



Г.В. ШЕВЧЕНКО, Є.Л. КОРДЮМ

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, МСП-1, 01601, Україна
galina-shevchenko@ua.ru

**ТУБУЛІНОВИЙ ЦИТОСКЕЛЕТ
У КЛІТИНАХ КОРЕНЕВИХ АПЕКСІВ
ПОВІТРЯНО-ВОДНИХ РОСЛИН *ALISMA
PLANTAGO-AQUATICA* L. (*ALISMATACEAE*)
ТА *SIUM LATIFOLIUM* L. (*APIACEAE*)**

Ключові слова: цитоскелет, ендоплазматичні та кортикальні мікротрубочки, аеренхіма, повітряно-водні рослини, корінь

Вступ

Тубуліновий цитоскелет у клітинах еукаріот представлений полімерними структурами з білка тубуліну — мікротрубочками (МТ), а також асоційованими з тубуліном білками, які регулюють організацію та функціональну активність мікротрубочок. МТ — це тубулярні структури (25 нм у діаметрі, завдовжки до 20 мкм), утворені тринадцятьма протофіламентами, кожен із яких формується лінійною полімеризацією α - та β -гетеродимерів тубуліну (Dhonukshe, Gadella, 2003). У клітинах рослин МТ містяться в різних конформаціях, необхідних для потреб росту, поділу та відповіді на різноманітні зовнішні стимули. Властивість МТ рости шляхом полімеризації та скорочуватися завдяки деполімеризації робить їх високодинамічними клітинними елементами. Досліджені реакції МТ на такі фактори, як зміна інтенсивності освітлення (Iwata and Hogetsu, 1989), поранення рослини (Hush et al., 1990), дія гормонів ауксину та етилену (Wiesler et al., 2002), механічний тиск (Cleary, Hardham,

1993), мікрогравітація (Kordyum et al., 2008; Shevchenko et al., 2008). Проте ми мало знаємо про вплив водного оточення на стан тубулінового цитоскелета. Вивчення дії водного режиму на рослини набуло особливого значення останнім часом, оскільки затоплення є абіотичним стресом, який суттєво позначається на врожайності багатьох сільськогосподарських культур.

Корені повітряно-водних і справжніх водних рослин характеризуються наявністю аеренхіми — повітряних порожнин у паренхімі первинної кори (перифлеми). Порожнини аеренхіми забезпечують обмін киснем й етиленом між надводними та зануреними у воду частинами рослини, що загалом поліпшує газообмін між коренем і стеблом. Розрізняють аеренхіму схизогенного та лізогенного типів. Схизогенна аеренхіма утворюється внаслідок лізису пектинової серединної пластинки, реорганізації клітинної стінки та, в остаточному підсумку, розходження клітин (Muhlenbock et al., 2007). Утворення лізогенної аеренхіми є результатом програмованої смерті й лізису клітин (Jackson, Colmer, 2005). Деталі формування аеренхіми ще залишаються нез'ясованими, хоча відомі окремі ланки цього процесу. Встановлено, що програмована клітинна смерть (ПКС), коли утворюється лізогенна аеренхіма, розвивається внаслідок нестачі кисню або поживних елементів, таких як азот (N), фосфор (P) і сірка (S). Під дією цього стресу в клітинах утворюються активні форми кисню (АФК), які залучені до передачі сигналів ПКС (Bouranis et al., 2006). Вважають, що тубуліновий цитоскелет також є елементом сигналіngu, оскільки рандомізація кортикальних МТ передуює лізису клітин у разі їх програмованої загибелі (Schussler, Longstreth, 2000).

Ми вперше здійснили порівняльне дослідження організації елементів тубулінового цитоскелета в клітинах ростових зон коренів повітряно-водних рослин *Alisma plantago-aquatica* L. (частуха подорожникова, однодольний вид) та *Sium latifolium* L. (вех широколистяний, дводольний вид), коренева система яких заглиблена у ґрунт під водою. Особливу увагу приділяли дистальній зоні розтягу кореня (ДЗР), оскільки мікротрубочки саме цієї зони є найчутливішими до дії зовнішніх чинників (Шевченко, 2009). Досліджували ендоплазматичні та кортикальні МТ у клітинах, які безпосередньо прилягають до порожнин аеренхіми. Порівняння організації тубулінового цитоскелета у двох видів повітряно-водних однодольних і дводольних рослин під час формування аеренхіми допомогло виявити певні закономірності організації МТ упродовж цього процесу.

Об'єкти та методи досліджень

Вивчали апекси адвентивних коренів повітряно-водних рослин *A. plantago-aquatica* та *S. latifolium*, які росли у воді біля берегів р. Псел у районі смт Велика Багачка Полтавської обл. впродовж 2006–2010 рр. Для виявлення тубулінового цитоскелета апекси коренів завдовжки 1 см промивали у фосфатному буфері (рН 6,9), одну годину фіксували в 3,7%-ному формальдегіді й занурювали у спирторозчинний віск (Shevchenko et al., 2007), який залишали полімеризуватися. Поздовжні зрізи завтовшки 10 мкм отримували на мікромомі Reichert

