УКРАЇНСЬКИЙ
БОТАНІЧНИЙ
ЖУРНАЛ

Фізіологія, анатомія, біохімія, клітинна та молекулярна біологія рослин

doi: 10.15407/ukrbotj73.02.185

Г.В. ШЕВЧЕНКО, Є.Л. КОРДЮМ
Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна
galina-shevchenko@ya.ru

ОРГАНІЗАЦІЯ МІКРОФІЛАМЕНТІВ ЦИТОСКЕЛЕТА В КОРЕНЯХ ПОВІТРЯНО-ВОДНИХ РОСЛИН *SIUM LATIFOLIUM* (*APIACEAE*) ТА *ALISMA PLANTAGO-AQUATICA* (*ALISMATACEAE*) У ПРОЦЕСІ ФОРМУВАННЯ АЕРЕНХІМИ

Shevchenko G.V., Kordyum E.L. **Organization of microfilaments in roots of water-terrestrial *Sium latifolium* (*Apiaceae*) and *Alisma plantago-aquatica* (*Alismataceae*) plants in the process of aerenchyma formation.** Ukr. Bot. J., 2016, **73**(2): 185—193.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2, Tereshchenkivska Str., Kyiv, 01004, Ukraine

Abstract. The data on actin microfilament organization in roots of water-terrestrial plants *Sium latifolium* L. and *Alisma plantago-aquatica* L. are presented in the article. The main attention is paid to cells surrounding aerenchyma cavities in meristem and elongation zone of the roots. Some of these cells undergo degradation in the special way distinct from the same process in other plant species. Peculiarities of aerenchyma formation in roots of water-terrestrial *S. latifolium* and *A. plantago-aquatica* are noted. Regulation of actin microfilament activity is discussed as well as their involvement in the processes of growth and aerenchyma formation.

Key words: cytoskeleton, actin microfilaments, water-terrestrial plants, aerenchyma

Вступ

Один із компонентів цитоскелета рослин — актинові мікрофіламенти (АФ) — є динамічною структурою, задіяною в клітинному поділі, рості та міжклітинній комунікації. Мікрофіламенти беруть участь у різноманітних сигнальних реакціях клітини в процесі сприйняття та реагування на зовнішні стимули. Їхні швидкі перебудови призводять до зміни клітинного метаболізму та розвитку адаптивних реакцій. Окрім того, АФ — основна складова механізму клітинного транспорту (тік цитоплазми), руху органел, таких як апарат Гольджі (Hawes, Satiat-Jeunemaitre, 2001), мітохондрії (Van Gestel et al., 2001) і пероксисоми (Jedd, Chua, 2002). Відомо, що АФ формують мережу екзоцитозних треків та опосередковують доправлення везикул Гольджі до цитоплазматичної мембрани. У такий спосіб вони забезпечують збільшення її поверхні в процесі росту клітини. Із везикулами на цитоплазматичну мембрану потрапляють компоненти, необхідні для побудови клітинної стінки, та продукти секреції клітини. Тому зміни в організації АФ під упливом зовнішніх стимулів позначаються на ростових параметрах клітин. Незважаючи на численні дослідження функціонування АФ у клітинах рослин, досі чітко не визначені механізми їхньої регуляції, зокрема, у формуванні аеренхіми (АР) кореня, сукупності порожнин, якими з мінімальною перешкодою відбувається обмін киснем й етиленом між надводними та зануреними у воду частинами рослин. АР утворюється в коренях повітряно-водних рослин унаслідок координованих процесів, які спричинюють загибель певних клітин і, відповідно, зміну в розташуванні клітинних рядів. Ці процеси контролюються сигнальними шляхами з участю цитоскелета й активних форм кисню (АФК). Слід підкреслити, що вивчення дії водного оточення на рослини останнім часом набуло особливого значення, оскільки затоплення (як і посуха)

