

УДК 576.6.043; 547.454

О. М. Недуха, Є. Л. Кордюм, Є. І. Шнюкова

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

Вплив імітованої мікрогравітації на структуру амілопластів, склад та характеристики крохмалю міні-бульб картоплі

Надійшла до редакції 26.10.06

Вивчалась дія тривалої імітованої мікрогравітації (клиностагування, 2 об/хв.) на структурно-функціональну організацію клітин міні-бульб *Solanum tuberosum* L. (сорту Адрета) в культурі. Встановлено суттєвий вплив на розмір 45-добових міні-бульб, вміст та склад запасного крохмалю, водорозчинні властивості крохмалю та структуру амілопластів клітин запасальної паренхіми міні-бульб картоплі. Для досліджень структури крохмаль-запасальних клітин використовувалась модельна система — міні-бульби в стерильній культурі, методи світлової та сканувальної електронної мікроскопії, а також біохімічні методи для вивчення запасних полісахаридів. При тривалому горизонтальному клиностагуванні спостерігали появу фракції «гігантських» амілопластів у крохмаль-запасальних клітинах паренхіми. Встановлено кореляцію зниження вмісту амілози з пригніченням розчинності крохмалю у воді при тривалому клиностагуванні. Одержані результати вказують на зміни вуглеводного метаболізму запасальних органів картоплі під впливом імітації мікрогравітації.

ВСТУП

Картопля входить до числа с/г культур, запропонованих для використання у контрольованих екологічних системах життєзабезпечення космонавтів в тривалих космічних польотах [13, 28]. Бульби картоплі, як відомо, є джерелом їстівного крохмалю — запасного полісахариду, який в залежності від сорту містить різний вміст амілози, що визначає його смакові характеристики. До складу бульб входять також білок (< 0.5 %) та залишки фосфоліпідів [2, 11]. Тому визначення складу та динаміки накопичення запасного крохмалю у бульбах, вирощених в умовах реального космічного польоту, має як теоретичне, так і прикладне значення для розуміння впливу мікрогравітації на вуглеводний метаболізм, вегетативне розмноження вищих

рослин та смакові якості бульб. Зручною моделлю для таких досліджень в космічному польоті є міні-рослини картоплі, які утворюють міні-бульби в умовах культури. Ця модельна система застосовується з 1992 р., коли вперше було показано можливе утворення міні-бульб картоплі в умовах реального космічного польоту [13]. Проте виявлені певні зміни у структурі клітин крохмаль-запасальної паренхіми [7, 8, 17]. Більш тривала дія імітованої мікрогравітації до 30 діб викликала прискорений ріст органів картоплі, який корелював із збільшенням активності одного із ферментів синтезу крохмалю — фосфорилази [5, 23]. Тому метою нашої роботи було вивчення тривалого клиностагування на формування міні-бульб картоплі, амілопластів, які запасують крохмаль, вміст та склад крохмалю у порівнянні із стаціонарним контролем.

ОБ'ЄКТИ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

Міні-рослини *Solanum tuberosum* L. (сорт Адрета) вирощували протягом шести тижнів у стерильній культурі на середовищі Мурасіге та Скуга при 16-год освітленні на добу ($110 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^2/\text{с}$) та температурі $t = 24 \pm 1 \text{ }^\circ\text{C}$. Для формування міні-бульб рослини розрізали на сегменти, які складались із стебла висотою до 2 см, пазушної бруньки та одного листочка. Сегменти рослин переносили на модифіковане агаризоване середовище Мурасіге та Скуга із додаванням вітамінів [23], та вирощували до 55 діб при температурі 24/18 $^\circ\text{C}$ (день/ніч) та 8-годинному освітленні лампами денного світла ($75 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^2/\text{с}$; лампи OSRAM L 36 W/D, Resyclabe, Німеччина).

