
ПРОБЛЕМИ НООСФЕРОЛОГІЇ ТА КОСМІЧНОЇ ЕКОЛОГІЇ

УДК 574

Е. Л. Кордюм

УСЛОВИЯ МИКРОГРАВИТАЦИИ – ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ОСНОВА ДЛЯ ПОЗНАНИЯ РОЛИ ГРАВИТАЦИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ РАСТЕНИЙ

Е. Л. Кордюм

Институт ботаники ім. М. Г. Холодного НАН України

УМОВИ МІКРОГРАВІТАЦІЇ – ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНА ОСНОВА
ДЛЯ ПІЗНАННЯ РОЛІ ГРАВІТАЦІЇ В ОНТОГЕНЕЗІ РОСЛИН

Розглянуто особливості впливу умов мікрогравітації на онтогенез рослин на клітинному рівні. Наведено результати досліджень біологічних експериментів, проведених на біосупутниках. Представлено перспективи подальших досліджень біологічної ролі гравітації.

Ключові слова: гравітація, онтогенез, гравічутливість.

E. L. Korduun

M. G. Kholodnyj botany institute of the NAS of Ukraine

MICROGRAVITY CONDITIONS – EXPERIMENTAL BASIS USED
FOR THE INVESTIGATION OF A GRAVITY ROLE IN THE PLANTS' ONTOGENESIS PROCESS

Special features of the microgravity impact on the plants' ontogenesis on the cellular level were investigated in the present paper. Result of the biological experiments that were made in the biosatellites are presented. The perspectives and importance of an investigation of the gravity's biological role are shown.

Keywords: gravity, ontogenesis, biosatellites.

Орбитальные полеты космических аппаратов позволили приступить к уникальным экспериментам, имеющим целью исследовать влияние гравитации – кардинального геофизического фактора на функционирование биосферы Земли, в том числе ее автотрофного звена – растений. Поскольку изменить величину гравитации $1g$ в земных условиях на более или менее длительный период времени невозможно, изучение биологической роли этого экологического фактора стало реальным только в космическую эру: на борту космического аппарата, находящегося в орбитальном полете, создается динамическая невесомость, микрогравитация, что позволяет с помощью бортовой центрифуги получать ступенчатые величины гравитации до $1g$ и выше. Таким образом, биологи имеют возможность изучать влияние микрогравитации и, следовательно, гравитации на пространственную ориентацию, физиологию и биохимию организмов, морфогенез, репродукцию и дифференцировку клеток, т. е. процессы, лежащие в основе роста и развития индивидуумов. Гравитационная биология как одно из направлений космической биологии возникла в 50-е годы XX столетия. В ее задачу входит выяснение биологической роли гравитации на основе исследований влияния измененной гравитации – реальной микрогравитации в космическом полете и условиях, которые частично воспроизводят биологические эффекты реальной

© Кордюм Е. Л., 2009

микрогравитации в лаборатории: клиностамирование, гипокинезия, водная иммерсия, а также гипергравитации, создаваемой с помощью центрифуг, на различные живые системы, культуры органов, тканей и клеток. Поскольку вопрос о степени специализации к действию гравитации является одним из важнейших в исследованиях биологических эффектов микрогравитации, объектами космической биологии являются организмы, отличающиеся по уровню сложности их организации – бактерии, простейшие, грибы, низшие и высшие растения, амфибии, рыбы, птицы и млекопитающие *in vivo* и *in vitro*. Результаты фундаментальных исследований в этой области биологии необходимы для решения современных проблем общей биологии и являются базовыми для разработки космических клеточных биотехнологий и создания контролируемых экологических систем жизнеобеспечения в космических аппаратах, значение которых резко возросло в связи с планами длительных пилотируемых полетов в открытом космосе, посещениях Луны и Марса.

Биологические эксперименты, проведенные на биоспутниках серии «Космос», орбитальных станциях «Салют» и «Мир», космических кораблях многоразового использования «Шаттл» в условиях реальной микрогравитации и ее частичного моделирования на Земле, дали возможность впервые оценить роль гравитации на клеточном и молекулярном уровнях, внести новое в выяснение механизмов тропических реакций растений, обеспечивающих их пространственное расположение и, таким образом, путей включения сигналов экологических факторов в осуществление нормального развития растительных организмов (Газенко, 1974; *Halstead, Dutcher*, 1987; *Claassen, Spooner*, 1994; *Perbal et al.*, 1997; *Kordyum*, 1997). В экспериментах с высшими растениями, которые росли и развивались в условиях космического полета определенное время, было показано сохранение и реализацию генетической информации в процессах морфогенеза вегетативных и генеративных органов. Установлено, что: 1) высшие растения растут и развиваются в условиях космического полета; 2) процессы морфогенеза, цитокинеза и клеточной дифференцировки осуществляются в условиях микрогравитации без существенных отклонений от нормы; 3) происходят существенные изменения клеточного метаболизма по сравнению с наземным контролем, которые отражаются в перестройке ультраструктурной организации клеток, на основании чего был сделан вывод, что клетка чувствительна к гравитации; 4) изменяется внутриклеточный кальциевый баланс; 5) микрогравитация относится к таким внешним факторам, которые не препятствуют адаптации клеток к их влиянию в рамках генетически детерминированной нормы реакции. Обосновано фундаментальное положение, вытекающее из концепции о существенном влиянии микрогравитации на метаболизм клеток независимо от их видовой и тканевой принадлежности, о том, что делящиеся и активно метаболизирующие клетки являются наиболее чувствительными к действию микрогравитации. Показано, что изменения метаболизма клеток в условиях микрогравитации ведут 1) к ускорению роста и дифференцировки меристематических и растущих растяжением клеток и 2) старения дифференцированных клеток и, следовательно, сокращению периода деятельности меристем и в ряде случаев – онтогенеза организмов (*Kordyum*, 1997).

