



Мікротрубочки цитоскелету у формуванні індукованої аеренхіми адвентивних коренів *Zea mays* (*Poaceae*)

Галина В. ШЕВЧЕНКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська 2, Київ 01004, Україна
galli.shevchenko@gmail.com

Shevchenko G.V. 2020. **Involvement of cytoskeleton microtubules in the formation of induced aerenchyma in adventitious roots of *Zea mays* (*Poaceae*).** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(3): 225–231.

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

Abstract. Plants of *Zea mays* were grown for 12 days in sulfur-deficient medium according to a standard technique applied specifically for formation of aerenchyma cavities in the adventitious roots. At the level of meristem and root elongation zone, cortical microtubules involved in formation of trophic-type lysigenous aerenchyma were examined. For the first time, organization of tubulin microtubules in cells lining the cavities of aerenchyma was investigated. In addition, we determined the stages of programmed cell death in which microtubules are destroyed, and also compared those with published data on programmed cell death due to deprivation of sulfur, phosphorus, potassium, nitrogen, and oxygen in the nutrient medium. Cortical and endoplasmic microtubules, which constitute the main components of the plant cytoskeleton, were studied. Comparison of stepwise destruction of cortical and endoplasmic microtubules with the stages of programmed cell death revealed that endoplasmic microtubules undergo disorganization later in time than cortical ones. It is suggested that disorganization of cortical microtubules occurs at the first stages of the programmed cell death process and results in destruction of rigid cell wall, which, in turn, contributes to disruption of cytoplasmic membrane. The latter causes invaginations of the cytoplasmic membrane, which is considered to be a hallmark of early stages of cell death. It is noted that intact organization of endoplasmic microtubules persists until the final stages of cell destruction and elimination.

Keywords: aerenchyma, microtubules, programmed cell death, sulfur deficiency

Submitted 24 December 2019. Published 30 June 2020

Шевченко Г.В. 2020. **Мікротрубочки цитоскелету у формуванні індукованої аеренхіми адвентивних коренів *Zea mays* (*Poaceae*).** *Український ботанічний журнал*, 77(3): 225–231.

Реферат. Рослини *Zea mays* вирощували впродовж 12 днів у середовищі із дефіцитом сірки за стандартною методикою, застосування якої викликає формування порожнин аеренхіми в адвентивних коренях. На рівні меристеми і зони розтягування коренів досліджували клітини кори, які беруть участь у формуванні лізигенної аеренхіми трофічного типу. Вперше дослідили організацію тубулінових мікротрубочок цитоскелету в клітинах, які облямовують порожнини аеренхіми. Визначали етапи загибелі клітин, упродовж яких відбувається руйнування мікротрубочок, та співвідносили їх із літературними описами розвитку процесів програмованої клітинної загибелі через нестачу сірки, фосфору, калію, азоту та кисню в поживному середовищі. Досліджували кортикальні та ендоплазматичні мікротрубочки, які є головними складовими каркасу цитоскелету клітин рослин. Порівняння ступеня руйнування кортикальних і ендоплазматичних мікротрубочок з етапами послідовного розвитку програмованої загибелі клітин показали, що ендоплазматичні мікротрубочки зазнають дезорганізації пізніше, ніж кортикальні. Руйнування кортикальних мікротрубочок відбувається на первинних етапах розвитку програмованої загибелі клітин та призводить до руйнування жорсткого каркасу клітини, що сприяє порушенню організації цитоплазматичної мембрани. Останнє призводить до появи мембранних інвагінацій, які розглядають як маркер ранніх етапів загибелі клітин. Відмічено, що ендоплазматичні мікротрубочки зберігаються в нативному стані до кінцевих етапів загибелі та їхнє руйнування відбувається разом із рештками клітинних органел.

Ключові слова: аеренхіма, дефіцит сірки, мікротрубочки цитоскелету, програмована клітинна загибель

