

УДК 57.043:581.184:57.053

А. В. Кондрачук¹, Н. А. Белявская²

¹Інститут фізики Національної академії наук України, Київ

²Інститут ботаніки ім. Н. Г. Холодного Національної академії наук України, Київ

Высокоградиентные магнитные поля как способ моделирования воздействия гравитации на растения

Надійшла до редакції 02.07.01

Відомо, що високо градієнтне магнітне поле (ВГМП) створює спрямовану пондеромоторну силу у діамагнітних речовинах. Цей ефект можна використовувати, модифікуючи вплив гравітаційної сили, що діє на статоліти, шляхом змін положення статолітів у гравічувлих клітинах. Це дозволяє розглядати ВГМП як потенційно дуже перспективний та корисний інструмент, що дозволяє викликати спрямовану та вибіркову стимуляцію гравічувлих рослинних клітин. Крім того, можливість використання ВГМП, щоб модифікувати або навіть компенсувати дію гравітації на ці клітини, може дати нам новий підхід до контролю гравіреакції рослин за умов мікログравітації та до імітації ефектів мікログравітації у лабораторних експериментах на Землі. Головними цілями представленої роботи є: 1) розглянути механізми впливу ВГМП на процеси, що призводять до гравітропічної реакції в органах рослин; 2) проаналізувати умови, необхідні для розробки оптимальної конфігурації ВГМП; 3) визначити, які особливості механізмів гравітропічної реакції (сприяння та вигину) можуть бути результатом дії ВГМП; 4) запропонувати підходи до використання ВГМП, щоб стимулювати гравічувливі клітини за умов мікログравітації та імітувати ефекти мікログравітації у цих клітинах в ході наземних експериментів.

ВВЕДЕНИЕ

Одним из основных физических факторов, которые сыграли важную роль в возникновении и развитии живой природы, является сила тяжести, обусловленная действием гравитационного поля Земли. В ходе эволюции у большинства видов, способных реагировать на силу тяжести, возникли и развились рецепторы гравитации различной степени сложности, благодаря которым организмы определенным образом располагались в гравитационном поле. Так, у животных сформировались статоциты, воспринимающие гравитационный стимул, а у растений возникли полярные клетки статоциты, обладающие той же функцией. Столетняя история исследования последних выявила ряд важнейших особенностей структуры и функционирования этих клеток, однако до сих пор остается не полностью раскрытым точный механизм гравирецепции у растений.

Полярность статоцитов связана с наличием в них

крахмалоносных пластид (амилопластов), способных оседать вдоль вектора гравитации. Если грави-реакция у растений возникает вследствие такого внутриклеточного перемещения амилопластов, то можно попытаться манипулировать этими перемещениями без переориентации самого растения.

Одним из подходов к изучению гравитропизма у растений, который позволяет смещать амилопласты в статоцитах неподвижного растения, является использование высокоградиентных магнитных полей (ВГМП). Оно основано на возможности создания пондеромоторной силы, возникающей при воздействии на диамагнитное вещество статолита ВГМП и способной вызывать внутриклеточный магнитофорез амилопластов (их движение при действии магнитомеханической силы) вследствие различия между диамагнитными восприимчивостями крахмала и цитоплазмы.

Поэтому использование ВГМП как неинвазивного метода, который позволяет управлять положением статолитов и анализировать их взаимодействие

с другими клеточными компонентами, может открыть новые возможности как для проверки статолитной гипотезы, так и исследования механизмов гравирецепции растений. Кроме того, подобные методы представляют большой интерес для изучения механизмов изменения гравирецепции в условиях космического полета, а также могут быть использованы, чтобы имитировать условия микрогравитации у растений, находящихся в земных условиях.

При использовании ВГМП для изучения гравитропизма экспериментаторы сталкиваются с рядом проблем, решение которых позволит повысить разрешающую способность метода и надежность получаемых результатов. Чтобы создать пондеромоторную силу, сравнимую с гравитационной, необходимы сильные магнитные поля с высокими градиентами. Для их создания необходимы специальный подбор материала магнита и оптимизация его формы, определяющей неоднородность поля. Следующей проблемой является существенное изменение пондеромоторной силы с расстоянием, даже в пределах малой рабочей области магнитов, что искажает результаты эксперимента и затрудняет его интерпретацию. Для ее решения целесообразно применение разработок из теории промышленных магнитных сепараторов, которые позволяют создать рабочую область ВГМП, в которой пондеромоторные силы были бы постоянны. Это также поможет устранить экспериментальные трудности, связанные с необходимостью точного размещения органов растений относительно магнитов. Более того, возможно создание такой конфигурации магнитов, в которой знак силы определяется не только разностью магнитных проницаемостей, но и геометрией магнита. Это расширит технические и научные возможности для проведения биологических экспериментов по изучению гравитропизма у растений.

Ниже обсуждаются механизмы воздействия ВГМП на процессы, которые могут участвовать в гравитропизме растений, детально рассматриваются оптимальные конфигурации ВГМП, предлагаются подходы к применению ВГМП для стимуляции гравичувствительных клеток в условиях микрогравитации и для имитации эффектов микрогравитации в наземных экспериментах.

ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ГРАВИТРОПИЗМЕ И МЕТОДАХ ЕГО ИЗУЧЕНИЯ

Гравитропизм — это реакция растения на изменение его положения относительно вектора гравитации. Так, через несколько часов после перемеще-

ния растения в горизонтальное положение его корень будет расти вниз, тогда как стебель изогнется вверх. Такое свойство растений способствует их укоренению, доступу к влаге и питательным веществам, а также поглощению солнечной энергии их надземной частью.

В гравитропической реакции растений, которая представляет собой совокупность сложных физиологических и биохимических реакций, принято выделять три фазы:

- 1) восприятие силы тяжести гравичувствительными клетками;
- 2) передача гравитационного стимула в зону гравитропической реакции;
- 3) гравитропический изгиб органа.

Первые представления о восприятии растениями силы тяжести на основе свето-оптических исследований были сформулированы Немецем и Габерландтом в начале XX столетия в известной крахмал-статолитной гипотезе. Ее смысл сводится к следующему: гравичувствительные органы высших растений обладают полярными клетками, содержащими зерна крахмала, которые способны оседать на нижнюю часть клетки при любой ориентации органа. Такие клетки были названы статоцитами, а седimentирующие в них частицы — статолитами. Предполагалось, что оседание статолитов вызывает гравитропическое раздражение, оно передается в зону растяжения, где и происходит соответствующая ростовая реакция, результатом которой является гравитропический изгиб.

Своё дальнейшее развитие представления о гравирецепторных клетках получили в связи с переходом к более тонким исследованиям структуры клеток с помощью электронного микроскопа. Прежде всего выяснилось, что крахмальные зерна в статоцитах не свободны, а заключены в амилопластах — пластидах, которые специализируются в накоплении крахмала. Специализированной структурой, характерной для статоцитов многих видов растений, является мощный комплекс цистерн эндоплазматического ретикулума, расположенных параллельно дистальной стенке клетки. Существенную роль в структуре гравирецепторных клеток играет цитоскелет, сеть филаментных белков, пронизывающих гиалоплазму и прикрепляющихся к мембранам; они объединены в три группы: микротрубочки, промежуточные филаменты и микрофиламенты. Ядра статоцитов, как правило, занимают положение вблизи проксимальной клеточной стенки. Остальные органеллы и включения не имеют четко выраженной локализации внутри статоцита и практически равномерно распределены в нем.