В представлениях о гравичувствительности растительной клетки акцентируется внимание (*Kordyum, Guikema*, 2001) на отличиях в использовании терминов «восприятие клеткой гравитационного сигнала» и «чувствительность клетки к гравитации». Первый термин относится к активному использованию гравитационного сигнала клетками, специализированными к восприятию этого сигнала, для осуществления нормальной пространственной ориентации, роста и развития растений (гравитропизм), второй – к стабильности структуры и метаболизма клеток в гравитационном поле (клетки, не специализированные к восприятию гравитации) и изменению их параметров под влиянием микрогравитации. Строение гравирецепторных органов разнообразно, но практически рецепторы гравитационного сигнала в них определены – это статолиты различной природы, меняющие свое положение в направлении вектора гравитации и запускающие, таким образом, последующие звенья гравитационного ответа (*Sievers, Volkman*, 1977; *Sack*, 1997; *Kiss*, 2000). Структурная организация гравирецепторных органов и клеток

генетически детерминирована. Получена достаточно полная информация относительно строения и дифференцировки специализированных к восприятию гравитации клеток корневого чехлика в условиях микрогравитации. Как известно, пространственная ориентация органов высших растений осуществляется при помощи ростовых движений растений, так называемых тропизмов, которые являются физиологическими реакциями на гравитацию (гравитропизм), свет (фототропизм), химические вещества (хемотропизм), воду (гидротропизм). Корни, растущие в направлении гравитационного вектора, выявляют положительный гравитропизм, побеги, растущие в направлении, противоположном гравитационному вектору, – отрицательный, корневые волоски, растущие более или менее перпендикулярно к вектору гравитации, – плагиотропизм. Специализированные гравирецепторные клетки корневого чехлика называются статоцитами, а амилопласты-пластиды, заполненные крахмальными зёрнами и оседающие в дистальной (нижней) части клетки в направлении гравитационного вектора, – статолитами; ядро статоцита остается в проксимальной (верхней) части, т. е. статоцит определенным образом поляризован. Показано, что в условиях микрогравитации гравирецепторный аппарат корневого чехлика формируется, но не функционирует в отсутствие гравитационного вектора: амилопласты-статолиты не оседают в нижней части статоцита, а располагаются по всему объему клетки, тяготея к ее центру. Одновременно установлено, что невозможность осуществления гравитропической реакции в условиях микрогравитации компенсируется фототропизмом, т. е. направленный свет обеспечивает в этих условиях достаточно нормальное пространственное расположение органов растения. Выдвинутое положение является одним из базовых в создании технологий космического растениеводства и открывает новые возможности для изучения механизмов отдельных тропических реакций растений в чистом виде, т. е. в отсутствие гравитации.

Представлена новая модель первой фазы гравитропической реакции – восприятия гравитационного сигнала, согласно которой амилопласты в статоцитах не являются простой статолитной массой, а выполняют более сложную функцию. Гравиндуцируемое перемещение амилопластов в определенном порядке ведет к установлению новой функциональной связи между статолитами и рецептором-ядром, получающим некий сигнал, возможно химической природы, от амилопластов. Предполагается, что роль сигнальных молекул выполняют сахара, которые могут индуцировать в ядре экспрессию генов, кодирующих белки – переносчики ауксина; ядро играет промежуточную роль в передаче гравитационного сигнала в зону растяжения после его восприятия амилопластами.

Постулируется на основе космических и клиностатных экспериментов, что плагиотропизм клеток с верхушечным ростом, например, корневых волосков в гравитационном поле обеспечивается апикально-базальным градиентом ионов кальция в клетке и актиновым цитоскелетом. Особое место в гравитационной биологии занимают исследования гравичувствительности протонемы мхов и папоротников, апикальная клетка которой является одновременно местом восприятия гравитационного сигнала и реализации гравитропической реакции. В гравитационном поле в темноте гравистимулируемая протонема растет плотным пучком в направлении, противоположном вектору гравитации, т. е. проявляет отрицательный гравитропизм. Однако в условиях микрогравитации в темноте происходит переориентация роста протонемы, нити которой расходятся и загибаются, образуя спиральные структуры (Демків, 1998). Именно космические эксперименты позволили впервые выявить эндогенно контролируемые морфогенетические проявления (пространственную рандомизацию и спиральный рост), которые в гравитационном поле затушевываются более сильными экзогенными факторами – гравитацией и светом, и продемонстрировали эффективность использования протонемы для исследований механизмов влияния гравитации на клеточном и субклеточном уровнях.

