

УДК 581.17

Космічна біологія: сучасний стан в світі та Україні

Є. Л. Кордюм

Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, Київ

Надійшла в редакцію 21.07.97

Розглядаються основні напрямки досліджень в галузі космічної біології в світі та її стан і перспективи розвитку в Україні. Висвітлюються головні завдання з космічної біології в Державній космічній програмі України та міжнародні зв'язки українських вчених в цій галузі.

ВСТУП

На протязі чотирьох десятиріч космічної ери на борту штучних супутників Землі (біосупутники серії «Космос» — «Біон-1»—«Біон-11»), космічних кораблів одноразового використання («Восток», «Восход», «Зонд», «Союз», «Дискаверер», «Біосателіт-II», «Скайлаб-3», «Скайлаб-4», «Аполлон») та багаторазового типу «Шаттл», а також орбітальних станцій «Салют» та «Мир» здійснений широкий діапазон біологічних експериментів в рамках нової галузі біології — космічної, яка сьогодні є однією з найактуальніших в системі космічних наук. Вивчаючи біологічні ефекти факторів космічного польоту, в першу чергу мікрогравітації та важкого компонента космічної галактичної радіації, з якими живі системи не стикалися на Землі, космічна біологія, виникнення якої обумовлене науково-технічним прогресом та безпосередньо пов'язане з проникненням людини у космічний простір, одержує принципово нову наукову інформацію. Вона є надзвичайно важливою для з'ясування фундаментальних проблем сучасної біології та є базовою для розробки космічних клітинних біотехнологій та контролювання екологічних систем життезабезпечення людини в космічних літальних апаратах, значення яких тепер різко зросло у зв'язку з планами пілотованих польотів в далекий космос, відвідання Місяця та Марса. Створення таких систем і біотехнологій та прогнозування надійності їх функціонування неможливі без глибоких знань щодо ступеня та спрямованості дії факторів космічного польоту на живі організми.

Дослідженнями в галузі космічної біології закладені експериментальні основи гравітаційної біології

(її виникнення відносять до 50-х років ХХ століття), яка з'ясовує роль гравітації — кардинального постійно діючого геофізичного фактора — в існуванні живих систем. В космічну еру біологи одержали унікальну можливість досліджувати вплив невагомості і, отже, гравітації на просторову орієнтацію, фізіологію та біохімію організмів, морфогенез, клітинну репродукцію та диференціювання, тобто процеси, що лежать в основі росту і розвитку живих істот. Оскільки питання про ступінь спеціалізації організмів до гравітації уявляється найбільш суттєвим при з'ясуванні біологічних ефектів невагомості, об'єктами космічної біології є організми, різні за рівнем складності, — бактерії, найпростіші, гриби, нижчі та вищі рослини, комахи, земноводні, риби, птахи, ссавці, *in vivo* та *in vitro*. Крім експериментів в космічному польоті, провадяться наземні дослідження по моделюванню впливу окремих факторів польоту на біологічні системи.

В розвитку космічної біології, починаючи з кінця 1950-х років, умовно виділяють два етапи: 1) дослідження на організмах, які знаходилися в стані спокою (тривалість експериментів від декількох діб до двох та більш років) та 2) дослідження на організмах, які ростуть та розвиваються на борту космічних літальних апаратів.

В результаті виконання робіт первого етапу (вивчення показників життєдіяльності організмів у післяпольотному періоді) показана принципова можливість тривалого перебування бактеріальних та рослинних організмів в стані спокою в космічному польоті без істотних порушень життездатності популяцій після польоту. Саме дослідження другого етапу, виконані на різних за ступенем склад-

ності організмах, які знаходилися в активному фізіологічному стані під час польоту, дозволили виявити різнобічну дію факторів польоту на життєдіяльність та ріст живих систем (Газенко і др., 1974; Дубинин, Ваулина, 1976; Сытник і др., 1984; Halstead and Dutcher, 1984, 1987; Космонавтика ССРС, 1987; Cogoli et al., 1990; Физиологические проблемы невесомости, 1990; Sievers and Hensel, 1991; Claasen and Spooner, 1992; Kordyum, 1997). В світлі знайдених закономірностей впливу окремих факторів космічного польоту на біологічні системи вищого та нижчого порядків було встановлено, що основними діючими факторами польоту є невагомість та космічна радіація. В ході дискусії, яка велася з початку 1970-х років щодо питань індиферентності або чутливості клітин до невагомості і, отже, гравітації, на основі експериментальних даних було визнано, що клітина є гравічутливою. Тому сьогодні можна говорити про реальність переходу до третього етапу у розвитку космічної біології, безпосередньо пов'язаного з відкриттям гравічутливості клітини, — пізнанню глибинних механізмів дії невагомості та гравітації на клітинному, субклітинному і молекулярному рівнях і створенню теоретичних уявлень щодо життєдіяльності, репродукції, росту і розвитку організмів в умовах невагомості.

На світовому рівні космічна біологія, як і інші напрямки природничих, технічних та суспільних наук, які створені космічним простуванням людства, є предметом діяльності кількох міжнародних організацій; з них основні — Міжнародна астронавтична федерація (МАФ), Міжнародна академія астронавтики (МАА) та Міжнародний комітет з космічних досліджень (КОСПАР). МАФ заснована в 1950 р.; її діяльність спрямовується на прискорення розвитку астронавтики в мирних цілях, широке розповсюдження технічної інформації, стимуляцію громадського інтересу до космічних польотів, організацію конгресів та симпозіумів, кооперацію з іншими організаціями в усіх аспектах природничих, технічних та соціальних наук, які мають відношення до астронавтики та мирного використання відкритого космосу. В серпні 1960 р. МАФ створила Міжнародну академію астронавтики, метою якої є сприяння розвитку астронавтики в мирних цілях, а також визначення осіб, які зробили значний внесок в космічну науку та технологію, забезпечення активної участі своїх членів в діяльності академії та роботи спеціалізованих комітетів з різних напрямків космічної науки, включаючи космічну біологію та медицину, кооперацію наукових досліджень шляхом проведення симпозіумів та нарад і т. д. Щорічно МАА разом з МАФ організовує Міжнародні астронавтичні конгреси, тру-

ди яких публікуються в спеціальних випусках журналу «Acta Astronautica».

В жовтні 1958 р. Міжнародна рада наукових спілок організувала КОСПАР для продовження міжнародної програми досліджень на ракетах та супутниках, яка успішно здійснювалася на протязі 1957—1958 рр. Було визначено, що першочергове завдання КОСПАР полягає в забезпеченні світової наукової спільноти умовами, за якими вона зможе використовувати можливості аеростатів, ракет, супутників та інших космічних апаратів для наукових досліджень та обмінюватися одержаною інформацією на базі співробітництва.

