



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.06.480>

Білкові тілця ендоплазматичного ретикулуму у *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*): походження, структурно-біохімічні особливості та функціональне значення

Світлана М. РОМАНЧУК

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна
rrsm@ukr.net

Romanchuk S.M. 2020. **Protein bodies of the endoplasmic reticulum in *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*): origin, structural and biochemical features, functional significance.** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(6): 480–494.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

Abstract. History of the discovery, formation, structural and biochemical traits of the protein bodies, derivatives of the granular endoplasmic reticulum (GER) that are known as ER-bodies, are reviewed. The functions of ER-bodies in cell vital activity mainly in *Arabidopsis thaliana* are reported. The highly specific component of ER-bodies, β -glucosidase enzyme, is described and its protecting role for plants under effect of abiotic and biotic factors is characterized. Based on the analytical review of the literature, it is shown that ER-bodies and the transcription factor NAI2 are unique to species of the family *Brassicaceae*. The specificity of the system GER – ER-bodies for *Brassicaceae* and thus the fundamental and applied importance of future research of mechanisms of its functioning in *A. thaliana* and other *Brassicaceae* species are emphasized.

Keywords: *Brassicaceae*, *Brassicales*, β -glucosidase, cell defenses, ER-bodies, NAI2, PYK10

Submitted 07 August 2020. Published 24 December 2020

Романчук С.М. 2020. **Білкові тілця ендоплазматичного ретикулуму у *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*): походження, структурно-біохімічні особливості та функціональне значення.** *Український ботанічний журнал*, 77(6): 480–494.

Реферат. В огляді висвітлено історію відкриття, особливості формування, структурні та біохімічні характеристики ЕР-тілць – похідних гранулярного ендоплазматичного ретикулуму (ГЕР); описано їхні функції у забезпеченні життєдіяльності клітин (переважно на прикладі *Arabidopsis thaliana*). Описаний високоспецифічний компонент ЕР-тілць – ензим β -глюкозидаза та охарактеризовано її роль у захисті рослин від абіотичних і біотичних чинників. На основі аналізу огляду літератури показано, що ЕР-тілця і транскрипційний фактор NAI2 разом притаманні виключно видам родини *Brassicaceae*. Підкреслено особливість системи ГЕР – ЕР-тілця для родини *Brassicaceae*, а отже, фундаментальне та прикладне значення майбутнього дослідження механізмів її функціонування у *A. thaliana* та інших видів родини *Brassicaceae*.

Ключові слова: *Brassicaceae*, *Brassicales*, NAI2, PYK10, β -глюкозидаза, ЕР-тілця, захисні реакції клітини

Ендоплазматичний ретикулум (ЕР) вперше був описаний у культурі клітин фібробластів, отриманих із ембріонів курей, як тонкий "шнурок", що простягається по всій цитоплазмі, може утворювати мережеву сітку, контактує із ядерною мембраною та плазмалемою, має розширення у вигляді "нерівних точок", "пальцеподібних утворень" та "везикул", місцями "шнурок" покритий гранулами (Porter et al., 1945).

Пізніше уявлення щодо структури ЕР і його основних функцій були істотно розширені завдяки методам електронної та конфокальної мікроскопії (Buvat, 1963; Hawes et al., 1981; Quander, 1990), прижиттєвого вивчення клітин в УФ-спектрі та відеозйомки (Quander, Schnepf, 1986; Lichtscheidl, Weiss, 1988), заморожування-сколювання тощо (Stachelin, Chapman, 1987; Fernandez, Stachelin, 1987). Суттєво поглибили уявлення щодо просторової організації ЕР одержані тривимірні зображення у нативному стані (Mitsuhashi et al., 2000; Kamigaki et al., 2009). Структурно виділяють агранулярний (АЕР) та гранулярний (ГЕР) ретикулуми, на зовнішній поверхні мембран останнього містяться рибосоми (Stachelin, 1997). Площа мембран ЕР складає більше половини загальної площі всіх мембран клітини. В клітині ЕР представлений динамічною системою з'єднаних між собою плоских та/або розширених цистерн і циліндричних трубочок (Lai et al., 2014; Wang et al., 2014; McFarlane et al., 2017). ЕР бере безпосередню участь в утворенні зовнішньої мембрани ядерної оболонки під час поділу клітини (Maison et al., 1993; Voeltz et al., 2006). Встановлено, що основні функції ЕР полягають у біосинтезі та метаболізмі речовин, зокрема білків, ліпідів, вуглеводів, побудові інших мембранних структур клітини і продукуванні вакуоль та білкових тілець (Howell, 2013; Angelos et al., 2017; Stefano, Brandizzi, 2018; Balla et al., 2019).

Білкові тільця в ендоспермі та зародках насінин, які є похідними ГЕР, містять запасні білки та дуже різноманітні за складом, структурою та функцією рослин з різних таксономічних груп, зокрема злаків і бобових (Zhou et al., 2013). Наприклад, білкові тільця *Zea mays* L. (*Poaceae*,) містять зеїн, *Sorghum bicolor* (L.) Moench (*Poaceae*) та *Oryza sativa* L. (*Poaceae*) – проламін (Okita, Rogers, 1996; Herman, Larkins, 1999; Nagamine et al., 2011; Kumar et al., 2012), *Triticum aestivum* L. (*Poaceae*) – гліadini і глютеніни (Rosenberg et al., 1993; Tosi et al., 2011), а *Vigna mungo* (L.) Hepper та *V. radiata* (L.) R. Wilczek

(*Fabaceae*) – цистеїнову ендопептидазу (Okamoto, Minamikawa, 1998; Toyooka et al., 2000). В клітинах вегетативних органів видів родини *Brassicaceae* Juss. описано білкові тільця, які містять фермент β-глюкозидазу та притаманні лише цій родині (Hayashi et al., 2001; Matsushima et al., 2003a, b; Nakano et al., 2014; Wang et al., 2017; Nakazaki et al., 2019; Yamada et al., 2020).

Походження ЕР-тілець

Білкові тільця у рослин видів родини *Brassicaceae* за допомогою методів фазово-контрастної та електронної мікроскопії вперше було виявлено в клітинах кореня *Raphanus sativus* L. як розширені цистерни ГЕР, які заповнені речовиною середньої електронної щільності (Bonnett, Newcomb, 1965), і пізніше названі "бонетками" на честь Н.Т.Т. Bonnett. Оскільки вміст і функції цих структур були невідомі, їх назвали "таємничими органелами" ("mystery organelles") (Gunning, 1998) і широко досліджували впродовж 1960–1990 рр. *in vivo* та *in vitro* в інших видів родини *Brassicaceae* (Iversen, 1970a; Behnke, Eschbeck, 1978; Gailhofer et al., 1979; Jørgensen, 1981). Зокрема, подібні тільця було ідентифіковано в клітинах кореневого чохла та зони розтягування коренів проростків *Lepidium sativum* L. (Iversen, Flood, 1969), *Cardamine hirsuta* L., *Arabis alpina* L., *Sinapis alba* L. (Iversen, 1970b), *Thlaspi arvense* L. (Hoefert, 1975), *A Armoracia rusticana* G. Gaertn. (Jørgensen et al., 1977) та *Brassica chinensis* L. (Bones et al., 1989). В клітинах апікальної меристеми кореня тілець не спостерігали. Згодом подібні тільця, похідні від ГЕР, було описано в коренях трансгенних рослин *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., які містили зелений флуоресцентний білок (green fluorescent protein, GFP), (Haseloff et al., 1997; Gunning, 1998; Ridge et al., 1999; Mitsuhashi et al., 2000; Hawes et al., 2001; Hayashi et al., 2001) та названо ЕР-тільцями, (Hayashi et al., 2001), хоча їх ще деякий час називали "таємничими органелами" (Hawes et al., 2001) або "веретенноподібними тільцями" ("fusiform bodies") (Nelson et al., 2004). За останні роки ЕР-тільця достовірно ідентифіковані у *B. rapa* L. (Kalinina, 2007), *Arabis alpina*, *Crucihimalaya lasiocarpa* (Hook.f. & Thomson) Al-Shehbaz, *Olimarabidopsis pumila* (Stephan) Al-Shehbaz, *Cardamine hirsuta*, *Thellungiella salsuginea* O.E. Schulz, *Sisymbrium irio* L. та *Capsella rubella* (Nakano et al., 2017).

Структурно-біохімічні особливості ER-тілець

ER-тілець, які містять β -глюкозидазу, є унікальними для видів родини *Brassicaceae*, досі вони не виявлені як у видів з інших родин з порядку *Brassicales*, зокрема, *Resedaceae* і *Tovariaceae* (Iversen 1970b; Behnke, Eschlbeck, 1978; Bones et al., 1989), так і у видів з родин *Papaveraceae* і *Fumariaceae* (*Rhoeadales*) (Iversen, 1970b; Bones et al., 1989), *Fabaceae* (*Fabales*) (Esau, 1975), *Solanaceae* (*Solanales*) (Hawes et al., 2001) тощо (Iversen, 1970a; Esau, 1975; Thangstad et al., 1990, 1991; Schmid et al., 1999; Okamoto et al., 2003; Senatore et al., 2009; Nakano et al., 2017). Питання щодо участі мікротілець у метаболізмі глюкозинолатів (β -тіоглюкозид-N-гідроксисульфатів) – вторинних метаболітів, які є специфічними для *Brassicales* (Halkier, Gershenzon, 2006), залишалось невирішеним упродовж кількох десятиліть. Розглядалась можливість присутності в ER-тілець мірозинази, яка мала активність щодо синігрину (аліфатичного глюкозинолату) (Iversen, 1970a; Nitz et al., 2001). Але цю гіпотезу було спростовано та встановлено, що основним ферментом ER-тілець є β -глюкозидаза (Matsushima et al., 2003a).

За допомогою аналізу транскриптому та протеому *A. thaliana* дикого типу, трансгенних рослин і мутантів *coil*, *etr1-4*, *tsal*, *nai1*, *nai1-1*, *nai1-2*, *nai2*, *leb*, *pyk10*, *lec1*, *meb1*, *meb2*, *meb1 meb2 at4g27870*, *bglu18 pyk10*, *naip1*, *naip2* та *naip3* ідентифіковано основні гени та білки, які залучені до процесів формування та функціонування ER-тілець (Dunkley et al., 2006; Yamada et al., 2011; Nakano et al., 2014). Використання мутантів *nai1-1* ("nai" – "відсутність" у перекладі з японської мови), *nai1-2* (Matsushima et al., 2004) та *nai2* (Yamada et al., 2008, 2020) дозволило встановити, що формування ER-тілець контролюється факторами транскрипції NAI1 та NAI2. Важливо відмітити, що NAI2 притаманний лише *Brassicales* (Yamada et al., 2008, 2020) та ідентифікований у геномі всіх видів *Brassicaceae*, тоді як в інших родин цього порядку він трапляється не завжди (Nakano et al., 2017; Yamada et al., 2020). На прикладі мутанта *tsal* (TONSOKU 1) визначено, що білок TSA1 (TSA-associating protein 1), який є близьким гомологом NAI2, відіграє важливу роль у формуванні ER-тілець внаслідок, поранення рослини та дії фітогормону метилжасмонату (Geem et al., 2019). У нокаут-мутанта *coil* (coronatine-insensitive protein 1), нечутливого до екзогенної дії метилжасмонату, та нокаут-мутанта *etr1-4* (ethylene receptor 1-4), нечутливого до дії етилену (Matsushima

et al., 2002), ER-тілець не утворювалися. Мутант *leb-1* (long ER-body) і подвійний мутант *bglu21-1 pyk10-1* з порушеною роботою гена *PYK10* містили ER-тілець в меншій кількості, але більшого розміру та значно видовженої або атипової форми порівняно з такими у дикого типу (Nagano et al., 2009). Абревіатура *PYK10* дослівно не розшифровується, а пояснюється як "бета-глюкозидазний комплекс" ("beta-glucosidase complex"), хоча таке пояснення є не зовсім коректним.