Вступ

Сірка є важливим мікроелементом живлення рослин. Нестача сірки в ґрунті стримує ріст рослин та інгібує асиміляцію енергії в клітинах, що становить проблему для сільського господарства, оскільки спричинює зниження якості та кількості врожаю. У відповідь на дефіцит сірки у рослин розвинулися механізми, які дозволяють адаптуватися до низького рівня цього елемента (Hawkesford, 2005). У *Zea mays* L. (Poaceae, підродина *Panicoideae*, триба *Andropogoneae*, підтриба *Tripsacinae*: див. Soreng et al., 2017) адаптація, яка націлена на збільшення споживання сірки, полягає в модифікації архітектури коренів, що призводить до максимального поглинання сірки. При цій модифікації відбувається, зокрема, збільшення довжини та маси кореня, розвиток адвентивних коренів. Установлено, що нестача сірки в коренях багатьох видів рослин призводить до розвитку аеренхіми (АР) – компонента газопровідної тканини (Drew et al., 2000; Bouranis et al., 2003; Fan et al., 2003; Visser, Voeselek, 2004; Postma, Lynch, 2011). Виявлено, що при дефіциті сірки у поживному середовищі в адвентивних коренях найнижчого вузла (crown roots) рослин *Z. mays* утворюється так звана трофічна аеренхіма (АР). Її основна відмінність від гіпоксичної АР полягає у тому, що вона не формує континууму від пагона до кореня (Bouranis et al., 2006).

Доведено, що аеренхіма за умов дефіциту сірки утворюється шляхом програмованої клітинної загибелі (ПКЗ). З розвитком ПКЗ клітини зазнають біохімічних перетворень, спрямованих на їхнє руйнування та елімінацію, а сам процес включає багато взаємопов'язаних етапів (van Doorn, 2011). Одним із етапів цього процесу є структурні перебудови тубулінових мікротрубочок (МТ), філаментних структур цитоскелету, які у нормі забезпечують поділ та формотворчу функцію клітин. Доведена певна роль МТ у прогресі лізигенної аеренхіми повітряно-водних рослин *Sium latifolium* L. (*Apiaceae*) та *Alisma plantago-aquatica* L. (*Alismataceae*) (Shevchenko, Kordyum, 2012; Kordyum et al., 2019).

Представлена тут робота присвячена дослідженню організації кортикальних (кМТ) та ендоплазматичних (еМТ) мікротрубочок клітин кори адвентивних коренів *Z. mays*, у яких за допомогою штучного дефіциту сірки в середовищі індукували утворення трофічної аеренхіми. Мета дослідження полягала у виявленні перебудов та визначенні участі МТ в етапах програмованої загибелі клітин.

Матеріал та методи

У роботі використовували модифіковану методику Bouranis et al. (2006, 2007) для вирощування рослин *Z. mays* у водному середовищі, яке характеризується нестачею сірки (S). Застосування вказаної методики призводить до утворення аеренхіми у коренях наземних рослин. Попередньо зернівки кукурудзи пророщували протягом 3 днів на змоченому водою фільтрувальному папері в темряві при 26 °C, вологості 40% до появи 1 см коренів. Потім проростки залишали на 1 добу в 1/10 повного розчину солей, 1 добу – в 1/2 повного розчину солей і 3 доби – в повному розчині солей: 7 мМ KNO₃, 1 мМ KH₂PO₄, 2,15 мМ Mg(NO₃)₂, 0,1 мМ NaCl, 2,5 мМ MgSO₄, 0,074 мМ EDTA FeNa, 5 мМ Ca(NO₃)₂, 0,95 мМ Zn ацетат, 25,1 мкМ H₃BO₃, 0,5 мкМ Cu(NO₃)₂, 0,081 мкМ (NH₄)₆Mo₇O₂₄ за фотоперіоду 16 год. Після появи третього листка частину рослин продовжували тримати в повному розчині солей, а частину залишали в розчині, позбавленому SO₄²⁻ впродовж наступних 12 діб при постійній аерації водного середовища.

Для анатомічних досліджень адвентивні корені кукурудзи 1 см завд. промивали у фосфатному буфері (рН 6,9), фіксували 1 год у 3,7%-му формальдегіді і монтували в спирторозчинний віск згідно до стандартної цитологічної процедури (Baluška, Hasenstein, 1997). Поздовжні мікротомні зрізи 10 μм завтов. розміщували на предметному склі та проводили по низхідним концентраціям спиртів (97%, 70% та 50%) у фосфатному буфері. Мікротрубочки візуалізували за допомогою імуноцитохімії з первинними моноклональними антитілами до β-тубуліну (T-4026, Sigma) та вторинними антитілами, міченими флуоресцентною міткою флуоресцинізотіоціанатом (FITC) (F-9026, Sigma).

Пофарбовані зрізи монтували у середовище із суміші гліцерину (80%) і фосфатного буфера (20%). Спостереження проводили на конфокальному лазерному сканувальному мікроскопі LSM 5 PASCAL (Zeiss, Germany) зі стандартними фільтрами (BP 450-490, LP 520). Досліджували організацію кортикальних та ендоплазматичних мікротрубочок у клітинах кори, прилеглих до аеренхімних порожнин у меристемі та зоні розтягування коренів.