У досліджах використовували 45-добові міні-бульби, які були зібрані з клиноставованих та контрольних рослин. Для дослідження анатомічної структури брали по 5 міні-бульб середнього статистичного розміру ($8.5 \times 6.0 \text{ мм}$ — для контрольних бульб та $11.0 \times 6.0 \text{ мм}$ — для клиноставованих міні-бульб) і фіксували за стандарт-

ною методикою 3.7 % параформальдегідом на 0.5 М фосфатному буфері (pH 7.2) [4]. Зрізи міні-бульб товщиною 10 мкм фарбували реактивом Шиффа, та вивчали у мікроскопі Axioskop (Carl Zeiss, Jena). Для вивчення структури амілопластів застосовували електронну мікроскопію [29]. Дослідження проводили у сканувальному електронному мікроскопі JSM-35. Вміст крохмалю, моно- та дисахаридів визначали антроновим методом за Гілбертом [10] у модифікації Болотової [1]; вміст амілози та амілопектину — за методом Ховенкампа-Гермелінк [14]. Визначення вмісту крохмалю, моно- та дисахаридів, амілози та амілопектину проводили на спектрофотометрі СФ-2000. Розбухальну силу крохмалю та розчинність крохмалю у гарячій воді — за методом Ріхтера із співробітниками [6]. Як контрольні зразки використовувались хімічно чиста амілоза та амілопектин (Sigma). Одержані цитологічні та біохімічні дані обробляли із використанням програми BIO.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Структурні та біохімічні показники 45-добових міні-бульб картоплі, вирощених в контролі та в умовах клиноставування

Показник	Стационарний контроль	Клиноставування
Розмір міні-бульб, мм		
довга вісь	8.71 ± 0.18	$10.90 \pm 0.54^*$
коротка вісь	6.43 ± 0.25	6.19 ± 0.22
Кількість клітинних шарів шкірки на поперечних зрізах	13 ± 2	15 ± 3
Кількість клітинних шарів запасальної паренхіми (на поперечних зрізах міні-бульби)	68.0 ± 5.7	$88.0 \pm 6.7^*$
Розмір клітин центральних шарів запасальної паренхіми, мкм		
довга вісь	70.0 ± 5.4	$103.0 \pm 15.6^*$
коротка вісь	58.0 ± 4.8	$77.8 \pm 5.8^*$
Кількість амілопластів у паренхімній клітині	20 ± 4	25 ± 3
Вміст вуглеводів, мг/г сирої маси:		
крохмаль	198.5 ± 5.4	$261.0 \pm 7.9^*$
моно- та дисахариди	15.8 ± 0.5	$12.0 \pm 0.7^*$
Вміст амілози у крохмалі, %	25.8 ± 2.7	$5.8 \pm 0.9^*$
Відношення амілоза/амілопектин	1:3	1:16*

*P = 0.05

Стационарний контроль. 45-добові міні-бульби картоплі жовто-зеленого чи жовтого кольору мали сферичну або яйцевидну форму, середній розмір яких дорівнював $8.71 \pm 0.8 \times 6.43 \pm 0.25 \text{ мм}$. Світлооптичний аналіз поперечних серединних зрізів міні-бульб показав, що клітини зовнішніх шарів шкірки (перидерми) не містили амілопластів, клітини запасальної паренхіми були заповнені амілопластами (рис. 1, а). Запасальна паренхіма в середньому складалася з 68.0 ± 5.7 шарів клітин. Середній розмір крохмаль-запасальних клітин, майже повністю заповнених амілопластами, становив по довгій осі $70.0 \pm 5.4 \text{ мкм}$, по короткій — $58 \pm 4.8 \text{ мкм}$ (таблиця). Кількість амілопластів на зріз клітини змінювалася від 12 до 15. Амілопласти при фарбуванні реактивом Шиффа мали темний фіолетово-блакитний колір. Форма амілопластів варіювала від сферичної до видовжено-овальної (рис. 1, б). За розміром ми поділили амілопласти на три групи: 1) — кулясті, діаметром $10 \pm 2 \text{ мкм}$; 2) — овальні, по довгій осі $15 \pm 2 \text{ мкм}$, по короткій — $7 \pm 1 \text{ мкм}$ та 3) — овальні, довга вісь яких становила $21 \pm 2 \text{ мкм}$,