Конструювання нокаут-мутанта *nai2* дозволило ідентифікувати специфічні білки мембрани ER-тілець (Yamada et al., 2013). Аналіз білкового складу нокаут-мутантів *meb1* (membrane of ER-body), *meb2* та потрійного мутанта *meb1 meb2 at4g27870* показав, що відсутність одного зі структурних білків мембрани ER-тілець не впливає на їхнє утворення та накопичення в них β -глюкозидази; кількість ER-тілець у цих мутантів була такою, як і в дикого типу. Видалення декількох білків у подвійного мутанта *meb1 meb2* викликало порушення формування та морфології ER-тілець (Yamada et al., 2013). На моделі подвійного мутанта *bglu18 pyk10* (β -glucosidase 18) показано захисну функцію ER-тілець при поїданні рослини травоядними тваринами (Nakazaki et al., 2019). Вивчення одиничних, подвійних та потрійних мутантів *naip1* (NAI2-interacting proteins), *naip2* і *naip3* дало можливість ідентифікувати білки, які відіграють вирішальну роль у біогенезі ER-тілець (Wang et al., 2019).

Основний фермент ER-тілець β -глюкозидаза (глюкозид-глюкогідролаза, КФ 3.2.1.21) каталізує гідроліз арил- та алкіл- β -D-глюкозидів, а також глюкозидів із вуглеводним фрагментом (Esen, 1993). Встановлено, що β -глюкозидаза *PYK10* у клітині трапляється в двох станах: активному нерозчинному та неактивному розчинному (Nagano et al., 2005). Геном *A. thaliana* кодує 47 β -глюкозидаз (BGLU) (Xu et al., 2004), 40 із них містять сигнальну послідовність на N-кінці поліпептидного ланцюга і 8 – сигнальний елемент утримання в компартментах ER на C-кінці (Nakano et al., 2014). До останніх належать білки: BGLU18, BGLU19, BGLU20, BGLU21, BGLU22, *PYK10* / BGLU23 (далі – *PYK10*), BGLU24 та BGLU25. Встановлено, що білок *PYK10* масою 65 кДа є основним компонентом ER-тілець та накопичується лише в цих структурах (Matsushima et al., 2003a; Matsushima et al., 2004). Використання трансгенних рослин із застосуванням мітки GFP дозволило чітко відізнати ER-тілець, що містять фермент *PYK10* (Mitsuhashi et al., 2000; Hawes et al., 2001; Hayashi

et al., 2001; Matsushima et al., 2002, 2003a, b, 2004; Hara-Nishimura et al., 2004), від інших білкових тілець у клітинах (Schmid et al., 1998; Toyooka et al., 2000; Herman, 2008; Yasuda et al., 2009; Kumamaru et al., 2010; Satoh-Cruz et al., 2010; Nagamine et al., 2011). Білок РYК10 належить до родини глюкозид гідролаз 1 (glucoside hydrolases 1, GH1) (Xu et al., 2004), тоді як інші β -глюкозидази належать до родин GH3, GH5, GH9 або GH30 (Henrissat, 1991; Ketudat Cairns, Esen, 2010). Послідовність DGPVXPPSNKLARASFP (X – невизначено) на N-кінці РYК10 забезпечує вивільнення цього білка (Matsushima et al., 2003a). На C-кінці РYК10 розташований сигнальний елемент утримання KDEL, який відповідає за акумулювання ферменту в межах компартментів ЕР та відповідно ЕР-тілець (Denecke et al., 1992; Matsushima et al., 2003a) і запобігає його секреції з ЕР, а у разі випадкового виходу білка забезпечує його повернення до ЕР (Pagny et al., 1999; Stornaiuolo et al., 2003). Абревіатура KDEL складена за відповідними маркувальними літерами до кожної амінокислоти, які входять у цю послідовність: К – лізин (lysine, Lys), D – аспарагінова кислота (aspartic acid, Asp), Е – глутамінова кислота (glutamic acid, Glu) і L – лейцин (leucine, Leu).

Під впливом абіотичних або біотичних чинників в ЕР-тілях, окрім РYК10, додатково можуть бути присутні ще три ізоформи β -глюкозидази. Так, після механічного пошкодження або поїдання травоядними тваринами сім'ядольних листків та листків розетки *A. thaliana* відбувався синтез і накопичення в ЕР-тілях BGLU18 (Ogasawara et al., 2009; Nakazaki et al., 2019), а після дії метилжасмонату або травмування органів проростків цих рослин виявлялися мізерні кількості BGLU21 та BGLU22 (Nagano et al., 2008; Yamada et al., 2011). BGLU18 у малій кількості також була присутня в ЕР-тілях клітин листків розетки за нормальних умов росту рослин (Yamada et al., 2011; Nakazaki et al., 2019) на відміну від таких у клітинах кореня (Nakano et al., 2014). Показано, що до складу ЕР-тілець іноді, зокрема в умовах осмотичного стресу, можуть входити протеази у VPE (vacuolar processing enzyme) та RD21 (responsive to desiccation-21), на C-кінці яких немає сигнального елемента утримання ЕР (Hayashi et al., 2001).

Встановлено, що мембрана ЕР-тілець, на відміну від ЕР, містить у своєму складі два специфічні інтегральні білки – МЕВ1 та МЕВ2 (membrane protein of endoplasmic reticulum body 1, 2), які, на думку авторів досліджень, виконують значну роль

у функціонуванні ЕР-тілець (Yamada et al., 2013; Nakano et al., 2014). До складу сформованих ЕР-тілець також входить білок NAI2 (Yamada et al., 2009, 2011; Nakano et al., 2014), який відповідає за накопичення РYК10 (Yamada et al., 2008) та організацію білків МЕВ1 і МЕВ2 (Yamada et al., 2013), а також білки NAI1, NAI2 і NAI3, що визначають розмір ЕР-тілець (Wang et al., 2019). Також розмір ЕР-тілець залежить від наявної кількості РYК10, в окремих випадках – від BGLU21 (Nagano et al., 2009). NAI2 і NAI1 входять до складу ЕР-тілець клітин кореня, гіпокотила та сім'ядольних листків *A. thaliana*, тоді як NAI2 і NAI3 знаходять ще й в листках розетки (Wang et al., 2019).

За несприятливих для рослини умов у функціонуванні ЕР-тілець додатково виявляються шість білків JALs (jacalin-related lectin) – РВР1 (РYК10-binding protein 1) (Matsushima et al., 2003b, 2004), JAL22, JAL23, JAL31, JAL33 і РВР1/JAL30, три білки GLLs (GDSL lipase-like protein) – GLL22, GLL23 і GLL25 (Nagano et al., 2005, 2008), а також білки ML3 (MD2-related lipid recognition protein 3) (Hakenjos et al., 2013), ERMO3 (endoplasmic reticulum morphology 3) (Nakano et al., 2009, 2012) та MATH (Meprin and TRAF homology domain-containing proteins) (Yamada et al., 2008; Nakano et al., 2012), які не входять до їхнього складу, а знаходяться в цитозолі, цитоскелеті, вакуолях, плазмалемі або апопласті. Ці білки разом із РYК10 беруть участь у відповіді ЕР-тілець на дію стресових чинників (Nagano et al., 2008), більшість із них, зокрема РВР1 (Nagano et al., 2005), сприяють підвищенню активності β -глюкозидази. Припускається, що за таких умов у функціонуванні ЕР-тілець можуть брати участь білки GNL1 (GNOM-like 1), SEC24a (endoplasmic reticulum morphology 2) (Faso et al., 2009; Nakano et al., 2009), PR1 (pathogenesis-related) та PDF1.2 (plant defensin 1.2) (Nakano et al., 2014), які локалізовані в інших компартментах клітини. РYК10 також взаємодіє з білками NSP1 (nitrile specifier proteins), NSP3, NSP4, ESP (epithiospecifier protein) та ESM1 (epithiospecifier modifier 1), які впливають на кінцеві продукти метаболізму глікозинолатів (Nakano et al., 2017). Схема процесу утворення ЕР-тілець, а також компоненти, які беруть участь у цьому процесі та подальшому функціонуванні ЕР-тілець, наведені на рис. 1.

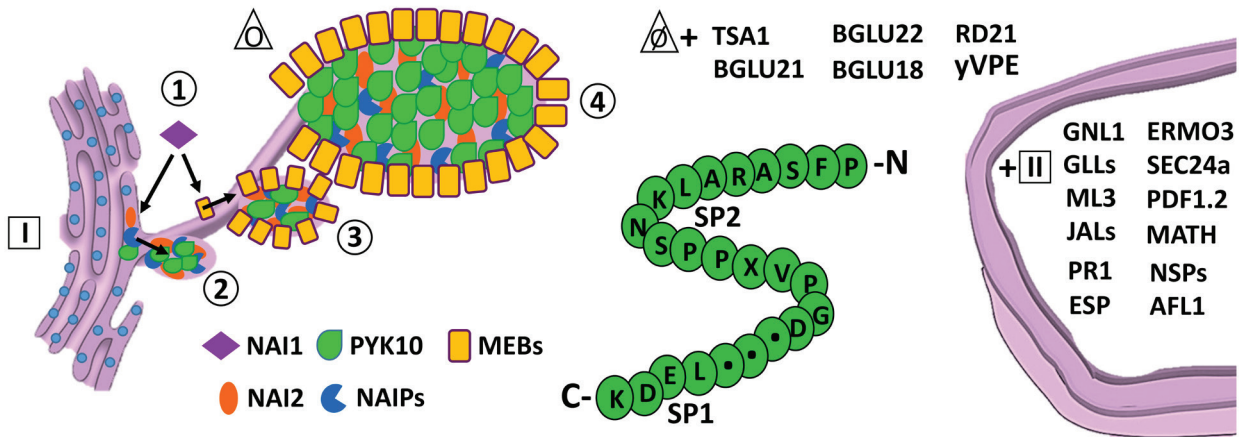


Рис. 1. Схема формування ER-тілець у клітинах епідермісу сім'ядолей *Arabidopsis thaliana*. O: нормальні умови росту рослин; Ø: несприятливі умови росту рослин; I – гранулярний ендоплазматичний ретикулум; II – інші компартменти рослинної клітини; 1 – трансляція: NAI1 експресується та індукуює експресію *PYK10*, *NAI2*, *NAIPs*, *MEB1* і *MEB2*; 2 – початок формування: *PYK10*, *NAI2* і *NAIPs* можуть взаємодіяти між собою для визначення форми та розміру ER-тілець; 3 – специфікація мембрани: *NAI2* утворює комплекс з *MEB1* і *MEB2*, а потім залучає їх до утворення специфічної мембрани ER-тілець; 4 – завершення формування; C- і N- кінці амінокислотної послідовності β-глюкозидази відповідно; SP1 – сигнальний елемент утримання в межах ендоплазматичного ретикулуму; SP2 – сигнальна послідовність, яка відповідає за вивільнення β-глюкозидази. За Nakano et al. (2014) в модифікації Romanchuk (2020)

