

О. Калмыкова, асп., М. Держинський, д-р біол. наук
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна

ВПЛИВ ВВЕДЕННЯ МЕЛАТОНІНУ В РІЗНИЙ ЧАС ДОБИ НА БУРУ ЖИРОВУ ТКАНИНУ ЩУРІВ ІЗ ВИСОКОКАЛОРИЙНИМ ОЖИРІННЯМ

Метою нашого дослідження було визначення морфофункціонального стану (площі ядра, бурих адипоцитів, площі і кількості ліпідних включень у кожній клітині, загальної оптичної щільності тканини) бурої жирової тканини у щурів з індукованою дією (висококалорійною) ожирінням після введення мелатоніну в різний час доби (вранці і ввечері). Мелатонін вводили щоденно перорально за допомогою зонда протягом 7 тижнів у дозі 30 мг/кг або за 1 год після еклюдіння (ZT01), або за 1 год перед вимкненням світла (ZT11) щурів з висококалорійною дією (ВКД). Окрім морфометричних параметрів також вимірювали відносну масу вісцеральної білої і бурої жирової тканини. У щурів з ВКД знайдені значні зміни в морфології бурих адипоцитів, які загалом наближуються до морфології класичних білих адипоцитів: зростає площа ліпідних включень і клітин, проте відповідно знижується кількість ліпідних включень та оптична щільність бурої жирової тканини. Такі морфометричні зміни бурої жирової тканини у щурів ВКД свідчать про зниження її здатності до теплопродукції. Після введення мелатоніну щурам з ВКД спостерігається нівелювання патологічних змін у бурій жировій тканині, які пов'язані з споживанням ВКД. У групах ВКД ZT01 і ВКД ZT11 показано зменшення площі клітин і ліпідних включень, а також збільшення кількості ліпідних включень та оптичної щільності бурої жирової тканини щодо групи ВКД. Отримані зміни свідчать про функціонально активний стан бурої жирової тканини, яка, у свою чергу, може працювати на розсіювання надлишкової енергії (у вигляді ліпідів – триацилгліцеридів) для теплопродукції, водночас уникаючи її надмірного запасання в білій жировій тканині та поза нею (в інших органах). Вечірнє введення мелатоніну (група ВКД ZT11) демонструє більш виражений стан активації бурої жирової тканини та зниження відносної маси вісцеральної жирової тканини порівняно з ранковими введеннями (група ВКД ZT01). Отже, мелатонін змінює морфофункціональний стан бурої жирової тканини у щурів з ВКД, причому, вечірнє введення може застосовуватися для терапії ожиріння через його сильну дію на активацію бурих адипоцитів (на відміну від ранкового).

Ключові слова: мелатонін, ожиріння, хромотерапія, адипоцити, висококалорійна дієта, бура жирова тканина.

О. Калмыкова, асп., Н. Держинський, д-р биол. наук
Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Киев, Украина

ВЛИЯНИЕ ВВЕДЕНИЯ МЕЛАТОНИНА В РАЗНОЕ ВРЕМЯ СУТОК НА БУРОЮ ЖИРОВУЮ ТКАНЬ КРЫС С ВИСОКОКАЛОРИЙНЫМ ОЖИРЕНИЕМ

Цель нашего исследования – определение морфофункционального состояния (площади ядра, бурых адипоцитов, а также площади и количества липидных включений в каждой клетке, общей оптической плотности ткани) бурой жировой ткани у крыс с индуцированной диетой (высококалорийной) ожирением после введения мелатонина в разное время суток (утром и вечером). Мелатонин вводили ежедневно перорально с помощью зонда в течение 7 недель в дозе 30 мг/кг или за 1 ч после включения (ZT01) или за 1 ч перед выключением света (ZT11) крысам с высококалорийной диетой (ВКД). Кроме морфометрических параметров также измеряли относительную массу белой висцеральной и бурой жировой ткани. У крыс с ВКД найдены значительные изменения в морфологии бурых адипоцитов, которые в целом приближаются к морфологии классических белых адипоцитов: растет площадь липидных включений и клеток, однако снижается количество липидных включений и оптическая плотность бурой жировой ткани. Такие морфометрические изменения бурой жировой ткани у крыс ВКД свидетельствуют о снижении ее способности к теплопродукции. После введения мелатонина крысам с ВКД наблюдается нивелирование патологических изменений в бурой жировой ткани, которые связаны с потреблением ВКД. В группах ВКД ZT01 и ВКД ZT11 показано уменьшение площади клеток и липидных включений, а также увеличение их количества (липидных включений) и оптической плотности бурой жировой ткани, касательно группы ВКД. Полученные изменения свидетельствуют о функционально активном состоянии бурой жировой ткани, которая, в свою очередь, может работать на рассеивание избыточной энергии (в виде триацилглицеридов) для теплопродукции, в то же время, избегая чрезмерного запасания липидов в белой жировой ткани и вне ее (в других органах). Вечернее введение мелатонина (группа ВКД ZT11) демонстрирует более выраженное состояние активации бурой жировой ткани и снижение относительной массы висцеральной жировой ткани по сравнению с утренними приемами (группа ВКД ZT01). Итак, мелатонин влияет и изменяет морфо-функциональное состояние бурой жировой ткани у крыс с ВКД, причем, вечернее введение может применяться для терапии ожирения из-за его сильного воздействия на активацию бурых адипоцитов (в отличие от утреннего).

Ключевые слова: мелатонин, ожирение, хромотерапия, адипоциты, высококалорийная диета, бурая жировая ткань.

УДК 57.012.4:581.43:582.683.2:537.533.35

С. Романчук, мол. наук. співроб.
Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України, Київ, Україна

УЛЬТРАСТРУКТУРА ЕР-ТІЛЕЦЬ У СТАТОЦИТАХ І КЛІТИНАХ ДИСТАЛЬНОЇ ЗОНИ РОЗТЯГУ КОРЕНЕВИХ АПЕКСІВ *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) НЕУНН. ПІД ДІЄЮ Х-ОПРОМІНЕННЯ