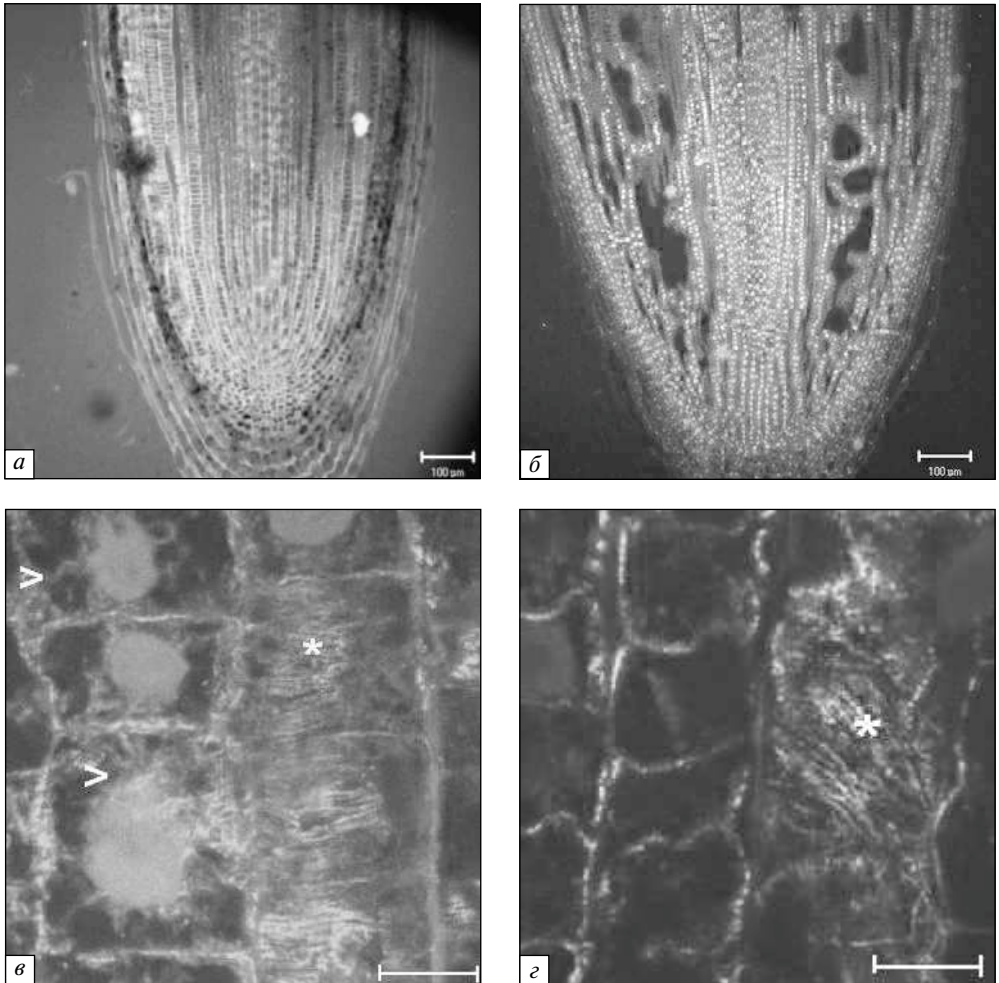


Рис. 1. Загальний вигляд апексів адвентивних коренів *Alisma plantago-aquatica* (а) та *Sium latifolium* (б), масштаб 100 мкм; фрагмент апікальної меристеми *A. plantago-aquatica* (в) і *S. latifolium* (д); стрілками вказані ендоплазматичні, а зірочками – кортикальні мікротрубочки; масштаб: 10 мкм
 Fig. 1. Apices of adventive roots of *Alisma plantago-aquatica* (a) and *Sium latifolium* (b), bar: 100 μm; fragment of apical root meristem of *A. plantago-aquatica* (c) and *S. latifolium* (d); arrows indicate endoplasmic microtubules and asterisks indicate cortical microtubules; bar: 10 μm

(Austria). Зрізи проводили по низхідних концентраціях спиртів (97, 70 та 50 %) і фарбували 0,1 %-ним розчином толуїдину синього для з'ясування анатомічної будови коренів. Мікротрубочки виявляли за допомогою первинних моноклональних антитіл до β-тубуліну (Т-4026, Sigma Co.) та вторинних антитіл із флуоресцентною міткою FITC (F-9026, Sigma Co.).

Зрізи досліджували на конфокальному лазерному сканувальному мікроскопі LSM 5 PASCAL (Zeiss, Germany) зі стандартними фільтрами (BP 450-490, LP 520). Статистичну обробку проводили за допомогою програми Origin 7.5.

Результати досліджень

МТ у клітинах меристеми коренів *A. plantago-aquatica* та *S. latifolium*. В апікальній меристемі коренів обох рослин клітини перифлеми представлені на поздовжніх зрізах 8-ма клітинними рядами в *A. plantago-aquatica* та 20-ма рядами в *S. latifolium* ($n=12$) (рис. 1, а, б). Форма меристематичних клітин в обох рослин переважно прямокутна (рис. 1, в, г). Середня довжина клітин у *A. plantago-aquatica* була статистично більшою, ніж у *S. latifolium*, а ширина майже не відрізнялася (таблиця). У *S. latifolium* відзначали клітини зі звивистими клітинними стінками (рис. 1, г).

В інтерфазних клітинах обох видів рослин чітко видно ендоплазматичні та кортикальні МТ (рис. 1). У клітинах, які діляться, наявні структури клітинного поділу, утворені з МТ — препрофазний пучок, мітотичне веретено поділу, фрагмопласт. Ендоплазматичні МТ радіальними променями простягаються від навколоядерної ділянки до цитоплазматичної мембрани (рис. 1, в). Кортикальні МТ щільними рядами облямовують протопласт, здебільшого в поперечному напрямку (рис. 1, в). На відміну від *A. plantago-aquatica*, у *S. latifolium* кортикальні МТ часто орієнтовані навскісно, інколи навіть хаотично (рис. 1, г).