В поисках механизмов гравичувствительности клеток, не специализированных к восприятию гравитации, значительное внимание уделяется цитоскелету, который, как предполагается, выполняет роль индикатора клеточных функций, определяющих гравичувствительность организмов. Начиная с концепции гравитационного

гомеостаза (Nace, 1983), согласно которой стабильное положение и оптимальная ориентация клеток в гравитационном поле определяется состоянием механического напряжения внутриклеточных элементов (микротрубочек и микрофиламентов), составляющих цитоскелет, во многих последующих концепциях гравичувствительности клетки именно цитоскелету отводится существенная роль в стабильности пространственно-временной организации клеток в гравитационном поле и ее изменениях под влиянием микрогравитации (Baluska, Hasenstein, 1997; Кордюм, 2003; Kordyum, 2003; Kalinina, 2006). Как известно, ионы кальция регулируют процессы полимеризации и деполимеризации белков цитоскелета – актина и тубулина. К тому же ионы кальция как вторичного мессенджера играют ключевую роль в передаче внешних и внутренних сигналов в специфические ответы клеток, проявляющиеся в определенных физиологических процессах. Функцию вторичного мессенджера ионы кальция выполняют путем изменений внутриклеточной концентрации при действии экзогенных и эндогенных сигналов. Полученные экспериментальные данные относительно повышения концентрации ионов кальция в клетках при действии измененной гравитации открывают новые подходы к изучению кальций- и гравизависимых процессов в клетках.

Поскольку анализ имеющихся довольно многочисленных литературных данных показывает наличие многих, далеко не решенных, актуальных проблем гравичувствительности организмов, обсуждаются перспективы дальнейших исследований биологической роли гравитации.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Газенко О. Г.** Космическая биология (некоторые итоги и перспективы) / О. Г. Газенко, Е. А. Ильин, Г. П. Парфенов // Изв. АН СССР. – Сер. биол. – 1974. – 4. – С. 461-475.
- Демків О. Т.** Гравіморфогенез протонеми листяних мохів / О. Т. Демків, Е. Л. Кордюм, М. Г. Таїрбеков та ін. // Доп. НАНУ. – 1998. – № 7. – С. 163-166.
- Кордюм Е. Л.** Роль цитоскелета в гравичувствительности растительной клетки: экспериментальные данные и гипотезы / Е. Л. Кордюм, Г. В. Шевченко // Цитология и генетика. – 2003. – 37. – С. 56-68.
- Baluska F., Hasenstein K. H.** Root cytoskeleton: its role in perception of and response to gravity // *Planta*. – 1997. – 203. – P. 69-78.
- Claassen D. E., Spooner B. S.** The impact of alterations in gravity on aspects of cell biology // *Int. Rev. Cytol.* – 1994. – 156. – P. 301-373.
- Halstead T. W., Dutcher F. R.** Plants in Space // *Annu Rev. Plant Physiol.* – 1987. – 138. – P. 317-345.
- Kalinina Ya.** Tubulin cytoskeleton alterations in cells of *Brassica rapa* roots under clinorotation: Conference «Plant Dynamics: from Molecules to Ecosystems» (28 May – 1 June 2006). – Hungary, 2006. – P. 119.
- Kiss J. Z.** Mechanisms of the early phases of plant gravitropism // *Crit. Rev. Plant Sci.* – 2000. – 19. – P. 551-573.
- Kordyum E. L.** A role of the cytoskeleton in plant cell gravisensitivity and Ca²⁺-signaling in microgravity // *Cell. Biol. Int.* – 2003. – 27. – P. 219-221.
- Kordyum E. L.** Plant cells in microgravity and under clinostating // *Int. Rev. Cytol.* – 1997. – 171. – P. 1-78.
- Kordyum E. L., Guikema J. A.** An active role of the amyloplasts and nuclei of root statocytes in graviperception // *Adv. Space Res.* – 2001. – 27. – P. 951-956.
- Nace G. W.** Gravity and positional homeostasis of the cell // *Adv. Space Res.* – 1983. – 3. – P. 159-168.
- Perbal G., Driss-Ecole D., Tewinkel M., Volkmann D.** Statocyte polarity and gravisensitivity in seedlings roots grown in microgravity // *Planta*. – 1997. – 203. – P. 57-62.
- Sack F. D.** Plastids and gravitropic sensing // *Planta*. – 1997. – 203. – P. 63-68.
- Sievers A., Volkmann D.** Ultrastructure of gravity-perceiving cells in plant roots // *Proc. R. Soc. Lond.* – 1977. – 199. – P. 525-536.

Надійшла до редколегії 08.10.08