© Г.В. ШЕВЧЕНКО, Є.Л. КОРДЮМ, 2016

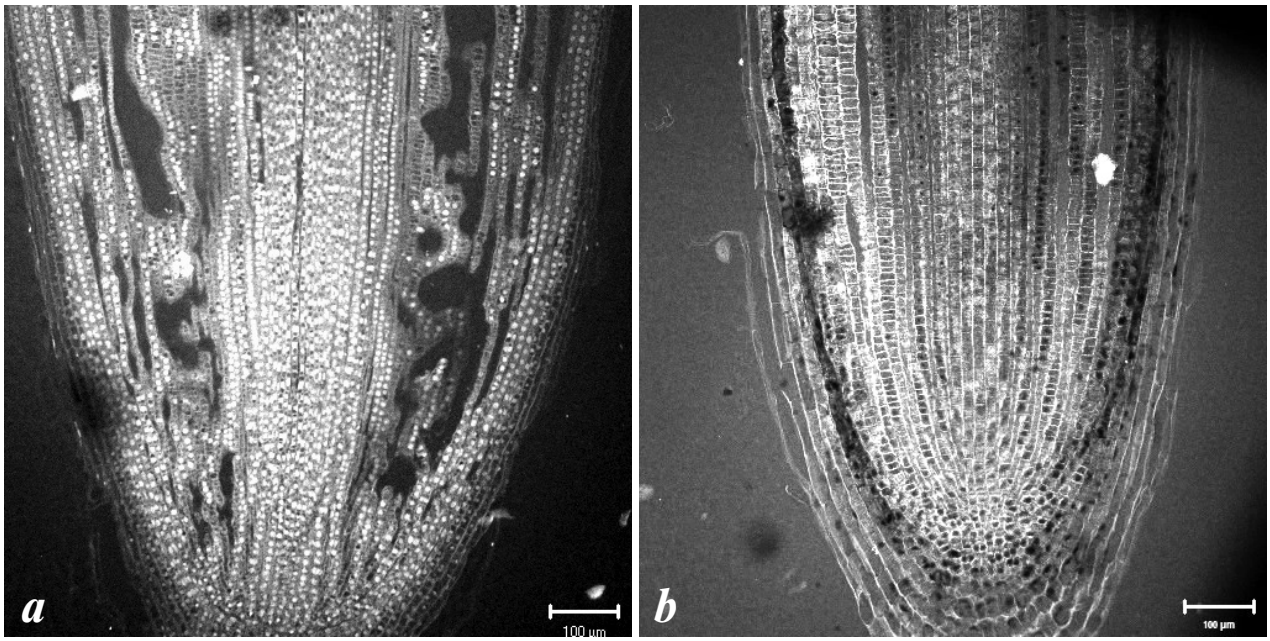

Рис. 1. Апекси коренів повітряно-водних рослин *Sium latifolium* (*a*) та *Alisma plantago-aquatica* (*b*). Масштаб: 100 µм
Fig. 1. Root apices of water-terrestrial plants of *Sium latifolium* (*a*) and *Alisma plantago-aquatica* (*b*). Bars: 100 µm

є абіотичним стресом, що впливає на врожайність багатьох видів культур в усьому світі.

У зв'язку з цим ми досліджували організацію АФ у клітинах апексів коренів повітряно-водних рослин *Sium latifolium* L. та *Alisma plantago-aquatica* L., зокрема в меристемі, зоні розтягу та зоні видовження. Для визначення регуляції активності АФ (Muhlenbock et al., 2007) вимірювали концентрацію ТБК-активних продуктів у клітинах, що є маркером реактивності форм кисню. Обговорюється участь актинових мікрофіламентів та АФК у формуванні конститутивної аеренхіми *S. latifolium* та *A. plantago-aquatica*. Дослідження цих процесів є певним внеском у визначення механізмів регуляції цитоскелета та росту клітин коренів за умов зміни чинників навколишнього природного середовища.

Об'єкти та матеріали досліджень

Вивчали апекси коренів повітряно-водних форм *S. latifolium* та *A. plantago-aquatica*, які збирали у природних умовах зростання в районі смт Великої Багачки Полтавської обл. Для анатомічних досліджень і виявлення АФ корені завдовжки 1 см промивали у фосфатному буфері (pH 6,9), фіксували 1 год у 3,7 % формальдегіді та занурювали в спирторозчинний віск за стандартною цитологічною методикою (Baluška, Hasenstein, 1997). Поздовжні зрізи коренів завтовшки 10 µм отримували на мікротомі. Зрізи розміщували на предметному склі та проводили по низхідних концентраціях спиртів (97, 70 і 50 %). Мікрофіламенти виявляли за допомогою барвника phalloidin-FITC (Sigma Co.) (6,6 µM). Ядра фарбували DAPI (4,6-діамідино-2-феніліндол дигідрохлорид) (5 µM) упродовж 5 хв.

Пофарбовані зрізи монтували в середовище із суміші гліцерину (80 %) і фосфатного буфера (20 %). Спостереження проводили на конфокальному лазерному сканувальному мікроскопі LSM 5 PASCAL (Carl Zeiss, Germany), обладнаному стандартними фільтрами (BP 450-490, LP 520).

Реактивність форм кисню визначали за кількістю продуктів розпаду жирних кислот мембран. Для цього виявляли адукти тіобарбітурової кислоти (ТБК), кількість яких виражали в концентрації малонового діальдегіду, адже відомо, що ТБК зв'язується із киснем продуктів розпаду жирних кислот (альдегідних/кетонових груп). Підвищення рівня продуктів, які зв'язуються з ТБК (ТБК-активних продуктів), означає активацію процесів пероксидації ліпідів мембран. За методикою Дріндса та Матова (Dhindsa, Matowe, 1981) розтерті корені (завдовжки 1–2 см) гомогенізували в 5 мл 0,1%-ї трихлороцтової кислоти і в 1 мл 0,5 %-ї тіобарбітурової кислоти. Суміш інкубували на водя-