Було проведено три біологічні повтори, у кожному з яких досліджено та проаналізовано по 12 адвентивних коренів. Довжину первинних коренів (як один із маркерів реакції рослини на нестачу сірки) вимірювали в 56 рослин *Z. mays*.

Результати та обговорення

Виміри ростових параметрів первинного кореня *Z. mays* показали, що за умов нестачі сірки довжина коренів не змінюється і становить $33,68 \pm 1,33$ см у контрольному та $33,31 \pm 1,52$ см у безсіркому середовищі ($n = 56$).

Інші дослідники також відмічали відсутність впливу дефіциту сульфатів на довжину коренів упродовж 12-денного експериментального періоду (Bouranis et al., 2003). Проте, Mollier та Pellerin (1999) повідомляли, що при дефіциті фосфору (P) приріст коренів кукурудзи посилювався через декілька днів, але згодом помітно знижувався.

У досліджуваних рослин *Z. mays* за умова нестачі сірки невеликі порожнини аеренхіми беруть початок на рівні пізньої меристеми (приблизно 150–200 мкм від апексу) і досягають найбільших розмірів у зоні розтягування кореня. Встановлено, що, окрім сірки, дефіцит таких поживних речовин, як фосфор та азот, також стимулює утворення кортикальної аеренхіми в адвентивних коренях кукурудзи (Bouranis et al., 2006). У наших експериментах порожнини АР у коренях кукурудзи досягали повного розвитку на 12-ту добу вирощування в S-дефіцитному поживному розчині. При цьому спостерігали залишки клітинних стінок, які з'єднували гіподерму та ендодерму. У контрольних (+S) рослин також відмічали порожнини спорадичної аеренхіми на 12-ту добу, проте ступінь її розвитку був набагато нижчим. Слід зазначити, що при дефіциті мікроелементів (P, N та S) у поживному середовищі АР не утворюється як у гіподермі та ендодермі адвентивних коренів, так і в корі центрального кореня (Siyiannis et al., 2012). Це доводить, що функція тієї аеренхіми, що виникає за умов нестачі поживних речовин у адвентивних коренях, полягає не лише у забезпеченні переносу кисню зі стебла до кореня. Припускають, що, натомість, ця трофічна аеренхіма знижує рівень дихання сегментів кореня та мобілізує поживні речовини для інших цілей (Fan et al., 2003; Postma, Lynch, 2011; Siyiannis et al., 2012; York et al., 2013). Ну зі співавторами (Hu et al., 2014) стверджують, що формування АР, яка виникла у рослин, пристосованих до аеробних ґрунтових умов внаслідок дефіциту поживних речовин, є адаптивною відповіддю, спрямованою на зменшення потреб коренів та сприяння ширшій розвідці ґрунту. При цьому утворення АР є корисною кореневою адаптацією до неоптимальної доступності фосфору, азоту та калію за рахунок зменшення метаболічних

витрат на дослідження ґрунту (Hu et al., 2014). Таким чином, трофічна АР є ознакою кореневого фенотипу, яка впливає на здобуття або використання ресурсів коренем (York et al., 2013).

Postma та Lynch (2011) припускають, що суттєва різниця у формуванні аеренхіми між генотипами, а також корисність АР для протидії ряду стресів, роблять цю ознаку перспективною для розведення сільськогосподарських культур, спроможних до посиленої експлуатації ґрунтових ресурсів.

Формування АР відмічали лише в шарах кори коренів рослин *Z. mays*. Слід відмітити різний ступінь руйнації клітин, які прилягали до порожнин аеренхіми – від незначних пошкоджень до розриву клітинної стінки та повної загибелі клітин (рис. 1). Наші дослідження топографії мікротрубочок у клітинах меристеми і зони розтягування коренів *Z. mays*, які прилягали безпосередньо до порожнин аеренхіми, показали, що у таких клітинах пучки кортикальних МТ мали спотворений вигляд. Характерна для контрольних клітин поперечна організація кМТ не зберігалася (рис. 2, А, В).

Натомість, кМТ розташовувалися хаотично, також відмічали їхні окремі фрагменти (рис. 2, В; 3, А). У місцях руйнування клітин утворювалися скупчення МТ (рис. 3, А). Відмітимо, що в клітинах, які руйнувалися в процесі утворення АР, ендоплазматичні мікротрубочки, на відміну від кортикальних, у цілому, зберігали свою організацію майже до кінцевих етапів клітинної загибелі (рис. 2, С; 3, В). У таких клітинах ендоплазматичні МТ мали свою характерну будову, а саме, вони облямовували ядро і у вигляді поодиноких пучків відходили від навколяядерної області до клітинної периферії (рис. 2, С; 3, В). У цитоплазмі відмічали також окремі МТ без впорядкованої орієнтації. У зруйнованих клітинах мережа еМТ виглядала нехарактерною для непошкоджених клітин.