С целью устранения одностороннего гравитропи-

ческого раздражения Саксом был создан специальный прибор — горизонтальный клиностат, вращение на оси которого позволяет дезориентировать растение. Его применение позволило лишь частично смоделировать устранение силы тяжести [22].

Новые горизонты в изучении гравитропизма открыло освоение человечеством околоземного космического пространства, в результате которого учёные получили уникальную возможность использования микрогравитации в качестве экспериментального подхода, позволяющего лишать растение гравитационной нагрузки.

Как и в гравирецепторных системах многих видов животных, определение положения растения относительно направления силы тяжести принято связывать с рецепцией перемещения некоторых клеточных органелл, плотность которых выше, чем плотность окружающей их среды. Считается, что у высших растений такими частицами являются амилопласты, плотность которых $1.53 \text{ г}/\text{см}^3$, в то время как плотность окружающей цитоплазмы близка к $1 \text{ г}/\text{см}^3$. Именно их относительное положение в специализированных гравичувствительных клетках и взаимодействие с цитоскелетом контролируют ориентацию растений в условиях земной гравитации. Данный механизм рассматривается в рамках статолитной гипотезы, однако прямого его доказательства так и не было получено. Несмотря на многочисленные данные, свидетельствующие о наличии тесной связи между гравитропической реакцией и седиментацией статолитов, следует отметить, что статолитная функция амилопластов отнюдь не является универсальной для всех растений. Так, у некоторых представителей родов *Iris* и *Allium*, а также у печеночных мхов и грибов, гравитропно чувствительных растений, амилопластов нет [6, 7]. Кроме того, существуют мутанты высших растений, в амилопластах статоцитов которых нет крахмала, но которые демонстрируют гравичувствительность, правда, более низкую, чем нормальные растения. С другой стороны, на роль альтернативных гравичувствительных элементов был предложен ряд внутриклеточных структур, имеющих большую или меньшую плотность по сравнению с цитоплазмой, в том числе и клетка в целом [36, 38]. В последнем случае предлагалось рассматривать вызванные гравитацией смещения внутреннего объема клетки относительно внешних клеточных стенок, либо изменение давления или напряжений в клеточных стенках, обусловленных действием гравитации [36].

В качестве трансдуктора гравитационного сигнала рассматривается ион кальция, вторичный мессенджер, который принимает участие в широком

круге биохимических реакций. Согласно гипотезе [30, 31], включающей «центры контроля плазмалеммы», мембранные Ca^{2+} -селективные каналы располагаются вокруг центров прикрепления, которые связывают плазмалемму с цитоскелетом и клеточной оболочкой. Эти каналы должны открываться в ответ на напряжение на мембране, возникающее при изменении распределения сил (включая гравитационную), действующих на протопласт, цитоскелет и клеточную оболочку. Открытие каналов может вызывать временное увеличение внутриклеточной концентрации ионов Ca^{2+} и запуск Ca^{2+} -зависимых регуляторных процессов. Развивая эти идеи, мы предположили [16], что в качестве структуры, воспринимающей гравитационный стимул, могут выступать актиновые филаменты и/или интегрины. В первом случае при отклонении растения от вертикального положения перемещение статолитов приводит к изменению натяжения актиновых филаментов. Возникающее при этом возмущение далее передается в места захвата актинового цитоскелета на мемbrane и/или микротрубочках. Второй путь рецепции предполагает, что механическое давление, оказываемое протопластом на клеточную стенку, может восприниматься интегральными белками плазмалеммы — интегринами, которые связывают молекулы экстраклеточного матрикса с элементами цитоскелета, создавая структурную непрерывность между внешней и внутренней средами клетки. При возникновении механического стресса, обусловленного изменением положения растения в пространстве, сигнал об этом передается через молекулы интегрина или элементы цитоскелета на плазмалемму, в которой расположены механические Ca^{2+} -каналы. В результате их активации повышается концентрация кальция в кортикальном слое цитоплазмы, стимулируются Ca^{2+} -зависимые анионные каналы и потенциал-зависимые Ca^{2+} -каналы плазмалеммы, а также инозитолтрифосфат-зависимые Ca^{2+} -каналы на мембранах внутриклеточных органелл, вызывая распространение Ca^{2+} -волн. В гравистимулированных корнях такие волны могут достигать зоны растяжения, где кальций накапливается в апопласте клеток нижней половины корня и запускает освобождение ауксина и создание его градиента, что служит причиной замедления скорости роста клеток нижней половины корня и сохранения темпов роста его верхней половины, вызывая формирование гравистимулируемого изгиба. Полученные нами и другими авторами данные об ингибировании гравитропической реакции под действием химических веществ, блокирующих различные системы поддержания Ca^{2+} -гомеостаза, утрате полярно-

сти статоцитов и нарушении их Ca^{2+} -баланса в таких условиях являются подтверждением выдвинутых нами теоретических представлений [16].

Для того чтобы экспериментально исследовать статолитную гипотезу, необходимо изменить положение растения в пространстве и сопоставить его с изменением внутриклеточного положения статолитов. Однако следует учитывать, что реакция растения на изменение его положения в поле тяжести не может ограничиваться лишь смещением статолитов, а представляет комплексную реакцию всего организма. В связи с этим неинвазивные методы (в частности, использование ВГМП), которые позволяют управлять положением статолитов и анализировать их взаимодействие с цитоскелетом, могут открыть новые возможности как для проверки статолитной гипотезы, так и для исследования механизмов гравирецепции растений.

ПОНДЕРОМОТОРНЫЕ СИЛЫ И ВОЗМОЖНОСТИ ИХ РЕАЛИЗАЦИИ

Пондеромоторные силы, порождаемые ВГМП. Если среда с магнитной восприимчивостью χ_a , содержащая частицы с магнитной восприимчивостью χ_b , помещена в неоднородное магнитное поле \mathbf{H} , на эти частицы будет действовать пондеромоторная сила \mathbf{F}_p , знак и величина которой будут определяться разницей магнитных восприимчивостей $\Delta\chi = \chi_b - \chi_a$ и градиентом квадрата напряженности магнитного поля:

$$\mathbf{F}_p = (\chi_b - \chi_a) V \nabla \mathbf{H} \cdot \nabla \mathbf{H} = \Delta\chi V \nabla(\mathbf{H}^2) \quad (1)$$

где V — объем частицы.

С другой стороны, сила гравитации, действующая на внутриклеточную частицу, пропорциональна разности плотностей частицы ρ_b и окружающей цитоплазмы ρ_c :

$$\mathbf{F}_g = (\rho_b - \rho_c) V g = \Delta\rho V g, \quad (2)$$

где g — ускорение свободного падения (9.81 м/с^2). Для достаточно сильных ВГМП величина пондеромоторной силы будет сравнима с силой гравитации, действующей на частицу: $F_p = F_g$. Баланс сил будет достигнут при выполнении следующего условия, накладываемого на параметры ВГМП, которое называют динамическим фактором:

$$\nabla(\mathbf{H}^2/2) = (\Delta\rho/\Delta\chi)g. \quad (3)$$

Таким образом, отношение разности плотностей и разностей магнитных восприимчивостей определяет динамический фактор ВГМП, который соот-

ветствует равенству величин пондеромоторной силы и силы гравитации.