Діяльність КОСПАР відбувається за допомогою Наукових комісій, які сформовані за напрямками різних галузей науки та є відповідальними за міжнародну координацію експериментальних досліджень в космосі, підтримку взаємодії між експериментаторами та теоретиками для підвищення результативності космічних наукових досліджень, особливо в інтерпретації одержаних експериментальних даних, стимуляцію та координацію обміну науковою інформацією, організацію наукових симпозіумів та тематичних нарад для обговорення результатів космічних досліджень, підготовку матеріалів наукових форумів для видання в журналі «Advances in Space Researches», довідок про сучасний стан розвитку космічних досліджень для ООН тощо. Загальні наукові асамблей КОСПАР проводяться з 1958 р., щорічно до 1979 р., а з 1980 р. — раз у два роки.

ОСНОВНІ НАПРЯМКИ КОСМІЧНОЇ БІОЛОГІЇ В СВІТІ

В сьогодній космічній біології можна виділити чотири основних розділи:

- гравітаційна біологія;
- радіаційна біологія;
- планетарна біологія та пребіотичний синтез,
- природні та штучні екосистеми

(саме таким розділом відповідають підкомісії Наукової комісії КОСПАР з космічної біології та медицини (Life Sciences as Related to Space), які практично охоплюють всі головні напрямки космічної біології та визначають коло її актуальних питань, що вирішуються на сучасному науково-методичному рівні).

Гравітаційна біологія. Досліджуються біологічні ефекти зміненої гравітації, в першу чергу реальній мікрогравітації (замість прийнятого раніше терміну «невагомість», оскільки в космічному польоті встановлена наявність певних прискорень, які виникають внаслідок роботи двигунів під час корекції траекторії, наукового та технічного обладнання,

руху космонавтів тощо) в космічному польоті, симульованої мікрогравітації (кліностатування, гі-покінезія, ортостатика, водна імерсія та ін.) та підвищеної гравітації за допомогою центрифуг в наземних експериментах відносно людини, тварин, рослин, мікроорганізмів, культур тканин та клітин, що забезпечує широкі можливості для гравітаційної біології, а також вібрації. З'ясовується біологічне значення різних величин гравітації, нижчих за 1g, при використані центрифуг в космічному польоті та встановлюються межі гравічувливості живих істот. Вивчаються механізми гравірецепції та просторового розташування організмів, реакції одно-клітинних організмів та клітин в культурі на зміну гравітацію, розробляються теоретичні моделі дії гравітації на клітини. Дослідження провадяться на популяційному, організмовому, клітинному та молекулярному рівнях. Визначається роль гравітації у функціонуванні вестибулярного апарату людини та тварин, скелетно-м'язової, серцево-судинної, ендокринної, видільної, імунної та інших систем, а також значення цього фактору в ранніх стадіях онтогенезу рослин та тварин.

Радіаційна біологія. Вивчаються біологічні реакції на дію космічної радіації та біологічна ефективність її важкого компонента (важких заряджених часток або важких іонів з енергією порядку MeВ та ГeВ) та продуктів ядерного розпаду в космічних польотах та наземних експериментах на ядерних прискорювачах шляхом опромінення біологічних об'єктів певними видами іонізуючої радіації з визначеннями дозами та енергією. Пошкодження генетичного апарату важкими зарядженими частками виявляються в загибелі клітин, виникненні різного роду мутацій та новоутворень. Оскільки доля загиблих клітин значно нижча за долю мутацій, важкі іони є дуже небезпечними для живих істот. Сучасні польоти в близькому космосі відбуваються нижче радіаційних поясів, під захистом магнітосфери Землі, через що ризик пошкоджень клітин важкими іонами незначний, але він у багато разів зростатиме в тривалих польотах у далекому космосі. Тому першочергова увага приділяється саме визначенню радіаційного ризику компонентів сонячного вітру та засобів захисту, розробці досконаліх методів дозиметрії в пілотованих космічних апаратах, радіаційних стандартів та ефективних протекторів для живих істот в пілотованих польотах щодо зниження радіаційного ризику. Досліджується комбінований вплив радіації та інших факторів космічного польоту, в першу чергу мікрагравітації, встановлюються реакції ДНК на дію важких іонів, діапазон пошкоджень генетичного апарату та можливості репарації клітин *in situ* як основи для визначення чутливості клітин та тканин

до радіації при польотах в далекий космос та до Марса, дискутується потенціальна роль космічної радіації, особливо її важкого компонента, у формуванні та еволюції життя на Землі.

Планетарна біологія та пробіотичний синтез. З'ясовуються можливі хімічні шляхи походження життя — хімічна еволюція; ранні геологічні події (до кембрію) як такі, що мають відношення до походження та ранньої еволюції життя; фізико-хімічні та еволюційні аспекти відношення життя до планет. Приділяється увага вивченю наземних форм життя в незвичніх та екстремальних умовах. Ведуться пошуки позаземних форм життя на інших планетах, включаючи інтелект, у Всесвіті, молекул біологічного значення у космосі, хімічних попередників життя, а також експериментальна перевірка концепції панспермії. Висвітлюються різні аспекти можливості життя на Марсі, пребіотично подібної органічної хімії Титана, який розглядається як планета-лабораторія для вивчення пребіотичних хімічних процесів, що відбуваються в умовах редукованої атмосфери, наявності рідин на поверхні та аерозолів в атмосфері, хімії вуглецю поза Землею тощо.

Природні та штучні екосистеми. Вивчаються механізми функціонування та динаміка екосистем, включаючи природні екосистеми на Землі та штучні екосистеми, які є необхідними для життезабезпечення людини поза Землею, в космічних польотах та під час перебування на інших небесних тілах, зокрема Місяці та Марсі. Провадяться дистанційні спостереження за станом природних екосистем на Землі; розробляються теоретичні положення та засоби стабілізації та контролю штучних екосистем, технології їх окремих ланок для інтенсивного росту рослин, грибів та тварин, які плануються для харчування космонавтів, переробки одержаних продуктів для споживання та утилізації відходів в таких ізольованих екосистемах, тобто використовуються біотехнологічні принципи для здійснення біологічних перетворень в космічних польотах.