Серед видів рослин, які використовувались в космічних і наземних експериментах, найбільш стійкими до радіаційного випромінювання вважаються представники родини Brassicaceae. Передбачається, що ЕР-тілець, які є похідними гранулярного ендоплазматичного ретикулула і селективно накопичують фермент β-глюкозидазу (РҮК 10), відповідають за цю стійкість. Мета дослідження – вивчити ультраструктуру статоцитів і клітин дистальної зони розтягу кореневих апексів проростків *A.thaliana* в контролі та під дією Х-опромінення, зважаючи на топографію гранулярного ендоплазматичного ретикулула та ЕР-тілець. Проростки вирощували на живильному агаризованому середовищі. Опромінення проростків здійснювали рентгенівськими променями на приладі РҮМ-17 (Росія) (потужність дози 0,43 сГр/с) у дозах 0,5 Гр, 1 Гр, 2 Гр, 4 Гр, 6 Гр, 8 Гр, 10 Гр та 12 Гр. Апекси коренів фіксували в суміші смол епон-аралдит. Ультратонкі поздовжні зрізи досліджували на трансмісійному електронному мікроскопі JEM-1230 EX (Jeol, Японія). Показано подібність до контролю й відмінність ультраструктури статоцитів і клітин дистальної зони розтягу кореневих апексів проростків *A.thaliana* при дії Х-опромінення. Встановлено збільшення кількості профілей гранулярного ендоплазматичного ретикулула та загальної площі ЕР-тілець на зріз клітини через 2 год і через 10 діб після Х-опромінення більш ніж у 2 рази щодо контролю. Виявлено варіабельність ЕР-тілець за формою і розмірами, що залежала від дози рентгенівських променів. Характер таких перебудов у клітині може свідчити про певні зміни метаболізму, що здійснюються в діапазоні фізіологічної відповіді клітини. Уперше вивчено вплив Х-опромінення на динаміку утворення ЕР-тілець, похідних гранулярного ендоплазматичного ретикулула, у статоцитах та клітинах дистальної зони розтягу кореневих апексів проростків *A.thaliana*. Збільшення обсягу ЕР-тілець, які містять фермент β-глюкозидазу (РҮК 10), розглядається як адаптивна реакція клітини на дію іонізуючої радіації.

Ключові слова: ЕР-тілець, гранулярний ендоплазматичний ретикулум, ультраструктура, електронна мікроскопія, Х-опромінення, *Arabidopsis thaliana*.

Вступ. Рослини виступають головним компонентом автотрофної ланки біореєнеративних систем життєзабезпечення космонавтів [22], тому актуальними є дос-

лідження впливу на рослини двох основних факторів космічного польоту – мікрогравітації та іонізуючої радіації. Біологічні ефекти впливу космічної радіації на ріст

та розвиток рослин досліджуються як у космічному польоті, так і в наземних експериментах [5, 7]. Космічне випромінювання за рахунок високої енергії глибоко проникає у матерію. У залежності від зовнішньої та внутрішньої обшивки космічного корабля, а також обладнання, яке встановлено на борту, товщина захисного шару від радіаційних променів становить 1–30 см [8]. Згідно з даними НАСА (США) дози в кабіні космічного корабля, які впливають на живі організми, коливаються в діапазоні від 5 до 12 мГр за годину [9]. Відповідь різних видів рослин на іонізуюче випромінювання залежить від його природи, дози та тривалості дії, а також видової належності рослини та її фізіологічного стану [3]. Серед видів рослин, які використовувались у космічних і наземних експериментах, найбільш стійкими до радіаційного випромінювання вважаються представники родини Brassicaceae, до якої належить *Arabidopsis thaliana* [4, 7].

Види Brassicaceae характеризуються наявністю в клітинах похідних гранулярного ендоплазматичного ретикулуму (ГЕР) – ЕР-тілець, які вперше були описані в клітинах коренів *Raphanus sativus* [2] і пізніше названі "бонетками" на честь науковця, який їх відкрив. Надалі більш детально ЕР-тіліця, які звичайно мали розміри менше 1 мкм та були оточені рибосомами, описані у клітинах коренів *Arabis alpina*, *Brassica oleracea*, *Capparis spinosa* та *Cleome spinosa*, їх називали "таємничими органелами", тому що їхня функція залишалася невідомою. На сьогодні відомо, що ЕР-тіліця в клітинах *A. thaliana* [6] вибірково накопичують фермент β -глюкозидазу (РНК 10) з сигналом утримання в компартментах ЕР [14]. β -глюкозидаза (глюкозидглюкогідролаза, КФ 3.2.1.21) належить до класу глікозилгідролаз та гідролізує арил- та алкіл- β -D-глюкозиди, а також такі глюкозиди, як целюлоза та інші β -зв'язані олігосахариди [11]. Показано, що ЕР-тіліця в клітинах *A. thaliana* характеризуються високою лабільністю і чутливістю до таких зовнішніх впливів, як симульована мікрогравітація (кліностатування) [20], механічне пошкодження поверхневих тканин рослини [15, 18], дія гормонів [15, 16], колонізація коренів рослини ендоефітними грибами та бактеріями [17, 21]. Внаслідок дії вказаних чинників кількість та розмір ЕР-тілець у клітинах збільшувалися порівняно з контролем.

У дослідженнях структурно-функціонального стану клітин кореня в умовах реальної мікрогравітації в космічному польоті та кліностатування основна увага приділялася клітинам кореневого чохла як гравірецепторному апарату кореня [24]. Встановлено, що клітини дистальної зони розтягу (ДЗР), які є неспеціалізованими до сприйняття гравітації, реагують на зміни сили тяжіння змінами ультраструктури і метаболізму [12]. Також показано чутливість клітин ДЗР до зовнішніх стимулів, таких як механічний вплив, дія іонів металів, кисню і ауксину [10, 13]. Оскільки раніше нами показано чутливість ЕР-тілець до кліностатування [20], метою даної роботи було дослідити ультраструктуру та топографію ГЕР і ЕР-тілець у статочитах і клітинах ДЗР кореневих апексів проростків *A. thaliana* в контролі та при X-опроміненні.

Матеріали і методи. Проростки *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., екотип Columbia (Col-0) вирощували з насіння у стерильних умовах. Стерилізацію насіння здійснювали 70 % розчином етилового спирту та 12 % розчином гіпохлориту натрію з п'ятиразовим промиванням стерильною дистильованою водою. Перед посівом на живильне середовище Мурасіге та Скуга насіння стратифікували при температурі +4 °C протягом 3 діб. Після чого висівали у чашки Петрі діаметром 120 мм по 100–120 насінин у кожну. Проростки росли за освітлення 93 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ із фотоперіодом 16/8 год (світло/темрява) при температурі 22–24 °C та вологості 67±1 % протягом трьох та 13-ти діб з моменту проростання насіння. Тридобові проростки, що росли в окремих чашках Петрі, опромінювали рентгенівськими променями на приладі РУМ-17 (потужність дози 0,43 сГр/с) у дозах 0,5 Гр, 1 Гр, 2 Гр, 4 Гр, 6 Гр, 8 Гр, 10 Гр та 12 Гр. У експериментах досліджували проростки через 2 год та 10 діб після X-опромінення. Для контролю використовували тридобові та 13-тидобові проростки, які не були опромінені.

Апекси коренів довжиною 3–10 мм фіксували в 2,5 % розчині глутарового альдегіду на 0,1 М кокодилатному буфері (рН=7,2) при кімнатній температурі протягом 3 год, двічі промивали тим самим буфером для видалення надлишку фіксатора. Постфіксацію проводили 1 % розчином OsO₄ на кокодилатному буфері (рН=7,2) при температурі 4 °C протягом 4 год. Після цього апекси коренів промивали дистильованою водою та зневоднювали у серії спиртів висхідної концентрації та ацетоні, заливали в суміш смол епон-аралдит за стандартним методом [23]. Тонкі поздовжні зрізи корневих апексів завтовшки 50–70 нм отримували на ультрамикротомі MT-XL (RMR Instruments, США), поміщали на бленди з підкладкою із формвара та контрастували уранієм ацетатом і цитратом свинцю [19]. Зрізи досліджували на трансмісійному електронному мікроскопі JEM-1230 EX (Jeol, Японія) та фотографували на фототехнічну плівку Agfa (Agfa, Бельгія). Отримані негативи мікрофотографій зі збільшенням 3000–25000 сканували за допомогою програми HP Precisionscan Pro 3.1 (HewlettPackard, США). Отримані цифрові зображення аналізували за допомогою програмного забезпечення UTHSCSA ImageTool v. 3.0.