Эксперименты по использованию влияния ВГМП на положение амилoplastов [4, 8, 12, 19, 24, 25] были основаны на следующих оценках: магнитная восприимчивость крахмала ($8 \cdot 10^{-7}$) выше, чем таковая для цитоплазмы ($7.2 \cdot 10^{-7}$); их плотности равны 1.5 г/см^3 и 1 г/см^3 соответственно. Для этих параметров динамический фактор ВГМП должен быть порядка $10^9 - 10^{10} \text{ Э}^2/\text{см}$. Эта величина может быть получена в сильном ВГМП. Поскольку разность между магнитными восприимчивостями амилoplastов и цитоплазмы отрицательна, пондеромоторные силы, действующие на амилoplastы, направлены в сторону ослабления магнитного поля.

Магнитные конфигурации, реализующие ВГМП. Согласно оценкам для создания пондеромоторных сил, сравнимых по своему действию с гравитационной силой, необходимы очень высокие значения магнитных полей с огромными градиентами. Их создание в рабочем объеме, необходимом для проведения биологического эксперимента, представляет достаточно сложную задачу.

Важным этапом создания ВГМП является выбор подходящей геометрической формы магнитов, определяющей пространственную неоднородность магнитного поля. Так, в одном из первых экспериментов использовалась тонкая проволока [4]. В известных экспериментах [24] ВГМП создавалась либо вблизи щели между двумя параллельными постоянными магнитами, либо при помощи внесения в постоянное магнитное поле между этими магнитами железного клина, имеющего форму треугольной призмы (рис. 1).

Задача оптимизации формы магнитной системы, определяющей неоднородность поля, многократно рассматривалась при магнитной сепарации смесей частиц [10, 11] и определении величин магнитной восприимчивости химических веществ [2, 34]. Эти результаты могут быть использованы для оптимизации ВГМП в экспериментах, связанных с исследованием гравитропизма растений. Необходимость такой оптимизации иллюстрируется следующими примерами.

Как следует из работы [24], смещения амилoplastов в случае использования ВГМП, созданного железной призмой, сильно зависят от расстояния между объектом и острием клина. Поэтому только часть статоцитов участвовала в рецепции сигнала при ВГМП-индуцированном изгибе корня. В то же время объем области неоднородности использовался нерационально из-за наличия магнитонасыщенного острия магнита, не дающего вклада в создание ВГМП. Сильная неоднородность пондеромоторных

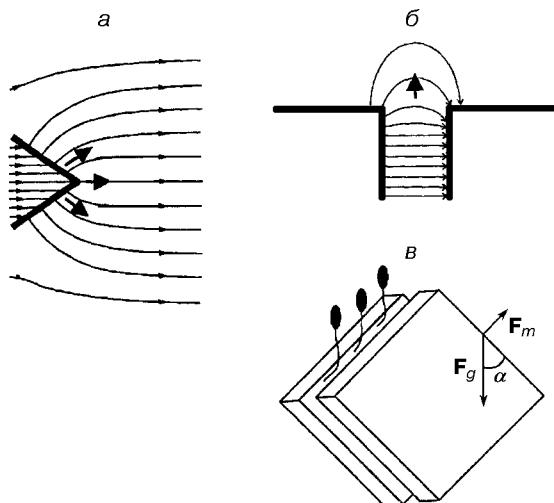


Рис. 1. Распределение напряженности магнитного поля вблизи вершины намагниченного железного клина (*а*) и щели между двумя плоскими постоянными магнитами (*б*). Фрагмент *в* иллюстрирует выход колумеллы из области влияния ponderomotorных сил вследствие изгиба корня. Стрелки указывают направление действия ponderomotorной силы на диамагнитную частицу (по работе [24])

сил затрудняет сравнение результатов ВГМП-стимуляций пространственно однородных гравистимуляций. Помимо этого, воздействие ВГМП на гравичувствительный аппарат корня изменяется из-за выхода колумеллы, ткани, состоящей из гравичувствительных статоцитов, из области влияния ponderomotorных сил вследствие изгиба корня (рис. 1, *в*). Согласно [24] гравистимуляция и ВГМП приводят к различному поведению амилопластов периферийных статоцитов. Действие гравитации вызывает их оседание на дно клеток, в то время как ВГМП не изменяет их положения, хотя ponderomotorная сила имела наибольшую величину. (Следует отметить, что незначительность влияния ВГМП в этих статоцитах может быть также связана с более низкой эффективной магнитной восприимчивостью амилопластов на периферии колумеллы).

Приведенные факты указывают на необходимость увеличения как величины ponderomotorной силы, так и ее пространственной однородности в рабочей области ВГМП.

Известные наработки из теории промышленных магнитных сепараторов позволяют создать рабочую область ВГМП, в которой ponderomotorные силы были бы постоянны [1, 11]. Отметим, что это также устранило бы экспериментальные трудности, связанные с необходимостью прецизионного размещения корней относительно магнитов. Более того,

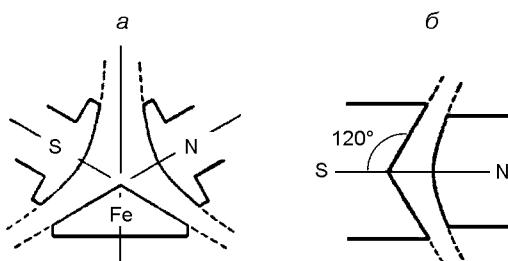


Рис. 2. Теоретические рассчитанные конфигурации магнитов, которые обеспечивают постоянство ponderomotorной силы в пространстве: *а* — между магнитными полюсами и между полюсами и клином; *б* — между полюсами (по работе [11])

как показывают расчеты, возможно создание такой конфигурации магнитов, в которой знак силы определялся бы не только разностью магнитных проницаемостей, но и геометрией магнита. Это может открыть дополнительные возможности для проведения биологических экспериментов. Рассмотрим примеры конфигураций магнитов, предложенные в работах [10, 11] (рис. 2). Они отличаются ориентацией оси симметрии магнитов относительно направления градиента магнитного поля и возможной ориентации образца. В случае конфигурации магнита, представленной на рис. 2, *а*, область постоянной ponderomotorной силы расположена в зазоре между полюсами магнита, а также между полюсами и ферромагнитной вставкой (клином). Если ось корня направлена по оси симметрии магнита *Z*, ponderomotorные силы будут нормальны к оси корня, и ожидаемый изгиб корня будет направлен к поверхности магнита.