Як зазначалося вище, в коренях кукурудзи за умов нестачі сірки, азоту, фосфору або гіпоксії аеренхіма утворюється в результаті процесу програмованої загибелі клітин (ПКЗ) (Hara-Nishimura et al., 2005; Bouranis et al., 2007; Fagerstedt, 2010; van Doorn, 2011), у розвитку якого є декілька послідовних етапів.

Bouranis зі співавторами (Bouranis et al. 2007) вважають, що формування лізигенної аеренхіми починається з процесу активації, під час якого клітина готується до ПКЗ, і центральну роль в ньому відіграє мітохондрію. На цьому етапі відмічають зниження рівня дихання мітохондрій і початок анаеробного

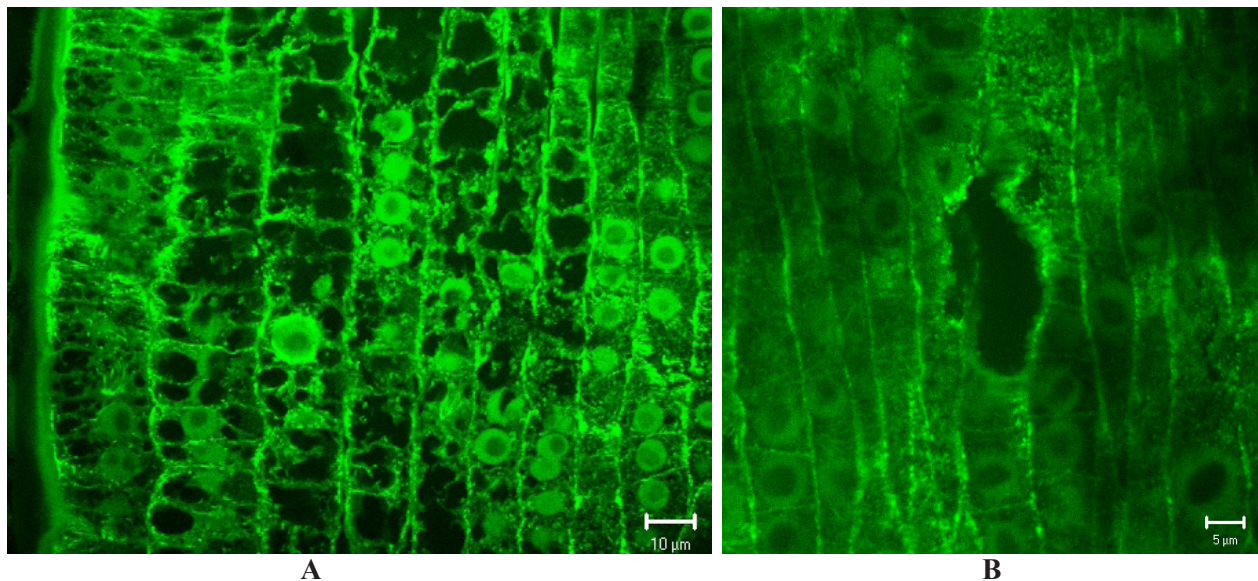


Рис. 1. Різний ступінь руйнації клітин кори на рівні зони пізньої меристеми адвентивного кореня *Zea mays* при формуванні аеренхіми за умов нестачі сірки. А: загальний вигляд; В: окрема порожнина аеренхіми. Антитіла до тубуліну. Масштаб: 10,5 мкм

Fig. 1. Different degree of cortical cell destruction at the level of late meristem in adventitious roots of *Zea mays* during S-deficient aerenchyma formation. A: general view; B: separate aerenchyma cavity. Tubulin antibody staining. Bar: 10.5 µm