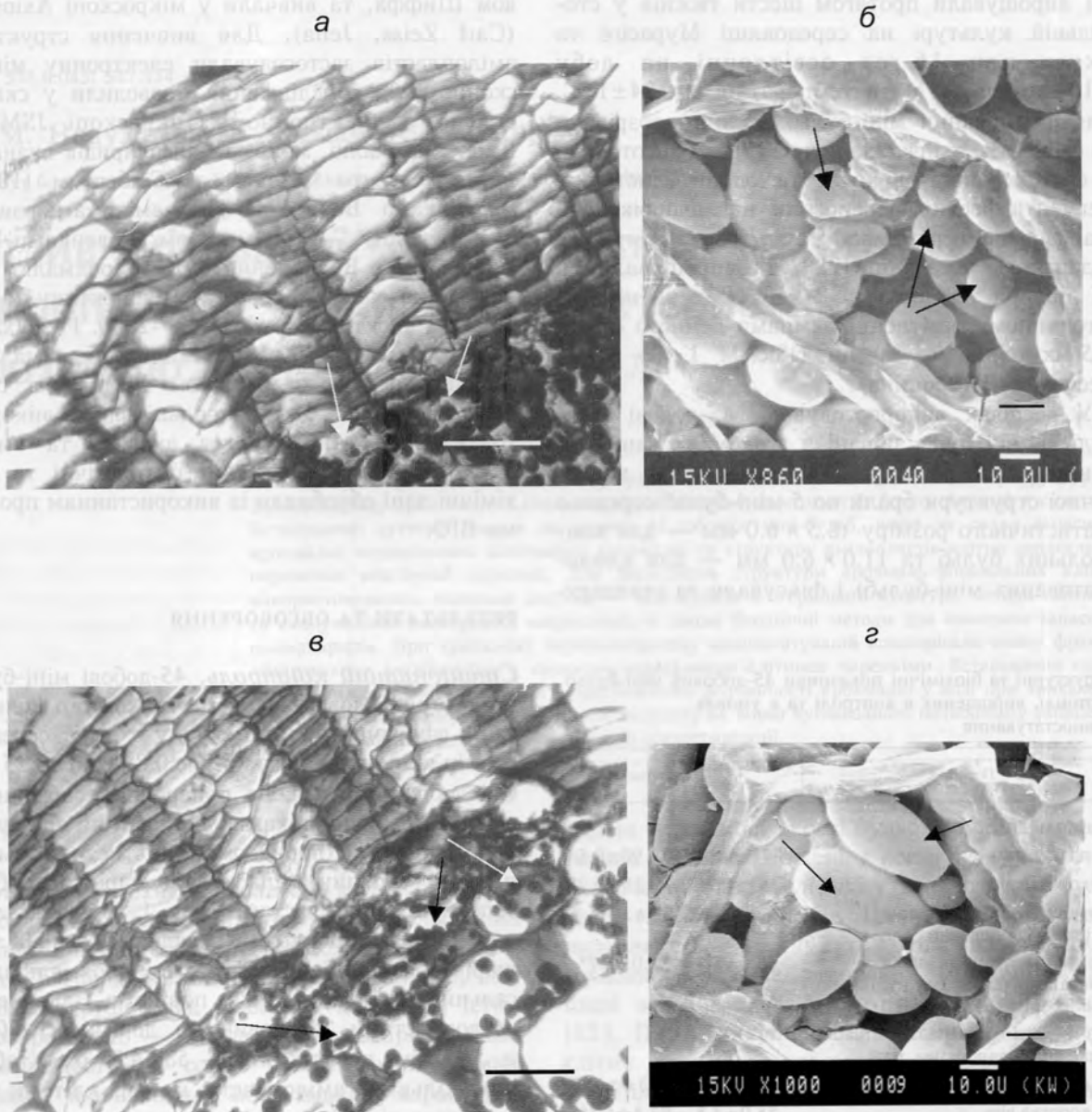


Рис. 1. Багатшарова перидерма та прилеглі шари крохмаль-запасальної паренхіми міні-бульб картоплі: а, б — в контролі, в, г — в умовах кліноштатування. На фрагментах а, в (світлова мікроскопія) розміри реперних міток складають 50 мкм, на фрагментах б, г (електронна мікроскопія) — 10 мкм. Стрілками вказані амілопласти