Всі дослідження проводили не менше ніж у трьох біологічних і трьох аналітичних повторях. Обробку даних було проведено за допомогою програми Excel пакету MicrosoftOffice 2010. Всі отримані числові значення тестували на нормальність розподілу значень у вибірці. Визначення достовірності різниці отриманих даних здійснювали за критерієм Стюдента (T-test) (p≤5 %) для незалежних вибірок з нормальним розподілом і критерієм Манна-Уїтні (U-test) (p≤5 %) для незалежних вибірок з розподілом, що відрізнявся від нормального [1].

Результати та обговорення. У контролі в апексах коренів три- та 13-тидобових проростків *A. thaliana* морфологічно виділялися кореневий чохлак, зона меристеми, ДЗР, центральна зона розтягу (ЦЗР) (рис. 1) та зона корневих волосків.

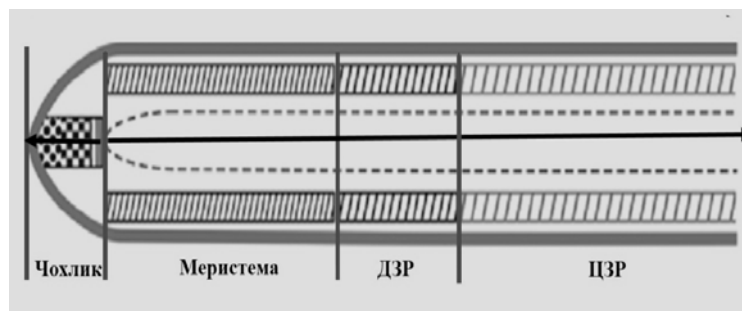


Рис. 1. Схема будови кореневого апекса *A. thaliana*.
ДЗР – дистальна зона розтягу, ЦЗР – центральна зона розтягу.
Стрілками вказано напрями диференціювання клітин

Диференціювання меристематичних клітин відбувалося в двох протилежних напрямках: до апікальної частини кореня (кореневого чохла) та до його базальної частини (ростових зон власне кореня). Колумела кореневого чохла зазвичай складалася із шести рядів клітин: перші два ряди від центра спокою в апікальному напрямі – меристематичні клітини, третій ряд – статоцити, які диференціюються, четвертий ряд – зрілі статоцити, п'ятий та шостий ряди – секреторні клітини. Зона розтягу власне кореня до центрального циліндра складалася з трьох шарів клітин – епідермісу, одного шару кори та ендодерми. У тридобових проростків ДЗР починалася приблизно на відстані $145,18 \pm 1,66$ мкм від верхівки кореня. У шарі кори ДЗР до центральної зони розтягу налічувалося чотири клітини. Кореневі апекси 13-тидобових проростків контролю морфологічно були подібні до таких у тридобових. Звичайно з ростом проростків збільшувалася довжина корневих апексів, при цьому ДЗР починалася приблизно на відстані $214,26 \pm 4,38$ мкм від верхівки кореня. У корневих апексах тридобових проростків статоцити мали середню довжину $13,98 \pm 5,06$ мкм та середню ширину $34,69 \pm 8,43$ мкм, у 13-тидобових проростків – $19,18 \pm 4,87$ мкм і $43,05 \pm 6,74$ мкм, відповідно. Середня довжина та середня ширина клітин ДЗР була такою: у тридобових проростків – $13,53 \pm 1,05$ мкм і $14,02 \pm 0,98$ мкм у 13-тидобових проростків – $16,98 \pm 2,43$ мкм і $17,56 \pm 2,57$ мкм, відповідно.

Морфологія апексів коренів проростків *A. thaliana* через 2 год та через 10 діб після Х-опромінення в дозах 0,5 Гр, 1 Гр, 2 Гр, 4 Гр, 6 Гр, 8 Гр, 10 Гр та 12 Гр достовірно не відрізнялася від такої контрольних проростків. Порушень у диференціюванні клітин корневих апексів не відмічали. У тридобових проростків ДЗР починалася приблизно на відстані $143,78 \pm 3,16$ мкм від верхівки кореня, у 13-тидобових – на відстані $214,32 \pm 5,17$ мкм. Через 2 год та через 10 діб після Х-опромінення достовірної різниці в розмірах статоцитів та клітин ДЗР не спостерігали. Середні розміри статоцитів у корневих апексах тридобових проростків були такими: довжина – $14,27 \pm 4,43$ мкм, ширина – $34,17 \pm 8,85$ мкм, у 13-тидобових проростків – $19,54 \pm 4,62$ мкм і $42,68 \pm 6,12$ мкм, відповідно. Клітини ДЗР корневих апексів тридобових проростків мали такі середні розміри: дов-

жина – $13,97 \pm 0,72$ мкм, ширина – $14,06 \pm 1,04$ мкм, 13-тидобових проростків – $16,95 \pm 2,47$ мкм і $17,52 \pm 2,61$ мкм відповідно.

У три- та 13-тидобових проростків *A. thaliana* в контролі статоцити кореневого чохла мали видовжену форму та характеризувалися полярністю: ядро, яке мало лопатоподібну форму, рідше округлу або овальну, знаходилося в проксимальній частині клітини, а амілопласти із щільно упакованими крохмальними зернами – в дистальній. Кількість крохмальних зерен округлої, овальної або неправильної форми варіювала в амілопластах у залежності від їхнього розміру. Гіалоплазма відрізнялася високою електронною щільністю за рахунок великої кількості вільних рибосом, місцями спостерігалися невеликі електронно прозорі ділянки. Дрібні вакуолі переважно округлої форми з електронно прозорим або гранулярним вмістом середньої електронної щільності у незначній кількості переважно локалізувалися біля ядра. Мітохондрії мали здебільшого овальну, округлу або видовжену форму, розвинену систему крист та електронно щільний матрикс, у якому спостерігалися електронно прозорі ділянки. Поодинокі диктіосоми складалися із 4-5 цистерн. Мітохондрії та диктіосоми розміщувалися відносно рівномірно по всій цитоплазмі. Агранулярний ЕР (АЕР) був слабо розвинений та представлений на зрізах статоцитів поодинокими профілями. Невеликі канали ГЕР головним чином розміщувалися вздовж клітинної стінки та біля амілопластів-статолітів, найбільші його скупчення містилися в дистальній та проксимальній частинах статоцитів. Вміст каналців та цистерн ГЕР був заповнений електронно щільною тонкофібрилярною речовиною. Візуально на рахували 1–3 профілей ГЕР на зріз статоцита кореневого апекса тридобових проростків та 3–5 профілей ГЕР на зріз статоцита 13-тидобових проростків. У тридобових проростків у зоні профілей ГЕР розміщувалися ЕР-тілця, округлі за формою, з електронно щільним тонкофібрилярним вмістом, мембрана яких була вкрита рибосомами (рис. 2). Кількість ЕР-тілець на зріз статоцита була 1-2 у тридобових проростків, при цьому середні розміри органел становили $0,0098 \pm 0,007$ мкм². У 13-ти добових проростків на зрізах статоцитів ЕР-тілець не спостерігали.