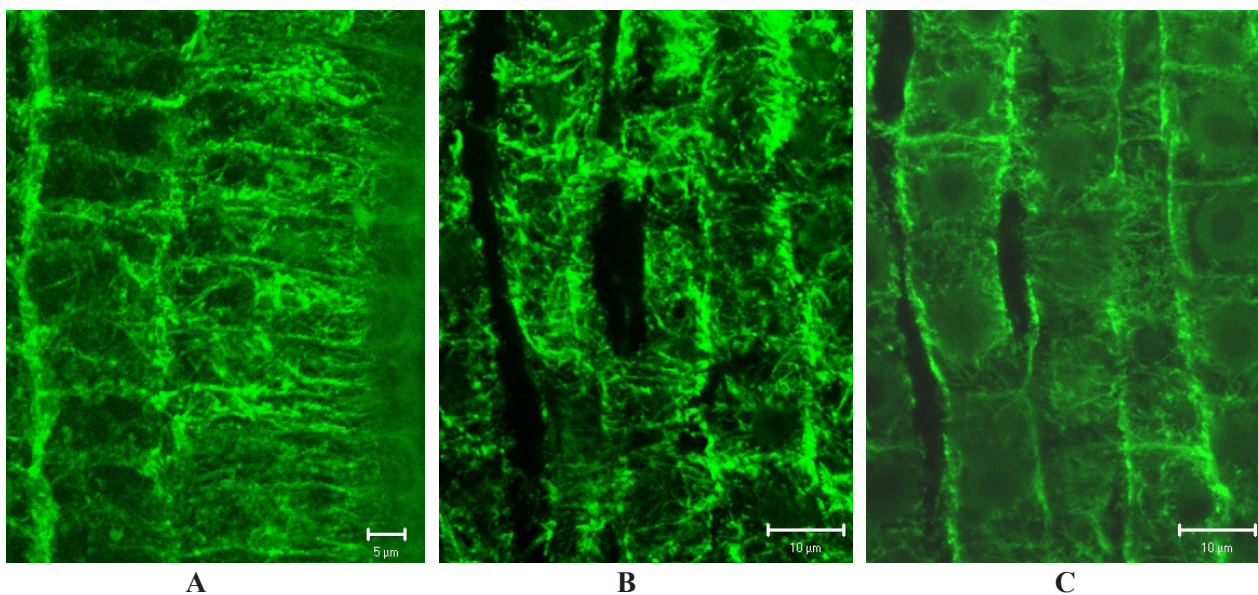


Рис. 2. Організація мікротрубочок у клітинах адвентивних коренів *Zea mays*. А: кортикальні та ендоплазматичні мікротрубочки у нормі (+ S); кортикальні (В) та ендоплазматичні (С) мікротрубочки в процесі розвитку програмованої клітинної загибелі (- S) у клітинах, які поступово руйнуються. Антитіла до тубуліну. Масштаб: 5 мкм (А), 10 мкм (В, С)

Fig. 2. Organization of cortical MTs in cells of adventitious roots of *Zea mays*. A: in the control (+ S) and during PCD process (- S) (C); cortical (B) and endoplasmic MTs (C) in cells undergoing PCD. Tubulin antibody staining. Bars: 5 µm (A), 10 µm (B)