КОСМІЧНА БІОЛОГІЯ В УКРАЇНІ

В Україні космічна біологія бере початок в 1960-ті роки; саме в той період в Інституті мікробіології та вірусології Академії наук розробляється теоретична база наступних космічних біологічних експериментів з організмами, які повинні були знаходитись в активному фізіологічному стані під час польоту. Обґрунтovується положення, що саме такий підхід дасть змогу відповісти на найбільш жагучі питання, які стояли перед космічною біо-

гією в часи, коли вже було зрозумілим, що в найближчому майбутньому космос стане сферою господарської та наукової діяльності людини. Потрібно було з'ясувати, як буде впливати на життєдіяльність організмів їх тривале перебування поза Землею, чи буде відбуватися адаптація до умов космічного польоту на протязі життя одного організму та на рівні поколінь, до чого це призведе. Як показали подальші роки, такий підхід повністю виправдав себе. Звичайно, дослідженням організмів, які росли і розвивалися в умовах космічного польоту, передувала напруженна робота по удосконаленню методичних підходів та технічного обладнання космічних експериментів. Були створені спеціальні культиватори: ІФС (інокуляційно-фіксуюча система), «Рост», «Світлоблок-1», «Біоконтейнер» та інші, фіксуючі пристрої, розроблена відповідна система аналізів експериментального матеріалу. Паралельно з космічними експериментами в Інституті ботаніки ім. М. Г. Холодного з 1978 р. провадяться лабораторні роботи з моделювання дії окремих факторів польоту — вібрації та прискорення в режимі підйому космічного апарату (спільно з Інститутом загальної генетики РАН), змін напруженості електромагнітних полів (спільно з Об'єднаним інститутом ядерних досліджень, м. Дубна та Фізико-технічним інститутом низьких температур НАН України), мікрогравітації (використовуються горизонтальні кліностати, які частково моделюють біологічні ефекти мікрогравітації, обумовлені відсутністю вектора гравітації, оскільки обертання організмів на кліностатах не дає їм зможи сприймати гравітаційний стимул; проте обертання відбувається в гравітаційному полі); вплив важкого компонента космічної галактичної радіації імітували шляхом опромінення біологічних об'єктів потоками окремих важких іонів певної енергії на ядерних прискорювачах (спільно з Об'єднаним інститутом ядерних досліджень, м. Дубна та Інститутом ядерних досліджень НАН України).

З 1974 р. експерименти з бактеріями, водоростями та вищими рослинами, культурами органів, тканин та клітин, запропоновані і підготовлені в наукових установах Національної академії наук України (Інститут молекулярної біології і генетики, Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного, Центральний ботанічний сад ім. М. М. Гришка, Дослідне виробництво Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця, Дослідно-конструкторське виробництво медико-біологічного приладобудування Інституту експериментальної патології, онкології та радіобіології ім. Р. Є. Кавецького), здійснювалися на біосупутниках «Космос-573, -654, -672, -1887», «Біон-9, -10, -11» (спільно з Інститутом медико-біологічних проблем, м. Москва), космічних кораблях «Союз-

12, -13, -16, -22» та орбітальних станціях «Салют» і «Мир» (спільно з НВО «Енергія», м. Москва) за національною та міжнародними програмами (радянсько-американська «Союз-Аполлон», радянсько-французька «Цитос», радянсько-чехословацька «Хлорела», радянсько-в'єтнамська «Азола»); з Європейським космічним агентством та Росією проведени експерименти «Протопласт» (Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного), «Кістки» та «Тритон» (Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України), Росією та США — експеримент «Протонема» (Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного, Інститут екології Карпат НАН України).

Наведемо хронологію польотних експериментів в галузі космічної біології.

1974—1978 рр. — серія експериментів з бактерією протей звичайний (*Proteus vulgaris*); досліджено швидкість росту, рухливість, хемотаксис, будову клітин і активність ферментів, проникність мембрани тощо в різних умовах вирощування — аеробних, анаеробних та факультативно анаеробних.

1975—1992 рр. — серія експериментів з одноклітінною зеленою водоростю хлорела (*Chlorella vulgaris* — автотрофний штам ЛАРГ-1, *Ch. pyrenoidosa* — гетеротрофний штам g-1-11); досліджено швидкість росту, репродукцію, будову і функціональний стан клітин, вміст полісахаридів та активність ферментів гідролізу крохмалю, баланс кальцію та ураження бактеріями в різних режимах вирощування — на напіврідкому та твердому живих середовищах в умовах освітлення та температури, в трьохкомпонентній водній системі (водорості, риби, бактерії) тощо.

1980 р. — експеримент з протонемою моху фунарія вологомірна (*Funaria hydrometrica*); досліджено структурно-функціональну організацію зелених клітин протонеми, які здійснюють фотосинтез; експеримент з симбіотичною водною папороттю азоловою (*Azolla pinnata*); досліджено будову клітин папороті, азотфіксуючої синьозеленої водорості анабена (*Anabaena azollae*) та асоціативних бактерій, а також взаємовідношення між еукаріотичними і прокаріотичними організмами.

1978—1991 рр. — серія експериментів з покритонасінними рослинами: горохом (*Pisum sativum*), твердою пшеницею (*Triticum durum*), резушкою (*Arabidopsis thaliana*), бальзаміном (*Impatiens balsamina*), огірками (*Cucumis sativus*), спіроделою (*Spirodela polyrrhiza*); досліджено ріст і розвиток паростків, структурно-функціональну організацію клітин вегетативних органів, особливості будови гравірецепторних клітин кореневого чохлика, баланс кальцію, фізико-хімічні властивості цитоплазматичної мембрани, інтенсивність перекисного

окислення ліпідів тощо.

1981 р. — вперше в світі в космічному польоті зацвіли рослини резушки (однорічна рослина з коротким циклом розвитку, від насіння до насіння проходить до 40—45 діб), які були доставлені на орбіту у фазі двох сім'ядольних листків; досліджено будову їх генеративних органів.

1980—1983, 1989 рр. — серія експериментів з епіфітними та наземними орхідеями; досліджено ріст, розвиток, анатомічну будову листків, вміст фітогормонів та активність ферментів.

1987—1993 рр. — серія експериментів з культурами тканин гаплопапусу (*Haplopappus gracilis*) і гороху; досліджено ростові та ультраструктурні показники, інтенсивність перекисного окислення ліпідів тощо.

1989 р. — експерименти з культурами протопластів моркви (*Daucus sativa*) та рапса (*Brassica napus*); досліджено здатність протопластів регенерувати клітинну оболонку та утворювати мікрокалус в умовах космічного польоту, склад клітинної оболонки та структурно-функціональну організацію клітин мікрокалусів.

1989—1991 рр. — експерименти з культурою резушки; досліджено здатність до морфогенезу в калусній культурі в умовах космічного польоту та особливості диференціювання гравірецепторного апарату коренів, які утворилися *de novo* в умовах мікрогравітації.

1991 р. — експеримент з культурою органів картоплі (*Solanum tuberosum*); досліджено здатність до утворення мінібульб та ультраструктуру запасаючої крохмаленоносної паренхіми.

1989—1992 рр. — експерименти зі шурами, тритонами та культурою остеобластів мишей; досліджено ультраструктуру елементів кісткової тканини та вміст кальцію.