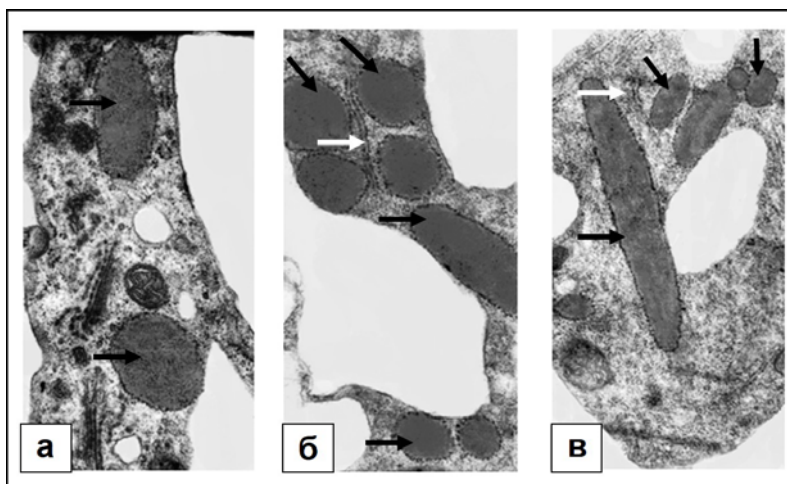


Рис. 1. Фрагменти клітин дистальної зони розтягу кореневого апекса *A. thaliana* в контрольних рослинах і через 10 діб після Х-опромінення:

а – контроль, б – доза 0,5 Гр, в – доза 8 Гр.

Стрілками білого кольору вказано гранулярний ендоплазматичний ретикулум, стрілками чорного кольору вказано ЕР-тілця.

Трансмісійна електронна мікроскопія. Масштаб – 200 нм

У контролі перші від меристеми дві клітини ДЗР у три- та 13-тидобових проростків *A. thaliana* містили по одному ядру округлої форми, яке було розташоване в центрі клітини, у третій та четвертій клітинах ядро набувало лопатоподібної форми та поступово зміщувалося до периферії клітини. Діаметр ядерця становив більше половини ядра. Іноді в ядрі спостерігалася "вакуоль". Щільність гіалоплазми знижувалася за рахунок зменшення кількості вільних рибосом. Нечисленні та гетерогенні за формою пластиди розташовувалися навколо ядра, деякі з них містили крохмальні зерна. Апарат Гольджі (АГ) перебував в активному стані, про що свідчило продукування диктіосомами численних везикул. Диктіосоми характеризувалися полярністю. Дрібні вакуолі, похідні АГ та ЕР, поступово збільшувалися в об'ємі та зливалися, утворюючи центральну вакуоль. Мітохондрії варіювали за формою та розмірами, а також за кількістю та топографією крист. АЕР на зрізах клітин ДЗР був представлений різними за формою та розмірами розширеними цистернами і везикулами. Значно розгалужені та видовжені цистерни ГЕР простягалися вздовж клітинної стінки та тонопласта. Вміст цистерн та каналів ГЕР був заповнений електронно щільною тонкофібрилярною речовиною. Між клітинною стінкою та тонопластом також знаходилися ЕР-тілця (рис. 2). Візуально на зріз клітини ДЗР тридобових проростків спостерігали 9–12 профілей ГЕР, на зріз клітини ДЗР 13-тидобових проростків 13–19 профілей ГЕР.

ЕР-тілця розміщувалися в безпосередній близькості біля профілей ГЕР. На поверхні ЕР-тілець звичайно були наявні рибосоми, їх вміст був заповнений електронно щільною тонкофібрилярною речовиною. ЕР-тілця на зрізах клітин ДЗР тридобових та 13-тидобових проростків мали округлу та овальну форму. На зріз клітини ДЗР тридобових проростків спостерігали від 8 до 11 ЕР-тілець, розміри яких становили в середньому від $0,011 \pm 0,002$ мкм² до $0,021 \pm 0,005$ мкм². На зрізах клітин ДЗР 13-тидобових проростків спостерігали від 15 до 20 ЕР-тілець середніми розмірами від $0,009 \pm 0,001$ мкм² до $0,028 \pm 0,007$ мкм².

Через 2 год після Х-опромінення в дозах 0,5 Гр, 1 Гр, 2 Гр, 4 Гр, 6 Гр, 8 Гр, 10 Гр та 12 Гр ультраструктура статочитів кореневого чохла тридобових проростків *A. thaliana* у загальних рисах залишалася такою, як у контролі, проте нами виявлено і певні відмінності, особливо в кількості профілей ГЕР та кількості і розмірах ЕР-тілець. Невеликі цистерни та канали ГЕР розміщувались у дистальній та проксимальній частинах статочита вздовж клітинної стінки та амілопластів-статолітів. Візуально спостерігали збільшення кількості профілей ГЕР на зріз статочита через 2 год після Х-опромінення в різних дозах щодо неопроміненого контролю в середньому в два рази (табл. 1), тобто за різних доз Х-опромінення збільшення профілей ГЕР на зріз статочита було майже однаковим.

Таблиця 1. Кількість профілей гранулярного ендоплазматичного ретикулула на зріз статочита кореневого чохла *A. thaliana* в контролі та при Х-опроміненні в різних дозах, шт

Вік проростків / доба	Параметри	Контроль	Період після Х-опромінення	Доза Х-опромінення							
				0,5 Гр	1 Гр	2 Гр	4 Гр	6 Гр	8 Гр	10 Гр	12 Гр
3	Кількість профілей	2,13 $\pm 0,78^*$	2 год	3,98 $\pm 1,48^*$	4,12 $\pm 1,34^*$	4,06 $\pm 1,41^*$	3,99 $\pm 1,47^*$	4,02 $\pm 1,44^*$	4,23 $\pm 1,23^*$	3,99 $\pm 1,57^*$	4,07 $\pm 1,39^*$
13		4,63 $\pm 0,52^*$	10 діб	10,11 $\pm 2,16^*$	10,32 $\pm 1,95^*$	9,99 $\pm 2,28^*$	10,27 $\pm 2,0^*$	10,23 $\pm 1,24^*$	10,31 $\pm 1,96^*$	10,05 $\pm 2,23^*$	10,18 $\pm 2,10^*$

$M \pm m$; $n=95$; $P=0,05$; t-критерій

Примітка: * – позначено статистично достовірні відмінності між відповідними значеннями.