Fig. 1. Scheme of ER-body formation in *Arabidopsis thaliana* cotyledon epidermal cells. O: normal growth conditions; Ø: impact of abiotic or biotic factors; I – granular endoplasmic reticulum; II – other compartments of a cell; 1 – translation: NAI1 is expressed and induces the expression of *PYK10*, *NAI2*, *NAIPs*, *MEB1* and *MEB2*; 2 – start of formation: *PYK10*, *NAI2* and *NAIPs* can interact with each other to determine the shape and size of the ER-body; 3 – membrane specification: *NAI2* forms a complex with *MEB1* and *MEB2*, and then involves them in the formation of a specific membrane of the ER-body; 4 – completion of the ER-body formation; C-, N- – C- and N-terminus of the amino acid sequence of β-glucosidase, respectively; SP1 – signal peptide that is responsible for the release of β-glucosidase. After Nakano et al. (2014), modified by Romanchuk (2020)

Функціональне значення ER-тілець

Припускається, що функціонування ER-тілець у рослинних клітинах пов'язане із метаболізмом глюкозинолатів (Nakano et al., 2017). Зокрема, *A. thaliana* містить аліфатичні, бензильні та індольні глюкозинолати (Brown et al., 2003), тоді як спільною для *Brassicales* є наявність лише бензильних глюкозинолатів (Nakano et al., 2017). В свою чергу, індольні глюкозинолати у видів *Brassicaceae* представлені такими речовинами, як індол-3-у-метил-, 1-метоксіндол-3-у-метил-, 4-гідроксіндол-3-у-метил- та 4-метоксіндол-3-у-метил-глюкозинолатами (Nakano et al., 2017). При пошкодженні тканин рослини та потрапленні патогенів *PYK10* гідролізує індольні глюкозинолати, внаслідок чого утворюються хімічно активні сполуки, зокрема ізотіоціанати та нітрили (Halkier, Gershenzon, 2006), які є токсичними для збудників

та травоядних тварин (Nakano et al., 2017). Існує думка, що під час цього процесу *PYK10*, *BGLU18*, *BGLU21* і *BGLU22* іноді можуть виконувати функцію притаманну мірозидази (Xu et al., 2004; Hopkins et al., 2009; Nakano et al., 2017; Yamada et al., 2020). І на сьогодні деякі автори відносять *PYK10* до мірозидаз (Wang et al., 2017, 2019), хоча встановлено, що він має спорідненість до них лише на 45% (Matsushima et al., 2003a) і всі ідентифіковані мірозидази не мають сигнального елемента утримання в ER. Мірозидази (тіоглюкозид-глюкогідролази, КФ 3.2.1.147) – це родина ферментів, які беруть участь у захисті рослин від впливу стресових чинників (Henrissat, Davies, 2000).

З'ясовано, що за нормальних умов росту ER-тілець у великій кількості присутні в клітинах епідермісу коренів проростків *A. thaliana* (віком до 14 діб). В епідермісі гіпокотила та сім'ядольних листків таких проростків кількість ER-тілець незначна,

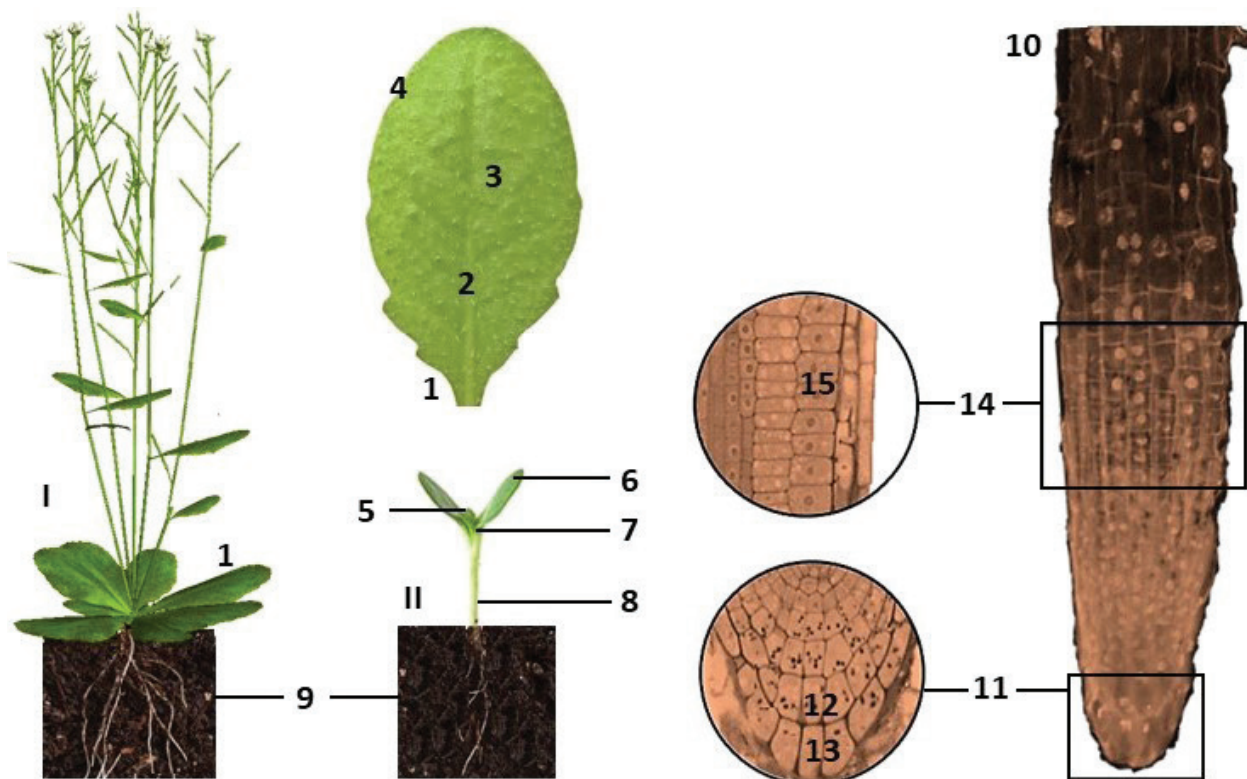


Рис. 2. Схема локалізації ЕР-тілець у клітинах тканин різних органів *Arabidopsis thaliana*. I: зріла рослина; II: проросток; 1 – листок розетки, 2 – центральна жилка, 3 – пластинка листка, 4 – край листової пластинки, 5 – ювенільний листок, 6 – сім'ядольний листок, 7 – черешок, 8 – гіпокотиль, 9 – корінь, 10 – кінчик кореня, 11 – кореневий чохлак, 12 – стаатоцити, що переходять до секреції, 13 – секреторні клітини, 14 – дистальна зона розтягування, 15 – клітини епідермісу. За Nakano et al. (2014), Han et al. (2019), Nakazaki et al. (2019) в модифікації Romanchuk (2020)

Fig. 2. Scheme of the localization of ER-bodies in *Arabidopsis thaliana*. I – mature plant; II – young seedling; 1 – rosette leaf, 2 – midrib, 3 – lamina, 4 – edge of the leaf blade, 5 – juvenile leaf, 6 – cotyledon leaf, 7 – petiole, 8 – hypocotyl, 9 – root, 10 – root apex, 11 – root cap, 12 – statocytes transient to secretion, 13 – secretory cells, 14 – distal elongation zone, 15 – epidermal cells. After Nakano et al. (2014), Han et al. (2019), Nakazaki et al. (2019), modified by Romanchuk (2020)

а в листках розетки вони здебільшого відсутні, і трапляються переважно на краю листової пластинки та центральній жилки. У молодих рослин (віком від 15 до 19 діб) ЕР-тілець постійно присутні в клітинах кореня і рідше гіпокотіля, тоді як, починаючи від 21-ї доби, ЕР-тілець присутні лише в клітинах кореня (Matsushima et al., 2002, 2003a, b; Hara-Nishimura, 2004; Yamada et al., 2011; Nakano et al., 2014; Han et al., 2019; Nakazaki et al., 2019) (рис. 2). Поступове зникнення ЕР-тілець у клітинах сім'ядолей, починаючи від проростків віком у 7 діб, відбувається в напрямі від базальної частини сім'ядолі до її кінчика (Matsushima et al., 2002). Такі зміни у наявності ЕР-тілець в клітинах органів рослин різного віку були описані також в інших видів *Brassicaceae*, зокрема у *Brassica chinensis* (Bones et al., 1989).

Український ботанічний журнал, 2020, 77(6)

ЕР-тілець, які відсутні в клітинах центральній статенхіми (стаатоцитах) кореневого чохлака *A. thaliana*, формуються при їхньому переході до секреції та присутні у великій кількості в секреторних клітинах (Romanchuk, 2020). У дистальній зоні розтягування кореня ЕР-тілець наявні лише в клітинах епідермісу (Matsushima et al., 2002; Bulavin, 2017; Romanchuk, 2020) (рис. 2). Середня площа ЕР-тілець та їхня кількість 8–9 од. на зріз клітини залишаються постійними впродовж перших 7 діб росту проростка і збільшуються вдвічі на 13-ту добу (Romanchuk, 2020). У *A. thaliana*, як і в інших видів *Brassicaceae*, ЕР-тілець мають округлу або овальну форму та містять тонкофібрилярну речовину середньої електронної щільності (Hayashi et al., 2001; Romanchuk, 2010, 2020; Nakano et al., 2017) (рис. 3).