1996 р. — експеримент з протонемою мохів потія проміжна (*Pottia intermedia*) та цератодон пурпурний (*Ceratodon purpureus*); досліджено просторову орієнтацію гравічувальної протонеми в умовах мікрогравітації та структурно-функціональну організацію апікальної клітини, яка є одночасно місцем сприйняття гравітаційного стимулу та здійснення гравітропічної реакції; отримано біопсійний матеріал з кісток мавп та кінцівок тритонів після закінчення експериментів з цими тваринами для досліджень закономірностей остеогенезу в умовах мікрогравітації.

Протягом 1980—1991 рр. колективами кафедри мікробіології Кримського медичного інституту та Кримського центру біомедичних проблем підготовлено і проведено (спільно з НВО «Енергія») понад 50 експериментів на борту орбітальних станцій «Салют» та «Мир». В основу експериментів

було покладено концепцію щодо позитивної дії мікрогравітації на електрофоретичний процес та кристалоутворення, оскільки в умовах мікрогравітації не відбувається седиментації розділених матеріалів через відсутність конвекції (теплової та концентраційної), яка руйнує картину електрофоретичного розділення. Робота велася в трьох напрямках: 1) електрофоретичне розділення гетерогенних біологічних систем з метою одержання високоочищених генноінженерних препаратів — інтерферон, інсулін, вірусні білки та ін., а також виділення штамів мікроорганізмів — суперпродукцентів важливих лікарських препаратів — антибіотики, ферменти та ін. Для реалізації цих завдань було створено електрофоретичні установки першого покоління «Таврія», «Світлана» та «Робот», другого покоління — «Ручей», третього — «Поток»; 2) кристалізація модельних білків — лізоцин, нейрамінідаза вірусу грипу та люцифераза на установці «Біокрист» та 3) культивування мікробних та соматичних клітин-продуцентів біологічно активних речовин в спеціально створеному для цієї мети біореакторі.

Серію експериментів з розділення фракцій клітин та очистки біологічно активних речовин за допомогою методів зонального електрофорезу та ізофокусування виконано в автоматичному режимі на установці «Каштан» (виготовлена на Дослідно-конструкторському виробництві медико-біологічного приладобудування Інституту експериментальної патології, онкології та радіобіології ім. Р. Є. Кавецького НАН України за замовленням Конструкторського бюро загального машинобудування, м. Москва) на супутниках серій «Космос» та «Фотон».

НВО «Респіратор» створено ряд комплексів регенерації атмосфери біосупутників, які пройшли успішну експлуатацію від «Біон-1» до «Біон-11». Для відокремлення впливу мікрогравітації від інших факторів космічного польоту була розроблена та введена в дію установка синхронного експерименту на базі Інституту медико-біологічних проблем (м. Москва). З метою підвищення достовірності наукової інформації, яка одержувалася в космічних експериментах, були створені самохідні пересувні лабораторні установки для проведення первинної обробки експериментального матеріалу безпосередньо на місці приземлення біосупутників.

Як показує аналіз стану та напрямків досліджень в галузі світової космічної біології, Україна стала одним з основних центрів проведення комплексних досліджень біології клітини в умовах космічного польоту на сучасному науково-методичному рівні. Українським вченим належить пріоритет у відкритті гравічувальної рослинної клітини та вста-

новленні загальних закономірностей біологічних ефектів постійно діючого фактора космічного польоту — мікログравітації на клітинному та організмовому рівнях.

В результаті різнопланового вивчення рослинних об'єктів з використанням сучасних цитологічних, біохімічних та біофізичних методів в космічному польоті та при моделюванні окремих фізичних факторів польоту в лабораторії була встановлена залежність діапазону та характеру змін, які відбуваються на клітинному та молекулярному рівнях при дії цих факторів, від природи та тривалості діючого фактора, ступеня складності та фізіологічного стану об'єкта. Показано, що зміни в структурно-функціональній організації клітин при дії вібрації та прискорення в режимі підйому космічного апарату є тимчасовими і після усунення діючого фактора клітинна організація швидко повертається до норми. Ростові показники проростків під впливом електромагнітних полів різної напруженості, в тому числі зниженої у порівнянні з магнітним полем Землі, через 7—10 діб вирівнюються до таких в стандартних умовах вирощування. Виявлені біологічні ефекти електромагнітних полів, різних за напруженістю, свідчать, з одного боку, про тісний зв'язок ряду метаболічних процесів в рослинній клітині з природним рівнем геомагнітного поля, з другого, — що цей зв'язок не є занадто жорстким. В умовах природних флуктуацій геомагнітного поля у організмів виробився спадково закріплений гнучкий механізм їх сприйняття. Наслідки опромінення важкими іонами виявляються на клітинному рівні у появі мікроядер та хромосом зі зміненою морфологією. Найширший спектр змін структурно-функціональної організації клітин зареєстрований в умовах космічного польоту та частково подібний до такого при дії кліностатування; причому було встановлено, що вплив мікログравітації та кліностатування посилюється зі збільшенням тривалості їх дії та його прояви ускладнюються у багатоклітинних організмів у порівнянні з одноклітинними.

Перші дані щодо істотного впливу мікログравітації на бактеріальні та рослинні клітини були одержані в космічних експериментах з бактерією протей звичайний та одноклітинною зеленою водоростю хлорела. Показники росту культур бактерій та водоростей при різних режимах вирощування в умовах космічного польоту у порівнянні з наземними контролями дозволили сформулювати загальні закономірності поведінки одноклітинних організмів в орбітальному польоті, а саме: 1) на протязі певного часу ріст, розвиток та інтенсивність обміну речовин відбувається в межах адаптаційної відповіді живого та 2) умови польоту посилюють

тенденцію, закладену в момент організації експерименту — в культиваторійних камерах при оптимальних умовах ріст мікроорганізмів в орбітальному польоті прискорюється у порівнянні з наземним контролем, при несприятливих умовах оптимальніше, ніж в лабораторії (Влияние космического полета на развивающиеся организмы, 1978; Сытник и др., 1983). Встановлені закономірності мають також конкретне прикладне значення, допомагаючи в розрахунках при створенні контролюваних екологічних систем життезабезпечення в космічних апаратах, оскільки однією з їх основних ланок є мікроорганізми, які беруть участь у здійсненні кругообігу речовин в таких системах.

В цих експериментах для аналізу клітин бактерій та водоростей вперше в світовій космічній біології українськими вченими був застосований електронно-мікроскопічний метод, який дає змогу вивчати будову клітин, збільшених у десятки тисяч разів, і тим самим наблизитися до оцінки функціонального стану клітинних органел і, отже, побічно судити про інтенсивність та спрямованість клітинного метаболізму. Тому тонка структура клітини та її зміни під дією факторів космічного польоту виявилися одними з надійних індикаторів для оцінки ступеня впливу факторів космічного польоту на функціонування клітин організмів, які знаходилися в активному фізіологічному стані під час польоту.