Оптимизация этой ВГМП конфигурации с помощью численного моделирования [1, 3] позволила предложить конфигурацию магнитов, показанную на рис. 3. В этом случае ponderomotorная сила будет приблизительно постоянной в области *L*, размер которой определяется геометрией наполюсника магнита диаметром *B* и расстоянием между полюсами магнита *d*. Характеристики поля показаны на рис. 3, *б*. Данная конфигурация позволяет использовать следующие комбинации ориентации осей корней, осей симметрии систем магнита и векторов ponderomotorных сил: а) ось корня нормальна к оси симметрии системы магнита, ponderomotorная сила нормальна к оси корня и направлена акропетально и в сторону расширения промежутка между наполюсниками магнитов (рис. 4, *а*); б) ось корня совпадает с осью симметрии магнита, вектор ponderomotorной силы совпадает с осью корня и направлен базипетально (рис. 4, *б*); в) ось корня совпадает с осью симметрии магнита, ponderomo-

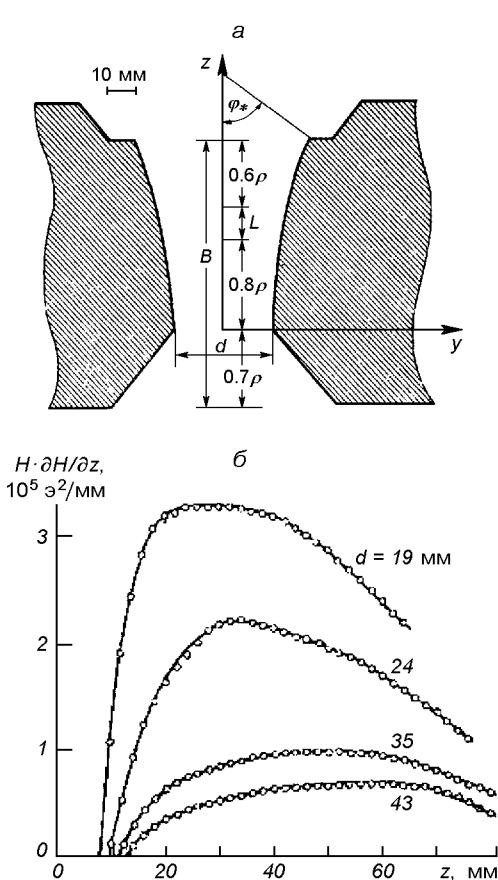


Рис. 3. а) Форма наполюсников, основанная на конфигурации рис. 2, а: $d = 35$ мм, $B = 95$ мм, $L = 10$ мм. Область постоянной пондеромоторной силы обозначена L . б) — Измеренное пространственное распределение для различных d [1]

торная сила направлена акропетально (рис. 4, в). В первом случае предполагается, что постоянная пондеромоторная сила будет действовать на корень в течение всего периода изгиба, и корень не будет касаться поверхности магнита. Во втором случае постоянная пондеромоторная сила будет противодействовать гравитации, препятствовать осаждению статолитов и уменьшать их давление на другие внутриклеточные структуры. В третьем случае направление постоянной пондеромоторной силы будет совпадать с вектором гравитации, ускорять осаждение статолитов и увеличивать их давление на внутриклеточные структуры.

Таким образом, все эти три конфигурации могут быть получены путем простого вращения наполюсников магнитов относительно оси корня и вектора гравитации. В случае электромагнитов величина пондеромоторной силы будет контролироваться током электромагнита.

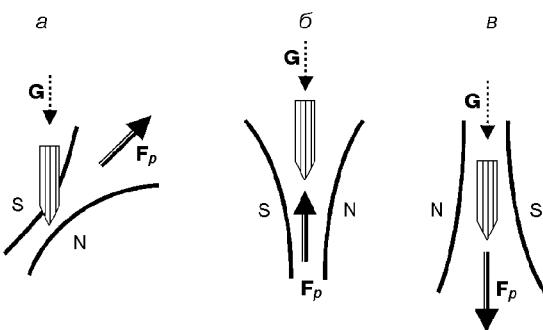


Рис. 4. Ориентации корня, пондеромоторной силы F_p , вектора гравитации G в предлагаемых экспериментах (S и N — полюса магнитов, показанных на рис. 3)

ВОЗДЕЙСТВИЕ ВГМП НА ГРАВИРЕЦЕПТОРЫ РАСТЕНИЙ

ВГМП использовались при изучении гравивосприятия и гравиотклика растений многими исследователями. В работах, выполненных под руководством Одуса [13, 14, 33], впервые было предложено использовать высоко градиентные магнитные поля для изменения изгиба корней. Однако исследователям не удалось однозначно интерпретировать экспериментальные данные. Как было показано в работах [8, 12], эффект был связан с различием магнитных свойств статолитов и цитоплазмы, что приводило к возникновению пондеромоторной силы. Поскольку магнитная проницаемость статолитов, содержащих крахмал (высшие растения, протонема мхов), имеет меньшее значение, а статолитов, содержащих сульфат бария (ризоиды харовых водорослей), — большее, чем магнитная проницаемость цитоплазмы, то статолиты в первом случае будут выталкиваться из максимума магнитного поля, а во втором — втягиваться в него. Это было в дальнейшем подтверждено в экспериментах [24, 25].

В 1980-х гг. на основе исследований Пирузяна и др. [8] были проведены эксперименты на станциях «Салют-6», «Салют-7» и «Мир» (эксперимент «Магнитогравистат») по моделированию гравитационного воздействия с помощью магнитных пондеромоторных сил малой амплитуды, несколько превышающей порог чувствительности растений. Таким образом, была показана принципиальная возможность использования ВГМП для имитации гравиракции корней в условиях невесомости.

Следующий шаг был сделан в работе А. А. Кузнецова и О. А. Кузнецова [4]. Авторы предложили и реализовали схему эксперимента, позволявшего

создать пондеромоторные силы, сравнимые по величине с силой тяжести, действующей на амилопласти. Объектом эксперимента были проростки льна, на которых изучался изгиб корней под действием пондеромоторных сил. Источником ВГМП были отрезки пермендьюровой проволоки диаметром 0.1 мм, помещенные в однородное магнитное поле постоянных магнитов. Помимо наблюдения изгибов корней, были проведены также количественные оценки возникающих градиентов магнитного поля и пондеромоторных сил. Оценки и результаты эксперимента показали, что полученная величина пондеромоторной силы при напряженности магнитного поля H порядка нескольких килоэрстед* и градиенте H^2 порядка 10^9 – 10^{10} Э²/см была сравнима с величиной гравитационной силы, действующей на статолит, и пропорциональна разности плотностей статолита и цитоплазмы.

Поиску прямых доказательств того, что пондеромоторные силы приводят к смещению амилопластов, а также количественному изучению изгибов корня была посвящена работа [24]. В этом эксперименте при создании неоднородного магнитного поля двумя плоскими магнитами из сплава SmCo₅ (размером 40×40×16 мм³ каждый и расстоянием между пластинами порядка 1мм), пондеромоторная сила, которая действовала на статолиты, содержащие крахмал, была сравнима с силой гравитации при размещении образца у внешнего края межпластинного промежутка. Как следует из этих экспериментальных данных, реакция (изгиб) корня в случае применения ВГМП соответствует временно му изменению гравитационного воздействия на величину, определяемую воздействием пондеромоторной силы. Таким образом, ВГМП может имитировать гравитационное воздействие на растение. Прямые светооптические наблюдения срезов корней растений подтвердили, что данная реакция растений коррелирует со смещением статолитов в клетках, соответствующим направлению действия пондеромоторной силы.