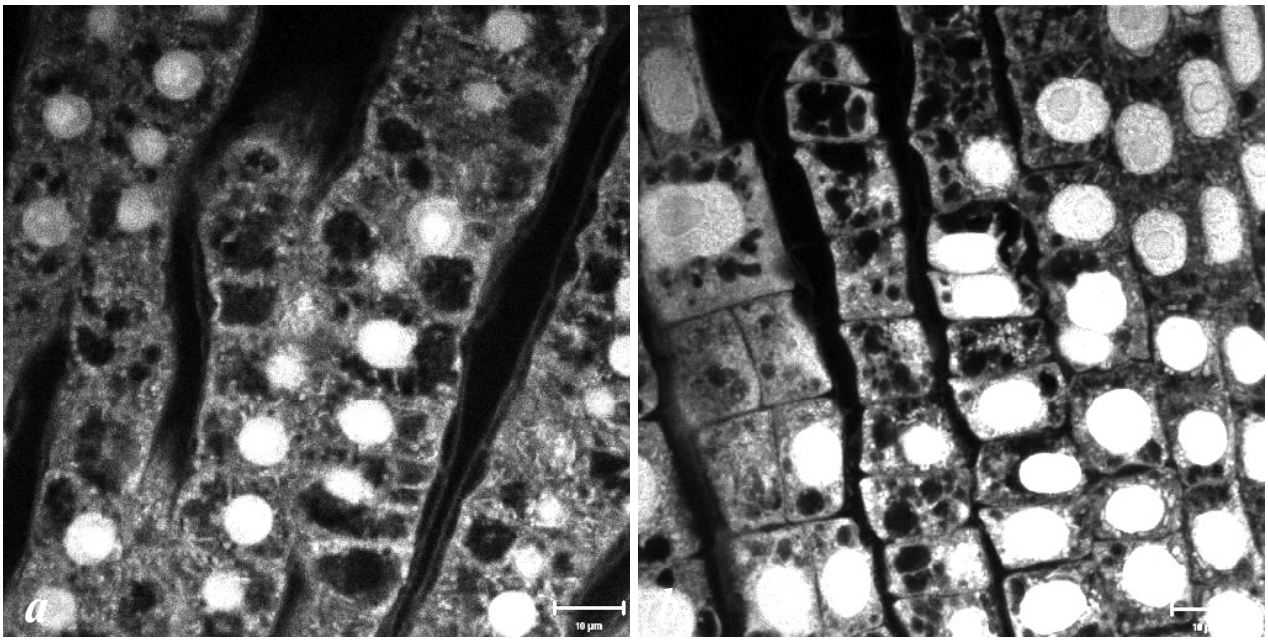

Рис. 2. Клітинні ряди, які оточують аеренхімні порожнини в меристемі коренів повітряно-водних рослин *Sium latifolium* (*a*) та *Alisma plantago-aquatica* (*b*); забарвлення актину фалоідином. Масштаб: 10 µм

Fig. 2. Aerenchyma cavities in root meristem of water-terrestrial plants of *Sium latifolium* (*a*) and *Alisma plantago-aquatica* (*b*); actin staining by phalloidin-FITC. Bars: 10 µm

ній бані 45 хв із подальшим охолодженням. Вміст пробірок ретельно перемішували та центрифугували 20 хв за 4000 g. Оптичну щільність розчинів вимірювали на спектрофотометрі SPEC 2000. Верхню фазу фотометрували за 535–570 нм. Концентрації ТБК-активних продуктів визначали з коефіцієнтом екстинкції $1{,}56 \times 10^5$ см$^{-1}$ М$^{-1}$.

Результати досліджень та їх обговорення

Типи аеренхіми у S. latifolium і A. plantago-aquatica. В обох видів повітряно-водних рослин аеренхіма (система внутрішньокореневих порожнин) починає утворюватися на рівні ранньої меристеми розходженням клітинних рядів у зовнішніх шарах кори, причому в *S. latifolium* цей процес запускається вже на рівні ініціалііів периблеми (первинної кори) (рис.1).

Формування АР у меристематичних тканинах визначали в *Nelumbo lutea* Willd., представників роду *Rumex*, родин *Pontederiaceae* (*Eichhornia* Kunth, *Pontederia* L.), *Onagraceae* (Jackson, Colmer, 2005; Seago et al., 2005).

У *S. latifolium* АР складається з розгалуженої мережі порожнин різного розміру, вона по-різному виражена в різних коренів (рис. 1, *a*). Із просуванням у проксимальному напрямку від апекса кореня аеренхімні порожнини збільшуються в розмірах**,** тому найбільші з них спостерігали в зоні видовження кореня. У *A. plantago-aquatica* вся АР утворена розходженням клітинних рядів, тому вона представлена вузькими щілинами між сусідніми клітинними рядами (рис. 1, *b*). У *S. latifolium* розходження клітинних рядів характерне лише для кори в зоні ранньої меристеми. Таке формування порожнин АР, а саме в результаті реорганізації клітинної стінки та специфічного процесу відокремлення рядів зрілих клітин (Muhlenbock et al., 2007), відносять до так званого схизогенного типу. Схизогенна АР властива представникам *Brassicaceae* (*Brassicales*) і *Typhaceae* (*Poales*) (Jackson, Colmer, 2005; Seago et al., 2005).

Детальні дослідження середніх шарів кори *S. latifolium* виявили на рівні проксимальної меристеми порушення цілісності рядів, прилеглих до порожнин АР (рис. 2, *a*).

Часто внаслідок цього руйнується частина ряду, тому на поперечних зрізах АР кореня складається з невпорядкованих порожнин і має «розірваний»

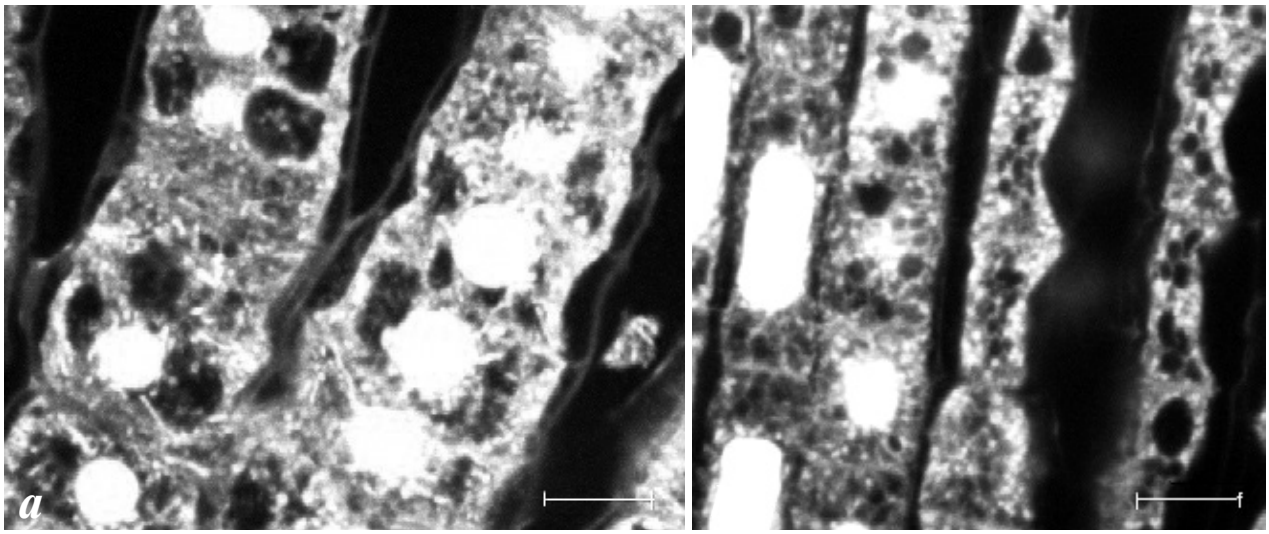

Рис. 3. Організація актинових мікрофіламентів у клітинах меристеми повітряно-водних рослин *Sium latifolium* (*a*) та *Alisma plantago-aquatica* (*b*). Масштаб: 10 μм