Експерименти, виконані з вищими рослинами, які росли і розвивалися в умовах космічного польоту певний час, однозначно показали збереження та реалізацію генетичної інформації в процесах морфогенезу вегетативних та генеративних органів. В короткочасних експериментах до 8 діб, адекватних завданням вивчення спеціалізованих гравірецепторних клітин у багатоклітинних форм, одержана достатньо повна інформація щодо диференціювання та структурно-функціональної організації клітин кореневого чохлика — гравірецепторного апарату кореня — у відсутності гравітації. Виявлені закономірності гістогенезу та диференціювання клітин різних шарів кореневого чохлика свідчать про те, що в умовах мікログравітації гравірецепторний апарат інтактних зародкових коренів формується, але не функціонує у відсутності гравітаційного вектора (ініціалі чохлика генетично детерміновані в насінні), зберігаючи певний час здатність до його сприйняття. Показано, що гравічутлива протонема мохів в умовах мікログравітації в темноті, на відміну від наземного контролю, утворює спіралевидну пластинку, нитки якої переважно закручуються праворуч по відношенню до напрямку росту в гравітаційному полі. Одночасно встановлено, що неможливість здійснення гравітропічної реакції в умовах мікログравітації компенсується фототропіз-

мом, тобто спрямоване світло забезпечує в цих умовах досить нормальнє просторове розташування органів рослин. Висунуте положення є одним з базових у створенні технологій космічного рослинництва та відкриває нові можливості для вивчення механізмів окремих тропічних реакцій рослин, зокрема ролі фітохрому у фототропізмі, у чистому вигляді, тобто при відсутності гравітації. На підставі даних космічних експериментів щодо ризогенезу *de novo* в калусній культурі резушки в умовах мікрогравітації припускається, що клітини апікальної меристеми кореня є гравічувалими (Кордюм и др., 1994).

Експерименти з шапинковими грибами в умовах космічного польоту та на кліностатах виявили різний ступінь залежності від гравітації процесів координації морфогенетичних перебудов в онтогенезі грибів та просторової орієнтації їх спороносних органів — гіmenoфорів у відносно просто організованих видів та більш розвинених. У перших випадіння однієї стадії морфогенезу не призводить до повної зупинки наступного спорогенезу; у других затримка розвитку на будь-якій стадії блокує наступний морфогенез, та спори на плодовому тілі не утворюються. Ці дані свідчать про більш жорстку детермінацію морфогенезу плодових тіл гравітаційним фактором у високоорганізованих груп грибів (Горовой и др., 1991).

Значний внесок зроблений українськими вченими в дослідження впливу мікрогравітації на формування органів насіннєвого та вегетативного розмноження рослин в умовах космічного польоту. Детальне вивчення генеративного розвитку рослин резушки (починаючи зі стадії закладання пуп'янок), які росли на орбіті протягом 28 та 65 діб, показало, що формування частин квітки проходило нормально; проте на різних стадіях розвитку андроцею та гінекею відбувалися процеси, що призводили до стерилізації їх елементів та відсутності утворення життєздатного насіння. Дегенерація елементів гінекея мала місце на стадіях тетрад макроспор, одно- двох-, чотирьохядерного та сформованого зародкового мішка; причому перші ознаки зупинки в розвитку спостерігалися, як правило, в соматичних клітинах насіннєвого зачатку. У чоловічій генеративній сфері переважала тенденція до нормального ділення та диференціювання клітин спорофіту та аномального розвитку гаметофіту (пилкового зерна). На підставі особливостей стерилізації генеративних органів вищих рослин в умовах мікрогравітації припускається, що цей процес може бути обумовлений порушеннями гормональної регуляції цвітіння та плодоношення. Прискорений розвиток чоловічого гаметофіту в умовах мікрогравітації описаний у гадючої цибульки, ци-

булини якої були доставлені на орбіту з зачатками сецвітів на стадії археспоріальних клітин (Kordyum et al., 1979, 1983). В серії експериментів з наземними та епіфітними видами орхідних, які доставлялися на орбіту у квітучому стані, було виявлено значне скорочення тривалості цвітіння у порівнянні з наземним контролем, хоча вегетація рослин продовжувалася. Показана можливість використання орхідей, особливо епіфітів, як елемент дизайну кабіни космічного літального апарату (Черевченко и др., 1986).

Експериментальні дані щодо генеративного розвитку рослин в умовах мікрогравітації залишають відкритим питання про можливість одержання життєздатного насіння в орбітальному польоті та наступних поколінь рослин.

На відміну від невирішених питань щодо насіннєвого розмноження рослин в умовах мікрогравітації, в тому числі ряду сільськогосподарських культур, рекомендованих для використання в системах життезабезпечення на космічних апаратах, українськими вченими вперше доведена можливість формування органів вегетативного розмноження рослин в умовах мікрогравітації на прикладі культури органів картоплі. Мінібульби, які утворилися в космічному польоті, не відрізнялися від контрольних за розмірами, кольором шкуринки та містили добре розвинену запасаочу крохмаленосну паренхіму (Кордюм и др., 1995). Показано функціонування в умовах мікрогравітації і органів вегетативного розмноження спіродели, хоча місце помітна затримка в утворенні наступних поколінь (Кутлахмедов и др., 1978).

В серії космічних та кліностатних експериментів продемонстрований широкий спектр перебудов ультраструктури різних типів клітин, не спеціалізованих до сприйняття гравітаційного вектора, у багатоклітинних форм та одноклітинних, які живуть вільно, їх біохімічних та фізіологічних параметрів, що відображає зміни рівня та спрямованості метаболізму рослинних організмів (Ситник и др., 1984; Кордюм и др., 1994; Nedukha, 1996). Характер цих перебудов при відсутності аномалій в процесах цитокінезу та диференціювання клітин, гісто- та органогенезу свідчить про те, що зміни метаболізму під впливом мікрогравітації відбуваються в діапазоні фізіологічної відповіді в рамках генетичної детермінованості онтогенезу. Одним з найцікавіших ефектів зміненої гравітації на клітинному рівні є зміна кальцієвого балансу, що проявляється у збільшенні внутрішньоклітинної концентрації іонів кальцію в умовах мікрогравітації та кліностатування. З використанням блокаторів кальцієвих каналів та інгібітора кальцієвої помпи була показана гетерогенна локалізація каль-