Эксперименты [19, 24, 25, 40], выполненные на разных видах и органах растений, продемонстрировали качественное соответствие статолитной гипотезе. Во всех случаях вызванный ВГМП изгиб растения соответствовал ожидаемому смещению амилопластов под действием пондеромоторной силы. Это позволяет рассматривать ВГМП как потенциально перспективный и удобный инструмент для направленного и избирательного раздражения гравицентрических клеток. Однако необходим детальный анализ не только смещения амилопластов,

но и других возможных механизмов влияния ВГМП на клеточные процессы и структуры, сопровождающие такое смещение. Основные цели такого анализа должны состоять в определении: 1) клеточных структур и/или процессов, на которые может воздействовать ВГМП, и величин таких эффектов; 2) дополнительных эффектов ВГМП, которые могут вносить вклад в изгиб растений, но не связаны со смещениями амилопластов.

ВОЗМОЖНЫЕ ЭФФЕКТЫ, СОПРОВОЖДАЮЩИЕ ДЕЙСТВИЕ ВГМП НА ГРАВИРЕЦЕПТОРНЫЙ АППАРАТ РАСТЕНИЙ

На какие внутриклеточные структуры может воздействовать ВГМП? Статоциты содержат ряд внутриклеточных структур, смещение которых может вносить вклад в гравицентрическость: ядро, митохондрии, липидные капли, диктиосомы и другие органеллы. Имеются свидетельства, что смещения митохондрий и белковых кристаллов участвуют в гравивосприятии грибов [32].

Данные о плотности и магнитной восприимчивости внутриклеточных структур, которые могли бы функционировать как статолиты, весьма ограничены. Так, известно, что удельный вес некоторых клеточных структур может быть меньше (например у липидных капель и вакуолей) или больше (1.14 г/см³ у ядра, 1.1–1.2 г/см³ у митохондрий и диктиосом, 1.21 г/см³ у лейкопластов [14]), чем удельный вес цитоплазмы (1 г/см³). Магнитная восприимчивость амилопластов определяется главным образом содержанием в них крахмала, однако возможные вклады всех компонентов амилопластов, включая белки, липиды и другие полисахариды, также должны быть рассмотрены.

Согласно Чикову [12], магнитная восприимчивость этих веществ равна или превышает восприимчивость крахмала (от $-8 \cdot 10^{-7}$ до $-8.5 \cdot 10^{-7}$). Различие плотности некоторых клеточных структур и цитоплазмы не является постоянным. Например, $\Delta\rho \approx 0.5$ г/см³ для крахмала, 0.2–0.3 г/см³ для белка и -0.05 г/см³ для липидов [12, 14].

Поэтому различие между удельным весом белков и липидов и окружающей цитоплазмы может быть меньшим, чем различие между удельным весом крахмала и цитоплазмы. Согласно (3) отношение $\Delta\rho/\Delta\chi$ определяет динамический фактор, который соответствует силе гравитации, действующей на определенный клеточный компонент. Например, динамический фактор для белка, необходимый,

* 1 Э = 79.6 А/м.

чтобы достичь равновесия между пондеромоторной и гравитационной силами, приблизительно равен $1.5 \cdot 10^9 \text{ Э}^2/\text{см}$, что гораздо меньше, чем динамический фактор, необходимый для крахмала — $6.6 \cdot 10^9 \text{ Э}^2/\text{см}$. Следовательно, ВГМП может сильнее влиять на белковые структуры, чем на включения крахмала тех же самых объемов. Таким образом, глобулярные белки могут испытывать большее воздействие при том же градиенте H^2 , чем зерна крахмала.

Заметим, что направления пондеромоторной силы будут различны для компонентов, которые тяжелее и легче, чем цитоплазма, например крахмал и липиды. Также необходимо отметить, что на фитоферритин, белок амилопластов, который содержит большое число атомов железа и поэтому обладает парамагнитными свойствами [37], будет действовать сила, направленная по градиенту ВГМП, т. е. противоположно силе, действующей на крахмал.

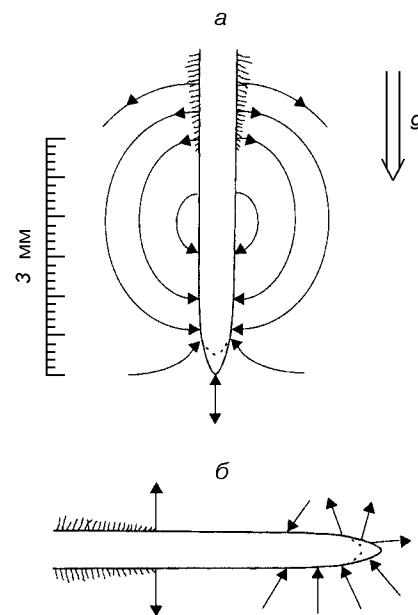
Следовательно, можно сделать следующие заключения.

1. Для того чтобы оценить, какие величины ВГМП нужно приложить для смещения различных клеточных органелл или включений, мы должны знать их удельный вес, магнитные восприимчивости и относительный состав.

2. ВГМП может вызывать не только смещение внутриклеточных компонентов, определяемое векторным сложением участвующих сил, но и поворот таких структур из-за их пространственно неоднородной восприимчивости. Комбинация смещения и поворота может вести к деформациям компонентов клетки. Анизотропия диамагнитной восприимчивости биологических мембран, описанная ранее [28], также может вносить вклад в переориентацию органелл в магнитных полях. Так, например, хлоропластины одноклеточных водорослей обычно ориентируются нормально к вектору магнитного поля [18].

3. Смещения и переориентации клеточных компонентов не независимы из-за ограниченного объема клетки и их вероятного взаимодействия с элементами цитоскелета.

Возможно, что процессы в живых клетках, которые вызваны перераспределением внутриклеточных масс и напряжений, особенно процессы переноса заряда, могут оказаться чувствительными к сильным однородным и неоднородным магнитным полям. В настоящее время эти эффекты трудно разделить и проанализировать из-за недостатка количественных данных и технических трудностей в постановке эксперимента. Поэтому мы сосредоточим внимание на качественном анализе нескольких ВГМП-эффектов, которые могут вносить вклад в



наблюдаемый изгиб растений, индуцированный ВГМП.