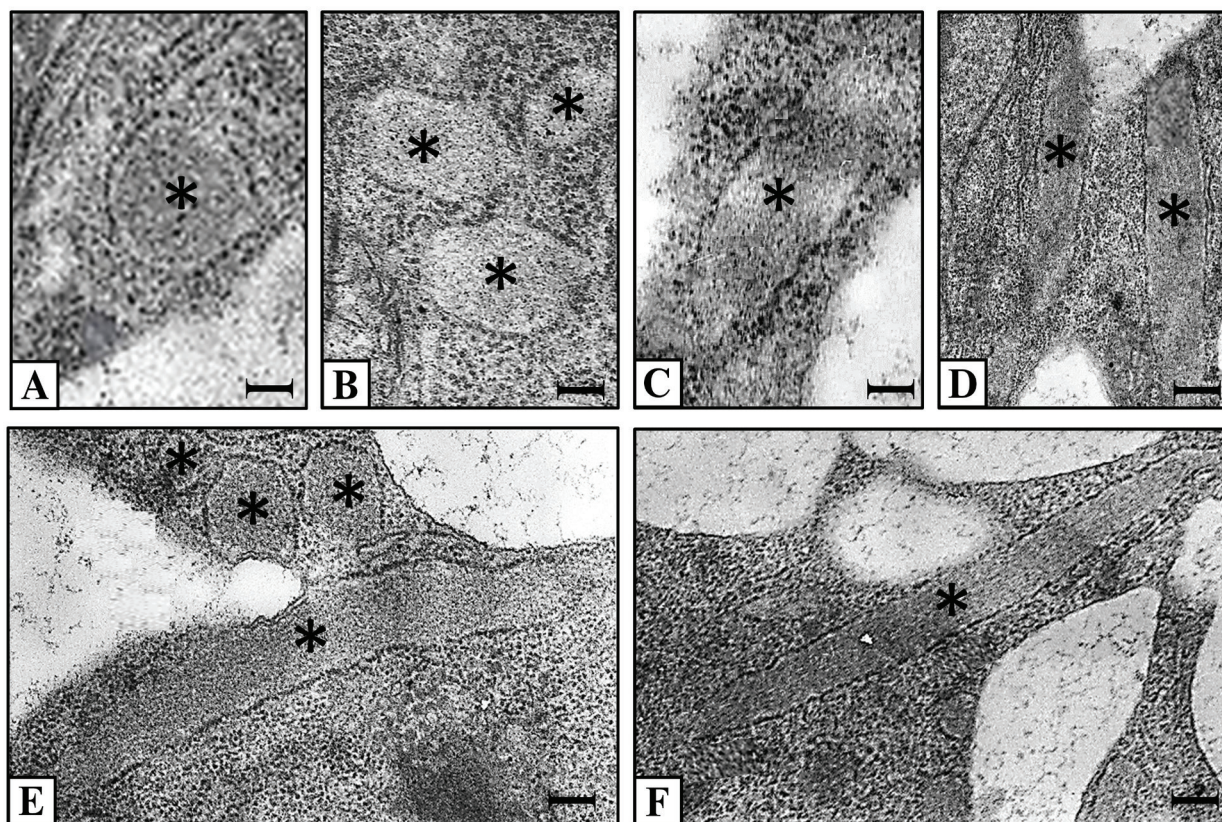


Рис. 3. ЕР-тілця (позначено зірочками) у клітинах епідермісу дистальної зони розтягування коренів проростків *Arabidopsis thaliana* в стаціонарних умовах росту (А), під впливом іонізуючої радіації в дозах 2 Гр (В), 6 Гр (С) і 8 Гр (D) та кліностагування впродовж 5 (Е) та 7 (F) діб. Трансмісійна електронна мікроскопія; масштаб: 200 нм (А–С, Е), 500 нм (D, F)

Fig. 3. ER-bodies (marked with asterisks) in epidermal cells of the root distal elongation zone of *Arabidopsis thaliana* seedlings in stationary growth conditions (A), under the influence of ionizing radiation at doses of 2 Gy (B), 6 Gy (C) and 8 Gy (D), and clinorotation for 5 (E) and 7 (F) days. Bars: 200 nm (A–C, E), 500 nm (D, F).

Є повідомлення про наявність ЕР-тілець у клітинах кори та епідермісу дистальної зони розтягування кореня *R. sativus* (Bonnett, Newcomb, 1965) і *B. rapa* (Kalinina, 2007), а також у клітинах ендодерми кореня трансгенних рослин *A. thaliana* (Nakano et al., 2014). Однак інформація щодо їхньої кількості в окремих тканинах відсутня. Припускається, що локалізація ЕР-тілець пов'язана із функціями клітини та видом рослини. Так, відомо, що в корені індолні глюкозинолати (основні субстрати РҮК10) накопичуються в колумелі, епідермі, корі, ендодермі та центральному циліндрі (Moussaieff et al., 2013), але, можливо у вакуолях (Nakano et al., 2014).

Такі дані вказують на те, що за нормальних для рослини умов росту, РҮК10 та глюкозинолати одночасно знаходяться в різних компартментах

одних і тих самих клітин. Тканинної специфічності акумулювання глюкозинолатів у листках розетки не наведено (Bednarek et al., 2011).

У *A. thaliana* вміст РҮК10 значно збільшується під час проростання насінини (Gallardo et al., 2001) і тримається на високому рівні впродовж перших 5 діб росту проростків, потім лінійно знижується (Matsushima et al., 2002; Matsushima et al., 2003a; Yamamoto et al., 2014).

Процес формування ЕР-тілець опосередковується дією таких фітогормонів, як етилен, жасмонова кислота і метилжасмонат. Два останні сприяють захисту рослин від пошкоджень (Reymond et al., 2000) та поїдання травоядними тваринами (McConn et al., 1997; Wasternack, Parthier, 1997). В експериментах листки розетки 15- і 16-добових проростків *A. thaliana*

дикого типу і трансгенних рослин поміщали в окремі ванни з 50 мкМ розчином метилжасмонату та води (контроль). За дії вказаного гормону ЕР-тілець утворювалися в клітинах епідермісу після 37–38 год, тоді як вода не впливала на їхнє формування (Matsushima et al., 2002). При обробці листків розетки проростків трансгенних рослин розчином метилжасмонату в герметичній камері, наповненій етиленом, ЕР-тілець не формувалися, тобто етилен проявляв антагоністичну дію щодо даного гормону і як наслідок, блокував утворення ЕР-тілець (Matsushima et al., 2002). Така сама інформація була отримана в аналогічних дослідженнях з використанням мутантів *coil*, *etr1-4* (Matsushima et al., 2002), *nail*, *nail-1* та *nail-2* (Matsushima et al., 2004), *nai2*, *tsal* і *nai2 tsal* (Geem et al., 2019).

Встановлено вагому роль β-глюкозидази ЕР-тілець *A. thaliana* у захисті рослин від шкідників різної природи, зокрема, при гіперінфекції ендоефітним грибом *Piriformospora indica* (Sherameti et al., 2008), колонізації коренів бактеріями *Pseudomonas fluorescens* (Pozo et al., 2009), при паразитуванні нематоди *Heterodera schachtii* (Nitz et al., 2001), поїданні травоядними тваринами *Armadillidium vulgare* (Nakazaki et al., 2019), що відбувається внаслідок активності двох β-глюкозидаз РУК10 та BGLU18. Ці ферменти розщеплюють 4-метоксиіндол-3-у-метил-глюкозинолат, і таким чином зменшують навантаження на пошкоджені тканини (Nakazaki et al., 2019). Показано також, що в цьому процесі задіяна BGLU21 (Yamada et al., 2020). Так особини *A. vulgare* активно поїдали листки подвійного мутанта *bglu23 bglu21*, позбавленого β-глюкозидази, та чотирикратного мутанта *b28 myb29 sup79b2 sup79b3*, позбавленого індольних глюकोзинолатів (Sun et al., 2009), тоді як до рослин дикого типу була пасивною. Такі результати вказують на те, що тварини реагують на токсичні речовини, в даному випадку – ізотіоціанати, які утворюються при взаємодії глюкозинолатів та β-глюкозидази (Yamada et al., 2020). Також у вказаній роботі було остаточно встановлено, що специфічний білок NAI2 є унікальним для *Brassicaceae*, при вилученні якого ЕР-тілець не утворювалися, внаслідок чого рослини втрачали стійкість до поїдання тваринами.

Вивчено реакцію ЕР-тілець на механічне пошкодження рослини. Показано, що після проколів зубочисткою відокремлених листових пластинок 16-добових трансгенних рослин *A. thaliana* ЕР-тілець формувалися впродовж

44–66 год у клітинах епідермісу безпосередньо навколо місця пошкодження. Індукція утворення ЕР-тілець залежала від способу поранення, оскільки при затисненні листової пластинки металевим пінцетом їх не спостерігали (Matsushima et al., 2002).

При дії засолення та посухи на рослини *A. thaliana* кількість ЕР-тілець збільшувалася та рівень BGLU18 підвищувався. Активація даної β-глюкозидази, в свою чергу, мала опосередкований вплив на посилення синтезу абсцизової кислоти – стресового фітогормону, який забезпечує стійкість рослин до впливу несприятливих зовнішніх чинників (Han et al., 2019). Також припускається, що білок ЕР-тілець NAI2, так само як і шаперон ЕР PDI5 (protein disulfide isomerase 5), при взаємодії з мембранним білком AFL1 (membrane-associated protein At14a-like 1) може брати участь у відповідях клітин *A. thaliana* на посуху, виконуючи функцію негативного регулятора росту та індуктора накопичення проліну, який є потужним осмопротектором (Kumar et al., 2015).

Припускається залучення ЕР-тілець до клітинних відповідей на оксидативний стрес, оскільки було показано, що в ЕР-тілець клітин проростків *Brassica oleracea* var. *gemmifera* (DC.) Zenker, окрім основних компонентів, накопичується хлорофіл-зв'язуючий білок BoWSCP (*Brassica oleracea* water-soluble Chl-binding protein), який при пошкодженні клітин вивільнюється із ЕР-тілець та сприяє зниженню активних форм кисню (Takahashi et al., 2012).

Обговорено опосередковану участь ЕР-тілець у відповідях клітин *A. thaliana* на стрес, викликаний іонами металів, зокрема заліза та марганцю. Пригнічення токсичної дії вказаних металів здійснюється за участі білків МЕВ1 і МЕВ2 мембрани ЕР-тілець (Yamada et al., 2013) та їхнього ферменту β-глюкозидази РУК10 (Fourcroy et al., 2014; Schmid et al., 2014).

Встановлено чутливість ЕР-тілець до основних чинників космічного польоту – мікрогравітації та іонізуючої радіації. Кількість ЕР-тілець збільшувалася в клітинах кореневих кінчиків *B. rapa* та *A. thaliana* за впливу модельованої мікрогравітації (кліностагування) (Kalinina, 2007; Romanchuk, 2010, 2020; Romanchuk, Kordyum, 2013; Bulavin, 2017) та Х-опромінення (Romanchuk, Kordyum, 2014; Romanchuk, 2019). Також виявлено гетерогенність клітинної популяції ЕР-тілець за формою і розмірами за дії цих чинників. Ступінь змін залежить від

тривалості кліностаування та дози радіації (Romanchuk, 2020) (рис. 3).