цієвих каналів та молекул АТФази в цитоплазматичній мембрані рослинних клітин з верхівковим ростом. На основі експериментальних даних припускається, що збільшення концентрації іонів кальцію при дії зміненої гравітації може обумовлюватися пригніченням активності кальцієвої помпи цитоплазматичної мембрани. Встановлені зміни вмісту кальцію в тваринних клітинах в умовах мікログравітації, зокрема в процесі регенерації кінцівок тритона, стимульованою передпольотною їх ампутацією, у порівнянні з наземним контролем, а також порушення кальцієвого гомеостазу в хондроцитах миши *in vitro*, що поряд з відміченими перебудовами ультраструктури різних елементів кістки вказують на істотний вплив цього фактора на процес остеогенезу. Наведені дані свідчать про те, що змінена гравітація належить до таких зовнішніх факторів, дія яких безпосередньо пов'язана з функціонуванням внутрішньоклітинної системи передачі сигналів з участю іонів кальцію. Це положення відкриває нові перспективи в подальших дослідженнях дії гравітації на клітинний метаболізм (Kordyum and Danevich, 1995). Встановлені зміни мікров'язкості, кількісного складу жирних кислот та інтенсивності перекисного окислення ліпідів цитоплазматичної мембрани в умовах мікログравітації та кліностатування підводять фактичну основу під припущення, які висловлювалися раніше у загальному вигляді щодо можливих змін в умовах мікログравітації проникності клітинних мембрани, в першу чергу цитоплазматичної. В світлі цих уявлень стають зрозумілими факти перебудов метаболізму та ультраструктури клітин при нормальному в цілому морфогенезі, а також ускладнення впливу мікログравітації на багатоклітинні організми через наявність міжклітинних взаємодій в системах тканин.

На основі аналізу структурно-функціональних змін органел меристематичних клітин, клітин, які ростуть розтяганням, та диференційованих в умовах мікログравітації та кліностатування встановлені певні закономірності в їх прояві, а саме:

- 1) гетерогенність органел в клітинній популяції у відношенні до ступеня перебудов (відображає відмінності в стадіях біогенезу та функціональному навантаженні органел,
- 2) сумісність просторової послідовності у розвитку в процесах клітинного росту та диференціювання,
- 3) підвищення реактивності при зміні функціонального навантаження та
- 4) збільшення активності при втраті клітиною специфічних функцій (заміщення функцій).

Сформульовані закономірності прояву структурно-функціональних змін органел в процесах росту,

диференціювання та життєдіяльності клітин незалежно від їх видової та тканинної належності при дії зміненої гравітації мають загальний характер, проте в той же час можуть нести інформацію щодо дис-, гіпер- або гіпофункції окремих типів клітин, тканин та органів в цілому. Істотні перебудови ультраструктури клітинних органел в умовах зміненої гравітації відображають зміни у функціональному навантаженні органел, що корелює зі змінами метаболізму. Показано, що зміни метаболізму клітин в умовах мікログравітації ведуть до прискорення 1) росту та диференціювання меристематичних клітин та клітин, що ростуть розтяганням, та 2) старіння диференційованих клітин, і отже, до скорочення діяльності меристем та в ряді випадків — онтогенезу організмів (Kordyum, 1997).

Обґрунтовано положення про клітинні механізми адаптації до зміненої гравітації, яка здійснюється, як показує комплексність (багатокомпонентність) подій, за принципом саморегульованих систем; проте підтримання ряду найважливіших показників клітинного гомеостазу в межах норми відбувається на фоні прискорення старіння. Хоча мікログравітація є штучним фактором, що не брав участі в життєдіяльності живих систем, її хронічна дія в певних часових діапазонах не перешкоджає розвитку адаптивних реакцій на клітинному та організмовому рівнях. Стратегічне значення в первинній адаптації клітин до дії цього фактора мають підтримання текучості ліпідного бішару цитоплазматичної мембрани в певних межах та активація анти-оксидантних систем (мікров'язкісний та окислювальний гомеостаз). Тривала (вторинна) адаптація клітин до умов мікログравітації забезпечується перебудовами клітинного метаболізму, зокрема його інтенсифікацією, в основі яких лежать зміни функціонального навантаження клітинних органел та активності ферментів:

ПЕРВИННА АДАПТАЦІЯ	ВТОРИННА АДАПТАЦІЯ
Підтримання текучості ліпідного бішару цитоплазматичної мембрани	Інтенсифікація клітинного метаболізму
Збільшення вмісту ненасичених жирних кислот	Підвищення функціонального навантаження клітинних органел
Активація анти-оксидантних систем	Зміни активності ферментів

Нарешті, слід відмітити розроблені уявлення щодо можливих змін взаємовідношень еукаріотичних та прокаріотичних організмів в умовах мікログравітації, які базуються на даних, одержаних в кос-

мічних експериментах, а саме: збільшення кількості конкомітантних бактерій в симбіотичній системі водна папороть азола — синьозелена водорость анабена у порівнянні з контролем, значне зростання кількості клітин хлорели, інфікованих бактеріями роду *Pseudomonas* при культивуванні в трьохкомпонентній водній системі в орбітальному польоті. Припускається, що останні спостереження можуть бути пов'язані з підвищеннем патогенності бактерій та/або зниженням імунітету рослин.

Підтвердженні теоретичні уявлення щодо сприятливого впливу мікрогравітації на біотехнологічні процеси, дозволили вирішити ряд практичних завдань щодо удосконалення бортової апаратури, підбору біологічних об'єктів, розробки буферних, по живих та консервуючих середовищ, засобів реєстрації та передачі одержаної інформації. Було виділено високоочищені препарати — гемаглютиніні віруса грипу та альфа-2-інтерферон, які використовувалися в наукових дослідженнях; отримано великі кристали нейрамінідази та люциферази, що придатні для рентген-структурного аналізу; відпрацьовано оптимальні умови культивування штамів-продуцентів біологічно активних речовин та проведення різних видів електрофорезу (зональний, ізоелектричне фокусування, ізотахофорез та електрофорез у вільному потоці). Було розроблено також оперативні програми математичної обробки експериментальних даних та автоматичного керування апаратурою (Кривошеин и др., 1989).

Показана можливість одержання за допомогою цих методів в умовах мікрогравітації очищених препаратів гормону альфа-1-тимозин, рекомбінантного альфа-3-інтерферону, епідермального фактора росту, поліаміноксидази та фракцій дріжджових клітин (Бабський и др., 1989).

ПЕРСПЕКТИВИ РОЗВИТКУ КОСМІЧНОЇ БІОЛОГІЇ В УКРАЇНІ

Переходячи до розгляду перспективних напрямків подальшого розвитку космічної біології в Україні, перш за все треба зазначити, що відкриття гравічувливості клітини поставило перед космічною біологією три нагальних взаємозв'язаних питання, а саме: 1) як різного типу клітини сприймають гравітацію, 2) які механізми дії мікрогравітації на клітини та 3) які можливості і механізми адаптації клітин до мікрогравітації, що викликає зміни у таких фізичних параметрах як седиментація, конвекція, капілярність, гідростатичний тиск та поверхневий натяг.