Як у *A. plantago-aquatica*, так і в *S. latifolium* у перифлеми меристеми спостерігають локальні розходження клітин, що формують порівняно невеликі порожнини (рис. 1, а, б). Це новоутворені ділянки аеренхіми. У *A. plantago-aquatica* клітини, прилеглі до порожнин, не змінюють прямокутної форми (рис. 2, а). У *S. latifolium* такі клітини набувають овальної, інколи — округлої форми (рис. 2, б). У цієї рослини аеренхімні порожнини часто галузяться за рахунок розходження сусідніх клітинних рядів. Цілісність клітин при цьому порушується, і часто залишки окремих груп клітин перетинають порожнини (рис. 1, б).

Для перифлеми організація ендоплазматичних МТ у клітинах, прилеглих до аеренхімних порожнин, залишається однаковою. МТ простягаються радіально від ділянки ядра до цитоплазматичної мембрани (рис. 2). У *S. latifolium* ендоплазматичні МТ у клітинах біля порожнин стають менш щільними (рис. 2, б, г). Організація кортикальних МТ в обох рослин дещо змінюється. У *A. plantago-aquatica* МТ зберігають переважно поперечну орієнтацію (рис. 2, в), лише інколи видимі фрагментовані МТ. У *S. latifolium* кортикальні МТ стають здебільшого косими, іноді — хаотичними, спостерігалися скупчення тубуліну в пе-

Розміри клітин перифлеми в дистальній зоні розтягу коренів *Alisma plantago-aquatica* та *Sium latifolium* ($n=100$)

Зона кореня	<i>A. plantago-aquatica</i>		<i>S. latifolium</i>	
	Параметри клітин, мкм			
	Довжина	Ширина	Довжина	Ширина
Меристема	12,13 ± 0,12	18,25 ± 0,92	10,55 ± 0,68	18,43 ± 0,64
ДЗР	21,99 ± 0,84	14,23 ± 0,68	19,60 ± 0,16	15,50 ± 0,88

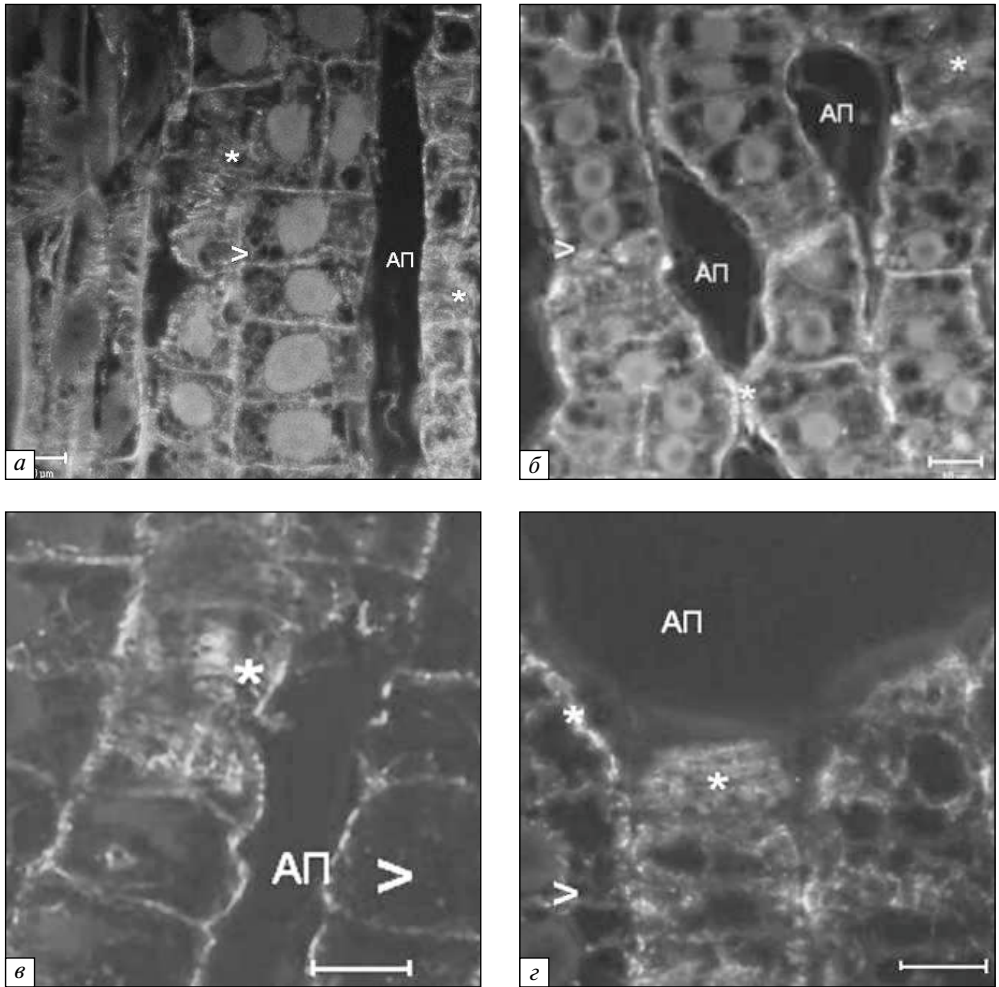


Рис. 2. Фрагменти апікальної меристеми кореня з аеренхімними порожнинами (АП) *Alisma plantago-aquatica* (а, б) та *Sium latifolium* (б, г); стрілками вказані ендоплазматичні, а зірочками — кортикальні мікротрубочки; масштаб: 10 мкм

Fig. 2. Fragments of the apical root meristem with aerenchyma cavities (АП) in *Alisma plantago-aquatica* (а, б) and *Sium latifolium* (б, г); arrows indicate endoplasmic microtubules and asterisks indicate cortical microtubules; bar: 10 μ m

риферійній ділянці клітин, які безпосередньо прилягають до порожнин (рис. 2, б, г). Загалом у *S. latifolium* відзначали сильнішу дезорганізацію кортикальних МТ, аніж у *A. plantago-aquatica*.