Є відео, на якому видно, що ЕР-тілець досить швидко рухаються в гіалоплазмі (The Plant Organelles Database 2, http://podb3.nibb.ac.jp/Organellome/Organellome/pic/Movie-kyamada_nibb-ac-jp-20080723112538-1.mp4) (Mano et al., 2011). Така мобільність цих структур, вірогідно, забезпечує транспортування β -глюкозидази та інших компонентів ЕР-тілець саме в ті ділянки клітини, де їхня участь є необхідною.

Особливості розподілу ЕР-тілець у листовій пластинці скоріше за все пов'язані з поїданням листків травоядними тваринами, так як зазвичай шкідники починають живлення із краю листової пластинки та її випуклих ділянок, тобто жилок. Таке розташування ЕР-тілець має захисну функцію проти патогенів (Hoefert, 1975), які можуть проникати в пошкоджені ділянки рослини. Це припущення підтверджується тим, що після механічного травмування листової пластинки ЕР-тілець утворюються в непритаманних для них тканинах локально – лише навколо місця пошкодження.

Оскільки ЕР-тілець є конститутивними в клітинах кореня, їхня захисна функція на дію несприятливих чинників у ґрунті виявляється багатогранною. В умовах посухи та засолення як природних ландшафтів, так і окультурених угідь, непряма осмопротекторна функція ЕР-тілець, можливо, займає вагоме місце у зростанні рослин за таких умов. Наявність ЕР-тілець в клітинах кореневого чохла та поверхневих клітинах зони росту кореня може бути пов'язана із тісним контактуванням цих найбільш чутливих ділянок кореня із ґрунтом.

Родина *Brassicaceae* включає ряд важливих сільськогосподарських культур, таких як *Armoracia rusticana*, *B. napobrassica* Mill., *B. oleracea* var. *capitata*, *B. rapa* subsp. *rapa*, *Sinapis alba*, *Crambe abyssinica* Hochst. ex R.E.Fr. тощо. Представники родини мають високу харчову цінність, містять велику кількість корисних речовин (глікозидів, вітамінів, мікро- і макроелементів тощо) та мають лікувальні властивості. Цікаво відміти, що більшість овочевих культур, запропонованих для вирощування в біореґенеративних системах життєзабезпечення екіпажу в тривалих космічних місіях, належать до родини *Brassicaceae*, а саме: *B. oleracea* L., *B. rapa*, *R. sativus* var. *radicula*, *R. sativus* var. *sativus*, *R. sativus* subsp. *acanthiformi* та *Lepidium sativum*. Встановлені закономірності стосовно відповіді ЕР-тілець на дію

іонізуючої радіації та мікрогравітації відкривають нові підходи до планування та проведення космічних і наземних експериментів щодо тестування стійкості овочевих культур до умов космічного польоту.

Звичайно, для повної оцінки ролі ЕР-тілець у захисних реакціях рослинної клітини важливе значення має розуміння принципу взаємодії β -глюкозидази та глюकोзинолатів. На сьогодні механізм такої взаємодії вивчений недостатньо, тому запропоновано використовувати принцип "гірчично-олійної бомби" ("mustard-oil bomb") (Yamada et al., 2011; Nakazaki et al., 2019), який спрацьовує при активності інших ферментів, зокрема PEN2 (penetration 2) або BGLU26 (Lipka et al., 2005; Bednarek et al., 2009; Fuchs et al., 2016). Суть цієї моделі полягає в тому, що за звичайних для рослини умов росту β -глюкозидаза зберігається в ЕР-тілцях, а глюкозинолати – у вакуолях в межах однієї клітини. За дії стресового чинника ці компоненти вивільнюються із відповідних компартментів і вступають у реакцію гідролізу (Nakano et al., 2014, 2017; Wang et al., 2017). Такий механізм описаний при поїданні рослин травоядними комахами та молюсками (Borek et al., 1997; Falk et al., 2014), при ураженні нематодами (Lazzeri et al., 2004) та патогенними грибами (Adie et al., 2007; Hiruma et al., 2010; Frerigmann et al., 2016). Проте існує висока вірогідність того, що такий механізм також може спрацьовувати при дії інших негативних чинників завдяки присутності β -глюкозидази і глюкозинолатів у коренях та листках.

Таким чином, ЕР-тілець видів родини *Brassicaceae* беруть участь в адаптивних та/або захисних реакціях рослинних клітин шляхом інтенсифікації їхнього утворення в клітинах, яким вони притаманні в нормі, та появи *de novo* у клітинах, в яких вони зазвичай відсутні. Більшість захисних функцій ЕР-тілець здійснюються завдяки ферментативній активності наявних в них β -глюкозидаз, основна з яких – РYK10 – накопичується у великій кількості в корені, тоді як три інші – BGLU18, BGLU21 та BGLU22 – можуть синтезуватися лише в наземних органах рослини, зокрема листках розетки. Присутність ЕР-тілець у клітинах епідермісу різних органів рослини не випадкова, оскільки поверхневі тканини є первинною мішенню для впливу зовнішніх чинників.

Утворення та функціонування ЕР-тілець – унікальної структури клітин видів *Brassicaceae* – детально досліджено лише на модельному об'єкті *A. thaliana*, однорічної мезофітної рослини. До складу цієї родини входять види, які значно

відрізняються за біологією та екологією, зокрема економічно важливі *Brassica napus* L., *Brassica rapa* subsp. *rapifera* Metzg., *Cochlearia pyrenaica* DC., *Arabidopsis neglecta* (Schult.) O'Kane & Al-Shehbaz, *Armoracia macrocarpa* (Waldst. & Kit. ex Willd.) Kit. ex Baumg. Тому актуальними є дослідження системи ГЕР – ЕР-тілця в усьому різноманітті біологічних та екологічних особливостей видів *Brassicaceae* для подальшого пізнання механізмів утворення, функціонування та ролі ЕР-тілця у життєдіяльності клітин у нормі та за стресових умов. Особливої уваги заслуговує ідентифікація та модифікація генів, які кодують β-глюкозидазу; та транскрипційний фактор NAI2.

Подяки

Робота виконана в рамках програми НДР 432 "Стійкість онтогенезу рослин, різних за екологією, до водного стресу: клітинні та молекулярні аспекти", фінансованої НАН України з державного бюджету, № ДР 0110U000087 (2015–2019 рр.).

Список посилань

- Adie B.A.T., Pérez-Pérez J., Pérez-Pérez M.M., Godoy M., Sánchez-Serrano J.-J., Schmelz E.A., Solano R. 2007. ABA is an essential signal for plant resistance to pathogens affecting JA biosynthesis and the activation of defenses in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 19(5): 1665–1681. <https://doi.org/10.1105/tpc.106.048041>
- Angelos E., Ruberti C., Kim S.J., Brandizzi F. 2017. Maintaining the factory: the roles of the unfolded protein response in cellular homeostasis in plants. *Plant Journal for Cell and Molecular Biology*, 90(4): 671–682. <https://doi.org/10.1111/tpj.13449>
- Balla T., Kim Y.J., Alvarez-Prats A., Pemberton J. 2019. Lipid dynamics at contact sites between the endoplasmic reticulum and other organelles. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 35: 85–109. <https://doi.org/10.1146/annurev-cellbio-100818-125251>
- Behnke H.-D., Eschlbeck G. 1978. Dilated cisternae in Capparales – an attempt towards the characterization of a specific endoplasmic reticulum. *Protoplasma*, 97: 351–363. <https://doi.org/10.1007/BF01276292>
- Bednarek P., Pislewska-Bednarek M., Svatos A., Schneider B., Doubsky J., Mansurova M., Humphry M., Consonni C., Panstruga R., Sanchez-Vallet A., Molina A., Schulze-Lefert P. 2009. A glucosinolate metabolism pathway in living plant cells mediates broad-spectrum antifungal defense. *Science*, 323(5910): 101–106. <https://doi.org/10.1126/science.1163732>

- Bones A.M., Iversen T.-H. 1985. Myrosin cells and myrosinase. *Israel Journal of Botany*, 34(2): 351–376. <https://doi.org/10.1080/0021213X.1985.10677030>
- Bones A.M., Evjen K., Iversen T.-H. 1989. Characterization and distribution of dilated cisternae of the endoplasmic reticulum in intact plants, protoplasts, and calli of *Brassicaceae*. *Israel Journal of Plant Sciences*, 38: 177–192. <https://doi.org/10.1080/0021213X.1989.10677121>
- Bonnett H.T.J., Newcomb E.H. 1965. Polyribosomes and cisternal accumulations in root cells of radish. *The Journal of Cell Biology*, 27(2): 423–432. <https://doi.org/10.1083/jcb.27.2.423>
- Borek V., Elberson L.R., McCaffrey J.P., Morra M.J. 1997. Toxicity of rapeseed meal and methyl isothiocyanate to larvae of the black vine weevil (*Coleoptera: Curculionidae*). *Journal of Economic Entomology*, 90(1): 109–112. <https://doi.org/10.1093/jee/90.1.109>
- Brown P.D., Tokuhisa J.G., Reichelt M., Gershenzon J. 2003. Variation of glucosinolate accumulation among different organs and developmental stages of *Arabidopsis thaliana*. *Phytochemistry*, 62(3): 471–481. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(02\)00549-6](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(02)00549-6)
- Bulavin I.V. 2017. *Peculiarities of root morphogenesis of Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. in vitro culture under clinorotation*: Cand. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, Institute of Food Biotechnology and Genomics NAS of Ukraine, 20 pp. [Булавін І.В. 2017. *Особливості морфогенезу коренів Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. в культурі in vitro в умовах кліностатування*: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.11 "Цитологія, клітинна біологія, гістологія". Київ, ДУ "Інститут харчової біотехнології та геноміки НАН України", 20 с.]
- Buvat R. 1963. Electron microscopy of plant protoplasm. *International Review of Cytology*, 14: 41–155. [https://doi.org/10.1016/S0074-7696\(08\)60021-2](https://doi.org/10.1016/S0074-7696(08)60021-2)
- Denecke J., De Rycke R., Botterman J. 1992. Plant and mammalian sorting signals for protein retention in the endoplasmic reticulum contain a conserved epitope. *The EMBO Journal*, 11(6): 2345–2355. <https://doi.org/10.1002/j.1460-2075.1992.tb05294.x>
- Dunkley T.P., Hester S., Shadforth I.P., Runions J., Weimar T., Hanton S.L., Griffin J.L., Bessant C., Brandizzi F., Hawes C., Watson R.B., Dupree P., Lilley K.S. 2006. Mapping the *Arabidopsis* organelle proteome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(17): 6518–6523. <https://doi.org/10.1073/pnas.0506958103>
- Esau K. 1975. Dilated endoplasmic reticulum cisternae in differentiating xylem of minor veins of *Mimosa pudica* L. leaf. *Annals of Botany*, 39(2): 167–174. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a084926>
- Esen A. 2003. β-Glucosidases. In: *Handbook of food enzymology*. Eds J.R. Whitaker, A.G.J. Voragen, D.W.S. Wong. New York: Marcel Dekker Inc., pp. 791–804.
- Falk K.L., Kästner J., Bodenhausen N., Schramm K., Paetz C., Vassão D.G., Reichelt M., Von Knorre D., Bergelson J., Erb M., Gershenzon J., Meldau S. 2014. The role of glucosinolates and the jasmonic acid pathway in