Fig. 3. Microfilament organization in root meristem of water-terrestrial plants of *Sium latifolium* (*a*) and *Alisma plantago-aquatica* (*b*). Bars: 10 μm

вигляд (рисунки 1, *a*, 2, *a*). Усе це призводить до формування специфічних розлогих порожнин. Також виявлено деградацію окремих клітин у цій зоні (рис. 2, *a*). Такі клітини характеризуються зміненою морфологією, яку важко класифікувати, та меншими розмірами, ніж клітини неушкоджених рядів кореня. Деградуючі клітини зазвичай відокремлені від інших клітин ряду. В них відсутні вакуолі та ядра, а інші органели наявні в меншій кількості (неопубліковані дані). Клітинна стінка розшарована, місцями втрачає цілісність (рис. 2, *a*).

У меристемі коренів *A. plantago-aquatica* спостерігали лише розходження клітинних рядів, яке має помірний характер, тому АР виду виражена менш чітко, ніж у *S. latifolium* (рис.1, *b*). У коренях *A. plantago-aquatica* не зафіксовано клітин, які зазнають руйнування. На рівні пізньої меристеми/зони розтягу порожнини також збільшуються за розмірами, проте великі внутрішньокореневі простори, подібні до таких у *S. latifolium*, не утворюються (рисунки 1, *b*, 2, *b*).

Деградація клітин у процесі формування АР є специфічною для *S. latifolium* і свідчить про її лізигенний тип. Лізигенна аеренхіма характерна для видів родів *Phragmites* Adans*, Glyceria* R. Br., представників родин *Cyperaceae, Hydrocharitaceae, Araceae*. Вважають, що аеренхіма лізигенного типу — це результат програмованої загибелі й аутолізису клітин (Jackson, Colmer, 2005), часто у відповідь на нестачу кисню або поживних елементів, таких як N, P і S (Bouranis et al., 2006). Отже, за морфологією тканин коренів аеренхіму *S. latifolium* з великою імовірністю можна віднести до схизогенно-лізигенного типу. Змішаний тип аеренхіми притаманний представникам родин *Fabaceae* (*Neptunia* Lour.), *Nympheaceae*.

На наш погляд, наявність аеренхіми змішаного типу передбачає більшу пластичність рослини у пристосуванні до навколишніх умов, тоді як формування аеренхіми схизогенного типу можна віднести до стабільних ознак. Два типи аеренхіми доповнюють один одного для забезпечення сталого газообміну в тканинах рослин зі зміною умов водного оточення. Вірогідно, що формування одного типу аеренхіми є генетично детермінованим процесом, а двох — ознакою, набутою в процесі онтогенезу.

Організація мікрофіламентів у ростових зонах. АФ у клітинах кори коренів *S. latifolium* і *A. plantago-aquatica* на рівні меристеми має типову для всіх еукаріот будову — він утворює щільно переплетену мережу. Угруповання з актину оточують ядро, органели й ендомембрани. У вигляді окремих пучків різної щільності мікрофіламенти відходять від ділянки ядра до периферії клітини (рис. 3).

Завдяки такій організації АФ виконують провідну функцію щодо забезпечення певної позиції органел і створення треків для внутрішньоклітин-