МТ у клітинах зони розтягу коренів *A. plantago-aquatica* та *S. latifolium*. У зоні розтягу кореня, яка міститься за меристемою і передує зоні диференціювання, клітини починають видовжуватися в напрямку поздовжньої осі кореня. Розрізняють дистальну зону розтягу (ДЗР) і центральну зону розтягу (ЦЗР). У ДЗР тип росту клітин змінюється з майже дифузного (ізотропного) на анізотропний (Baluška et al., 2001), тому більшість клітин у цій зоні змінює форму — з

прямокутної на квадратну. Порівняно з меристемою їхні поздовжні розміри також дещо збільшуються (рис. 3, таблиця). В обох рослин клітинні стінки в цій зоні здебільшого звивисті (рис. 3).

Ендоплазматичні МТ у клітинах первинної кори ДЗР у *A. plantago-aquatica* представлені у вигляді сітки з радіальних поодиноких МТ та їхніх нещільних пучків, часто ендоплазматичні МТ фрагментовані (рис. 3, а, в). Кортикальні МТ у *A. plantago-aquatica* також формують нещільні угруповання, порівняно з клітинами меристеми вони менш виражені. Поряд із поперечними пучками кортикальних МТ трапляються навскісні, поздовжні, а інколи навіть дезорієнтовані МТ (рис. 3, а, в). У *S. latifolium* ендоплазматичні МТ не утворюють виразної сітки, спостерігаються скупчення МТ у вигляді плям навколо ядер (рис. 3,

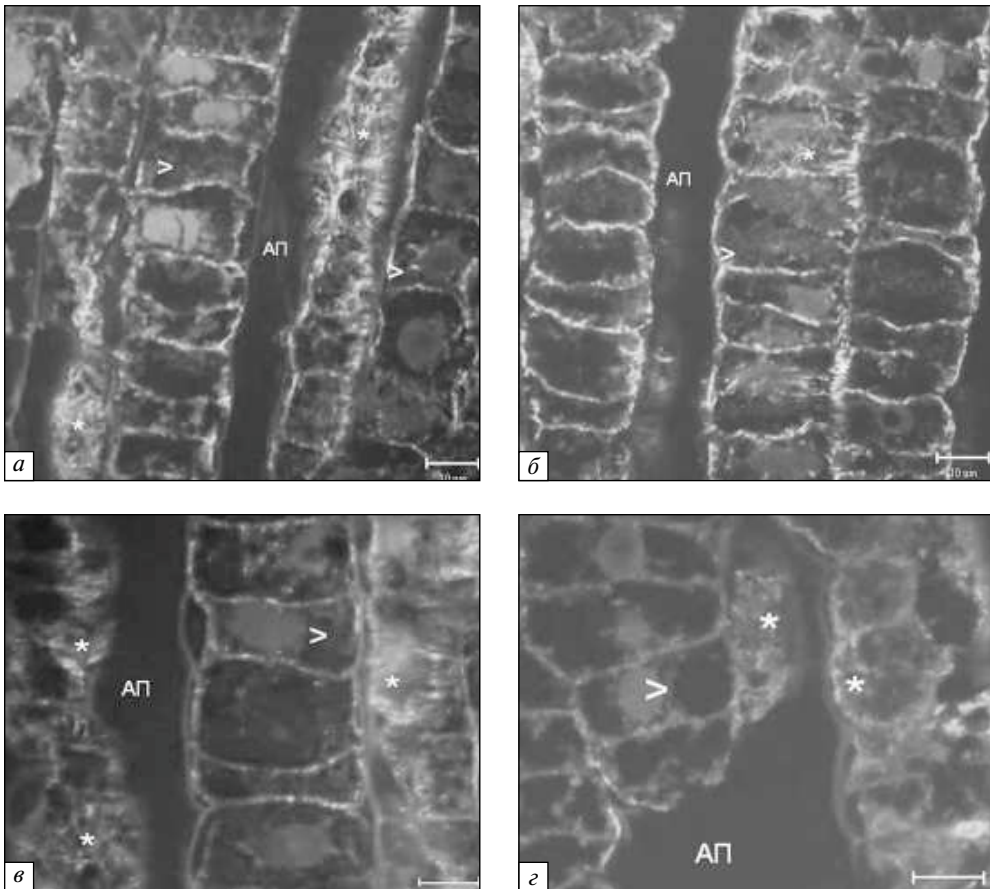


Рис. 3. Фрагменти дистальної зони розтягу кореня *Alisma plantago-aquatica* (а, в) та *Sium latifolium* (б, г); стрілками вказані ендоплазматичні, а зірочками — кортикальні мікротрубочки, АП — аеренхімні порожнини; масштаб: 10 мкм

Fig. 3. Fragments of the distal elongation zone in roots of *Alisma plantago-aquatica* (а, в) and *Sium latifolium* (б, г); arrows indicate endoplasmic microtubules and asterisks indicate cortical microtubules, АП — aerenchyma; bar: 10 μm

б, з). Відзначені кортикальні МТ, які не утворюють пучків, орієнтація поодиноких МТ навскісна та хаотична (рис. 3, б, з). МТ фіксують також на периферії клітини в примембранній ділянці, через що клітинні стінки у *S. latifolium* яскраво забарвлені (рис. 3, б).