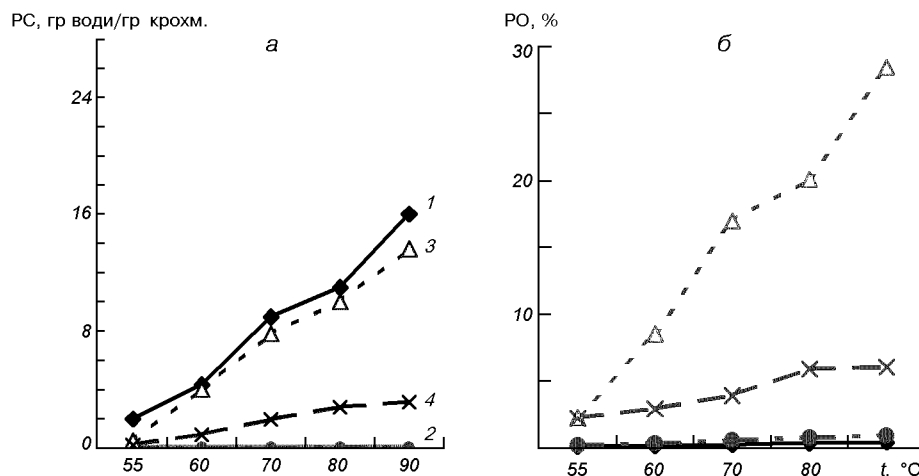


Рис. 2. Розбухальна сила (РС) (а) та розчинність у воді (РО) (б) крохмалю контрольних та клиностатованих міні-бульб картоплі 1 — амілоза, 2 — амілопектин, 3 — крохмаль контрольних міні-бульб, 4 — крохмаль клиностатованих міні-бульб

коротка — 12 ± 1.4 мкм. Процентний вміст у клітині трьох груп амілопластів становив 54.5, 36.5 та 9 % відповідно.

За допомогою біохімічних методів визначено, що вміст крохмалю у бульбах становив 198.5 ± 5.4 мг/г сирої маси, вміст моно- та дисахаридів був значно нижчим (15.8 ± 0.5 мг/г сирої маси). Крохмаль бульб містив 25.8 % амілози та біля 74.0 % амілопектину (на сиру масу крохмалю). Відомо, що смакові якості крохмалю запасальних органів залежать від розчинності крохмалю у гарячій воді та його розбухальної сили у воді [27]. Тому ми вивчили ці показники у міні-бульбах картоплі. Розбухальна сила крохмалю при температурі 90 °C міні-бульб досягала 13.6 г води/1 г сухої маси крохмалю, тоді як розбухальна сила чистої амілози була вищою (16.41 г води/1 г амілози), а чистого амілопектину — досить низькою (0.02 г води/1 г амілопектину) (рис. 2, а). Розчинність крохмалю міні-бульб у гарячій воді (при 90 °C) дорівнювала 28 г води/1 г сухої маси крохмалю, тоді як розчинність амілози та амілопектину становила 0.4 та 0.9 г води/1 г сухої речовини відповідно (рис. 2, б).

Клиностатування (2 об/хв) В умовах клиностатування утворення міні-бульб картоплі відбувалося ідентично контролю з пазушних бруньок. 45-добові міні-бульби за формою та ана-

томічною структурою (рис. 1, в) не відрізнялися від контрольних, проте спостерігалися певні відмінності: за кольором шкірки, розміром клітин та амілопластів, вмістом та складом крохмалю (таблиця). Клиностатовані міні-бульби, на відміну від контрольних, мали жовтий чи буруватий колір та більші розміри за рахунок зростання кількості шарів крохмаль-запасальної паренхіми (див. таблицю) та збільшення розмірів клітин. Поряд з амілопластами за розміром та формою ідентичними таким у контрольних клітинах, відмічена наявність «гігантських» амілопластів яйцевидної форми (рис. 1, з, стрілки), розмір яких досягав 45.9 ± 4.8 мкм по довгій осі та 19.79 ± 2.8 мкм — по короткій. Процентний вміст різних за розміром груп амілопластів на клітину в центральних шарах крохмаль-запасальної паренхіми був таким: 19 % — малих кулястих амілопластів; 23 % — середніх овальних; 28 % — великих овальних, та 30 % — «гігантських» амілопластів відповідно.

У порівнянні з контролем (табл. 1) встановлено збільшення вмісту крохмалю у міні-бульбах у 1.4 рази в умовах клиностатування та незначне зниження вмісту моно- та дисахаридів. Вміст амілози у крохмалі значно зменшився до 5 %, що відбулося на водорозчинності крохмалю у гарячій воді та його розбухальної сили у воді (рис. 2). Розбухальна сила крохмалю зменшила-

ся у 4.6 разів; розчинність його у гарячій воді — у 4.5 рази у порівнянні з крохмалем контрольних міні-бульб.

Одержані дані показують, що збільшення розміру міні-бульб в умовах тривалого клиностатовання відбувається за рахунок збільшення кількості шарів крохмаль-запасальної паренхіми. Крім того, збільшення розмірів міні бульб корелювало із збільшенням вмісту крохмалю та розміру крохмальних гранул у клітинах клиностатованих міні-бульб. Клітинні механізми прискороного росту крохмаль-запасальної паренхіми та амілопластів у клиностатованих міні-бульбах поки не досліджені.