Поряд з профілями ГЕР спостерігали ЕР-тілця. Як і в контролі, на мембранах ЕР-тілець розміщувалися рибосоми, а їх вміст був заповнений електронно щільною тонкофібрилярною речовиною. Характеристики ЕР-тілець у статочитах корневих апексів тридобових проростків через 2 год після Х-опромінення в різних дозах були однаковими. ЕР-тілця в кількості 3-4 на зріз

статочита були округлої та овальної форми. Середні розміри ЕР-тілець на зріз статочита не відрізнялися при різних дозах Х-опромінення та становили в середньому $0,0099 \pm 0,006$ мкм². Площа ЕР-тілець на зріз статочита через 2 год після Х-опромінення в різних дозах щодо контролю зростала, за рахунок збільшення їхньої кількості (табл. 2).

Таблиця 2. Параметри ЕР-тілець на зріз статочита кореневого чохла *A. thaliana* в контролі та при Х-опроміненні в різних дозах

Вік проростків / доба	Параметри	Контроль	Період після Х-опромінення	Доза Х-опромінення							
				0,5 Гр	1 Гр	2 Гр	4 Гр	6 Гр	8 Гр	10 Гр	12 Гр
3	Площа, мкм ²	0,015 $\pm 0,007^*$	2 год	0,041 $\pm 0,003^*$	0,041 $\pm 0,002^*$	0,040 $\pm 0,004^*$	0,040 $\pm 0,003^*$	0,039 $\pm 0,004^*$	0,038 $\pm 0,006^*$	0,039 $\pm 0,003^*$	0,038 $\pm 0,005^*$
	К-ість, шт	1,52 $\pm 0,38^*$		3,11 $\pm 0,68^*$	3,09 $\pm 0,72^*$	2,99 $\pm 0,78^*$	2,98 $\pm 0,56^*$	2,47 $\pm 0,61^*$	1,92 $\pm 0,57^*$	1,84 $\pm 0,73^*$	1,84 $\pm 0,77^*$
13	Площа, мкм ²	-	10 діб	0,032 $\pm 0,006^*$	0,032 $\pm 0,005^*$	0,032 $\pm 0,005^*$	0,032 $\pm 0,003^*$	0,031 $\pm 0,004^*$	0,031 $\pm 0,003^*$	0,031 $\pm 0,003^*$	0,031 $\pm 0,002^*$
	К-ість, шт	-		2,31 $\pm 0,72^*$	2,28 $\pm 0,64^*$	2,24 $\pm 0,43^*$	2,25 $\pm 0,57^*$	2,23 $\pm 0,52^*$	2,23 $\pm 0,44^*$	2,18 $\pm 0,75^*$	2,19 $\pm 0,78^*$

$M \pm m$; $n=95$; $P=0,05$; t-критерій

Примітка: * – позначено статистично достовірні відмінності між відповідними значеннями.

Через 10 діб після Х-опромінення тридодових проростків *A. thaliana* в дозах 0,5 Гр, 1 Гр, 2 Гр, 4 Гр, 6 Гр, 8 Гр, 10 Гр та 12 Гр ультраструктура статочитів кореневого чохла у загальних рисах була подібною до такої у тридодових проростків через 2 год після Х-опромінення в таких самих дозах. Так само було виявлено певні відмінності щодо контролю в кількості профілей ГЕР та кількості і розмірах ЕР-тілець. Візуально спостерігали збільшення кількості профілей ГЕР на зріз клітини від 4-5 у контролі до 8–13 через 10 діб після Х-опромінення. Середня кількість профілей ГЕР на зріз статочита за різних доз Х-опромінення була подібною (табл. 1). Профілі ГЕР були більш довгими та ширшими порівняно з контролем. Поряд із зростанням кількості профілей ГЕР відмічали появу значної кількості ЕР-тілець (табл. 2), здебільшого округлої, рідше овальної форми. Середні розміри ЕР-тілець на зрізі статочита становили в середньому $0,013 \pm 0,04$ мкм² та дос-

товірно не відрізнялися при різних дозах Х-опромінення.

Через 2 год після Х-опромінення в дозах 0,5 Гр, 1 Гр, 2 Гр, 4 Гр, 6 Гр, 8 Гр, 10 Гр та 12 Гр ультраструктура клітин ДЗР корневих апексів тридодових проростків *A. thaliana* була близько подібною до контролю. Поряд з цим спостерігали значне збільшення кількості профілей ГЕР та площі ЕР-тілець на зріз клітини ДЗР порівняно з контролем, які не залежали від дози Х-опромінення (табл. 3, 4). ГЕР на зрізах клітин ДЗР був представлений довгими каналами, які мали здатність до галуження. Вміст ЕР-тілець та каналів ГЕР, як і в контролі, був заповнений електронно щільною тонкофібрилярною речовиною. На зовнішній поверхні мембран ГЕР та ЕР-тілець щільно розміщувалися рибосоми (рис. 2). На зрізах клітин ДЗР ЕР-тіляця мали округлу, овальну та видовжену форму, розміри яких варіювали в середньому від $0,008 \pm 0,002$ мкм² до $0,032 \pm 0,006$ мкм².

Таблиця 3. Кількість профілей гранулярного ендоплазматичного ретикулула на зріз клітини дистальної зони розтягу кореневого апекса *A. thaliana* в контролі та при Х-опроміненні, шт

Вік проростків / доба	Параметри	Контроль	Період після Х-опромінення	Доза Х-опромінення							
				0,5 Гр	1 Гр	2 Гр	4 Гр	6 Гр	8 Гр	10 Гр	12 Гр
3	Кількість профілей	11,58 ±2,45*	2 год	23,32 ±3,18*	23,29 ±3,24*	23,47 ±3,26*	23,34 ±3,32*	23,58 ±3,21*	23,72 ±2,98*	23,69 ±3,23*	23,68 ±3,31*
13		15,35 ±3,48*	10 діб	20,17 ±3,27*	20,23 ±3,31*	20,19 ±2,43*	20,18 ±2,56*	20,32 ±2,25*	20,35 ±2,33*	20,33 ±2,42*	20,36 ±2,38*
M±m; n=95; P=0,05; t-критерій											

Примітка: * – позначено статистично достовірні відмінності між відповідними значеннями.

Таблиця 4. Параметри ЕР тілець на зріз клітини дистальної зони розтягу кореневого апекса *A. thaliana* в контролі та при Х-опроміненні в різних дозах

Вік проростків / доба	Параметри	Контроль	Період після Х-опромінення	Доза Х-опромінення							
				0,5 Гр	1 Гр	2 Гр	4 Гр	6 Гр	8 Гр	10 Гр	12 Гр
3	Площа, мкм ²	0,061 ±0,015*	2 год	0,153 ±0,069*	0,151 ±0,032*	0,150 ±0,038*	0,150 ±0,041*	0,152 ±0,053*	0,154 ±0,044*	0,152 ±0,026*	0,153 ±0,037*
	К-ість, шт	8,09 ±3,17*		24,18 ±4,14*	23,49 ±3,24*	23,72 ±3,09*	22,15 ±2,79*	20,43 ±3,12*	16,22 ±3,88*	17,48 ±4,01*	18,19 ±2,99*
13	Площа, мкм ²	0,098 ±0,013*	10 діб	0,171 ±0,024*	0,168 ±0,041*	0,168 ±0,044*	0,168 ±0,035*	0,169 ±0,028*	0,171 ±0,043*	0,170 ±0,033*	0,169 ±0,051*
	К-ість, шт	15,19 ±5,89*		28,17 ±6,12*	27,56 ±6,19*	27,43 ±6,13*	24,24 ±5,88*	23,06 ±4,98*	21,17 ±6,16*	21,34 ±6,05*	21,05 ±5,78*
M±m; n=95; P=0,05; t-критерій											

Примітка: * – позначено статистично достовірні відмінності між відповідними значеннями.