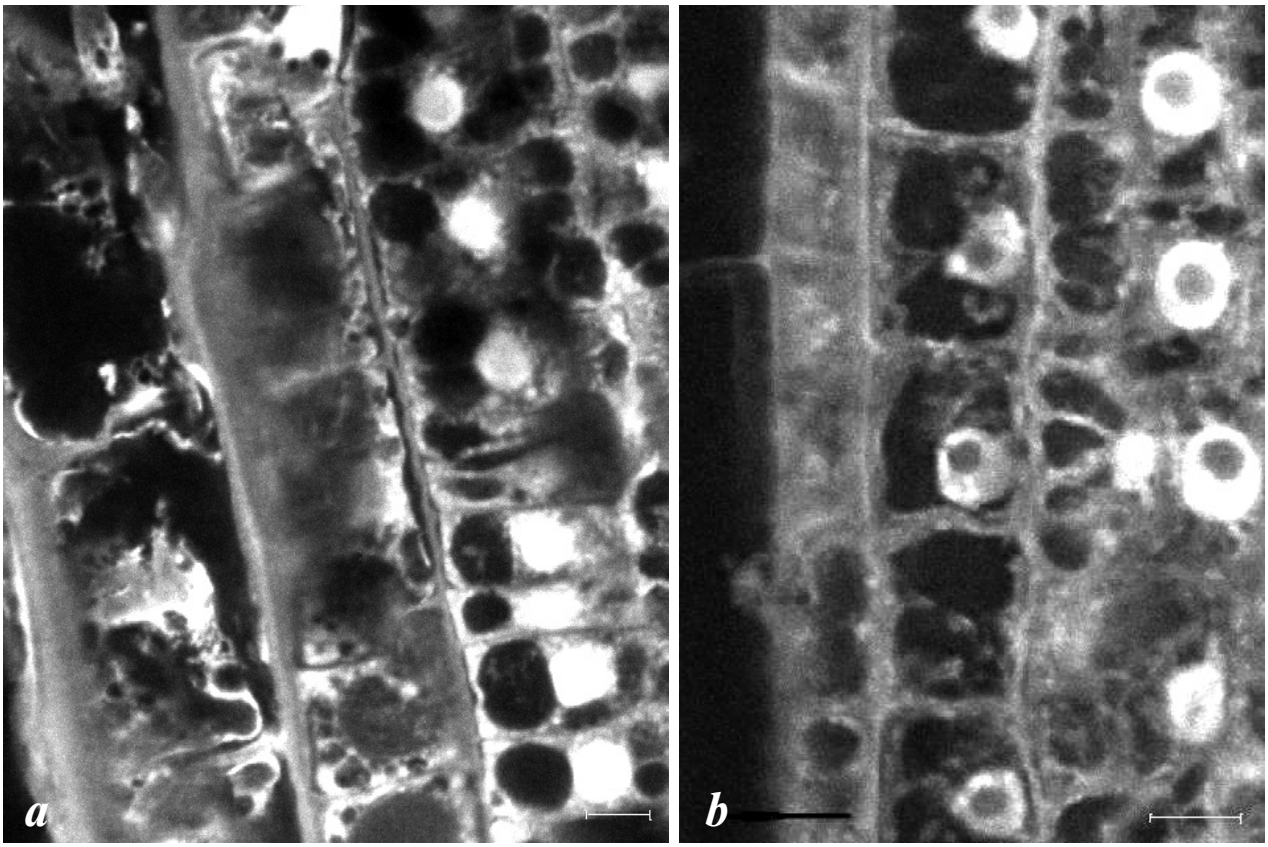

Рис. 4. Кортикальні мікрофіламенти в клітинах дистальної зони розтягу коренів *Sium latifolium* (*a*) та *Alisma plantago-aquatica* (*b*). Масштаб: 10 μм

Fig. 4. Cortical microfilaments in the cells of root distal elongation zone of water-terrestrial plants of *Sium latifolium* (*a*) and *Alisma plantago-aquatica* (*b*). Bars: 10 μm

ного транспорту та доправлення везикул на цитоплазматичну мембрану в процесі клітинного росту (Baluška et al., 1997a; Collings et al., 2001). Вважають, що основа екзоцитозної мережі сформована товстими пучками мікрофіламентів, які поступово переходять у тонкі та закінчуються дифузним актином (Ketelaar, Emons, 2001). У спеціальних примембранних комплексах АФ асоціюються з різними білками, які можуть залучатися до передачі сигналів (Gilroy, Trewavas, 2001). Відомо, що філаментний актин (F-актин) регулює розтяг мембрани шляхом переходу від екзо- до ендоцитозу (Ayscough et al., 2000; Lancetti et al., 2004). Саме він стабілізує секреторні компартменти в процесі вбудови везикул у цитоплазматичну мембрану та забезпечення компенсаторного ендоцитозу (Ayscough et al., 2000; Lancetti et al., 2004). Пошуки у базі даних (NCBI, www.ncbi.nlm.nih.gov) показали, що рослини містять білки, задіяні в регулюванні процесів ендо/екзоцитозу. Так, родина білків WAVE регулює активність комплексу Arp2/3 і зв'язує полімеризацію актину з процесами ендоцитозу (Suetsugu et al., 2003). Окрім того, в рослин виявлено білок Exo70 (At5g03540), який безпосередньо приєднується до комплексу Arp2/3 і сприяє накопиченню везикул у примембранному просторі та їхньому злиттю з мембраною під час екзоцитозу (Basu, Chang, 2007).

Ми не виявили істотної різниці в організації та щільності АФ між клітинами периферійних шарів кореня *S. latifolium* і *A. plantago-aquatica*. Не спостерігали також відмінностей і в просторовому розташуванні АФ між клітинами зовнішніх і внутрішніх шарів кори обох рослин. Однак існують повідомлення, що в зовнішніх клітинних шарах коренів кукурудзи філаментного актину більше (Baluška et al., 1997b).

Багато деталей формування АР ще лишаються невизначеними, проте вже досліджені окремі ланки цього процесу. Так, відомо, що первинними ета-

Концентрація продуктів, які реагують із тіобарбітуровою кислотою (ТБК-активних продуктів) у коренях *Sium latifolium* та *Alisma plantago-aquatica*
Concentration of thiobarbituric acid adducts in *Sium latifolium* and *Alisma plantago-aquatica* roots

Вид (форма)	Концентрація ТБК-активних продуктів, μM
A. plantago-aquatica (повітряно-водні)	0,0032 ± 0,0027
S. latifolium (повітряно-водні)	0,0023 ± 0,0011
S. latifolium (наземні)	0,0487 ± 0,0019

пами утворення схизогенної АР є порушення міжклітинних зв'язків, і це призводить до розходження клітинних рядів. Розходження рядів є результатом потрапляння на цитоплазматичну мембрану по треках з АФ літичних ферментів, а саме — пектиназ, целюлаз і геміцелюлаз, які спричинюють руйнування фібрил полісахаридів клітинної стінки (Voragen et al., 2003). Порушення будови клітинних стінок послаблює міжклітинні зв'язки, сприяє розходженню клітинних рядів і формуванню внутрішньокореневих порожнин. Усе це також позначається на втраті клітинами правильної форми, оскільки вони перестають входити до архітектоніки тканин кореня.

У деградуючих клітинах коренів *S. latifolium* актинові мікрофіламенти мають невпорядкований вигляд, щільні угруповання зруйнованих АФ часто знаходять біля клітинної стінки (рис. 2, *a*). В *A. plantago-aquatica* мікрофіламенти клітин рядів, які розходяться, не зазнають руйнування і загалом зберігають сітчасту структуру та цілісність (рис. 2, *b*).

Відмінною рисою клітин дистальної зони розтягу кореня як *S. latifolium*, так і *A. plantago-aquatica* є наявність кортикальних мікрофіламентів у клітинах кори й епідермісу (рис. 4).

