ВОДНИХ РОСЛИН *SIUM LATIFOLIUM* L. (*APIACEAE*)

Г.В. Шевченко, В.А. Брыков, Г.Ф. Иваненко

Вперше описано типи утворення аеренхіми у коренях дикого виду *S. latifolium* L. Зазначено специфіку поділу і росту клітин у шарах середньої та зовнішньої кори на початкових етапах формування аеренхіми, що призводить до закладання повітряних порожнин різних типів. Вказано на особливості деградації клітин кори коренів *S. latifolium*, які розглядаються в контексті відомих процесів запрограмованої клітинної загибелі у рослин.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Bouranis, D.L., Chorianopoulou, S.N., Kollias, C., Maniou P., Protonotarios, V.E., Siyiannis, V.F., and Hawkesford, M.J., Dynamics of aerenchyma distribution in the cortex of sulfate-deprived adventitious roots of maize, *Ann. Bot.*, 2006, vol. 97, no 5, pp. 695–704.
2. Muhlenbock, P., Plaszczyca, M., Plaszczyca, M., Mellerowicz, E., and Karpinska, S., Lysigenous ae-

- renchyma formation in *Arabidopsis* is controlled by *LESION SIMULATING DISEASE1*, *Plant Cell*, 2007, vol. 19, no. 11, pp. 3819–3830.
3. Gladish, D.K., Xu, J., and Niki, T., Apoptosis-like cell programmed death occurs in procambium and ground meristem of pea (*Pisum sativum*) root tips exposed to sudden flooding, *Ann. Bot.*, 2006, vol. 97, no. 5, pp. 895–902.
 4. Sarkar, P., Niki, T., and Gladish, D., Changes in cell wall ultrastructure induced by sudden flooding at 25 °C in *Pisum sativum* (Fabaceae) primary roots, *Am. J. Bot.*, 2008, vol. 95, no. 7, pp. 782–792.
 5. Yamauchi, T., Shimamura, S., Nakazono, M., and Mochizuki, T., Aerenchyma formation in crop species: a review, *Field Crops Res.*, 2013, vol. 152, pp. 8–16.
 6. Schussler, E.E., and Longstreth, D.J., Changes in cell structure during the formation of root aerenchyma in *Sagittaria lancifolia* (Alismataceae), *Am. J. Bot.*, 2000, vol. 87, no. 1, pp. 12–19.
 7. Webb, J., and Jackson, M.B., A transmission and cryo-scanning electron microscopy study of the formation of aerenchyma (cortical gas-filled space) in adventitious roots of rice (*Oryza sativa*), *J. Exp. Bot.*, 1986, vol. 37, no. 6, pp. 832–841.
 8. Kawai, M., Samarajeewa, P.K., and Barrero, R.A., Cellular dissection of the degradation pattern of cortical cell death during aerenchyma formation of rice roots, *Planta*, 1998, vol. 204, pp. 277–287.
 9. Campbell, R., and Drew, M.C., Electron microscopy of gas space (aerenchyma) formation in adventitious roots of *Zea mays* L. subjected to oxygen shortage, *Planta*, 1983, vol. 157, pp. 350–357.
 10. Gunawardena, A.H.L.A.N., Pearce, D.M.E., Jackson, M.B., Hawes, C.R., and Evans, E., Rapid changes in cell wall pectic polysaccharides are closely associated with early stages of aerenchyma formation, a spatially localized form of programmed cell death in roots of maize (*Zea mays* L.) promoted by ethylene, *Plant Cell Environ.*, 2001, vol. 24, no. 12, pp. 1369–1375.
 11. Jackson, M.B., and Colmer, T.D., Response and adaptation by plants to flooding stress, *Ann Bot.*, 2005, vol. 96, no. 4, pp. 501–505.
 12. Seago, J.L., Marsh, L.C., Stevens, K.J., Soukup, A., Votrubová, O., and Enstone, D., A re-examination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to aerenchyma, *Ann. Bot.*, 2005, vol. 96, no. 4, pp. 565–579.
 13. Van Doorn, W.G., Beers, E.P., Dangl, J.L., Franklin-Tong, V.E., Gallois, P., Hara-Nishimura, I., Jones, A.M., Kawai-Yamada, M., Lam, E., Mundy, J., Mur, L.A.J., Petersen, M., Smertenko, A., Taliensky, M., Van Breusegem, F., Wolpert, T., Woltering, E., Zhivotovsky, B., and Bozhkov, P.V., Morphological classification of plant cell deaths, *Cell Death Diff.*, 2011, vol. 18, no. 18, pp. 1241–1246.
 14. Kutik, J., Kuthanova, A., Smertenko, A., Fischer, L., and Opatrny, Z., Cadmium-induced cell death in BY-2 cell culture starts with vacuolization of cytoplasm and terminates with necrosis, *Physiol. Plant.*, 2014, vol. 151, no. 4, pp. 423–433.
 15. Shevchenko, G.V., Kalinina, Ya.M., Kordyum, E.L., Interrelation between microtubules and microfilaments in the elongation zone of *Arabidopsis* root under clinorotation, *Adv. Space Res.*, 2007, vol. 39, no. 7, pp. 1171–1175.
 16. Carde, J.-P., Electron microscopy of plant cell membranes, *Plant Cell Membranes*, vol. 148, *Methods in enzymology*, eds L. Packer, R. Douce, San Diego, Acad. Press, 1987, pp. 599–622.
 17. Reynolds, E.S., The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy, *J. Cell Biol.*, 1963, vol. 17, no. 1, pp. 208–212.
 18. Wagner, D.B., Furnier, G.R., Saghay-Marroof, M.A., Williams, S.M., Dancik, B.P., and Allard, R.W., Chloroplast DNA polymorphisms in lodgepole and jack pines and their hybrids, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1987, vol. 84, no. 7, pp. 2097–2100.
 19. Justin, S.H.F.W., and Armstrong, W., The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding, *New Phytol.*, 1987, vol. 106, no. 3, pp. 465–495.
 20. Clowes, F.A.L., Pattern in root meristem development in angiosperms, *New Phytol.*, 2000, vol. 146, no. 1, pp. 83–94.
 21. Soukup, A., Votrubová, O., and Čížková, H., Development of anatomical structure of roots of *Phragmites australis*, *New Phytol.*, 2002, vol. 153, no. 2, pp. 277–287.
 22. Conard, H.S., The waterlilies: a monograph of the genus *Nymphaea*, Washington, Carnegie Institute, 1905.
 23. Harada, I., Diaphragmaentwicklung im wurzelaerenchyma an *Victoria cruziana* D'Orbigny, *J. Faculty Sci. Hakkaido Univ., Ser. 5. Botany*, 1979, vol. 11, no. 3/4, pp. 274–278.
 24. Laan, P., Berrevoets, M.J., Lythe, S. Armstrong, W., and Blom, C.W.P.M., Root morphology and aerenchyma formation as indicators of the floodtolerance of *Rumex* species, *J. Ecol.*, 1989, vol. 77, no. 3, pp. 693–703.
 25. Seago, J.L.Jr., Peterson, C.A., Kinsley, L.J., and Broderick, J., Development and structure of the root cortex in *Caltha palustris* L. and *Nymphaea odorata* Ait., *Ann. Bot.*, 2000, vol. 86, no. 3, pp. 631–640.
 26. Evans, D.E., Aerenchyma formation, *New Phytol.*, 2004, vol. 161, no. 1, pp. 35–49.
 27. Jackson, M.B., and Armstrong, W., Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence, *Plant Biol.*, 1999, vol. 1, no. 3, pp. 274–287.