У *A. plantago-aquatica* формування порожнин аеренхіми в зоні розтягу триває в поздовжньому напрямку за рахунок розходження клітинних рядів, цілісність яких зберігається. Форма клітин, прилеглих до порожнин, майже не змінюється, їхні стінки стають звивистими (рис. 3, а, в). Для *S. latifolium* характерний інтенсивніший розвиток аеренхіми — порожнини значно розширюються і займають ділянку кількох рядів (рис. 1, б). Клітини, прилеглі до аеренхімних порожнин, характеризуються мінливою формою — від прямокутної до овальної (рис. 3, б, з). Часто клітинні стінки зруйновані (рис. 3, з).

В обох видів рослин тубуліновий цитоскелет у клітинах, прилеглих до порожнин аеренхіми, загалом виглядає дезорганізованим. Орієнтація МТ стає ще хаотичнішою (рис. 3). Ендоплазматичні МТ малочисельні (рис. 3, б, з). Кортикальні МТ невпорядковані, причому значно більшою мірою, ніж у клітинах, які не прилягають до порожнин. Інколи кортикальні МТ розташовані навіть радіально від ядра. У клітинах спостерігаються скупчення фрагментованих МТ, здебільшого у примембранній ділянці (рис. 3, б).

Наприкінці зони ДЗР клітини обох рослин починають швидко рости. Це — центральна зона розтягу кореня, де клітини видовжуються в поздовжньому напрямку (рис. 4, а, б). Клітинні стінки в ЦЗР стають більш звивистими, ніж у ДЗР. Особливо це виражено в *S. latifolium* (рис. 4, б, з). Також у *S. latifolium* зафіксовано велику кількість зруйнованих клітин (рис. 4, з).

Вакуоля у клітинах ЦЗР швидко збільшується в розмірах і займає більшу частину клітини, тому важко розрізнити окремі угруповання тубулінового цитоскелета. Як у *A. plantago-aquatica*, так і в *S. latifolium* у цій зоні не відзначали чітких організованих ендоплазматичних МТ. Добре видно залишки кортикальних МТ, особливо багато їх зосереджено в примембранній ділянці біля клітинних стінок (рис. 4, в, з). Мікротрубочки найсильніше дезорганізовані в клітинах, які прилягають до порожнин аеренхіми. У зруйнованих клітинах спостерігаються залишки тубулінового цитоскелета (рис. 4, в, з).

Обговорення досліджень

Як показали наші дослідження, в зоні меристеми і ДЗР організація ендоплазматичних МТ у клітинах перилеми, які не прилягають до порожнин аеренхіми, і в тих, що прилягають, подібна і представлена пучками радіальних МТ. Ендоплазматичні МТ простягаються у вигляді променів від ділянки ядра до цитоплазматичної мембрани клітини. Відомо, що МТ з'єднуються з мембраною лінкерними білками і разом із актиновими філаментами сприяють процесам екзоцитозу та клітинного росту (Wasteneys and Galway, 2003). Із просуванням у проксимальному напрямку кореня пучки ендоплазматичних МТ стають менш щільними (ДЗР), і в ЦЗР трапляються лише поодинокі, фрагментовані МТ. Від-

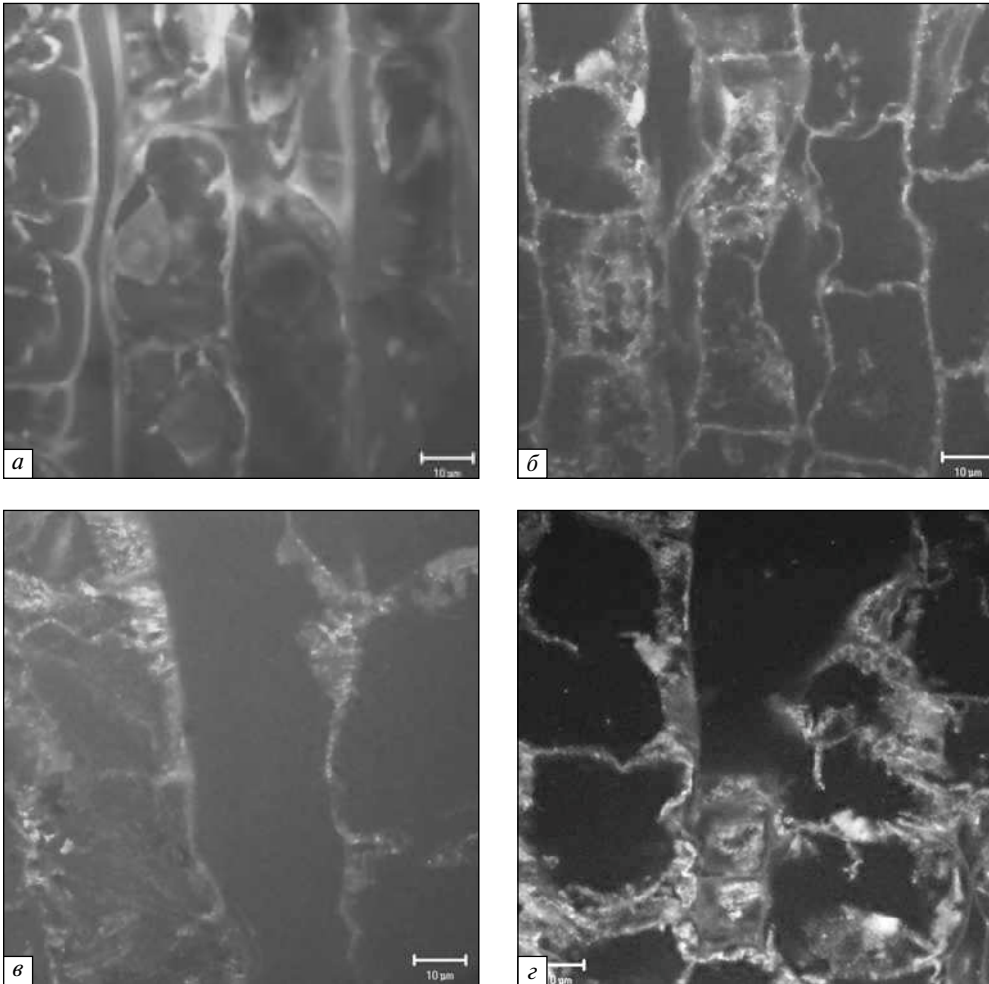


Рис. 4. Фрагменти центральної зони розтягу кореня *Alisma plantago-aquatica* (а, в) та *Sium latifolium* (б, г); зірочками вказані кортикальні мікротрубочки, АП — аеренхімні порожнини; масштаб: 10 мкм