Вирішення цих питань, на нашу думку, неможливе без з'ясування первинних подій, що лежать в

основі метаболічних змін, визначення шляхів передачі первинних сигналів зміни гравітації та їх трансформації у фізіологічні реакції-відповіді клітин, пізнання рівнів регуляції змін метаболізму (реплікація, транскрипція, пост-транскрипційні процеси, трансляція, пост-трансляційна модифікація та алостеричні процеси), виявлення фаз клітинного циклу, найбільш чутливих до змін метаболізму в умовах мікрогравітації, адаптаційних можливостей фотосинтезу до цих умов, характеру взаємодії між еукаріотичними та патогенними про каріотичними організмами тощо. На підставі експериментальних даних висунута гіпотеза, що саме цитоплазматична мембрana є первинним місцем дії мікрогравітації; зміни її фізико-хімічних властивостей, в першу чергу, ліпідного бішару може привести до змін проникності мембрани, іонного та водного транспорту, функціонування мембраних рецепторів, активності мембранозв'язаних ферментів тощо, які реалізуються в інтегральні клітинні процеси; наслідки змін останніх реєструються за допомогою електронно-мікроскопічних, фізіологічних, біохімічних, біофізичних, молекулярно-біологічних та інших методів. Метаболічні перебудови проявляються по-різному в реалізації основних клітинних функцій у одноклітинних організмів, в системі тканин та органів багатоклітинних форм та в культурі клітин *in vitro*, позбавлених організмових кореляцій, що дійсно підтверджується різноманітними та в ряду випадків суперечливими результатами феноменологічних досліджень різних біологічних об'єктів в численних космічних та кліностатичних експериментах.

На підставі встановлених закономірностей та висунутих теоретичних положень визначено основні питання, вирішення яких спрямоване в перспективі на 1) пізнання клітинних, субклітинних та молекулярних механізмів біологічної дії мікрогравітації та гравічувливості клітини, а також розробки космічних клітинних біотехнологій, які базуються на змінах клітинного метаболізму в умовах мікрогравітації, та 2) розробку концепцій щодо росту, розвитку та стійкості автотрофних організмів в цих умовах з метою одержання другого та наступного поколінь вищих рослин в космічному польоті та створення засобів космічного рослинництва. З концепції, що мікрогравітація суттєво впливає на метаболізм клітин незалежно від їх видової та тканинної належності, виходить фундаментальне положення, що є базовим для сучасної космічної біології, — клітини, які діляться або знаходяться в активному метаболічному стані, є найбільш чутливими до впливу зміненої сили тяжіння.

З 1993 р. фундаментальні та прикладні розробки з космічної біології в Україні є складовою частиною

Державної космічної програми України, фінансуються Національним космічним агентством України та виконуються інститутами Національної академії наук України, Академії медичних наук України, університетами та іншими установами. Перспективними напрямками цих розробок визначені такі, в яких здобутки українських вчених одержали світове визнання та розвиток яких забезпечений достатнім наявним науково-технічним потенціалом.

- Фундаментальні напрямки:

- Біологія клітини в умовах мікрогравітації; з'ясування клітинних та молекулярних механізмів гравічуватливості живих істот.
- Дослідження ролі кальцію в біологічних ефектах мікрогравітації; виявлення клітинних процесів, що є гравітаційно- та кальцій-залежними.
- Біологія розвитку в умовах мікрогравітації; створення концепцій щодо росту, розвитку та розмноження рослинних і тваринних організмів під впливом зміненої гравітації.
- Вивчення процесу старіння, його темпів та особливостей в умовах зміненої гравітації.
- Дослідження взаємовідносин прокаріотичних (патогенних, асоціативних та симбіотичних) та еукаріотичних організмів в умовах мікрогравітації; оцінка патогенності бактерій та вірусів в цих умовах.

- Прикладні напрямки:

- Розробка космічних клітинних біотехнологій та удосконалення технологій електрофорезу в умовах мікрогравітації для одержання препаратів біологічно активних речовин та гомогенних клітинних популяцій для медицини, фармацевтичної промисловості та сільського господарства.
- Створення засобів космічного рослинництва та утилізації відходів для використання в контролюваних екологічних системах життєзабезпечення людини в тривалих космічних польотах.
- Використання експрес-методів оцінки стану організмів в умовах космічного польоту в проведенні екологічного та радіобіологічного моніторингу стану біосфери.

- Удосконалення існуючого та створення нового покоління космічного обладнання для проведення космічних біологічних та біотехнологічних експериментів.

- Розробка програм біологічних та біотехнологічних експериментів для біосупутників типу «Біон», кораблів багаторазового використання «Шаттл» та міжнародної орбітальної станції «Альфа».

У виконанні цих робіт беруть участь 14 інс-

titutів Національної академії наук України: ботаніки ім. М. Г. Холодного (головна установа), біохімії ім. О. В. Палладіна, біоорганічної хімії та нафтохімії, гідробіології, екології Карпат, зоології ім. І. І. Шмальгаузена, клітинної біології та генетичної інженерії, мікробіології та вірусології ім. Д. К. Заболотного, молекулярної біології та генетики, фізіології рослин та генетики, фізики, фізико-технічний інститут низьких температур ім. Б. І. Веркіна, хімії поверхні, Центральний ботанічний сад ім. М. М. Гришка, Інститут геронтології АМН України, Кримський центр біомедичних проблем, Український науково-дослідний інститут онкології та радіології МОЗ України, Київський університет ім. Тараса Шевченка, Дослідно-конструкторське виробництво медико-біологічного приладобудування інституту експериментальної патології, онкології та радіобіології ім. Р. Є. Кавецького та НВО «Респіратор».

Існуюча в Україні програма космічних біологічних та біотехнологічних експериментів відкрита для міжнародного співробітництва з США, Німеччиною, Францією, Данією, Японією та іншими космічними державами. Важливою подією в цьому відношенні стало підписання угоди між США та Україною щодо проведення спільногоБіологічного експерименту за участю українського космонавта під час 87-ї експедиції на космічному кораблі «Колумбія» в листопаді 1997 р. Експеримент передбачає комплексні дослідження на молекулярному, клітинному та організмовому рівнях росту і розвитку вищих рослин в умовах мікрогравітації. В експерименті беруть участь: з боку України — 6 інститутів Національної академії наук України: ботаніки ім. М. Г. Холодного (головна установа), екології Карпат, мікробіології та вірусології ім. Д. К. Заболотного, молекулярної біології та генетики, фізіології рослин та генетики, Центральний ботанічний сад; з боку США — 5 університетів (Канзаський, Луїзіанський, Огайський, Північної Кароліни, Вісконсинський), Космічний центр ім. Дж. Кеннеді, фірми «Байонетикс» та «Дайнемік». Основні завдання експерименту полягають у вивченні в умовах мікрогравітації: 1) процесів запилення, запліднення та формування насіння, 2) структури та функціонування фотосинтетичного апарату, 3) структури, проліферації та диференціювання клітин різних ростових зон кореня, 4) складу та вмісту фітогормонів, амінокислот та ліпідів, 5) генної експресії, 6) просторового розташування вищих рослин та ролі фітохрому в тропічних реакціях, 7) процесу патогенезу при ураженні вищих рослин грибами та бактеріями.