28. Seago, J.L.Jr., Peterson, C.A., and Enstone, D.E., Cortical ontogeny in roots of the aquatic plant *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Can. J. Bot.*, 1999, vol. 77, no. 1, pp. 113–121.
29. Jan, N., Hussain, M., and Andrabi, K.I., Programmed cell death or apoptosis: Do animals and plants share anything in common, *Biotechnol. Mol. Biol. Rev.*, 2008, vol. 3, no. 5, pp. 111–126.
30. Reape, T.J., Molony, E.M., and McCabe, P.F., Programmed cell death in plants: distinguishing between different modes, *J. Exp. Bot.*, 2008, vol. 59, no. 3, pp. 435–444.
31. Reape, T., and McCabe, P.F., Apoptotic-like programmed cell death in plants, *New Phytol.*, 2008, vol. 180, no. 1, pp. 13–26.
32. Bassham, D.C., Plant autophagy: more than a starvation response, *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2007, vol. 10, no. 6, pp. 587–593.
33. Thomas, C., and Staiger, C.J., A dynamic interplay between membranes and the cytoskeleton critical for cell development and signaling, *Front Plant Sci.*, 2014, vol. 5, p. 335.
34. Inada, N., Sakai, A., Kuroiwa, and H. Kuroiwa, T., Three-dimensional progression of programmed death in the rice coleoptile, *Int. Rev. Cytol.*, 2002, vol. 218, pp. 221–258.
35. Joshi, R., and Kumar, P., Lysigenous aerenchyma formation involves non-apoptotic programmed cell death in rice (*Oryza sativa* L.) roots, *Physiol. Mol. Biol. Plants*, 2012, vol. 18, no. 1, pp. 1–9.
36. Filonova, L.H., Bozhkov, P.V., Brukhin, V.B., Daniel, G., Zhivotovsky, B., and Von Arnold, S., Two waves of programmed cell death occur during formation of development of somatic embryos in the gymnosperm, Norway spruce, *J. Cell Sci.*, 2000, vol. 113, pp. 4399–4411.
37. Gavrieli, Y., Sherman, Y., and Ben-Sasson, S., Identification of programmed cell death in situ via specific labeling of DNA fragmentation, *J. Cell Biol.*, 1992, vol. 119, no. 3, pp. 493–501.
38. Bozhkov, P., and Jansson, C., Autophagy and cell-death proteases in plants. Two wheels of a funeral cart, *Autophagy*, 2007, vol. 3, no. 2, pp. 136–138.
39. Liu, Y., and Bassham, D.C., Autophagy: pathways for self-eating in plant cells, *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2012, vol. 63, pp. 215–237.
40. Kabbage, M., Williams, B., and Dickman, M.B., Cell death control: the interplay of apoptosis and autophagy in the pathogenicity of *Sclerotinia sclerotiorum*, *PLoS Pathog*, 2013, vol. 9, no. 4, e1003287.
41. Soltis, P.S., and Soltis, D.E., The origin and diversification of angiosperms, *Am. J. Bot.*, 2004, vol. 91, no. 10, pp. 1614–1626.
42. Thomas, A.L., Guerreiro, S.M.C., and Sodek, L., Aerenchyma formation and recovery from hypoxia of the flooded root system of nodulated soybean, *Ann. Bot.*, 2005, vol. 96, no. 7, pp. 1191–1198.

Поступила 11.06.15