Слід зазначити, що в наземної форми *S. latifolium* кортикальні АФ виражені чітко, а в повітряно-водної — слабше. Повідомлялося про таку саму мережу кортикальних АФ у меристематичних клітинах кореня пшениці (McCurdy et al., 1988) та цибулі (Liu, Palevitz, 1992). У *S. latifolium* кортикальні АФ відзначали тільки в епідермальних тканинах кореня, проте в кукурудзи їх виявляли і в глибинних шарах (Blancaflor, Hasenstein, 1997; Blancaflor, 2002). Вважається, що під час росту клітини кортикальні АФ взаємодіють із субкортикальними пучками АФ і можуть долучатися до формування біомеханічної чутливості в процесі росту (Blancaflor, 2002). Припускають також, що кортикальні АФ можуть замінювати інший елемент цитоскелета — кортикальні мікротрубочки в разі руйнування останніх. І таким чином робити свій внесок у стабільність росту забезпеченням, як і мікротрубочки, провідних шляхів для целюлозно-синтетазних комплексів і підтримання належного синтезу клітинної стінки (Baskin et al., 1994; Collings, Allen, 2000; Shevchenko, 2009).

Окрім того, мережа кортикальних АФ зазнає змін у разі водного дефіциту (Baluška et al., 2001). У *S. latifolium* кортикальні АФ чітко означені в наземної форми, а в повітряно-водної — слабше, у зв'язку з чим ми припускаємо, що вони меншою мірою залучені до ростових процесів в умовах зволоження. Цілком вірогідно, що водне оточення та забезпеченість киснем впливають на організацію кортикальних АФ, але деталі їхньої перебудови за таких умов виявити важко. Для вивчення цього процесу необхідні інші підходи.

Клітини проксимальної зони розтягу кореня в обох типів рослин більш вакуолізовані, в них відзначаються як окремі АФ, так і їхні пучки різної щільності. У зоні видовження кореня АФ знаходять лише в тій частині клітини, яка позбавлена вакуолей; там вони доволі щільні, і тому окремі АФ важко розрізнити.

Визначення реактивності форм кисню. Виміри ТБК-активних продуктів, які є маркером реактивності кисню, виявили дещо вищу їхню концентрацію у *A. plantago-aquatica* порівняно зі *S. latifolium* (таблиця). У наземної форми *S. latifolium* уміст ТБК був на порядок вищим, аніж у повітряно-водних форм *S. latifolium* та *A. plantago-aquatica*.

Аналогічну відмінність щодо концентрації ТБК-продуктів відзначали також у коренів наземних і повітряно-водних рослин *A. plantago-aquatica* (Kordyum et al., 2003). Як відомо, збільшення кількості вторинних окиснених продуктів — це результат перекисного окиснення ліпідів мембран. Акумулювання активних форм кисню (АФК), які спричинюють це окиснення, є критичним для розвитку тканин, особливо для ділянки АР, оскільки АФК виступають вторинним посередником у каскадах сигнальних реакцій за різноманітних процесів, зокрема і клітинної загибелі (Foyer, Noctor, 2005). Оскільки формування лізигенної АР

супроводжується деструкцією клітин, очікуваним має бути підвищення концентрації продуктів окиснення саме у повітряно-водних рослин *S. latifolium*. Так, відомо, що вміст АФК зростає під час індукції утворення аеренхіми в аеренхімних секторах кореня *Zea mays* L. порівняно з базальним неаеренхімним сектором (Bouranis et al., 2006). Проте ми не виявили збільшення кількості продуктів окиснення у повітряно-водного *S. latifolium*, що, звісно, не виключає незначного коливання рівня АФК, оскільки відбувається програмована загибель лише небагатьох клітин. Навпаки, виміри зафіксували на кілька порядків вищу концентрацію ТБК-продуктів у наземного *S. latifolium*. Це свідчить про те, що підвищений уміст АФК не є критичним фактором для формування конститутивної АР у повітряно-водних рослин.

Дослідження останніх років доводять, що мікрофіламенти також є частиною механізму, який сприяє перетворенню сигналів зовнішнього середовища у програмовану загибель клітин (Leadsham et al., 2010). Вважається, що динамічний стан АФ є індикатором «здорової клітини», тоді як зниження динаміки актину засвідчує початок процесів деградації. Для цього передбачають існування механізму, чутливого до ступеня пошкодження АФ. Відомо також, що інші компоненти цього сигнального шляху, зокрема АФК, здатні впливати на стан мікрофіламентів і регулювати їхню динаміку. А саме підвищена концентрація АФК руйнує АФ (Liu et al., 2012) і навпаки, низька — посилює динаміку АФ у клітинах тварин, дріжджів і рослин (Kim et al., 2003; Morlay et al., 2003; Leadsham et al., 2010; Wilkins et al., 2011). Припускають, що АФК можуть посилювати актин-стабілізувальну активність білка гельзоліну шляхом формування дисульфідних зв'язків між амінокислотами. Це призводить до звільнення «загостреного» кінця мікрофіламенту і посилення його полімеризації (Moldovan et al., 2006).

Хоча ми не відзначали наявних перебудов мережі АФ у клітинах різних зон і шарів коренів *S. latifolium*, це не виключає зміни її динаміки у процесі формування АР за низької концентрації АФК (порівняно з наземними рослинами). Так, саме низький уміст АФК може сприяти утворенню щільної мережі АФ і посиленню процесів екзоцитозу, що, в свою чергу, спричинює розпорошення клітинної стінки, руйнування міжклітинних зв'язків, розходження клітинних рядів й утворення порожнин АР.

Меншу динамічність АФ наземних рослин *S. latifolium* та *A. plantago-aquatica* можна пояснити тим, що в умовах суходолу аеренхіма не формується і АФ беруть участь лише в ростових процесах клітин кореня.

Висновки

Таким чином, наші дослідження показують, що мікрофіламенти мають типову будову в клітинах різних зон кори кореня *S. latifolium* і *A. plantago-aquatica*. У зруйнованих клітинах коренів *S. latifolium*, які облямовують порожнини АР, сітчаста структура мікрофіламентів також зруйнована. У повітряно-водних *S. latifolium* АФ характеризуються більшою, ніж наземні рослини, динамічністю, що опосередковано вказує на посилення процесів екзоцитозу, необхідних для формування лізигенної АР. Динаміка мікрофіламентів є однією із складових утворення аеренхіми, однак до цього процесу залучено багато інших сигнальних компонентів.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

Ayscough K.R. Endocytosis and the development of cell polarity in yeast require a dynamic F-actin cytoskeleton, *Curr. Biol.*, 2000, **10**(24): 1587–1590.