Спостереження за рослинами на орбіті та всі маніпуляції щодо запилення рослин та фіксації

матеріалу виконуватимуться українським космонавтом за протоколом експерименту. Проведенню експерименту в орбітальному польоті передує напруженна робота на Землі щодо відпрацювання методів вирощування рослин та обробки експериментального матеріалу, його вивчення в стаціонарних умовах, узгодження спільних дій українських та американських вчених, постійного обміну поточною інформацією тощо (перша робоча нарада за участю українських вчених відбулася в Космічному центрі ім. Дж. Кеннеді в жовтні 1995 р., друга — в Києві в березні 1996 р., два перевірочных есперименти — в жовтні 1996 р. та квітні—травні 1997 р., останній проходив з участю українських космонавтів).

До завдань спільногого українсько-американського експерименту входить також «Освітня програма», згідно з якою школяри США та України беруть участь в розділі щодо вивчення процесів запилення, запліднення та формування насіння в умовах мікрогравітації, одночасно з космонавтом провадитимуть запилення рослин, досліджуватимуть їх подальший розвиток та порівнюватимуть одержані результати на Землі і в космічному експерименті. За планом підготовки до здійснення освітньої програми з ініціативи Національного космічного агентства України, Малої академії наук, Українського державного еколого-натуралістичного центру, Національної академії наук України, Міністерства освіти та участю українських та американських вчених проводяться семінари для вчителів шкіл з усіх областей України, школярі яких братимуть участь в експерименті; відпрацьовується налагодження телезвязку між Україною та США для прийняття інформації з борту «Колумбії» під час експерименту та проведення телесеансів з українським космонавтом. Виконання цієї та інших подібних міжнародних програм сприятиме популяризації космічних наук та ширшому зачлененню молоді до досліджень в галузі космічної біології, яка є невід'ємною частиною вивчення та освоєння космічного простору, наукової та господарської діяльності людства в третьому тисячолітті.

Бабський В. Г., Жуков М. Ю., Сазонов В. И., Стоянов А. В. Теоретический анализ процесса изоэлектрофокусирования белков на установке «Каштан» // Косм. наука и техника.—1989.—Вып. 4.—С. 15—19.

Влияние космического полета на развивающиеся организмы. — Киев: Наук. думка, 1978.—158 с.

Газенко О. Г., Ильин Е. А., Парфенов Г. П. Космическая биология (Некоторые итоги и перспективы) // Изв. АН СССР. Сер.биол.—1974.—№ 4.—С. 461—475.

Горовой Л. Ф., Касаткина Т. Б., Попова А. Ф., Кордюм Е. Л. Шляпочные грибы и водоросли — объекты космической биологии // Проблемы косм. биол.—1991.—69.—С. 1—230.

Дубинин Н. П., Ваулина Э. Н. Эволюция и гравитация // Проблемы косм. биол.—1976.—33.—С. 7—17.

- Кордюм Е. Л., Бараненко В. В., Недуха Е. М., Самойлов В. М. Формирование миниклубней у *Solanum tuberosum* в условиях микрогравитации // Бот. журн.—1995.—80.—№ 6.—С. 74—80.
- Кордюм Е. Л., Сытник К. М., Беляевская Н. А. и др. Современные проблемы космической клеточной фитобиологии // Проблемы косм. биол.—1994.—73.—С. 1—293.
- Космонавтика СССР. — М: Машиностроение, 1987.—496 с.
- Кривошеин Ю. С., Криворученко Ю. Л., Крашенюк А. В. и др. Электрофоретическое разделение и очистка биологических объектов в условиях микрогравитации // Косм. наука и техника.—1989.—Вып. 4.—С. 5—10.
- Кутлахмедов Ю. В., Сокирко Г. С., Гроздинский Д. М. и др. Изучение влияния факторов космического полета на выход из анабиотического состояния турионов спироделы многокоренной // Косм. исслед. на Украине.—1978.—Вып. 12.—С. 49—54.
- Сытник К. М., Кордюм Е. Л., Кордюм В. А., Кордюм Е. Л. и др. Микроорганизмы в космическом полете. — Киев: Наук. думка, 1983.—156 с.
- Сытник К. М., Кордюм Е. Л., Недуха Е. М. и др. Растительная клетка при изменении геофизических факторов. — Киев: Наук. думка, 1984.—135 с.
- Физиологические проблемы невесомости. — М: Наука, 1990.—288 с.
- Черевченко Т. М., Майко Т. К., Богатырь В. Б. и др. Перспективы использования тропических орхидей для космических исследований // Косм. биол. и биотехн. — Киев: Наук. думка, 1986.—С. 41—54.
- Claasen D. E., Spooner B. S. Impact of altered gravity on aspects of cell biology // Int. Rev. Cytol.—1992.—156.—С. 301—373.
- Cogoli A., Bechler B., Lorenzi G. Responce of cells to microgravity // Fundamentals of space biology. — Berlin: Springer-Verlag, 1990.—P. 97—111.
- Halstead T. W., Dutcher F. R. Status and prospects // Ann.Bot.—1984.—54.—Suppl. 3.—P. 3—18.
- Halstead T. W., Dutcher F. R. Plants in space // Annu. Rev. Plant Physiol.—1987.—38.—P. 317—345.
- Kordyum E. L. Plant cells in microgravity and under clinostating // Int. Rev. Cytol.—1997.—171.—P. 1—78.
- Kordyum E. L., Danovich L. A. Calcium balance changes in tip-growing plant cells under clinorotation // J. Gravit. Physiol.—1995.—2.—P. 147—148.
- Kordyum E. L., Popova A. F., Mashinsky A. L. Influence of orbital flight conditions on formation of genitals in *Muscari racemosum* and *Anethum graveolens* // Life Sci. Space Res.—1979.—17, N 3.—P. 301—304.
- Kordyum E. L., Sytnik K. M., Chernyaeva I. I. Peculiarities of genital organ formation in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. under space flight conditions // Adv. Space Res.—1983.—3, N 9.—P. 247—250.
- Nedukha E. M. Effects of microgravity on the structure and function of plant cell walls // Int. Rev. Cytol.—1996.—170.—P. 39—77.
- Sievers A., Hensel W. Root cap: Structure and function // Plant Root: The Hidden Half. — New York: Dekker, 1991.—P. 53—74.

SPACE BIOLOGY: CURRENT STATUS IN THE WORLD AND IN UKRAINE

E. L. Kordyum

The main directions of research in the field of space biology in the World and its status and prospects in Ukraine are considered. The tasks of space biology in the State Space Programme of Ukraine and international co-operation in this field are presented.