Через 10 діб після Х-опромінення тридодових проростків *A. thaliana* в дозах 0,5 Гр, 1 Гр, 2 Гр, 4 Гр, 6 Гр, 8 Гр, 10 Гр та 12 Гр ультраструктура клітин ДЗР кореневого апекса була подібною до такої у проростків через 2 год після Х-опромінення. Так само відмічали зміни в кількості профілей ГЕР та кількості і розмірах ЕР-тілець (табл. 3, 4). ЕР-тіляця на зрізах ДЗР варіювали за формою та розміром (рис. 2). Найменші ЕР-тіляця на зрізі клітини ДЗР мали розмір від 0,004 мкм² до 0,015 мкм². Форма таких ЕР-тілець була округлою та овальною. Окремі ЕР-тіляця досягали ~0,048 мкм², на зрізах клітин ДЗР вони мали видовжену форму.

Отже встановлено, що при Х-опроміненні в дозах 0,5 Гр, 1 Гр, 2 Гр, 4 Гр, 6 Гр, 8 Гр, 10 Гр та 12 Гр ріст і диференціювання статочитів та клітин ДЗР корневих апексів три- і 13-тидодових проростків *A. thaliana* відбуваються подібно до контрольних проростків. Водночас відмінності ультраструктурної організації клітин свідчать про певні зміни метаболізму та функціонального навантаження органел під впливом Х-опромінення. Вперше детально описані нами зміни у кількості профілей ГЕР, а також кількості та розмірах ЕР-тілець в статочитах та клітинах ДЗР при дії Х-опромінення демонструють їх чутливість до дії іонізуючої радіації. Суттєве збільшення профілей ГЕР може свідчити про по-

силення функціональної активності цих органел, зокрема секрецію білків. Збільшення майже в 2 рази середньої площі ЕР-тілець на зріз клітини та їх варіабельності за формою і розмірами в клітинах кореня при Х-опроміненні можна розглядати як прояв адаптивної реакції клітин на дію несприятливого чинника, що забезпечує ріст рослин в цих умовах. Характер таких перебудов у клітині може свідчити, як ми вже відмічали, про певні зміни метаболізму, що здійснюються в діапазоні фізіологічної відповіді клітини.

Висновки. Уперше вивчено вплив Х-опромінення на динаміку утворення ЕР-тілець, похідних гранулярного ендоплазматичного ретикула, в статочитах та клітинах дистальної зони розтягу кореневих апексів проростків *A. thaliana*. Збільшення обсягу ЕР-тілець, які містять фермент β -глюкозидазу (PYK10), розглядається як адаптивна реакція клітини на дію іонізуючої радіації.

Список використаних джерел:

1. Baran E. Simple data analysis forbiologists / E. Baran, F. Warry. – Phnom Penh: World Fish Center and the Fisheries Administration, 2008. – 67 p. Available from: http://aquaticcommons.org/1800/1/WF_1817.pdf
2. Bonnett H.T.J. Polyribosomes and cisternal accumulations in root cells of radish / H.T.J. Bonnett, E.H. Newcomb // *Cell Biol.*, 1965. – Vol. 27. – P. 423–432. doi: 10.1083/jcb.27.2.423.
3. Effects of sparsely and densely ionizing radiation on plants / V. de Micco, C. Arena, D. Pignalosa, M. Durante // *Radiation and Environmental Biophysics*, 2011. – Vol. 50, N 1. – P. 1–19. doi: 10.1007/s00411-010-0343-8.
4. The Relative Biological Efficiency of Gamma Rays and Fission Neutrons in Plant Species with Different Nuclear and Chromosome Volumes / B. Donini, A.H. Sparrow, L.A. Schairer, R.C. Sparrow // *Rad. Research.*, 1967. – Vol. 32. – P. 692–705. doi: 10.2307/3572281.
5. Esnault M.-A. Ionizing radiation: Advances in plant response / M.-A. Esnault, F. Legue, C. Chenal // *Environmental and Experimental Botany*, 2010. – Vol. 68, N 3. – P. 231–237. doi: 10.1016/j.envexpbot.2010.01.007.
6. A proteinase storing body that prepares for cell death or stresses in the epidermal cells of *Arabidopsis* / Y. Hayashi, K. Yamada, T. Shimada et al. // *Plant Cell Physiol.*, 2001. – Vol. 42. – P. 894–899. doi: 10.1093/pcp/pce144.
7. Holst R. W. Radiation effects on plants. / R.W. Holst, D.J. Nagel. In: W. Wang, J.W. Gorsuch, J.S. Hughes (Eds.) // *Plants for environmental studies*. Boca Raton, FL: Lewis Publishers, 1997. – P. 37–81.
8. Huston S.L. Space environments and effects: trapped proton model (NASA/CR-2002-211784) / S.L. Huston. – 2002. Available from: <https://ntrs.nasa.gov/archive/nasa/casi.ntrs.nasa.gov/20020063597.pdf>.
9. International Space Station Internal Radiation Monitoring (ISS Internal Radiation Monitoring) – 05.04.2017. Available from: https://www.nasa.gov/mission_pages/station/research/experiments/1043.html.
10. Ishikawa H. Specialized zones of development in roots / H. Ishikawa, M.L. Evans // *Plant Physiol.*, 1995. – Vol. 109, N 3. – P. 725–727.
11. Ketudat Cairns J.R. β -glucosidases / J.R. Ketudat Cairns, A. Esen // *Cell Mol Life Sci.*, 2010. Vol. 67, N 20. – P. 3389–3405. doi: 10.1007/s00018-010-0399-2.
12. Kordyum E.L. Biology of plant cell microgravity and under clinostating / E.L. Kordyum // *Int. Rev. Cytol.*, 1997. – Vol. 171. – P. 1–72. doi: 10.1016/S0074-7696(08)62585-1.
13. Noninvasive and continuous recordings of auxin fluxes in intact root apex with a carbon nanotube-modified and self-referencing microelectrode / S. Mancuso, A.M. Marras, V. Magnus, F. Baluška // *Analytical Biochemistry*, 2005. – Vol. 341. – P. 344–351. doi: 10.1016/j.ab.2005.03.054.
14. A novel ER-derived compartment, the ER body, selectively accumulates a β -glucosidase with an ER retention signal in *Arabidopsis*. / R. Matsushima, M. Kondo, M. Nishimura et al. // *Plant J.*, 2003. – Vol. 33. – P. 493–502. doi: 10.1046/j.1365-313X.2003.01636.x.
15. An endoplasmic reticulum derived structure that is induced under stress conditions in *Arabidopsis* / R. Matsushima, Y. Hayashi, M. Kondo et al. // *Plant Physiol.*, 2002. – Vol. 130. – P. 1807–1814. doi: 10.1104/pp.009464.
16. NAI1 gene that encodes a basic-helix-loop-helix-type putative transcription factor that regulates the formation of a novel ER-derived structure, the ER body / R. Matsushima, Y. Fukao, M. Nishimura, I. Hara-Nishimura // *Plant Cell.*, 2004. – Vol. 16. – P. 1536–1549. doi: 10.1105/tpc.021154.
17. Pyk10, a seed lingandroot specific gene and promoter from *Arabidopsis thaliana* / I. Nitz, H. Berkefeld, P.S. Puzio et al. // *Plant. Sci.*, 2001. – Vol. 161. – P. 337–346. doi: 10.1016/S0168-9452(01)00412-5.
18. Constitutive and inducible ER bodies of *Arabidopsis thaliana* accumulate distinct β -glucosidases / K. Ogasawara, K. Yamada, J.T. Christeller et al. // *Plant Cell Physiol.*, 2009. – Vol. 50, N3. – P. 480–488. doi: 10.1093/pcp/pcp007.
19. Reynolds E.S. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy / E.S. Reynolds // *J. Cell Biol.*, 1963. – Vol. 17, N 1. – P. 208–212. doi: 10.1083/jcb.17.1.208.
20. Romanchuk S.M. Ultrastructure of the statocytes and cells of the distal elongation zone of *Arabidopsis thaliana* under the conditions of clinorotation / S.M. Romanchuk // *Cytology and Genetics*, 2010. – Vol. 44, N 6. – P. 329–333. doi: 10.3103/S0095452710060010.
21. Sherameti I. PYK10, a β -glucosidase located in the endoplasmic reticulum, is crucial for the beneficial interaction between *Arabidopsis thaliana* and the endophytic fungus *Piriformospora indica* / I. Sherameti, Y. Venus, C. Drzewiecki // *Plant J.*, 2008. – Vol. 54. – P. 428–439. doi: 10.1111/j.1365-313X.2008.03424.x.
22. Sychev V.N. Biological component of life support systems for a crew in long-duration space expeditions / V.N. Sychev, M.A. Levinskikh; I.G. Podolsky // *Acta Astronaut.*, 2008. – Vol. 63. – P. 1119–1125. doi: 10.1016/j.actastro.2008.01.001.
23. Weigel D. *Arabidopsis: a laboratory manual* / D. Weigel, J. Glazebrook // New York Gold Spring Harbor Laboratory Press, 2002. – P. 354.
24. Wendt M. The polarity of statocytes and the gravisensitivity of roots are dependent on the concentration of calcium in statocytes / M. Wendt, A. Sievers // *Plant Cell Physiol.*, 1989. – Vol. 30. – P. 929–932. doi: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a077827.