Fig. 4. Fragments of the central elongation zone in roots of *Alisma plantago-aquatica* (a, в) and *Sium latifolium* (б, г); arrows indicate endoplasmic microtubules and asterisks indicate cortical microtubules, АП — aerenchyma; bar: 10 μm

носно стала організація ендоплазматичних МТ у клітинах периферії обох видів рослин свідчить про сталість процесів екзоцитозу.

Кортикальні МТ, навпаки, зазнають змін. Як зазначалося вище, на рівні меристеми широкі пучки МТ розташовані поперечно до поздовжньої осі клітини, що загалом характерно для вищих рослин. Поряд з цим в обох рослин фіксували навскісні та хаотично розміщені МТ. У *S. latifolium* відзначали навіть дезорганізовані МТ. Дезорганізація МТ посилювалася у клітинах ДЗР і ЦЗР, особливо в тих, які прилягали до порожнин аеренхіми. У *S. latifolium* цей процес був інтенсивнішим, аніж у *A. plantago-aquatica*. На нашу думку, така організація МТ пов'язана з

утворенням аеренхіми, порожнини якої спостерігають уже в меристемі. Формування аеренхіми в апікальній меристемі кореня реєстрували в *Nelumbo luteum*, видів родів *Rumex*, *Eichhornia* і *Pontederia* (Jackson, Colmer, 2005).

Відомо, що щільні пучки поперечних кортикальних МТ забезпечують сталу форму клітини, контролюючи розміщення фібрил целюлози в клітинній стінці (Wasteneys, Galway, 2003). Вважають, що по впорядкованих мікротрубочках рухаються комплекси трансмембранної целюлозо-синтетази (Dhonukshe, Gadella, 2003), й орієнтація новосинтезованих фібрил клітинної стінки збігається з напрямком розташування мікротрубочок. Зміни організації МТ зумовлюють переорієнтацію целюлозних мікрофібрил, що, у свою чергу, змінює напрямок видовження клітин та їхню форму (Lloyd, Chan, 2004). Багато факторів здатні спричинити переорієнтацію МТ, зокрема механічний тиск, дія електричного поля (Hush, Overall, 1991), гравітації (Himmelspach et al., 1999), патогенів (Kobayashi et al., 1994), обробка гормонами (Shibaoka, 1994). Окрім того, залежність форми клітин від організації МТ чітко простежується в клітинах різних ростових зон коренів. Так, у меристемі коренів рослин кортикальні МТ розміщені впорядковано і поперечно, що дає їм змогу контролювати сталу прямокутну форму клітини. З просуванням по зонах кореня МТ починають змінювати свою організацію і в ДЗР стають навскісними та менш впорядкованими. Це призводить до зміни форми клітин на квадратну. Навскісне розміщення передує реорганізації МТ у нещільні пучки, паралельні до головної осі корені. Клітини при цьому видовжуються, для них характерний швидкий ріст (Barlow, Baluška, 2000; Shevchenko et al., 2007, 2008).

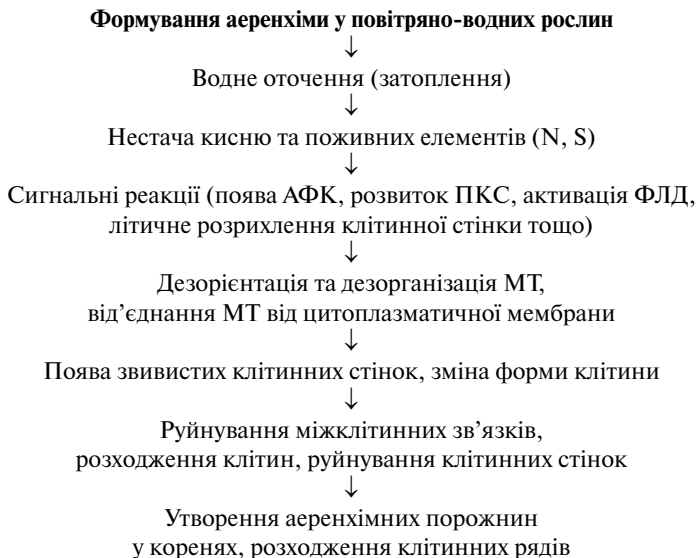
Слід наголосити на певній кореляції між ступенем розвитку аеренхіми та змінами в організації тубулінового цитоскелета в клітинах, які прилягають до її порожнин. Сильнішу дезорганізацію МТ як у меристемі, так і в зоні розтягу відзначали в *S. latifolium*, що може свідчити про нижчий ступінь контролю за формою клітини в цієї рослини. У *A. plantago-aquatica* дезорієнтація МТ виявляється меншою мірою і форма клітин стала. Закономірно, що в *S. latifolium* частіше відбувається руйнування клітин у зоні аеренхімних порожнин, тому порожнини займають простір зруйнованих клітинних рядів. Зміна організації кортикальних МТ з упорядкованої на хаотичну є першим кроком до лізису клітин унаслідок програмованої клітинної смерті в процесі формування аеренхіми лізогенного типу (Schussler, Longstreth, 2000). Це підтверджують і дослідження старіння листків, де відзначають дезорганізацію МТ, що, як вважають, є раннім індикатором даного процесу (Keech et al., 2010). Оскільки у *S. latifolium* під час формування аеренхіми не всі клітинні ряди руйнуються, а спостерігається також їх розходження, можна припустити наявність двох типів аеренхіми — схизогенної та лізогенної. В однієї рослини можуть бути два типи аеренхіми, і схизогенна часто передує появі лізогенної, навіть у межах одного й того самого органа. Аеренхіма змішаного типу характерна для представників родин *Fabaceae* (*Neptunia*) і *Nymphaeaceae*. Тільки лізогенна аеренхіма властива представникам родів *Phragmites*, *Glyceria*, родин *Cyperaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Araceae* (Jackson, Colmer, 2005). Оскільки в *A. plantago-*