Феномен наявності у одній клітині різних за розміром амілопластів поки важко пояснити. Можна лише припустити наявність певної регуляції функціонування крохмаль-синтетази у різних амілопластах однієї клітини. До того ж наше припущення підтверджується попередніми даними про одночасну наявність фосфорилази у одних амілопластів та відсутність її у інших амілопластів однієї клітині у 10- та 30-добових міні-бульбах картоплі [23].

В ряді лабораторій ведуться дослідження механізмів, які контролюють розміри крохмальних зерен [9, 26]. За допомогою генетично-інженерних методів показано, що диференціальне інгібування однієї із двох форм крохмаль-синтетази призводило до суттєвого зниження (у два-три рази) розміру крохмальних зерен у бульбах картоплі [21]. Проте дія фітогормонів, зокрема індоліл-оцтової кислоти (1 мг/л), спричиняла збільшення розміру крохмальних зерен у бульбах картоплі [3].

Збільшення вмісту крохмалю у клиностатованих міні-бульбах можна пояснити так. У крохмалі клиностатованих міні-бульб збільшився вміст амілопектину порівняно з контрольними. Відомо, що в синтезі амілопектину беруть участь чотири класи ферментів: розчинна крохмаль-синтетаза I, II та III (soluble starch synthase — SS), крохмаль-розгалужуючий фермент (starch branching enzyme — BE), крохмаль-дерозгалужуючий фермент (starch debranching enzyme — DBE) та глюкан-фосфорилаза [15, 20, 26]. Активність останнього ферменту підвищувалася у 10- та 30-добових клиностатованих міні-бульбах картоплі у порівнянні з контролем [5, 23]. Враховуючи відмічені вище дані

та результати наших експериментів, можна припустити підвищення активності SS, BE та ферменту DBE у клиностатованих міні-бульбах.

Ми встановили, що крохмаль клиностатованих міні-бульб відрізнявся за фізичними ознаками (розчинність у воді та розбухальна сила) від крохмалю в контролі. Певні зміни складу та фізичних властивостей крохмалю проростків сої та бульб картоплі виявлені після короточасного (до 16 діб) впливу мікрогравітації [12, 18]. Зокрема, відношення Δ_x/Δ_p (Δ_x — магнітна чутливість крохмалю, Δ_p — різниця щільності крохмалю та води) було вищим для крохмалю сім'ядолей сої та бульб картоплі досліджуваних космічних рослин [19]. Ми не виключаємо, що тривала дія мікрогравітації на протязі всього вегетативного періоду росту картоплі буде спричиняти ще більший біологічний ефект на крохмальні зерна запасальних органів рослини.

Відомо, що крохмаль — це складний напівкристалічний полісахарид, складається в основному (99 % сухої маси) із двох α -глюканових полімерів: амілози та амілопектину, які відрізняються за кількістю α -(1-4)- та α -(1-6)-зв'язків та залишків глюкози у молекулі [20, 26]. Розрізняють три типи крохмалю: восковий крохмаль (менше 15 % амілози), нормальний (16—35 % амілози) та амілокрохмаль, в якому більше ніж 36 % амілози [22, 26, 27]. Нещодавно встановлено, що розбухальна сила та розчинність крохмалю у гарячій воді корелювали з кількістю амілози в крохмалі [16, 25]. Так було встановлено, що крохмаль кількох сортів кукурудзи, батата та маніюки, які містили восковий крохмаль (з пониженим вмістом амілози) характеризувався низьким ступенем желатинізації та розчинності у воді [16, 25]. Таким чином, одержані нами дані корелюють з даними інших дослідників про взаємозв'язок зниження вмісту амілози з пригніченням розчинності крохмалю у воді. Які ж механізми такої кореляції? Відомо, що при нагріванні у воді природного крохмалю відбувається його структурна реорганізація, яка залежить від виду рослини та органу. При цьому крохмаль розбухає і трансформується у аморфну форму із втратою молекулярної структури, гранула крохмалю повністю руйнується і утворюється тонка паста чи гель. На молекулярному рівні при підвищенні температури (починаючи з 45 °C) відбувається гідратація зовнішніх частин