References (Scopus):

1. Baran E, Warry F. Simple data analysis forbiologists. Phnom Penh: World Fish Center and the Fisheries Administration. 2008; 67 p. Available from: http://aquaticcommons.org/1800/1/WF_1817.pdf
2. Bonnett HTJ, Newcomb EH. Polyribosomes and cisternal accumulations in root cells of radish. *J Cell Biol* 1965; 27:423–432. doi: 10.1083/jcb.27.2.423.
3. De Micco, V, Arena C, Pignalosa D, Durante M. Effects of sparsely and densely ionizing radiation on plants. *Radiation and Environmental Biophysics*. 2011; 50(1):1–19. doi: 10.1007/s00411-010-0343-8.
4. Donini B, Sparrow AH, Schairer LA, Sparrow RC. The Relative Biological Efficiency of Gamma Rays and Fission Neutrons in Plant Species with Different Nuclear and Chromosome Volumes. *Rad. Research*. 1967; 32:692–705. doi:10.2307/3572281.
5. Esnault M-A, Legue F, Chenal C. Ionizing radiation: Advances in plant response. *Environmental and Experimental Botany*. 2010; 68(3):231–237. doi: 10.1016/j.envexpbot.2010.01.007.
6. Hayashi Y, Yamada K, Shimada T, Matsushima R, Nishizawa NK, Nishimura M, et al. A proteinase-storing body that prepares for cell death or stresses in the epidermal cells of *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*. 2001; 42:894–899. doi: 10.1093/pcp/pce144.
7. Holst R.W, Nagel DJ. Radiation effects on plants. In: Wang W, Gorsuch J. W., Hughes J.S. (Eds.). *Plants for environmental studies*. Boca Raton, FL: Lewis Publishers. 1997: 37–81.
8. Huston SL. Space environments and effects: trapped proton model (NASA/CR-2002-211784). 2002. Available from: <https://ntrs.nasa.gov/archive/nasa/casi.ntrs.nasa.gov/20020063597.pdf>
9. International Space Station Internal Radiation Monitoring (ISS Internal Radiation Monitoring). 05.04.2017. Available from: https://www.nasa.gov/mission_pages/station/research/experiments/1043.html
10. Ishikawa H, Evans ML. Specialized zones of development in roots. *Plant Physiol*. 1995 Nov; 109(3):725–727. PMID: 11539165.
11. Ketudat Cairns JR, Esen A. β -glucosidases. *Cell Mol Life Sci*. 2010; 67(20): 3389–3405. doi: 10.1007/s00018-010-0399-2.
12. Kordyum EL. Biology of plant cell microgravity and under clinostating. *Int. Rev. Cytol*. 1997; 171:1–72. doi:10.1016/S0074-7696(08)62585-1.
13. Mancuso S, Marras A M, Magnus V, Baluška F. Noninvasive and continuous recordings of auxin fluxes in intact root apex with a carbon nanotube-modified and self-referencing microelectrode. *Analytical Biochemistry*. 2005; 341:344–351. doi: 10.1016/j.ab.2005.03.054.
14. Matsushima R, Kondo M, Nishimura M, Hara-Nishimura I. A novel ER-derived compartment, the ER body, selectively accumulates a β -glucosidase with an ER retention signal in *Arabidopsis*. *Plant J*. 2003; 33:493–502. doi: 10.1046/j.1365-313X.2003.01636.x.
15. Matsushima R, Hayashi Y, Kondo M, Shimada T, Nishimura M, Hara-Nishimura I. An endoplasmic reticulum derived structure that is induced under stress conditions in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*. 2002; 130:1807–1814. doi: 10.1104/pp.009464.
16. Matsushima R, Fukao Y, Nishimura M, Hara-Nishimura I. NAI1 gene that encodes a basic-helix-loop-helix-type putative transcription factor that regulates the formation of a novel ER-derived structure, the ER body. *Plant Cell*. 2004; 16:1536–1549. doi:10.1105/tpc.021154.
17. Nitz I, Berkefeld H, Puzio PS, Grundler FMW. Pyk10, a seedling and root specific gene and promoter from *Arabidopsis thaliana*. *Plant Sci*. 2001; 161:337–346. doi: 10.1016/S0168-9452(01)00412-5.
18. Ogasawara K, Yamada K, Christeller JT, Kondo M, Hatsugai N, Hara-Nishimura I. Constitutive and inducible ER bodies of *Arabidopsis*

thaliana accumulate distinct β -glucosidases. Plant Cell Physiol. 2009;50(3): 480–488. doi:10.1093/pcp/pcp007.