aquatica порожнини формуються лише розходженням сусідніх клітинних рядів, які загалом зберігають свою цілісність, аеренхіму цієї рослини можна віднести до схизогенного типу. Саме він характерний для представників родин *Brassicaceae* (*Brassicales*), *Typhaceae* (*Poales*) (Jackson, Colmer, 2005).

Вочевидь, утворення аеренхіми регулюється певними сигнальними системами, можливо, навіть кількома. Реорганізація кортикальних МТ пов'язана з їхнім від'єднанням від цитоплазматичної мембрани. Відомо, що цей процес регулюється фосфатил-інозитольним сигнальним шляхом із залученням фосфоліпази Д (ФЛД), активація якої внаслідок зовнішнього стресового сигналу, зокрема водного стресу, спричинює реорганізацію рослинних МТ і їхнє від'єднання від цитоплазматичної мембрани (Munnik et al., 2000; Sang et al., 2001).

Відомо також, що сигнали від нестачі кисню в разі затоплення контролюються етиленом й активними формами кисню (АФК) (Muhlenbock et al., 2007). Рівень активних форм кисню, які продукуються в умовах стресу та в результаті ПКС, теж впливає на розрихлення клітинної стінки і нерівномірність росту клітини (Shimazaki et al., 2005). Можливо, саме дія АФК сприяє розрихленню клітинних стінок і розходженню клітинних рядів уже в меристемі водних рослин *A. plantago-aquatica* і *S. latifolium*. Окрім того, серединна пластинка руйнується літичними ферментами (пектиназами) (Voragen et al., 2003), транспорт яких до цитоплазматичної мембрани забезпечується, зокрема, і сталою організацією ендоплазматичних мікротрубочок у меристемі.

Таким чином, певні внутрішньоклітинні сигнали від затоплення призводять до зміни форми клітин, руйнування міжклітинних зв'язків й утворення внутрішньокоренових порожнин. На прикладі повітряно-водних рослин *A. plantago-aquatica* та *S. latifolium* ми показали, що зміна організації структур тубулінового цитоскелета в апексах коренів є складовою цих процесів (схема).



СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Шевченко Г.В. Взаимодействие микротрубочек и микрофиламентов в дистальной зоне растяжения корней *Arabidopsis thaliana* // Цитология и генетика. — 2009. — **43**, № 4. — С. 223—229.
2. Baluška F., Volkmann D., Barlow P.W. A polarity crossroad in the transition growth zone of maize root apices: cytoskeletal and developmental implications // J. Plant Growth Regul. — 2001. — **20**. — P. 170—181.
3. Barlow P.W., Baluška F. Cytoskeletal perspectives on root growth and morphogenesis // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. — 2000. — **51**. — P. 289—322.
4. Bouranis D., Chorianopoulou S., Kollias Ch., Moniou Ph., Protonotarios V., Siyiannis V., Hawkesford M. Dynamics of aerenchyma distribution in the cortex of sulfate-deprived adventitious roots of maize // Ann. Bot. — 2006. — **97**(5). — P. 695—704.
5. Cleary A.L., Hardham A.R. Pressure induced reorientation of cortical microtubules in epidermal cells of *Lolium rigidum* leaves // Plant Cell Physiol. — 1993. — **34**(7). — P. 1003—1008.
6. Dhonukshe P., Gadella T.W. Alteration of microtubule dynamic instability during preprophase band formation revealed by yellow fluorescent protein-CLIP170 microtubule plus-end labeling // Plant Cell. — 2003. — **15**. — P. 597—611.
7. Himmelspach R., Wymer C., Lloyd C., Nick P. Gravity-induced reorientation of cortical microtubules observed *in vivo* // Plant J. — 1999. — **18**. — P. 449—453.
8. Hush J.M., Overall R.L., Hawes C.R. Microtubule reorientation precedes cell polarity changes in wounded pea roots // J. Cell Sci. — 1990. — **96**. — P. 47—61.
9. Hush J.M., Overall R.L. Electrical and mechanical fields orient cortical microtubules in higher plant tissues // Cell Biol. Int. Rep. — 1991. — **15**. — P. 551—560.
10. Iwata K., Hogetsu T. The effects of light irradiation on the reorientation of microtubules in seedlings of *Avena sativa* L. and *Pisum sativum* L. // Plant Cell Physiol. — 1989. — **30**(7). — P. 1011—1016.
11. Jackson M.B., Colmer T.D. Response and adaptation by plants to flooding stress // Ann. Bot. — 2005. — **96**. — P. 501—505.
12. Keech O., Pesquet E., Gutierrez L., Ahad A., Bellini C., Smith S.M. Leaf senescence is accompanied by an early disruption of the microtubule network in *Arabidopsis thaliana* // Plant Physiol. — 2010. — **154**. — P. 1710—1720.
13. Kobayashi I., Kobayashi Y., Hardham A.R. Dynamic reorganization of microtubules and microfilaments in flax cells during resistance response to flax rust infection // Planta. — 1994. — **195**. — P. 237—247.
14. Kordyum E.L., Shevchenko G.V., Kalinina Ia.M., Demkiv O.T., Khorkavtsiv Ya.D. The role of the cytoskeleton in plant cell gravisensitivity // The plant cytoskeleton: A key tool for agro-biotechnology / Ed. Ya. B. Blume, W.V. Baird, A.I. Yemets, D. Breviaro. — Springer: NATO Sci. for Peace and Security Ser. — C: Environmental Security. — 2008. — P. 173—196.
15. Lloyd C., Chan J. Microtubules and the shape of plants to come // Nat. Rev. Mol. Cell Biol. — 2004. — **5**. — P. 13—23.
16. Muhlenbock P., Plaszczyca Ml., Plaszczyca Mr., Mellerowicz E., Karpinski S. Lysigenous aerenchyma formation in *Arabidopsis* is controlled by LESION SIMULATING DISEASE1 // Plant Cell. — 2007. — **19**. — P. 3819—3830.
17. Munnik T., Meijer H.J., Ter Riet B., Hirt H., Frank W., Bartels D., and Musgrave A. Hyperosmotic stress stimulates phospholipase D activity and elevates the levels of phosphatidic acid and diacylglycerol pyrophosphate // Plant J. — 2000. — **22**. — P. 147—154.
18. Sang Y., Cui D., Wang X. Phospholipase D- and phosphatidic acid-mediated generation of superoxide in *Arabidopsis* // Plant Physiol. — 2001. — **126**. — P. 1449—1458.
19. Schussler E.E., Longstreth D.J. Changes in cell structure during the formation of root aerenchyma in *Sagittaria lancifolia* (Alismataceae) // Am. J. Bot. — 2000. — **87**. — P. 12—19.
20. Shevchenko G., Kalinina Ya.M., Kordyum E.L. Interrelation between microtubules and microfilaments in the elongation zone of *Arabidopsis* root under clinorotation // Adv. Space Res. — 2007. — **39**. — P. 1171—1175.