молекули крохмалю за рахунок руйнування водневих зв'язків у молекулах амілопектину та амілози [27]. Нещодавно при дослідженні крохмалю зернівок індійських та японських сортів рису (*Oryza sativa* L.) встановлено, що гени SSПа (крохмаль синтетази) відповідають та контролюють залежність швидкості желатинізації крохмалю від зміни температури, бо зміни структури амілопектину наступали при зв'язуванні SSПа з поверхнею гранул крохмалю [24]. Ці дослідники ідентифікували ген *alk2(t)*, який відповідає за желатинізацію крохмалю рису при зміні температури. Було показано, що крохмаль, який містив більше амілопектину, відрізнявся від інших видів алелями SSПа. На основі термальних властивостей та довжини ланцюгів молекул амілопектину було зроблено висновок, що ген фермента SSПа має три різні алелі: одна — у японського рису, дві — у індійських видів рису, тоді як ген *alk2(t)* має тільки дві алелі для низько- та високотемпературної желатинізації крохмалю. Таким чином, зроблено висновок, що різноякісність розчинності у гарячій воді крохмалю була результатом дії комбінації різних алелей [25]. Враховуючи це та результати наших експериментальних даних, можна допустити, що зміни розчинності крохмалю у воді та розбухальної сили крохмалю є наслідком посиленого синтезу амілопектину, змін активності ферментів синтезу амілози та амілопектину, а також генетичної модифікації генів SSПа, що відбиває адаптаційний процес до дії тривалого кліностатування.

1. Болотова В., Саканьян В. Е., Лезиновская Е., Пастинков Л. Спектрофотометрический метод определения содержания полисахаридов в листьях *Tilia cordata* Mill. // Растительные ресурсы.—2001.—37.—С. 109—112.
2. Гончарик М. Н. Физиология семян и клубней картофеля // Физиология сельскохозяйственных растений / Под ред. В. Рубин, С. Андриенко. — М.: МГУ, 1971.—Т. 12.—С. 18—31.
3. Гукасян И. А., Голяновская С. А., Гришунова Е. В. и др. Влияние гол-трансгенов, ИУК и кинетина на содержание крахмала и размер крахмальных гранул в клубнях картофеля, культивируемого *in vitro* // Физиол. раст.—2005.—52, № 6.—С. 913—918.
4. Дженсен У. Ботаническая гистохимия. — М.: Мир, 1965.
5. Недуха О. М., Шнюкова Е. Л., Кордюм С. Л. Вплив кліностатування на активність та локалізацію фосфорилази в крохмалезапасальних клітинах міні-бульб *Solanum tuberosum* L. // Доп. НАНУ.—2004.—№ 8.—С. 174—178.
6. Рихтер М. С., Августат С., Ширбаум Ф. Избранные труды исследования крахмала / Под ред. Н. Козьмина, В. Гринер. — М.: Пищевая пром-сть, 1975.—137 с.
7. Cook M., Croxdale J. G. Ultrastructure of potato tubers formed in microgravity under controlled environment condition // J. Exp. Bot.—2003.—54.—P. 2157—2164.
8. Croxdale J., Cook M., Tibbitts T., et al. Structure of potato tubers formed during spaceflight // J. Exp. Bot.—1997.—48.—P. 2037—2043.
9. Fernie A., Willmitzer L., Trethewey R. Sucrose to starch: transmission in molecular plant physiology // Trends Plant Sci.—2002.—7.—P. 35—41.
10. Gilbert L. N., Gilbert G. A., Sprey S. The methods of carbohydrates chemistry / Ed. A. Khorlin. — Moscow: Mir, 1967.
11. Glaring M. A., Koch C., Bienov A. Genotype-specific spatial distribution of starch molecules in the starch granule: A combined CLSM and SEM approach // Biomacromolecules.—2006.—7, N 8.—P. 2310—2320.
12. Hasenstein K. H., Kuznetsov O., Brown C., et al. Composition and physical properties of starch in microgravity grown plants. // Abstracts of 16th ASGSB 2000 Annual Meeting, October 25—28 2000, Monreal, Canada. — Monreal, 2000.—P. 111.—(ASGSB-CSA-ELGRA).
13. Hill W. F., Mortley D., MacKoiak C., et al. Growing root, tuber and nut crops hydroponically for CELLS. // Adv. Space Res.—1992.—12, N 5.—P. 125—131.
14. Hovenkamp-Hermelink J. H. M., Devries J., Adamse P., et al. Rapid estimation of the amylose/amylopectin ratio in small amounts of tuber and leaf tissue of the potato. // Potato Res.—1988.—31.—P. 241—246.
15. Hung P. V., Maeda N., Morita N. Waxy and high-amylose wheat starches and flours—characteristics, functionality and application // Trends in Food Science and Technology.—2006.—17, N 8.—P. 448—456.
16. Karam L., Ferrero C., Martino M., et al. Thermal, microstructure; and textural characterization of gelatinized corn cassava and yam starch islands // Int. J. Food Sci. and Technology.—2006.—41, N 7.—P. 805—812.
17. Korдюм Е. Л., Бараненко В., Недуха О., Самойлов В. Development of potato minitubers in microgravity // Plant Cell Physiol.—1997.—38, N 10.—P. 1111—1117.
18. Kuznetsov O., Brown C. S., Levine H. G., et al. Space-grown plants show modified starch structure // COSPAR 2000, Warsaw, 16—28 July. — Warsaw, 2000.—P. 631.
19. Kuznetsov O., Brown C., Levine H., et al. Composition and physical properties of starch in microgravity-grown plants // Adv. Space Res.—2001.—28.—P. 651—658.
20. Lawal O., Adebawale K., Oderinde R. Functional properties of amylopectin and amylose fractions isolated from *Bambarda groundnut* (*Voandzeia subterranean*) starch // African. J. Biotechnol.—2004.—3.—P. 399—404.
21. Lloyd J., Springer F., Buleon A., et al. The influence of alterations in ADP-glucose pyrophosphorylase activities on starch structure and composition of potato tubers // Planta.—1999.—209.—P. 230—238.
22. Nakamura Y. Towards a better understanding of the metabolic system for amylopectin biosynthesis in plants: rice endosperm as a model tissue // Plant Cell Physiol.—2002.—43, N 7.—P. 718—725.