- resistance of *Arabidopsis thaliana* against molluscan herbivores. *Molecular Ecology*, 23(5): 1188–1203. <https://doi.org/10.1093/10.1111/mec.12610>
- Faso C., Chen Y.N., Tamura K., Held M., Zemelis S., Marti L., Saravanan R., Hummel E., Kung L., Miller E., Hawes C., Brandizzi F. 2009. A missense mutation in the *Arabidopsis* COPII coat protein Sec24A induces the formation of clusters of the endoplasmic reticulum and Golgi apparatus. *The Plant Cell*, 21(11): 3655–3671. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.068262>
- Fernandez D.E., Staehelin L.A. 1987. Does gibberellic acid induce the transfer of lipase from protein bodies to lipid bodies in barley aleurone cells? *Plant Physiology*, 85(2): 487–496. <https://doi.org/10.1104/pp.85.2.487>
- Fourcroy P., Siso-Terraza P., Sudre D., Saviron M., Reyt G., Gaymard F., Abadia A., Abadia J., Alvarez-Fernandez A., Briat J.F. 2014. Involvement of the ABCG37 transporter in secretion of scopoletin and derivatives by *Arabidopsis* roots in response to iron deficiency. *The New Phytologist*, 201(1): 155–167. <https://doi.org/10.1111/nph.12471>
- Frerigmann H., Piślewska-Bednarek M., Sánchez-Vallet A., Molina A., Glawischnig E., Gigolashvili T., Bednarek P. 2016. Regulation of pathogen-triggered tryptophan metabolism in *Arabidopsis thaliana* by MYB transcription factors and indole glucosinolate conversion products. *Molecular Plant*, 9(5): 682–695. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2016.01.006>
- Fuchs R., Kopsischke M., Klapprodt C., Hause G., Meyer A.J., Schwarzlander M., Fricker M.D., Lipka V. 2016. Immobilized subpopulations of leaf epidermal mitochondria mediate PEN2-dependent pathogen entry control in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 28(1): 130–145. <https://doi.org/10.1105/tpc.15.00887>
- Gailhofer M., Thaler I., Rucker W. 1979. Dilated ER in callus cells and in cells from *Armoracia* plants cultivated *in vitro*. *Protoplasma*, 98: 263–274. <https://doi.org/10.1007/BF01281443>
- Gallardo K., Job C., Groot S.P.C., Puype M., Demol H., Vandekerckhove J., Job D. 2001. Proteomic analysis of *Arabidopsis* seed germination and priming. *Plant Physiology*, 126: 838–848. <https://doi.org/10.1104/pp.126.2.835>
- Geem K.R., Kim D.H., Lee D.W., Kwon Y., Lee J., Kim J.H., Hwang I. 2019. Jasmonic acid-inducible TSA1 facilitates ER body formation. *Plant Journal for Cell and Molecular Biology*, 97(2): 267–280. <https://doi.org/10.1111/tbj.14112>
- Gunning B.E.S. 1998. The identity of mystery organelles in *Arabidopsis* expressing GFP. *Trends in Plant Science*, 3(11): 417. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(98\)01336-3](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(98)01336-3)
- Hakenjos J.P., Bejai S., Ranftl Q., Behringer C., Vlot A.C., Absmanner B., Hammes U., Heinzlmeir S., Kuster B., Schwechheimer C. 2013. ML3 is a NEDD8- and ubiquitin-modified protein. *Plant Physiology*, 163(1): 135–149. <https://doi.org/10.1104/pp.113.221341>
- Halkier B.A., Gershenzon J. 2006. Biology and biochemistry of glucosinolates. *Annual Review of Plant Biology*, 57: 303–333. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105228>
- Han Y., Watanabe S., Shimada H., Sakamoto A. 2019. Dynamics of the leaf endoplasmic reticulum modulate β -glucosidase-mediated stress-activated ABA production from its glucosyl ester. *Journal of Experimental Botany*, 71(6): 2058–2071. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz528>
- Hara-Nishimura I., Matsushima R., Shimada T., Nishimura M. 2004. Diversity and formation of endoplasmic reticulum-derived compartments in plants. Are these compartments specific to plant cells? *Plant Physiology*, 136(3): 3435–3439. <https://doi.org/10.1104/pp.104.053876>
- Haseloff J., Siemerling K.R., Prasher D.C., Hodge S. 1997. Removal of a cryptic intron and subcellular localization of green fluorescent protein are required to mark transgenic *Arabidopsis* plants brightly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(6): 2122–2127. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.6.2122>
- Hawes C.R., Juniper B.E., Horne J.C. 1981. Low and high voltage electron microscopy of mitosis and cytokinesis in maize roots. *Planta*, 152: 397–407. <https://doi.org/10.1007/BF00385355>
- Hawes C., Saint-Jore C., Martin B., Zheng H.-Q. 2001. ER confirmed as the location of mystery organelles in *Arabidopsis* plants expressing GFP. *Trends in Plant Science*, 6(6): 245–246. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(01\)01980-x](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(01)01980-x)
- Hayashi Y., Yamada K., Shimada T., Matsushima R., Nishizawa N.K., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2001. A proteinase-storing body that prepares for cell death or stresses in the epidermal cells of *Arabidopsis*. *Plant and Cell Physiology*, 42: 894–899. <https://doi.org/10.1093/pcp/pce144>
- Henrissat B. 1991. A classification of glycosyl hydrolases based on amino acid sequence similarities. *The Biochemical Journal*, 280(2): 309–316. <https://doi.org/10.1042/bj2800309>
- Henrissat B., Davies J.G. 2000. Glycoside hydrolases and glycosyltransferases: families, modules, and implications for genomics. *Plant Physiology*, 124 (4): 1515–1519. <https://doi.org/10.1104/pp.124.4.1515>
- Herman E., Larkins B. 1999. Protein storage bodies and vacuoles. *Plant Cell*, 11: 601–614. <https://doi.org/10.1105/tpc.11.4.601>
- Herman E.M. 2008. Endoplasmic reticulum bodies: solving the insoluble. *Current Opinion in Plant Biology*, 11(6): 672–679. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2008.08.004>
- Hiruma K., Onozawa-Komori M., Takahashi F., Asakura M., Bednarek P., Okuno T., Schulze-Lefert P., Takano Y. 2010. Entry mode-dependent function of an indole glucosinolate pathway in *Arabidopsis* for nonhost resistance against anthracnose pathogens. *The Plant Cell*, 22(7): 2429–2443. <https://doi.org/10.1105/tpc.110.074344>
- Hoefert L.L. 1975. Tubules in dilated cisternae of endoplasmic reticulum of *Thlaspi arvense* (*Cruciferae*). *American Journal of Botany*, 62(7): 756–760. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1975.tb14110.x>
- Hopkins R.J., Van Dam N.M., Van Loon J.J.A. 2009. Role of glucosinolates in insect-plant relationships and multitrophic

- interactions. *Annual Review of Entomology*, 54: 57–83. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.54.110807.090623>
- Howell S.H. 2013. Endoplasmic reticulum stress responses in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 64: 477–499. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050312-120053>
- Iversen T.-H., Flood P.R. 1969. Rod-shaped accumulations in cisternae of the endoplasmic reticulum in root cells of *Lepidium sativum* seedlings. *Planta*, 86: 295–298. <https://doi.org/10.1007/BF00386462>
- Iversen T.-H. 1970a. Cytochemical localization of myrosinase (β -thioglucosidase) in root tips of *Sinapis alba*. *Protoplasma*, 71: 451–466. <https://doi.org/10.1007/BF01279688>
- Iversen T.-H. 1970b. The morphology, occurrence, and distribution of dilated cisternae of the endoplasmic reticulum in tissues of plants of the *Cruciferae*. *Protoplasma*, 71(4): 467–477. <https://doi.org/10.1007/BF01279689>
- Jørgensen L.B., Behnke H.D., Mabry T.J. 1977. Protein-accumulating cells and dilated cisternae of the endoplasmic reticulum in three glucosinolate containing genera: *A Armoracia*, *Capparis*, *Drypetes*. *Planta*, 137: 215–224. <https://doi.org/10.1007/BF00388153>
- Jørgensen L.B. 1981. Myrosin cells and dilated cisternae of the endoplasmic reticulum in the order *Capparales*. *Nordic Journal of Botany*, 1: 433–445. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1981.tb00709.x>
- Kalinina Ia.M. 2007. *Root tip cell growth and differentiation in Brassica rapa seedlings under microgravity and clinorotation conditions*: Cand. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, Institute of Cell Biology and Genetic Engineering NAS of Ukraine, 19 pp. [Калініна Я.М. 2007. *Ріст та диференціація клітин кореня Brassica rapa в умовах мікрогравітації та кліностатування*: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.11 "Цитологія, клітинна біологія, гістологія". Київ, Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, 19 с.].
- Kamigaki A., Kondo M., Mano S., Hayashi M., Nishimura M. 2009. Suppression of peroxisome biogenesis factor 10 reduces cuticular wax accumulation by disrupting the ER network in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, 50(12): 2034–2046. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcp152>
- Ketudat Cairns J.R., Esen A. β -Glucosidases. 2010. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 67(20): 3389–3405. <https://doi.org/10.1007/s00018-010-0399-2>
- Kumamaru T., Uemura Y., Inoue Y., Takemoto Y., Siddiqui S.U., Ogawa M., Hara-Nishimura I., Satoh H. 2010. Vacuolar processing enzyme plays an essential role in the crystalline structure of glutelin in rice seed. *Plant and Cell Physiology*, 51(1): 38–46. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcp165>
- Kumar T., Dweikat I., Sato S., Ge Z., Nersesian N., Chen H., Elthon T., Bean S., Ioerger B.P., Tilley M., Clemente T. 2012. Modulation of kernel storage proteins in grain sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench). *Plant Biotechnology Journal*, 10(5): 533–544. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2012.00685.x>
- Kumar M.N., Hsieh Y.F., Verslues P.E. 2015. At14a-Like1 participates in membrane-associated mechanisms promoting growth during drought in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(33): 10545–10550. <https://doi.org/10.1073/pnas.1510140112>
- Lai Y.S., Stefano G., Brandizzi F. 2014. ER stress signaling requires RHD3, a functionally conserved ER-shaping GTPase. *Journal of Cell Science*, 127: 3227–3232. <https://doi.org/10.1242/jcs.147447>
- Lazzeri L., Curto G., Leoni O., Dallavalle E. 2004. Effects of glucosinolates and their enzymatic hydrolysis products via myrosinase on the rootknot nematode *Meloidogyne incognita* (Kofoid et White) Chitw. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 52(22): 6703–6707. <https://doi.org/10.1021/jf030776u>
- Lichtscheidl I.K., Weiss D.G. 1988. Visualization of submicroscopic structures in the cytoplasm of *Allium cepa* inner epidermal cells by video-enhanced contrast light microscopy. *European Journal of Cell Biology*, 46: 378–382. <https://doi.org/10.1007/BF01322653>
- Lipka V., Dittgen J., Bednarek P., Bhat R., Wiermer M., Stein M., Landtag J., Brandt W., Rosahl S., Scheel D., Llorente F., Molina A., Parker J., Somerville S., Schulze-Lefert P. 2005. Pre- and postinvasion defenses both contribute to nonhost resistance in *Arabidopsis*. *Science*, 310(5751): 1180–1183. <https://doi.org/10.1126/science.1119409>
- Mano S., Miwa T., Nishikawa S., Mimura T., Nishimura M. 2011. The Plant Organelles Database 2 (PODB2): an updated resource containing movie data of plant organelle dynamics. *Plant and Cell Physiology*, 52(2): 244–253. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq184>
- Matsushima R., Hayashi Y., Kondo M., Shimada T., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2002. An endoplasmic reticulum-derived structure that is induced under stress conditions in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 130: 1807–1814. <https://doi.org/10.1104/pp.009464>
- Matsushima R., Kondo M., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2003a. A novel ER-derived compartment, the ER body, selectively accumulates a beta-glucosidase with an ER-retention signal in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 33(3): 493–502. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01636.x>
- Matsushima R., Hayashi Y., Yamada K., Shimada T., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2003b. The ER body, a novel endoplasmic reticulum-derived structure in *Arabidopsis*. *Plant and Cell Physiology*, 44: 661–666. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcg089>
- Matsushima R., Fukao Y., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2004. NAI1 gene encodes a basic-helix-loop-helix-type putative transcription factor that regulates the formation of an endoplasmic reticulum-derived structure, the ER body. *The Plant Cell*, 16(6): 1536–1549. <https://doi.org/10.1105/tpc.021154>
- Maison C., Horstmann H., Gleorgatos S.D. 1993. Regulated docking of nuclear membrane vesicles to vimentin filaments during mitosis-1. *The Journal of Cell Biology*, 123: 1491–1505. <https://doi.org/10.1083/jcb.123.6.1491>