21. *Shevchenko G., Kalinina Ya.M., Kordyum E.L.* Role of cytoskeleton in gravisensing of the root elongation zone in *Arabidopsis thaliana* plants // Cell Biol. Int. — 2008. — **32**. — P. 560—562.
22. *Shibaoka H.* Plant hormone-induced changes in the orientation of cortical microtubules: alterations in the cross-linking between microtubules and the plasma membrane // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. — 1994. — **45**. — P. 527—544.
23. *Shimazaki Y., Ookowa T., Hirosawa T.* The root tip and accelerating region suppress elongation of the decelerating region without any effects on cell turgor in primary roots of maize under water stress // Plant Physiol. — 2005. — **139**. — P. 458—465.
24. *Voragen F., Schools H., Viesser R.* Advances in pectin and pectinase research. — Boston: Kluwer Academic Publishers, 2003. — 208 p.
25. *Wasteneys G., Galway M.* Remodeling the cytoskeleton for growth and form: an overview with some new views // Annu. Rev. Plant Biol. — 2003. — **54**. — P. 691—722.
26. *Wiesler B., Wang Q.Ya., Nick P.* The stability of cortical microtubules depends on their orientation // Plant J. — 2002. — **32**. — P. 1023—1032.

Рекомендує до друку
О.К. Золотарьова

Надійшла 08.12.2011 р.

Г.В. Шевченко, Е.Л. Кордюм

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

**ТУБУЛИНОВЫЙ ЦИТОСКЕЛЕТ В КЛЕТКАХ КОРНЕВЫХ АПЕКСОВ
ВОЗДУШНО-ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ *ALISMA PLANTAGO-AQUATICA* L. (*ALISMATACEAE*)
И *SIUM LATIFOLIUM* L. (*APIACEAE*)**

Рассматривается организация тубулинового цитоскелета (эндоплазматических и кортикальных микротрубочек) в клетках различных ростовых зон корней воздушно-водных растений *Alisma plantago-aquatica* L. и *Sium latifolium* L. Сравнивается топография микротрубочек в клетках, выстилающих пустоты аэренхимы, и теми, которые не соприкасаются с аэренхимой. Отмечены межвидовые различия в организации тубулинового цитоскелета в клетках, создающих выстилку аэренхимных пустот. Предполагается сигнальная роль микротрубочек в процессе формирования аэренхимы.

Ключевые слова: цитоскелет, эндоплазматические и кортикальные микротрубочки, аэренхима, воздушно-водные растения, корень.

G.V. Shevchenko, E.L. Kordyum

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

**TUBULIN CYTOSKELETON IN CELLS OF ROOT APICES IN *ALISMA
PLANTAGO-AQUATICA* L. (*ALISMATACEAE*) AND *SIUM LATIFOLIUM* L. (*APIACEAE*),
AERIAL-AQUATIC PLANTS**

The article highlights the organization of the tubulin cytoskeleton (endoplasmic and cortical microtubules) in cells of different root zones in aerial-aquatic plants, *Alisma plantago-aquatica* L. and *Sium latifolium* L. The topography of microtubules in cells adjacent to aerenchyma cavities and those which are not adjacent is compared. The interspecies difference in the organization of tubulin cytoskeleton in the root cells adjacent to cavities is revealed. It is suggested that microtubules play a signal role in the process of aerenchyma formation.

Key words: cytoskeleton, endoplasmic and cortical microtubules, aerenchyma, air-water plants, root.