23. Nedukha O., Schnyukova E., Leach J. High phosphorylase activity is correlated with increased potato minituber formation and starch content during extended clinorotation // *Adv. Space Res.*—2003.—31.—P. 2245—2251.
24. Shu X. L., Shen S., Bao J., et al. Molecular and biochemical analysis of the gelatinization temperature characteristics of rice (*Oryza sativa* L.) starch granules // *J. Cereal Sci.*—2006.—44, N 1.—P. 40—48.
25. Singh N., Inouchi N., Nishinari K. Structural and viscoelastic characteristics of starches separated from normal, sugary and waxy maize // *Food Hydrocolloids.*—2006.—20, N 6.—P. 923—935.
26. Smith A., Denyer K., Martin C. The synthesis of starch granule // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*—1997.—48.—P. 67—87.
27. Tester R., Karkalas J., Qi X. Starch structure and digestibility enzyme-substrate relationship // *World's Poultry Sci. J.*—2004.—60.—P. 186—195.
28. Tibbits T., Croxdale J. G., Brown C., Wheeler R. Potato tuber formation and starch accumulation in space // *Grav. and Space Biology Bull.*—1996.—10.—P. 28.
29. Weakley B. A Beginner's handbook in biological electron microscopy / Ed. by V. Poljakov. — Moscow: Mir, 1975.

THE INFLUENCE OF IMITATED MICROGRAVITY ON THE AMYLOPLAST STRUCTURE, THE COMPOSITION AND CHARACTERISTICS OF POTATO MINITUBER

O. M. Nedukha, Ye. L. Kordyum, Ye. I. Schnyukova

The influence of imitated microgravity (clinorotation, 2 rev/min) of long-term duration on the structural-functional organization of *Solanum tuberosum* L. (cv Adreta) minituber cells is studied. An essential influence on 45-day minituber size, on the content and composition of starch, on the solubility of starch in water and on the structure of amyloplasts in the storage parenchyma of potato minitubers is detected. The following procedures are used: the model system of potato minitubers in sterial culture, the light microscopy, scanning electron microscopy, and biochemical methods for the study of storage polysaccharides. The appearance of a fraction of «gigantic» amyloplasts in starch-storage parenchyma is observed during horizontal clinorotation of long-term duration. The correlation between the decrease of content amylose and the inhibition of starch solubility in water is detected under long-term clinorotation. Our results point to some changes of the carbohydrate metabolism of potato storage organs under the effect of microgravity imitation.