- McConn M., Creelman R.A., Bell E., Mullet J.E., Browse J. 1997. Jasmonate is essential for insect defense in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(10): 5473–5477. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.10.5473>
- McFarlane H.E., Lee E.K., Van Bezouwen L.S., Ross B., Rosado A., Samuels A.L. 2017. Multiscale structural analysis of plant ER-PM contact sites. *Plant and Cell Physiology*, 58: 478–484. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcw224>
- Mitsuhashi N., Shimada T., Mano S., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2000. Characterization of organelles in the vacuolar-storing pathway by visualization with GFP in Tobacco BY-2 cells. *Plant and Cell Physiology*, 41(9): 993–1001. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcd040>
- Moussaieff A., Rogachev I., Brodsky L., Malitsky S., Toal T.W., Belcher H., Yativ M., Brady S.M., Benfey P.N., Aharoni A. 2013. High-resolution metabolic mapping of cell types in plant roots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(13): E1232–E1241. <https://doi.org/10.1073/pnas.1302019110>
- Nagamine A., Matsusaka H., Ushijima T., Kawagoe Y., Ogawa M., Okita T.W., Kumamaru T. 2011. A role for the cysteine-rich 10 kDa prolamin in protein body I formation in rice. *Plant and Cell Physiology*, 52(6): 1003–1016. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcr053>
- Nagano A.J., Matsushima R., Hara-Nishimura I. 2005. Activation of an ER body-localized β -glucosidase via a cytosolic binding partner in damaged tissues of *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, 46(7): 1140–1148. <https://doi.org/10.1093/pcp/pci126>
- Nagano A.J., Fukao Y., Fujiwara M., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2008. Antagonistic jacalin-related lectins regulate the size of ER body-type β -glucosidase complexes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, 49: 969–980. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcn075>
- Nagano A.J., Maekawa A., Nakano R.T., Miyahara M., Higaki T., Kutsuna N., Hasezawa S., Hara-Nishimura I. 2009. Quantitative analysis of ER body morphology in an *Arabidopsis* mutant. *Plant and Cell Physiology*, 50(12): 2015–2022. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcp157>
- Nakano R.T., Matsushima R., Ueda H., Tamura K., Shimada T., Li L., Hayashi Y., Kondo M., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2009. GNOM-LIKE1/ERMO1 and SEC24a/ERMO2 are required for maintenance of endoplasmic reticulum morphology in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Cell*, 21(11): 3672–3685. <https://doi.org/10.1105/tpc.109.068270>
- Nakano R.T., Matsushima R., Nagano A.J., Fukao Y., Fujiwara M., Kondo M., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2012. ERMO3/MVP1/GOLD36 is involved in a cell type-specific mechanism for maintaining er morphology in *Arabidopsis thaliana*. *Public Library of Science one*, 7(11): e49103. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049103>
- Nakano R.T., Yamada K., Bednarek P., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2014. ER bodies in plants of the Brassicales order: biogenesis and association with innate immunity. *Frontiers in Plant Science*, 5(73). Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2014.00073/full> (Accessed 10 March 2014). <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00073>
- Nakano R.T., Pislewska-Bednarek M., Yamada K., Edger P.P., Miyahara M., Kondo M., Böttcher C., Mori M., Nishimura M., Schulze-Lefert P., Hara-Nishimura I., Bednarek P. 2017. PYK10 myrosinase reveals a functional coordination between endoplasmic reticulum bodies and glucosinolates in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Journal for Cell and Molecular Biology*, 89(2): 204–220. <https://doi.org/10.1111/tpj.13377>
- Nakazaki A., Yamada K., Kunieda T., Sugiyama R., Hirai M.Y., Tamura K., Hara-Nishimura I., Shimada T. 2019. Leaf endoplasmic reticulum bodies identified in *Arabidopsis* rosette leaves are involved in defense against herbivory. *Plant Physiology*, 179(4): 1515–1524. <https://doi.org/10.1104/pp.18.00984>
- Nelson B.K., Cai X., Nebenfuhr A. 2004. A multicolored set of *in vivo* organelle markers for co-localization studies in *Arabidopsis* and other plants. *Plant Journal for Cell and Molecular Biology*, 51(6): 1126–1136. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2007.03212.x>
- Nitz I., Berkefeld H., Puzio P.S., Grudler F.M.W. 2001. PYK10, a seedling and root specific gene and promoter from *Arabidopsis thaliana*. *Plant Science*, 161(2): 337–346. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(01\)00412-5](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(01)00412-5)
- Ogasawara K., Yamada K., Christeller J.T., Kondo M., Hatsugai N., Hara Nishimura I., Nishimura M. 2009. Constitutive and inducible ER bodies of *Arabidopsis thaliana* accumulate distinct β -glucosidases. *Plant and Cell Physiology*, 50(3): 480–488. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcp007>
- Okamoto T., Minamikawa T. 1998. A vacuolar cysteine endopeptidase (SH-EP) that digests seed storage globulin: characterization, regulation of gene expression, and post-translational processing. *Journal of Plant Physiology*, 152(6): 675–682. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(98\)80029-1](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(98)80029-1)
- Okamoto T., Shimada T., Hara-Nishimura I., Nishimura M., Minamikawa T. 2003. C-terminal KDEL sequence of a KDELtailed cysteine proteinase (sulfhydryl-endopeptidase) is involved in formation of KDEL vesicle and in efficient vacuolar transport of sulfhydryl-endopeptidase. *Plant Physiology*, 132(4): 1892–1900. <https://doi.org/10.1104/pp.103.021147>
- Okita T.W., Rogers J.C. 1996. Compartmentation of proteins in the endomembrane system of plant cells. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 47: 327–350. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.47.1.327>
- Pagny S., Lerouge P., Faye L., Gomord V. 1999. Signals and mechanisms for protein retention in the endoplasmic reticulum. *Journal of Experimental Botany*, 50(331): 157–158. <https://doi.org/10.1093/jxb/50.331.157>
- Porter K.R., Claude A., Fullam E.F. 1945. A study of tissue culture cells by electron microscopy. *Journal of Experimental Medicine*, 81(3): 233–246. <https://doi.org/10.1084/jem.81.3.233>