Baluška F., Hasenstein K. Root cytoskeleton: its role in perception of and response to gravity, *Planta*, 1997, **203**: 69–78.

Baluška F., Kreibaum A., Vitha S., Parker J., Barlow P., Sievers A. Central root cap cells are depleted of endoplasmic microtubules and actin microfilament bundles: implication for their role as gravity-sensing statocytes, *Protoplasma*, 1997a, **196**: 212–223.

Baluška F., Vitha S., Barlow P.W., Volkmann D. Rearrangements of F-actin arrays in growing cells of intact maize root apex tissues: a major developmental switch occurs in the postmitotic transition region, *Eur. J. Cell Biol.*, 1997b, **72**: 113–121.

Baluška F., Voklmann D., Barlow P. A polarity crossroads in the transition growth zone of maize root apices: cytoskeletal and developmental implications, *J. Plant Growth Regul.*, 2001, **20**: 170–181.

Baskin T., Wilson J., Cork A., Williamson R. Morphology and microtubule organization in *Arabidopsis* roots exposed to oryzalin or taxol, *Plant Cell Physiol.*, 1994, **35**: 935–942.

Basu R., Chang F. Characterization of dip1p reveals a switch in Arp2/3-dependent actin assembly for fission yeast endocytosis, *Curr Biol.*, 2011, **21**(11): 905–916.

Blancaflor E.B. The cytoskeleton and gravitropism in higher plants, *J. Plant Growth Regul.*, 2002, **21**: 120–136.

Blancaflor E., Hasenstein K. Organisation of the actin cytoskeleton in vertical and graviresponding primary roots of maize, *Plant Physiol.*, 1997, **113**: 1447–1455.

Bouranis D.L., Chorianopoulou S.N., Kollias Ch., Maniou P., Protonotarious V.E., Siyiannis V.F., Hawkesford M.J. Dynamics of aerenchyma distribution in the cortex of sulfate-deprived adventitious roots of maize, *Ann. Bot.*, 2006, **97**: 695–704.

Collings D., Allen N. Cortical actin interacts with the plasma membrane and microtubules. In: *Actin: a dynamic framework for multiple plant cell functions.* Eds C. Staiger, F. Balushka, D. Volkmann, P. Barlow, Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2000, pp. 145–164.

Collings D., Zsuppan G., Alien N., Blancaflor E. Demonstation of prominent actin filaments in the root columella, *Planta*, 2001, **212**: 392–403.

Dhindsa R.S., Matowe W. Drought tolerance in two mosses: correlated with enzymatic defense against lipid peroxidation, *J. Exp. Bot.*, 1981, **32**: 79–91.

Foyer C.H., Noctor G. Redox sensing and signalling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria, *Physiol. Plant.*, 2003, **119**: 335–364.

Gilroy S., Trewavas A.J. Signal processing and transduction in plant cells: The end of the beginning?, *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.*, 2001, **2**: 307–314.

Hawes C.R., Satiat-Jeunemaitre B. Trekking along the cytoskeleton, *Plant Physiol.*, 2001, **125**: 119–122.

Jackson M.B., Colmer T.D. Response and adaptation by plants to stress, *Ann. Bot.*, 2005, **96**: 501–505.

Jedd G., Chua N.H. Visualization of peroxisomes in living plant cells reveals acto-myosin-dependent cytoplasmic streaming and peroxisome budding, *Plant Cell Physiol.*, 2002, **43**(4): 384–392.

Ketelaar T., Emons A.M.C. The cytoskeleton in plant cell growth: lessons from root hairs, *New Phytol.*, 2001, **152**: 409–418.

Kim S., Hwang S.G., Kim I.C., Chun J.S. Actin cytoskeletal architecture regulates nitric oxide-induced apoptosis, dedifferentiation and cyclooxygenase-2 expression in articular chondrocytes via mitogen-activated protein kinase and protein kinase C pathways, *J. Biol. Chem.*, 2003, **278**: 42448–42456.

Kordyum E.L., Sytnyk K.M., Baranenko V.V. *Kletochnye mekhanyzmy adaptatsyi rastenyi*, Kyiv: Naukova Dumka, 2003, 229 pp. [Кордюм Е.Л., Сытник К.М., Бараненко В.В. *Клеточные механизмы адаптации растений*. — Киев: Наук. думка, 2003. — 229 с.].

Lancetti L., Palamidessi A., Areces L., Scita G., Di Fiore P. Rab5 is a signaling GTP-ase involved in actin remodeling by receptor tyrosine kinase, *Nature,* 2004, **429**: 309–314.

Leadsham J. E., Kotiadis V. N., Tarrant D. J., Gourlay C. W. Apoptosis and the yeast actin cytoskeleton, *Cell Death and Different.*, 2010, **17**: 754–762.

Liu B., Palevitz B. Organisation of cortical microfilaments in dividing root cells, *Cell Motil. Cytoskeleton*, 1992, **23**: 252–264.

Liu Y., Bassham D.C. Autophagy: pathways for self-eating in plant cells, *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2012, **63**: 215–237.

McCurdy D., Sammut M., Gunning B. Immunofluoresecent visualization of arrays of transverse cortical actin microfilaments in wheat root tip cells, *Protoplasma*, 1988, **147:** 204–206.

Morley S.C., Sun G.P., Bierer B.E. Inhibition of actin polymerization enhances commitment to and execution of apoptosis induced by withdrawal of trophic support, *J. Cell. Biochem.*, 2003, **88**: 1066–1076.

Moldovan L., Mythreye K., Goldschmidt-Clermont P.J., Satterwhite L.L. Reactive oxygen species in vascular endothelial cell motility. Roles of NAD(P)H oxidase and Rac1, *Cardiovasc. Res.*, 2006, **71**: 236–246.