Сигмотропное действие ВГМП. Мы можем предположить, что ВГМП действует не только на внутриклеточные, но также и на другие структуры, в частности на клеточные стенки. Пондеромоторные силы, вероятно, действуют на довольно прочную основу клеточной стенки, состоящей в основном из диамагнитных целлюлозы, пектинов, гемицеллюлозы и белков, вызывая напряжения между клеточной стенкой и цитоплазмой. Это напряжение эквивалентно механическому действию и ведет к сжатию проксимальной стороны и растяжению дистальной стороны клеточной стенки. Так как магнитная восприимчивость клеточной стенки еще не известна, мы можем только оценить потенциальный эффект. Предполагая различие магнитных восприимчивостей клеточной стенки и цитоплазмы близким к различию между крахмалом и водой ($\Delta\chi = -8 \cdot 10^{-8}$), магнитное поле порядка 10^4 Э , динамический фактор $10^{10} \text{ Э}^2/\text{см}$, эффективный объем вокруг острия клина приблизительно 1 мм^3 , по формуле (1) получаем, что величина

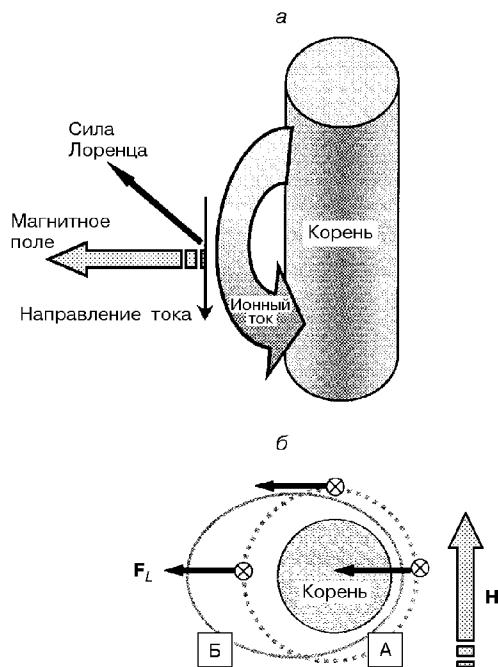


Рис. 6, а — Взаимные ориентации корня, магнитного поля, направления токов и направления силы Лоренца, действующей на ионный ток. б — Аксиальное распределение ионного тока вокруг верхушки вертикально растущего корня в отсутствии магнитного поля (А) и при однородном магнитном поле (Б). (Ионный ток направлен в сторону плоскости рисунка)

$F_p \approx 10^{-5}$ Н. Даже такая небольшая по величине пондеромоторная сила, приложенная к относительно малой области корня, может производить существенное давление (порядка 10 Н/м^2). Таким образом, на растительную ткань может действовать сила, направленная от клина и против градиента поля. Известно, что растения очень чувствительны к сигмостимуляции, но точный порог ее восприятия пока неизвестен. Отметим лишь, что уменьшение диамагнитной восприимчивости среды, окружающей ткань, повышает величину $\Delta\chi$, и следовательно, воздействие пондеромоторной силы.

Исследование изгибов корня, вызванных локальной стимуляцией кальцием или сигмостимуляцией [20], показали, что прикладывание агарового кубика, содержащего кальций, к кончикам вертикально растущих корней кукурузы, вызывало гравитопропорциональный изгиб корня в сторону, противоположную источнику кальция, однако изгиб был направлен в сторону стимула, если кальций прикладывали между зоной роста и меристемой корня. По-видимому, трудно отделить результаты магнитостимуляции и возможной сигмостимуляции, вы-

званных ВГМП, особенно в тех случаях, когда результирующий изгиб является отрицательным.

В то время как корни изгибаются против градиента ВГМП (отклики, который мог обуславливаться сигмостимуляцией или смещением амилопластов), цветоножки, колеоптили и гипокотили должны изгибаться в сторону градиента ВГМП. В работе [13] исследован этот эффект на колеоптилях, но получить изгиб в направлении градиента ВГМП не удалось. Однако последние эксперименты с использованием более сильных полевых градиентов, проведенные на колеоптилях [25], гипокотилях томатов [19] и цветоножках резушек [40], показали, что изгибы направлены по градиенту ВГМП. Противоположность эффектов ВГМП на надземные органы растений и на корни указывает на то, что вызываемый ВГМП изгиб растений не является результатом сигмостимуляции. Это также подтверждается неспособностью ВГМП в отличие от сигмостимуляции вызывать положительный или отрицательный изгиб корней в зависимости от места приложения стимула к определенным зонам корня. (Известно, что гравистимуляция корней резушки, в отличие от сигмостимуляции, не вызывает изменения свободного кальция в цитоплазме гравицепторных клеток [27]. Таким образом, измерение свободного кальция после локального применения ВГМП можно было бы использовать для ответа на вопрос, вызывает ли стимуляция корня с помощью ВГМП сигмонастическую реакцию).

Влияние магнитных полей на ростовые процессы. Некоторые экспериментальные данные указывают на то, что магнитные поля воздействуют на рост растений [21, 35], хотя изменения в темпах роста вертикально и горизонтально помещенных корней при наличии и отсутствии однородного магнитного поля до $4 \cdot 10^3$ Э не наблюдались [24]. Однако однородные магнитные поля порядка 10^5 Э вызывали направленный рост пыльцевых трубок лилии вдоль силовых линий [35]. Кроме того, рост в ВГМП ($H = 9.7 \cdot 10^4$ Э, $\Delta H = 1.4 \cdot 10^4$ Э/см) происходил преимущественно против градиента магнитного поля [35]. Хотя механизмы этих эффектов остаются неясными, можно предположить, что магнитные поля могут воздействовать на транспорт везикул, связанных с аппаратом Гольджи, и/или на микротрубочки и микрофиламенты [28] вследствие магнитной анизотропии фибриллярных структур.

Существуют три аргумента, свидетельствующие в пользу предположения о том, что ВГМП влияет на везикулярный транспорт: 1) везикулы Гольджи имеют плотность и, вероятно, магнитную восприимчивость, отличающиеся от таковых цитоплазмы

[9]; 2) известно, что за транспорт этих везикул ответственна актомиозиновая система, а свойства цитоскелета чувствительны к ВГМП, поскольку они зависят от распределения внутриклеточных масс; 3) если везикулы переносят заряды, то их транспорт представляет собой ток и, таким образом, он подвержен влиянию однородных и неоднородных магнитных полей, причем направленность такого влияния будет противоположна для положительных и отрицательных зарядов.

Влияние магнитных полей на эндогенные ионные потоки. Процессы переноса заряда, особенно транспорт ионов, играют важную роль в восприятии гравитации и гравиреакции растений [5, 41, 42] (рис. 5). Применение ВГМП или сильных однородных магнитных полей может влиять на ионный перенос. Следует ожидать, что пространственное распределение эндогенных потоков изменится в магнитном поле. Наиболее вероятно, что ВГМП действует на эндогенный акропetalный протонный перенос и эндогенные базипetalные потоки, существование которых было продемонстрировано в опытах на корнях [29]. Эти токи симметрично распределены относительно оси вертикально растущего корня [15]. Помещение растительного объекта с данной системой токов в однородное или неоднородное магнитное поле будет приводить к нарушению такой симметрии ввиду действия силы Лоренца $F_L = e[v \times H]/c$, действующей на заряд e , движущийся со скоростью v в магнитном поле H , c — скорость света.