- Porter K.R. 1953. Observations on a submicroscopic basophilic component of cytoplasm. *Journal of Experimental Medicine*, 97(5): 727–750. <https://doi.org/10.1084/jem.97.5.727>
- Pozo M.G., Van Der Ent S., Van Loon L.C., Pieterse C.M.J. 2008. Transcription factor MYC2 is involved in priming for enhanced defense during rhizobacteria-induced systemic resistance in *Arabidopsis thaliana*. *The New Phytologist*, 180: 511–523. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02578.x>
- Quander H., Schnepf E. 1986. Endoplasmic reticulum and cytoplasmic streaming: Fluorescence microscopical observations in adrenal epidermis cells of onion bulb scales. *Protoplasma*, 131: 250–252. <https://doi.org/10.1007/BF01282989>
- Quander H. 1990. Formation and disintegration of cisternae of the endoplasmic reticulum visualized in live cells by conventional fluorescence and confocal laser scanning microscopy: Role of calcium and the cytoskeleton. *Protoplasma*, 151: 167–170. <https://doi.org/10.1007/BF01322626>
- Reymond P., Weber H., Damond M., Farmer E.E. 2000. Differential gene expression in response to mechanical wounding and insect feeding in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 12: 707–720. <https://doi.org/10.1105/tpc.12.5.707>
- Ridge R.W., Uozumi Y., Plazinski J., Hurley U., Williamson R.E. 1999. Developmental transitions and dynamics of the cortical ER of *Arabidopsis* cells seen with green fluorescent protein. *Plant and Cell Physiology*, 40: 1253–1261. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a029513>
- Romanchuk S.M. 2010. Ultrastructure of the statocytes and cells of the distal elongation zone of *Arabidopsis thaliana* under the conditions of clinorotation. *Cytology and Genetics*, 44(6): 329–333. <https://doi.org/10.3103/S0095452710060010>
- Romanchuk S.M., Kordyum E.L. 2013. The role of ER-bodies in *Brassicaceae* resistance under clinorotation. "Life in Space for Life on Earth", Proceedings of the conference held at Aberdeen, UK, 2013. ESA-SP 706. Id. 44. Available at: <http://articles.adsabs.harvard.edu/pdf/2013ESASP.706E..44R> (Accessed January 2013).
- Romanchuk S.N., Kordyum E.L. 2014. ER bodies in *Arabidopsis thaliana* seedlings are sensitive to simulated microgravity and ionizing radiation. *Newsletter of the European Low Gravity Research Association*, 9: 10–11.
- Romanchuk S. 2019. *Bulletin of Taras Shevchenko National University of Kyiv. Series: Biology*, 1(77): 61–67. [Романчук С. 2019. Ультраструктура ЕР-тілець у статочитах і клітинах дистальної зони розтягу кореневих апексів *Arabidopsis thaliana* (L.) Неунн. під дією Х-опромінення. *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Серія: Біологія*, 1(77): 61–67.]. https://doi.org/10.17721/1728_2748.2019.77.61-67
- Romanchuk S.M. 2020. *Expression of the β -glucosidase gene and ultrastructure of endoplasmic reticulum bodies in root cells of *Arabidopsis thaliana* under the influence of clinorotation and ionizing radiation*: Cand. Sci. Diss. Kyiv, Institute of Food Biotechnology and Genomics NAS of Ukraine, 180 pp. (manuscript). [Романчук С.М. 2020. *Експресія гена β -глюкозидази та ультраструктура тілець ендоплазматичного ретикулуму в клітинах кореня *Arabidopsis thaliana* під впливом кліностатування та іонізуючої радіації*: дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.11 "Цитологія, клітинна біологія, гістологія". Київ, ДУ "Інститут харчової біотехнології та геноміки НАН України", 180 с. (рукопис)].
- Rosenberg N., Shimoni Y., Altschuler Y., Levanony H., Volokita'M., Calili C. 1993. Wheat (*Triticum aestivum* L.) γ -gliadin accumulates in dense protein bodies within the endoplasmic reticulum of yeast'. *Plant physiology*, 102(1):61–69. <https://doi.org/10.1104/pp.102.1.61>
- Satoh-Cruz M., Crofts A.J., Takemoto-Kuno Y., Sugino A., Washida H., Crofts N., Okita T.W., Ogawa M., Satoh H., Kumamaru T. 2010. Protein disulfide isomerase like 1-1 participates in the maturation of proglutelin within the endoplasmic reticulum in rice endosperm. *Plant and Cell Physiology*, 51(9): 1581–1593. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq098>
- Schmid M., Simpson D., Kalousek F., Gietl C. 1998. A cysteine endopeptidase with a C-terminal KDEL motif isolated from castor bean endosperm is a marker enzyme for the ricinosome, a putative lytic compartment. *Planta*, 206(3): 466–475. <https://doi.org/10.1007/s004250050423>
- Schmid M., Simpson D., Gietl C. 1999. Programmed cell death in castor bean endosperm is associated with the accumulation and release of a cysteine endopeptidase from ricinosomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(24): 14159–14164. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.24.14159>
- Schmid N.B., Giehl R.F., Doll S., Mock H.P., Strehmel N., Scheel D., Kong X., Hider R.C., Von Wiren N. 2014. Feruloyl-CoA 6'-Hydroxylase1-dependent coumarins mediate iron acquisition from alkaline substrates in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 164(1): 160–172. <https://doi.org/10.1104/pp.113.228544>
- Senatore A., Trobacher C.P., Greenwood J.S. 2009. Ricinosomes predict programmed cell death leading to anther dehiscence in tomato. *Plant Physiology*, 149(2): 775–790. <https://doi.org/10.1104/pp.108.132720>
- Sherameti I., Venus Y., Drzewiecki C., Tripathi S., Dan V.M., Nitz I., Varma A., Grundler F.M., Oelmüller R. 2008. PYK10, a β -glucosidase located in the endoplasmic reticulum, is crucial for the beneficial interaction between *Arabidopsis thaliana* and the endophytic fungus *Piriformospora indica*. *Plant Journal for Cell and Molecular Biology*, 54(3): 428–439. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03424.x>
- Stachelin L.A., Chapman R.L. 1987. Secretion and membrane recycling in plant cells: novel intermediary structures visualized in ultrarapidly frozen sycamore and carrot suspension-culture cells. *Planta*, 171(1): 43–57. <https://doi.org/10.1007/BF00395066>
- Stachelin L.A. 1997. The plant ER: a dynamic organelle composed of a large number of discrete functional domains. *Plant Journal for Cell and*

- Molecular Biology*, 11(6): 1151–1165. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.1997.11061151.x>
- Stefano G., Brandizzi F. 2018. Advances in plant ER architecture and dynamics. *Plant and Cell Physiology*, 176: 178–186. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01261>
- Stornaiuolo M., Lotti L.V., Borgese N., Borgese N., Torrisi M.-R., Mottola G., Martire G., Bonatti S. 2003. KDEL and KKXX retrieval signals appended to the same reporter protein determine different trafficking between endoplasmic reticulum, intermediate compartment, and Golgi complex. *Molecular Biology of the Cell*, 14(3): 889–902. <https://doi.org/10.1091/mbc.E02-08-0468>
- Sun J.Y., Sønderby I.E., Halkier B.A., Jander G., Be Vos M. 2009. Non-volatile intact indole glucosinolates are host recognition cues for ovipositing *Plutella xylostella*. *Journal of Chemical Ecology*, 35(12): 1427–1436. <https://doi.org/10.1007/s10886-009-9723-4>
- Takahashi S., Yanai H., Nakamaru Y., Uchida A., Nakayama K., Satoh H. 2012. Molecular cloning, characterization and analysis of the intracellular localization of a water-soluble Chl-binding protein from *Brussels sprouts* (*Brassica oleracea* var. *gemmifera*). *Plant and Cell Physiology*, 53(5): 879–891. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcs031>
- Tosi P., Gritsch C.S., He J., Shewry P.R. 2011. Distribution of gluten proteins in bread wheat (*Triticum aestivum*) grain. *Annals of Botany*, 108(1): 23–35. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr098>
- Toyooka K., Okamoto T., Minamikawa T. 2000. Mass transport of proform of a KDEL-tailed cysteine proteinase (SH-EP) to protein storage vacuoles by endoplasmic reticulum-derived vesicle is involved in protein mobilization in germinating seeds. *Journal of Cell Biology*, 148: 453–464. <https://doi.org/10.1083/jcb.148.3.453>
- Thangstad O.P., Iversen T.-H., Slupphaug G., Bones A. 1990. Immunocytochemical localization of myrosinase in *Brassica napus* L. *Planta*, 180: 245–248. <https://doi.org/10.1007/BF00194003>
- Thangstad O.P., Evjen K., Bones A. 1991. Immunogold-EM localization of myrosinase in *Brassicaceae*. *Protoplasma*, 161: 85–93. <https://doi.org/10.1007/BF01322721>
- Voeltz G.K., Prinz W.A., Shibata Y., Rist J.M., Rapoport T.A. 2006. A class of membrane proteins shaping the tubular endoplasmic reticulum. *Cell*, 124: 573–586. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2005.11.047>
- Wang P., Hawkins T.J., Richardson C., Cummins I., Deeks M.J., Sparkes I., Hawes C., Hussey P.J. 2014. The plant cytoskeleton, NET3C, and VAP27 mediate the link between the plasma membrane and endoplasmic reticulum. *Current Biology*, 24(12): 1397–1405. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.05.003>
- Wang J.Z., Li B., Xiao Y., Ni Y., Ke H., Yang P., De Souza A., Bjornson M., He X., Shen Z., Balcke G.U., Briggs S.P., Tissier A., Kliebenstein D.J., Dehesh K. 2017. Initiation of ER body formation and indole glucosinolate metabolism by the plastidial retrograde signaling metabolite. *Molecular Plant*, 10(11): 1400–1416. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2017.09.012>
- Wang Z., Li X., Liu N., Peng Q., Wang Y., Fan B., Zhu C., Chen Z. 2019. A family of NAI2-interacting proteins in the biogenesis of the ER body and related structures. *Plant Physiology*, 180(1): 212–227. <https://doi.org/10.1104/pp.18.01500>
- Wasternack C., Parthier B. 1997. Jasmonate-signalled plant gene expression. *Trends in Plant Science*, 2(8): 302–307. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(97\)89952-9](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(97)89952-9)
- Yamada K., Nagano A.J., Nishina M., Hara-Nishimura I., Nishimura M. 2008. NAI2 is an endoplasmic reticulum body component that enables ER body formation in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Cell*, 20: 2529–2540. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.059345>
- Yamada K., Nagano A.J., Ogasawara K., Hara-Nishimura I., Nishimura M. 2009. The ER body, a new organelle in *Arabidopsis thaliana*, requires NAI2 for its formation and accumulates specific β -glucosidases. *Plant Signaling and Behavior*, 4(9): 849–852. <https://doi.org/10.4161/psb.4.9.9377>
- Yamada K., Hara-Nishimura I., Nishimura M. 2011. Unique defense strategy by the endoplasmic reticulum body in plants. *Plant and Cell Physiology*, 52(12): 2039–2049. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcr156>
- Yamada K., Nagano A.J., Nishina M., Hara-Nishimura I., Nishimura M. 2013. Identification of two novel endoplasmic reticulum body-specific integral membrane proteins. *Plant Physiology*, 161: 108–120. <https://doi.org/10.1104/pp.112.207654>
- Yamada K., Goto-Yamada S., Nakazaki A., Kunieda T., Kuwata K., Nagano A.J., Nishimura M., Hara-Nishimura I. 2020. Endoplasmic reticulum-derived bodies enable a single-cell chemical defense in Brassicaceae plants. *Communications Biology*, 3(21). <https://doi.org/10.1038/s42003-019-0739-1>
- Yamamoto A., Yoshii M., Murase S., Fujita M., Kurata N., Hobo T., Kagaya Y., Takeda S., Hattori T. 2014. Cell-by-cell developmental transition from embryo to post-germination phase revealed by heterochronic gene expression and ER body formation in *Arabidopsis* leafy cotyledon mutants. *Plant and Cell Physiology*, 55(12): 2112–2125. <http://doi.org/10.1093/pcp/pcu139>
- Yasuda H., Hirose S., Kawakatsu T., Wakasa Y., Takaiwa F. 2009. Overexpression of BiP has inhibitory effects on the accumulation of seed storage proteins in endosperm cells of rice. *Plant and Cell Physiology*, 50(8): 1532–1543. <http://doi.org/10.1093/pcp/pcp098>
- Xu Z., Escamilla-Trevino L., Zeng L., Lalgondar M., Bevan D., Winkler B., Mohamed A., Cheng C.-L., Shih M.-C., Poulton J., Esen A. 2004. Functional genomic analysis of *Arabidopsis thaliana* glycoside hydrolase family 1. *Plant Molecular Biology*, 55: 343–367. <https://doi.org/10.1007/s11103-004-0790-1>
- Zhou K., Slavin M., Lutterodt H., Whent M., Eskin N.A.M., Yu L. 2013. Cereals and legumes. In: *Biochemistry of Foods (Third Edition)*. Eds N.A.M. Eskin, F. Shahidi. San Diego, CA: Elsevier Inc., pp. 4–48.

Рекомендує до друку І.В. Косаківська