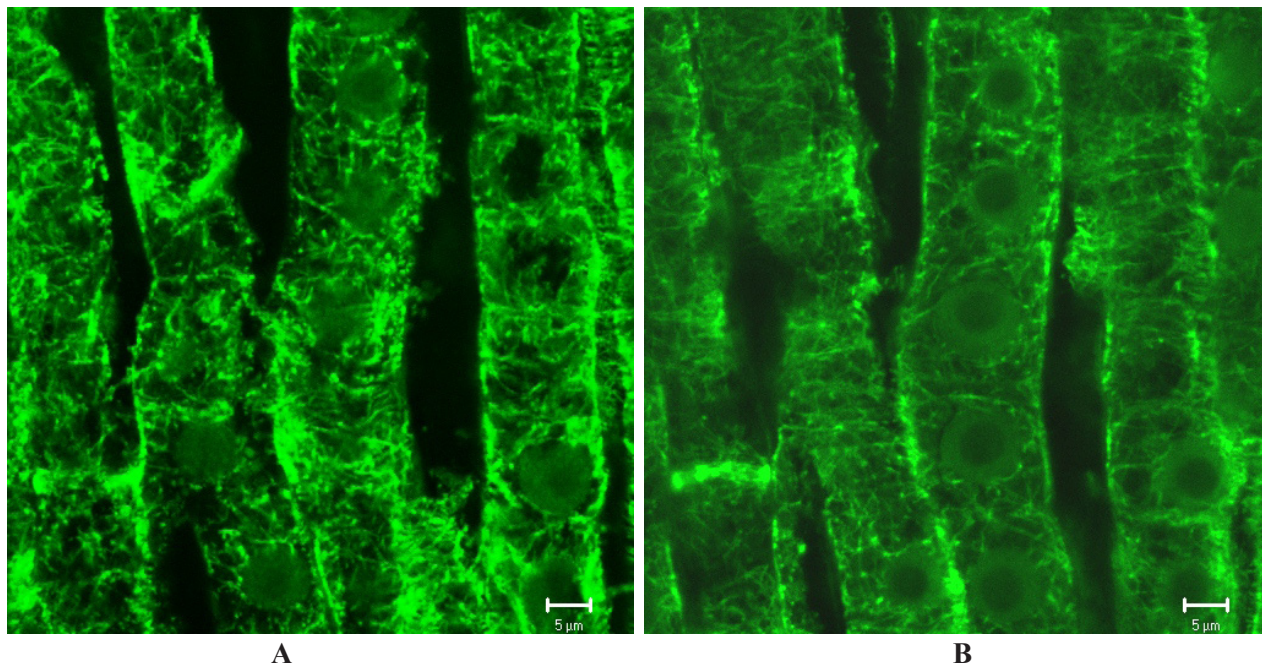


Рис. 3. Кортикальні (А) та ендоплазматичні (В) мікротрубочки в клітинах меристеми коренів *Zea mays* при дефіциті сірки. Антитіла до тубуліну. Масштаб: 5 мкм

Fig. 3. Cortical (A) and endoplasmic (B) microtubules in root meristem cells of *Zea mays* with sulfur deficiency. Tubulin antibody staining. Bars: 5 µm

метаболізму, який характеризується збільшенням рівня НАДФН, продукуванням активних форм кисню (АФК) та загальним зниженням цитозольного рН.

Так, аніони супероксиду та пероксиду водню реєстрували вже на шосту добу росту в цілих клітинах кори кореня кукурудзи лише у – S-рослин (Bouranis, 2006, 2007), тоді як на 12-ту добу АФК були присутні в клітинних стінках ендодерми і гіподерми. На 12-ту добу наявність АФК відмічали також у дегенеруючих клітинах середини кори + S-рослин (Bouranis, 2003, 2006). Відомо, що АФК продукуються в рослин у цитоплазматичній мембрані або позаклітинно в апопласті як продукт ферментативної діяльності НАДФН-залежної оксидази, активність якої модулюється безпосередньо кальцієм (Neill et al., 2002). В апопласті такими ферментами, окрім НАДФН оксидази, є рН-залежна пероксидаза клітинної стінки, герміноподібні оксалатні оксидази і амінооксидази. Відомо, що, пероксид водню активує Ca^{2+} -канали в мембрані захисних клітин та індукує специфічний вхід кальцію в клітинах рослин *Arabidopsis*. Показано, що водночас кальцій/кальмодулінові комплекси зв'язуються з рослинними каталазами та активують їх, внаслідок чого рівень

Український ботанічний журнал, 2020, 77(3)

пероксиду водню знижується (Neill et al., 2002). Таким чином, у коренях + S рослин підвищена концентрація Ca^{2+} в клітинній стінці ендодерми на 12-ту добу може бути пов'язана з підвищеним рівнем пероксиду водню (Bouranis et al., 2006). У зв'язку із цим актуальним є вивчення ролі елементів цитоскелету, зокрема кортикальних МТ у розвитку ПКЗ, оскільки зважаючи на численні роботи, присвячені функціонуванню цитоскелету рослин, функція мікротрубочок у сигнальних процесах, спрямованих на розвиток кортикальної аеренхіми, залишається невизначеною. Так, не до кінця той встановлений термін, коли саме відбувається руйнація шару кМТ при лізисі клітин кори та утворенні внутрішньокоренових порожнин (Shevchenko, Kordyum, 2012; Kordyum et al., 2019).

Хоча існує різниця в ступені руйнування різних угруповань МТ, очевидним є те що кортикальні та ендоплазматичні МТ знаходяться на різних щаблях клітинних процесів розвитку ПКЗ. Початок дезорганізації кМТ характерний саме для етапу активації ПКЗ. Логічно припустити, що порушення організації кортикальних МТ у клітинах відбувається після появи АФК-сигналіngu, який сприяє ацидофікації клітин. Завдяки цьому

відбувається дезорганізація кортикальних МТ, що, згодом, призводить до порушення жорсткого каркасу цитоскелету та сприяє появі мембранних інвагінацій, відмінної ознаки ПКЗ (Gunawardena et al., 2001b).