Muhlenbock P., Plaszczyca M., Mellerowicz E., Karpinski S. Lysigenous aerenchyma formation in *Arabidopsis* is controlled by lesion simulating disease 1, *Plant Cell*, 2007, **19**: 3819–3830.

Seago J.L., Marsh L.C., Stevens K.J., Soukup A., Votruba O., Enstone D.E. A re-examination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to aerenchyma, *Ann. Bot.*, 2005, **96**: 565–579.

Shevchenko G.V. *Cytology and Genetics*, 2009, **43**(4): 223–229. [Шевченко Г.В. Взаимодействие микротрубочек и микрофиламентов в дистальной зоне растяжения корней *Arabidopsis thaliana* // *Цитология и генетика*. — 2009. — **43**(4). — С. 223–229].

Suetsugu S., Yamazaki D., Kurisu S., Takenawa T. Differential roles of WAVE1 and WAVE2 in dorsal and peripheral ruffle formation for fibroblast cell migration, *Dev. Cell*, 2003, **5**: 595–609.

Van Gestel K., Kohler R.H., Verbelen J.P. Plant mitochondria move on F-actin, but their positioning in ther cortical cytoplasm depends on both F-actin and microtubules, *J. Exp. Bot.*, 2001, **53**: 659–667.

Voragen A.G.J., Schols H.A., Visser R.G.F. *Advances in pectin and pectinase research*, Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2003, 198 pp.

Wilkins K., Bancroft J., Bosch M., Ings J., Smirnoff N., Franklin-Tong V.E. Reactive oxygen species and nitric oxide mediate actin reorganization and programmed cell death in the self-incompatibility response of *Papaver, Plant Physiol.,* 2011, **156**: 404–416.

Рекомендує до друку
І.В. Косаківська

Надійшла 26.10.2015 р.

Шевченко Г.В., Кордюм Є.Л. **Організація мікрофіламентів цитоскелета в коренях повітряно-водних рослин *Sium latifolium* (*Apiaceae*) та *Alisma plantago-aquatica* (*Alismataceae*) у процесі формування аеренхіми. —** Укр. ботан. журн. — 2016. — **73**(2): 185—193.

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна

Наведені результати дослідження організації актинових мікрофіламентів цитоскелета в ростових зонах коренів повітряно-водних рослин *Sium latifolium* і *Alisma plantago-aquatica*. Окрім того, розглянуті відмінності формування лізигенної та схизогенної аеренхіми в коренях цих двох видів. Відзначені особливості розміщення мікрофіламентів у клітинах, які оточують порожнини аеренхіми, а саме зміна їхньої топографії у зв'язку з поступовою деградацією клітин. Визначено рівень реактивності форм кисню у коренях рослин та вказано на зв'язок окиснювальних процесів з активністю мікрофіламентів і формуванням аеренхіми. Обговорюється регуляція активності мікрофіламентів, їхня участь у ростових процесах й утворенні порожнин аеренхіми коренів у повітряно-водних і наземних рослин.

Ключові слова: цитоскелет, актинові мікрофіламенти, повітряно-водні рослини, аеренхіма.

Шевченко Г.В., Кордюм Е.Л. **Организация микрофиламентов цитоскелета в корнях воздушно-водных растений *Sium latifolium* (*Apiaceae*) и *Alisma plantago-aquatica* (*Alismataceae*) в процессе формирования аэренхимы. —** Укр. ботан. журн. — 2016. — **73**(2): 185—193.

Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины
ул. Терещенковская, 2, г. Киев, 01004, Украина

Представлены результаты исследования организации актиновых микрофиламентов цитоскелета в корнях воздушно-водных растений *Sium latifolium* и *Alisma plantago-aquatica*. Рассмотрены также отличия формирования лизигенной и схизогенной аэренхимы в корнях этих двух видов. Отмечены особенности расположения микрофиламентов в клетках, примыкающих к полостям аэренхимы, а именно изменение их топографии в связи с постепенной деградацией клеток. Определен уровень реактивности форм кислорода в корнях растений и указано на связь окислительных процессов с активностью микрофиламентов и формированием аэренхимы. Обсуждается регуляция активности микрофиламентов, их участие в ростовых процессах и образовании полостей аэренхимы в корнях воздушно-водных и суходольных растений.

Ключевые слова: цитоскелет, актиновые микрофиламенты, воздушно-водные растения, аэренхима.

НОВІ ВИДАННЯ

Сіохін В.Д., Александров Б.Г., Черничко В.І., Дубина Д.В., Волох А.М., Мацюра О.В., Мальцева І.А., Андрющенко Ю.О. Оцінка ландшафтного та біологічного різноманіття інтегральними біологічними індикаторами та маркерами / Мелітопольський державний педагогічний університет імені Б. Хмельницького, Інститут морської біології НАН України, Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України. – Мелітополь: МДПУ імені Б. Хмельницького, 2014. – 153 с.

Визначено та обгрунтовано ефективність біологічних індикаторів і видів маркерів для контролю за станом біорізноманіття водно-болотних угідь, степових та солончакових наземних ділянок; біорізноманіття гирлових зон малих і середніх річок регіону; острівних біотопічних комплексів; крайових біотопів літорально-прибережної зони Чорного моря; рослинності та її угруповань; водоростей і гідробіонтів щодо діагностування стану водних і наземних екосистем; сезонних та міграційних орнітологічних комплексів на природних і трансформованих територіях з антропогенним навантаженням. Отримані результати можна використати для діагностування умов існування окремих видів, біотичних комплексів й екосистем Півдня України, розробки менеджменту природних територій, практичних дій щодо охорони видів і створення регіональних моніторингових програм на видовому й екосистемному рівнях.

Для фахівців у галузі екології, орнітології, екологічного менеджменту, студентів та аспірантів відповідних спеціальностей.