19. Reynolds ES. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol. 1963 Apr; 17(1):208–212. PMID: 13986422; PMCID:PMC2106263.

20. Romanchuk SM. Ultrastructure of the statocytes and cells of the distal elongation zone of *Arabidopsis thaliana* under the conditions of clinorotation. Cytology and Genetics. 2010; 44(6):329–333. doi: 10.3103/S0095452710060010

21. Sherametil, VenusY, DrzewieckiC, TripathiS, DanVM, Nitzl, et al. 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 J. 2008;54:428–439. doi: 10.1111/j.1365-3113.2008.03424.x.

22. SychevVN, LevinskikhMA, Podolsky, IG. Biological component of life support systems for a crew in long-duration space expeditions. Acta Astronaut. 2008; 63:1119–1125. doi: 10.1016/j.actaastro.2008.01.001.

23. Weigel D, Glazebrook J. *Arabidopsis: a laboratory manual*. New York Gold Spring Harbor Laboratory Press, 2002: 354.

24. Wendt M, Sievers A. The polarity of statocytes and the gravisensitivity of roots are dependant on the concentration of calcium in statocytes. Plant Cell Physiol. 1989; 30: 929–932. doi: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a077827.

Надійшла до редколегії 07.02.2019

Отримано виправлений варіант 06.03.2019

Підписано до друку 06.03.2019

Received in the editorial 07.02.2019

Received a revised version on 06.03.2019

Signed in the press on 06.03.2019

С. Романчук, млад. науч. сотр.

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

УЛЬТРАСТРУКТУРА ЭР-ТЕЛЕЦ В СТАТОЦИТАХ И КЛЕТКАХ ДИСТАЛЬНОЙ ЗОНЫ РАСТЯЖЕНИЯ КОРНЕВЫХ АПЕКСОВ *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH. ПОД ДЕЙСТВИЕМ Х-ОБЛУЧЕНИЯ

Среди видов растений, которые использовались в космических и наземных экспериментах, наиболее устойчивыми к радиационно-му излучению считаются представители семейства Brassicaceae. Предполагается, что ЭР-тельца, которые являются производными гранулярного эндоплазматического ретикулума и селективно накапливают фермент β -глюкозидазу (РНК 10), могут быть ответственными за эту устойчивость. Цель исследования – изучить ультраструктуру статочитов и клеток дистальной зоны растяжения корневых апексов проростков *A. thaliana* в контроле и под действием Х-облучения, с учетом топографии гранулярного эндоплазматического ретикулума и ЭР-телец. Проростки выращивали на питательной агаризованной среде. Облучение проростков осуществляли рентгеновскими лучами на приборе РУМ-17 (мощность дозы 0,43 сГр/с) в дозах 0,5 Гр, 1 Гр, 2 Гр, 4 Гр, 6 Гр, 8 Гр, 10 Гр и 12 Гр. Апельсы корней фиксировали в смеси смол эпон-аралдит. Ультратонкие продольные срезы исследовали на трансмиссионном электронном микроскопе JEM-1230 EX (Jeol, Япония). Показано сходство с контролем и различия ультраструктуры статочитов и клеток дистальной зоны растяжения корневых апексов проростков *A. thaliana* под действием Х-излучения. Установлено увеличение количества профилей гранулярного эндоплазматического ретикулума и общей площади ЭР-телец на срез клетки через 2 ч и 10 суток после Х-облучения более чем в два раза по отношению к контролю. Виявлено вариабельность ЭР-телец по форме и размерам, что зависело от дозы рентгеновских лучей. Характер таких перестроек в клетке может свидетельствовать об определенных изменениях метаболизма, осуществляемых в диапазоне физиологического ответа клетки. Впервые изучено влияние Х-облучения на динамику образования ЭР-телец, производных гранулярного эндоплазматического ретикулума, в статочитах и клетках дистальной зоны растяжения корневых апексов проростков *A. thaliana*. Увеличение объема ЭР-телец, которые содержат фермент β -глюкозидазу (РНК 10), рассматривается как адаптивная реакция клетки на действие ионизирующей радиации.

Ключевые слова: ЭР-тельца, гранулярный эндоплазматический ретикулум, ультраструктура, электронная микроскопия, Х-облучение, *Arabidopsis thaliana*.

S. Romanchuk, Junior Res.

M. G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, Kyiv, Ukraine

ULTRASTRUCTURE OF ER-BODIES IN STATOCYTES AND CELLS OF THE DISTAL ELONGATION ZONE OF *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH. ROOT APICES UNDER X-RADIATION

Among plants used in spaceflight experiments, species of family Brassicaceae are considered as the most resistant to radiation exposure. It is supposed that ER-bodies, which are derivative of granular endoplasmic reticulum and selectively accumulate an enzyme β -glucosidase, may be responsible for this resistance. The aim of the study was to investigate the ultrastructure and topography of ER-bodies in statocytes and cells of the distal elongation zone in root apices of *A. thaliana* seedlings in the control and under X-radiation. Methods. Seedlings grown on agar nutrient medium were treated with X-rays of doses 0.5 Gy, 1 Gy, 2 Gy, 4 Gy, 6 Gy, 8 Gy, 10 Gy, and 12 Gy on the unit RUM-17 (dose rate 0.43 cGr/s). The root apices were fixed with a mixture of epoxide resins. Ultra-thin longitudinal sections were investigated with a transmission electron microscope JEM-1230 EX. Results. It was shown the similarity in the root apex cell ultrastructure in control and under X-radiation. At the same time there were some differences in the ultrastructure of statocytes and cells of the distal elongation zone under X-radiation. An increase in the number of profiles of granular endoplasmic reticulum and the total area of ER-bodies per cell in two hours and ten days after X-radiation more than twice in comparison to control was established. It was revealed the variability of ER-bodies in shape and size depending on the dose of X-rays. The nature of such alterations in the cell may indicate certain changes in metabolism, carried out within the range of cell physiological responses. Conclusions. For the first time, the influence of X-radiation on dynamics of the formation of ER-bodies, which are derivative of granular endoplasmic reticulum, in statocytes and cells of the distal elongation zone in root apices of *A. thaliana* seedlings has been studied. Increased area of ER-bodies, which contain β -glucosidase (PYK 10), is considered as an adaptive cell response to ionizing radiation.

Keywords: ER-bodies, granular endoplasmic reticulum, ultrastructure, electron microscopy, X-radiation, *Arabidopsis thaliana*.