Після етапу активації починається сам процес ПКЗ, під час якого активується багато літичних ферментів і руйнуються клітинні органели. Розрив центральної вакуолі, кислий рН середовища та численні вивільнені гідролітичні ферменти руйнують решту клітинних органел та ядерну ДНК, тим самим доводячи до кінця загибель клітини (Naga-Nishimura et al., 2005; van Doorn, 2011). Відмінними рисами цього етапу є поява конденсованого хроматину, оточення органел, таких як мітохондрії та тіла Гольджі, мембранами, що утворюють апоптозні тіла (Gunawardena et al., 2001a). У своїх дослідженнях ми часто відмічали зруйновані ядра в клітинах кори коренів кукурудзи, що характеризує кінцеві етапи ПКЗ. Відмічали, що руйнування еМТ відбувається саме на цьому етапі лізису клітинного вмісту. Як правило, в зруйнованих клітинах еМТ були нечисленні, або відсутні. Загальна елімінація клітин, яка необхідна для утворення великих повітряних просторів, досягається завдяки дії численних ферментів, які руйнують клітинну стінку (Jones, 2000; Gunawardena et al., 2001b). Процес ПКЗ розповсюджується, за цей час всі клітини, які мають загинути, руйнуються, утворюючи різні за розмірами повітряні порожнини, система яких і формує аеренхіму. Далі процес ПКЗ припиняється, повітряні порожнини АР досягають певних розмірів і поширення ПКЗ обмежується (Bouranis et al., 2007).

Висновки

Представлена робота є першим дослідженням стану кортикальних та ендоплазматичних МТ при формуванні лізигенної трофічної АР адвентивних коренів кукурудзи. Визначено етапи процесу (див. схему).

Мікротрубочки на етапах формування аеренхіми коренів рослин (схема)

Індукція ПКЗ: Нестача кисню та/або поживних елементів (S) у середовищі → Поява АФК, літичне розрихлення клітинної стінки, тощо → Від'єднання кМТ від цитоплазматичної мембрани, їхні дезорієнтація та дезорганізація → Поява звивистих клітинних стінок, зміна форми клітини, розвиток ПКЗ → Руйнування клітинних стінок та міжклітинних зв'язків, деградація клітинних органел, еМТ → Утворення аеренхімних порожнин.

У результаті порівняння ступеня руйнування кортикальних та ендоплазматичних МТ з розвитком послідовних процесів ПКЗ виявлено, що еМТ зазнають дезорганізації пізніше в часі, порівняно із кортикальними МТ. Припускається, що руйнування кортикальних МТ передують порушенню організації цитоплазматичної мембрани і формуванню мембранних інвагінацій, які є маркером ранніх етапів розвитку ПКЗ. При цьому ендоплазматичні МТ зберігаються в клітинах до кінцевих етапів руйнування та елімінації клітин.

Результати роботи є внеском у розвиток фундаментальних уявлень про функціонування коренів кукурудзи в умовах дефіциту поживних речовин. Отримані дані окреслюють напрямки досліджень впливу певних екологічних умов на врожайність.

Подяка

Автор висловлює подяку провідному інженеру відділу клітинної біології Г.Ф. Іваненко за допомогу при підготовці матеріалу для світлової мікроскопії.

Робота виконана за бюджетною темою відділу клітинної біології та анатомії №432 "Стійкість онтогенезу рослин, різних за екологією, до водного стресу: клітинні та молекулярні аспекти".

Список посилань

- Baluška F., Hasenstein K. 1997. Root cytoskeleton: Its role in perception of and response to gravity. *Planta*, 203(Suppl): 69–78. <https://doi.org/10.1007/PL00008117>
- Bouranis D.L., Chorianopoulou S.N., Siyiannis V.F., Protonotarios V.E., Hawkesford M.J. 2003. Aerenchyma formation in roots of maize during sulphate starvation. *Planta*, 217: 382–391. <https://doi.org/10.1007/s00425-003-1007-6>
- Bouranis D., Chorianopoulou S.N., Kollias Ch., Maniou Ph., Protonotarios V., Siyiannis V., Hawkesford M.J. 2006. Dynamics of aerenchyma distribution in the cortex of sulfate-deprived adventitious roots of maize. *Annals of Botany*, 97: 695–704. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl024>
- Bouranis D.L., Chorianopoulou S.N., Siyiannis V.F., Protonotarios V.E., Hawkesford M.J. 2007. Lysigenous aerenchyma development in roots – triggers and cross-talks for a cell elimination program. *International Journal of Plant Developmental Biology*, 1(1): 127–140.
- Drew M.C., He C.J., Morgan P.W. 2000. Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. *Trends*