При рассмотрении влияния однородного магнитного поля, нормального к оси корня, на распределение эндогенных токов в вертикально растущем корне необходимо учитывать, что направление силы Лоренца будет перпендикулярно к направлениям тока и магнитного поля. Таким образом, сила Лоренца будет вызывать перераспределение ионных потоков вокруг растения относительно направления приложенного магнитного поля (рис. 6). Удлинение путей переноса ионов приведет к уменьшению градиента напряжения на единицу длины и изменит симметрию ионных потоков. Разрушение аксиальной симметрии эндогенных потоков возможно как в однородных, так и в неоднородных магнитных полях. Однако однородное поле не будет оказывать пондеромоторного воздействия, вызывающего смещение статолитов. Применение ВГМП вместо однородных магнитных полей усилит асимметрию протонных токов, потому что степень изменения потоков H^+ будет зависеть от интенсивности магнитного поля. Можно ожидать, что измененные ионные потоки могут влиять на активность ионных насосов, так как симметрия входящих токов зави-

сит от различий напряжения между источником и стоком. Поэтому сильные магнитные поля создают асимметрию радиальных потоков ионов, что, в свою очередь, может быть воспринято как дирекционный стимул. Данный эффект указывает на необходимость дальнейшего экспериментального исследования влияния ВГМП на гравичувствительные системы растений.

ВГМП И ГРАВИТАЦИЯ: ЭКСПЕРИМЕНТЫ В НЕВЕСОМОСТИ И ИМИТАЦИЯ НЕВЕСОМОСТИ НА ЗЕМЛЕ

Заметим, что исследование действия пондеромоторных сил на амилопласти как имитации эффекта гравитации происходило на фоне действия реальной земной гравитации. Это маскировало эффект (особенно при относительно слабых ВГМП, используемых до сих пор) и не исключало иных, непрямых каналов влияния гравитации на поведение корня.

Поэтому большой интерес представляет проведение аналогичных экспериментов в микрографитации и на Земле с последующим сравнением их результатов. Это позволило бы вычленить собственно воздействие пондеромоторных сил на гравирецепторный аппарат растений и проверить гипотезу о возможности имитации невесомости с помощью ВГМП при изучении гравиреакции растений в земных условиях и имитации действия гравитации в условиях космического полета.

Есть несколько возможных подходов к проверке данной гипотезы.

Известно, что амилопласти корней, выросших в условиях микрографитации, содержали меньшее количество крахмала, чем контрольные образцы [17]. Также наблюдался замедленный рост растений на начальных этапах их развития в условиях космического полета [17]. Применение в микрографитации пондеромоторных сил, направленных к апексу корня (рис. 4, в), может имитировать воздействие гравитации на статолиты, предполагая, что ВГМП не затрагивает другие процессы, участвующие в механизмах гравитропизма. В то же время в схеме эксперимента, представленного на рис. 4, б и имитирующего условия микрографитации в земных условиях, пондеромоторная сила уравновешивает силу гравитации. Следовательно, измерение и сравнение скоростей роста корня в микрографитации и земных условиях при наличии и отсутствии ВГМП может дать количественную оценку обоснованности использования ВГМП для имитации воздействия гравитации на растения. Второй подобной оценкой

может быть сравнение содержания крахмала в корнях, выращенных в микрогравитации при наличии ВГМП, имитирующего гравитацию, и без ВГМП.

Отметим, что в настоящее время можно уверенно говорить лишь о влиянии ВГМП на статолитный механизм. Возможное влияние ВГМП на «нестатолитные» механизмы [30, 39] не изучалось.

Как было отмечено выше, наличие гравитации, очевидно, сопровождается пространственно неоднородным распределением механических напряжений в корнях растений. Согласно [23] такое распределение, вероятно, является физической основой «нестатолитного» механизма гравитропизма и его полярности. Можно предположить, что отсутствие гравитации будет изменять данное распределение, и в микрогравитации оно будет определяться внутренними источниками растяжений и сжатий. Очевидно, «нестатолитный» механизм гравитропизма в таких условиях может потерять свою полярность. Положение статолитов также будет независимым от гравитации, но будет определяться их взаимодействием с цитоскелетом и распределением напряжений в нем. Если предположить, что влияние ВГМП на корни ограничено только смещением статолитов, то стимуляция корня с помощью ВГМП будет касаться только статолитного компонента механизма восприятия гравитации. Таким образом, представляется важным сравнение и анализ кинетики изгиба корня при воздействии ВГМП, генерируемого определенной конфигурацией магнитов (рис. 4, а), в микрогравитации и в земных условиях. Это позволит проверить возможность имитации влияния гравитации на растения с помощью ВГМП, а также получить новые данные о «нестатолитных» механизмах гравитропизма и их проявлениях в условиях микрогравитации.

Следует отметить, что существенной особенностью применения ВГМП к исследованию гравирецепции корней растений является возможность не только локального, но и дозированного во времени воздействия на амилопласти. В отличие от случая дозированной гравистимуляции при этом не происходит изменение положения самого корня. Изменение же времени воздействия в сочетании с измерением смещения амилопластов позволяет оценить важную характеристику гравирецепции: взаимодействие амилопластов с цитоскелетом и реологию собственно цитоскелета. (Попытка такой оценки была сделана в работе [26]). Сравнение результатов экспериментов в микрогравитации и в земных условиях при одинаковых параметрах воздействия позволило бы оценить возможные изменения параметров цитоскелета, обусловленные микрогравитацией.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные данные указывают на перспективность использования высокоградиентных магнитных полей для изучения механизмов гравичувствительности растений. В то же время этот метод имитации гравистимуляции растений требует дополнительных исследований в области взаимодействия процессов переноса заряда в растениях с магнитными полями, которые могут как вносить дополнительные эффекты в проявление гравитропизма растений, так и привести к новым результатам, касающимся все еще недостаточно изученных явлений, связанных с воздействием магнитных полей на биологические объекты.

1. Иванов Е. В., Иванова Л. И., Зеленцов В. В. Оптимальная форма полюсников магнита для измерений магнитной восприимчивости методом Фарадея // Полупровод. техника и электроника.—1970.—№ 2.—С. 221—223.
2. Калинников В. Т. Ракитин Ю. В. Введение в магнитохимию. Метод магнитной восприимчивости в химии. — М.: Наука, 1980.—302 с.
3. Кац М. Я., Стадников А. Г., Гольдин Л. Л. и др. Метод расчета профиля полюсов одно-зонного изодинамического магнитного сепаратора // Полупровод. техника и электроника.—1964.—№ 3.—С. 152—157.
4. Кузнецов А. А., Кузнецов О. А. Моделирование гравитационного воздействия на растения сильно неоднородным магнитным полем // Биофизика.—1990.—35, № 5.—С. 835—840.
5. Медведев С. С. Физиологические основы полярности растений. — С.-П.: Кольна, 1996.—159 с.
6. Меркис А. И. Геотропическая реакция растений. — Вильнюс: Минтис, 1973.—264 с.
7. Меркис А. И. Гравитация в процессах роста растений // Проблемы космической биологии. — М.: Наука, 1990.—Т. 68.—185 с.
8. Пирюзян Л. А., Кузнецов А. А., Чиков В. М. О магнитной неоднородности биологических систем // Изв. АН СССР. Сер. биол.—1980.—№ 5.—С. 645—650.
9. Саламатова Т. С. Физиология растительной клетки. — Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1983.—158 с.
10. Сочнев А. Я. Электромагнитные системы в магнитных полях которых пондеромоторные силы действующие на частицу уменьшаются или остаются постоянными в направлении действия // Журн. техн. физики.—1940.—№ 10.—С. 472—477.
11. Сочнев А. Я. Вычисление напряженности поля прямыми методами. — Л.: Энергоатомиздат, 1984.—112 с.
12. Чиков В. М. Изучение и некоторые приложения клеточного магнитофореза: Автореф. дис. ... канд. физ.-мат. наук. — Черноголовка, 1985.—16 с.
13. Audus L. J. Magnetotropism: a new plant growth response // Nature.—1960.—185.—Р. 132—134.
14. Audus L. J., Whish J. C. Magnetotropism // Biological Effects of Magnetic Fields / Ed. by M. F. Barnothy. — 1964.—Vol. 1.—Р. 170—182.
15. Behrens H. M., Weisenseel M. H., Sievers A. Rapid changes in the pattern of electric current around the root tip of *Lepidium sativum* L. following gravistimulation // Plant Physiol.—1982.—70.—Р. 1079—1083.