- in *Plant Science*, 5(3): 123–7. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01570-3](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01570-3)
- Fan M., Zhu J., Richards C., Brown K.M., Lynch J.P. 2003. Physiological roles for aerenchyma in phosphorus-stressed roots. *Functional Plant Biology*, 30(5): 493–506. <https://doi.org/10.1071/FP03046>
- Fagerstedt K.V. 2010. Programmed cell death and aerenchyma formation under hypoxia. In: *Waterlogging signalling and tolerance in plants*. Eds S. Mancuso, S. Shabala. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, pp. 45–96. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-10305-6>
- Gunawardena A.H., Pearce D.M., Jackson M.B., Hawes C.R., Evans D.E. 2001a. Characterisation of programmed cell death during aerenchyma formation induced by ethylene or hypoxia in roots of maize (*Zea mays* L.). *Planta*, 212: 205–214. <https://doi.org/10.1007/s004250000381>
- Gunawardena A.H., Pearce D.M., Jackson M.B., Hawes C.R., Evans D.E. 2001b. 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*, 24: 1369–1375. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00774.x>
- Hara-Nishimura I., Hatsugai N., Nakaune S., Kuroyanagi M., Nishimura M. 2005. Vacuolar processing enzyme, an executor of plant cell death. *Current Opinion in Plant Biology*, 8(4): 404–408. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2005.05.016>
- Hawkesford M.J. 2005. *Sulphur*. In: *Nutritional genomics*. Eds M.R. Broadley, P. White. Oxford: Blackwell Publishers, pp. 87–111.
- Hu B., Henry A., Brown K.M., Lynch J.P. 2014. Root cortical aerenchyma inhibits radial nutrient transport in maize (*Zea mays*). *Annals of Botany*, 113(1): 181–189. <https://doi.org/10.1093/aob/mct259>
- Jones A. 2000. Does the plant mitochondrion integrate cellular stress and regulate programmed cell death? *Trends in Plant Science*, 5(5): 225–230. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01605-8](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01605-8)
- Kordyum E.L., Shevchenko G.V., Brykov V.O. 2019. Cytoskeleton during aerenchyma formation in plants. *Cell Biology International*, 43(9): 991–998. <https://doi.org/10.1002/cbin.10814>
- Mollier A., Pellerin S. 1999. Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency. *Journal of Experimental Botany*, 50(333): 487–497. <https://doi.org/10.1093/jxb/50.333.487>
- Neill S.J., Desikan R., Clarke A., Hancock J.T. 2002. Nitric oxide is a novel component of abscisic acid signaling in stomatal guard cells. *Plant Physiology*, 128: 13–16. <https://doi.org/10.1104/pp.010707>
- Postma J.A., Lynch J.P. 2011. Root cortical aerenchyma enhances the growth of maize on soils with suboptimal availability of nitrogen, phosphorus, and potassium. *Plant Physiology*, 156: 1190–1201. <https://doi.org/10.1104/pp.111.175489>
- Shevchenko G.V., Kordyum E.L. 2012. *Ukrainian Botanical Journal*, 69(4): 568–579. [Шевченко Г.В., Кордюм Є.Л. Тубуліновий цитоскелет у клітинах кореневих апексів повітряно-водних рослин *Alisma plantago-aquatica* L. (*Alismataceae*) та *Sium latifolium* L. (*Apiaceae*). *Український ботанічний журнал*, 69(4): 568–579].
- Siyiannis V.F., Protonotarios V.E., Zechmann B., Chorianopoulou S.N., Müller M., Hawkesford M.J. 2012. Comparative spatiotemporal analysis of root aerenchyma formation processes in maize due to sulphate, nitrate or phosphate deprivation. *Protoplasma*, 249: 671–686. <https://doi.org/10.1007/s00709-011-0309-y>
- Soreng R.J., Peterson P.M., Romaschenko K., Davidse G., Teisher J.K., Clark L.G., Barberá P., Gillespie L.J., Zuloaga F.O. 2017. A worldwide phylogenetic classification of the *Poaceae* (*Gramineae*) II: An update and a comparison of two 2015 classifications. *Journal of Systematics and Evolution*, 55(4): 259–290. <https://doi.org/10.1111/jse.12262>
- van Doorn W.G. 2011. Classes of programmed cell death in plants, compared to those in animals. *Journal of Experimental Botany*, 62(14): 4749–4761. <https://doi.org/10.1093/jxb/err196>
- Visser E.J.W., Voesenek L.A.C.J. 2004. Acclimation to soil flooding—sensing and signal-transduction. *Plant Soil*, 254: 197–214. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-1650-0>
- York L.M., Nord E.A., Lynch J.P. 2013. Integration of root phenes for soil resource acquisition. *Frontiers in Plant Science*, 4: 355–360. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00355>

Рекомендує до друку І.В. Косаківська