16. Belyavskaya N. A. Calcium and graviperception in plants: inhibitor analysis // Int. Rev. Cytol.—1996.—**168**.—P. 123—185.
17. Claassen D. S., Spooner B. S. Impact of altered gravity on aspects of cell biology // Int. Rev. Cytol.—1994.—**156**.—P. 301—359.
18. Geazintov N. E., Nostrand F. V., Becker J. F., et al. Magnetic field-induced orientation of photosynthetic systems // Biochem. Biophys. Acta.—1972.—**267**.—P. 65—72.
19. Hasenstein K. H., Kuznetsov O. A. The response of lazy-2 tomato seedlings to curvature-inducing magnetic gradients is modulated by light // Planta.—1999.—**208**.—P. 59—65.
20. Ishikawa H., Evans M. L. Induction of curvature in maize roots by calcium or by thigmostimulation // Plant Physiol.—1992.—**100**.—P. 762—768.
21. Kato R. Effects of a magnetic field on the growth of primary roots of *Zea mays* // Plant Cell Physiol.—1988.—**29**.—P. 1215—219.
22. Kondrachuk A. V., Sirenko S. P. The theoretical consideration of microgravity effects on a cell // Adv. Space Res.—1996.—**17**, N 6/7.—P. 165—168.
23. Konings H. Gravitropism in roots: an evaluation of progress during the last three decades // Acta Bot. Neerl.—1995.—**44**, N 3.—P. 195—223.
24. Kuznetsov O. A., Hasenstein K. H. Magnetophoretic induction of root curvature // Planta.—1996.—**198**.—P. 87—94.
25. Kuznetsov O. A., Hasenstein K. H. Magnetophoretic induction of curvature in coleoptiles and hypocotyls // J. Exp. Bot.—1997.—**48**.—P. 1951—1959.
26. Kuznetsov O. A., Hasenstein K. H. Magnetophoretic analysis of statoliths in *Chara* rhizoids suggests viscoelastic and cytoskeletal contribution to gravisensing // Abstr. 33rd COSPAR Scientific Assembly, Warsaw, Poland, 16—23 July 2000. — Warsaw, 2000.—P. 312.
27. Legue V., Blancaflor E., Wymer C. Cytoplasmic free Ca^{2+} in *Arabidopsis* roots changes in response to touch but not gravity // Plant Physiol.—1997.—**114**.—P. 789—793.
28. Maret G., Dransfeld K. Biomolecules and polymers in strong permanent magnetic fields // Strong and Ultrastrong Magnetic Fields and Their Applications / Topics in Applied Physics / Ed. by F. Herlach.—1985.—Vol. 57.—P. 104—145.
29. Monshausen G. B., Zieschang H. E., Sievers A. Differential proton secretion in the apical elongation zone caused gravistimulation is induced by the signal from the root cap // Plant Cell Environ.—1996.—**19**.—P. 1408—1412.
30. Pickard B. G. Contemplating the plasmalemmal control center model // Protoplasma.—1994.—**182**.—P. 1—9.
31. Pickard B. G., Ding J. P. The mechanosensory calcium-selective ion channel: key component of plasmalemmal control centre? // Aust. J. Plant Physiol.—1993.—**20**, N 4.—P. 439—459.
32. Schimek C., Eibel P., Horie T., et al. Protein crystals in *Phycomyces* sporangiophores are involved in graviperception // Adv. Space Res.—1999.—**24**.—P. 687—692.
33. Schwarzacher J. C., Audus L. J. Further studies in mag-
- netotropism // J. Exp. Bot.—1973.—**24**.—P. 459—464.
34. Selwood P. W. Magnetochemistry. — N.Y., 1943.—458 p.
35. Sperber D., Maret G., Weisenseel M. H., et al. Oriented growth of pollen tubes in strong magnetic fields // Naturwissenschaften.—1981.—**68**.—P. 40—42.
36. Staves M. P., Wayne R., Leopold A. C. Hydrostatic pressure mimics gravitational pressure in characean cells // Protoplasma.—1992.—**168**.—P. 141—152.
37. Theil E. C. Ferritin: structure, gene regulation, and cellular function in animals, plants, and microorganisms // Ann. Rev. Biochem.—1987.—**56**.—P. 289—327.
38. Wayne R., Staves M. P., Leopold A. C. Gravity-dependent polarity of cytoplasmic streaming in *Nitellopsis* // Protoplasma.—1990.—**155**.—P. 43—57.
39. Wayne R., Staves M. P., Leopold A. C. The contribution of the extracellular matrix to gravisensing in characean cells // J. Cell Sci.—1992.—**101**.—P. 611—623.
40. Weise S. E., Kuznetsov O. A., Hasenstein K. H. Curvature in *Arabidopsis* inflorescence stems is limited to the region of amyloplast displacement // Plant Cell Physiol.—2000.—**41**.—P. 702—710.
41. Weisenseel M. H., Becker H. F. Ehlgotz J. G. Growth, gravitropism, and endogenous ion currents of cress roots (*Lepidium sativum* L.) // Plant Physiol.—1992.—**100**, N 1.—P. 16—25.
42. Weisenseel M. H., Meyer A. J. Bioelectricity, gravity and plants // Planta.—1997.—**203**.—P. S98—S111.

HIGH-GRADIENT MAGNETIC FIELDS AS A TOOL OF SIMULATING GRAVITY EFFECTS ON PLANTS

A. V. Kondrachuk, N. A. Belyavskaya

It is known that the high-gradient magnetic field (HGMF) exerts a directional ponderomotive force on diamagnetic substances. This effect can be used to modify the gravity force acting on statoliths by manipulating the statolith locations within the gravisensing cells. This allows us to consider the HGMF as a potentially very promising and useful tool of the directional and selective stimulation of the gravisensing cells of plants. Besides, the possibility to use the HGMF to modify or even compensate the gravity effects on these cells could give us a new approach to control plant gravireaction in weightlessness and to imitate microgravity effects in laboratory experiments. The main goals of the present work are: 1) to review the mechanisms of the HGMF effects on the processes which may go in the gravitropic reaction of the roots; 2) to discuss the development of the optimal HGMF configuration; 3) to indicate the peculiarities of mechanisms of the gravitropic reaction (perception and response) which might be the result of the HGMF effects; 4) to propose the procedures of the application of the HGMF for stimulation of gravisensing cells in microgravity conditions and for imitation of the microgravity effects in these cells in ground-based experiments.