

УДК 58/.057.001.6:167.1

Є. Л. Кордюм

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

БІОЛОГІЯ РОСЛИН В КОСМОСІ: НАУКОВІ РЕЗУЛЬТАТИ ТА ПРОБЛЕМИ

Розглядаються сучасні тенденції досліджень в галузі космічної та гравітаційної біології рослин у країнах, які є членами Міжнародної робочої групи з наук про життя в космосі, наводяться приклади обладнання для проведення космічних і наземних експериментів та обладнання, що розробляється. Підкреслюється, що актуальна ідея використання рослин як необхідних компонентів біорегенеративних систем життєзабезпечення космонавтів у тривалих міжпланетних польотах ще дуже далека від практичного втілення, що потребує створення космічних оранжерей достатнього об'єму, постановки космічних експериментів для відпрацювання технологій зеленого конвеєра на борту космічних апаратів та проведення генетико-селекційних робіт з метою одержання сортів сільськогосподарських культур, адаптованих до умов космічного польоту.

У серпні 2012 р. у м. Фрайбург (Німеччина) відбувся Симпозіум «Біологія рослин в космосі», організований Міжнародною робочою групою з наук про життя в космосі (космічна біологія та медицина) разом з Федерацією європейських товариств з біології рослин (FESPB) і Європейською організацією з наук про рослини (EPSO) з метою аналізу та обговорення наукових досягнень і визначення нагальних наукових питань та технічних можливостей сьогодення та майбутнього за участю майже 50 провідних експертів в цій галузі. До групи входять вісім провідних космічних агентств світу: НАСА (NASA) США, Європейське космічне агентство (ESA), Національні космічні агентства Канади (CSA), Франції (CNES), Німеччини (DLR), Італії (ASI), Японії (JAXA), Державне космічне агентство України (SSAU) (рис. 1). Головна мета діяльності групи, яку було організовано в 1991 р., — стимулювати міжнародне співробітництво та координацію досліджень в галузі космічних наук про життя, сприяти ефективному використанню космічних апаратів і Міжнародної космічної станції.

Оскільки на Симпозіумі відбулися презентації агентств — членів групи про основні напрямки фундаментальних досліджень в галузі біології

рослин в космосі та рішення прикладних завдань вирощування сільськогосподарських культур у тривалих космічних подорожах на Марс, перебування на Місяці (місячні бази) в країнах, які вони представляють, мені хотілося б поділитися з читачами журналу новою інформацією та своїми думками в цих напрямках.

ДІЯЛЬНІСТЬ КОСМІЧНИХ АГЕНТСТВ — ЧЛЕНІВ ГРУПИ В ГАЛУЗІ КОСМІЧНОЇ ТА ГРАВІТАЦІЙНОЇ БІОЛОГІЇ РОСЛИН

CNES (Франція) продовжує сприяти дослідженням механізмів гравічутливості рослин, автоморфогенезу та протеомного профілю проростків в умовах мікрогравітації, впливу зміненої гравітації на перерозподіл іонів кальцію та переміщення амілопластів у гравірецепторних клітинах — статочитах. Підкреслюється, що найважливішим для фундаментальних і прикладних досліджень з метою вирощування сільськогосподарських культур в тривалих польотах, подорожах до Місяця та Марса є з'ясування взаємодії шляхів сигналіну сприйнятого гравітаційного стимулу з гормональним комплексом.

Поточна космічна програма з наук про життя в космосі DLR (Німеччина) під керівництвом Німецького аерокосмічного центру складається з трьох основних розділів: 1) вивчення природи,



Рис. 1. Емблеми членів Міжнародної робочої групи з наук про життя в космосі

2) покращення здоров'я, 3) розвідка. Дослідження першого розділу спрямовані на пізнання впливу гравітації на живі системи та її ролі в еволюції, в цьому контексті вони є завжди пріоритетними в програмі. Другий розділ включає дослідження реакцій різних систем тіла людини та їхню взаємодію від впливом різних гравітаційних навантажень. Оскільки зміни здоров'я космонавтів в умовах мікрогравітації подібні до таких у людей похилого віку, результати космічних експериментів особливо важливі для суспільства, яке старіє. Третій розділ до деякої міри є новим у Програмі з наук про життя як частина досліджень космосу у масштабах світу, що відбуваються та плануються в наш час. Для виконання Програми адміністрація Центру забезпечує необхідну інфраструктуру та польотні можливості, укладає контракти з промисловістю для створення дослідницького обладнання та здійснює додаткове фінансування наукових колективів університетів та інших дослідницьких інститутів. Наголошується, що вчені та промисловість Німеччини відіграють провідну роль в дослідженнях біології рослин у космосі.

Європейське космічне агентство (ЕКА) здійснює організацію досліджень в галузі гравітаційної біології рослин у тривалих та короткочасних

космічних і наземних експериментах. На борту МКС тепер перебуває обладнання трьох типів для проведення експериментів з космічної біології — KUBIK, EMCS и BIOLAB, які забезпечують контрольовані умови температури, рівня гравітації, складу атмосфери, освітлення та відеозйомку. Наприклад, у модульному інкубаторі/холодильнику KUBIK проведено приблизно 30 космічних експериментів на МКС в Російському сегменті та Європейському модулі «Columbus». Короткочасні експерименти з метою вивчення впливу мікрогравітації на рослини *in vivo* та *in vitro* протягом хвилин або секунд провадяться на борту метеорологічних зондів і в параболічних польотах. В наземних експериментах використовуються спеціалізовані центрифуги та клинстатисти різних типів. Передбачається подальше посилення співробітництва вчених різних країн в галузі гравітаційної біології рослин з використанням наявного обладнання та технічних можливостей.

За програмою JAXA (Японія) в галузі космічної біології рослин провадяться дослідження росту та розвитку рослин в космічному польоті на борту японського експериментального модуля «Kibo» на МКС. Розроблено також обладнання для експериментів з метою вивчення біології клітини в умовах мікрогравітації «Cell Biology Experiment Facility, CBEF». За основні об'єкти слугуватимуть мікроорганізми, культури клітин і тканин, дрібні тварини та рослини. Програма досліджень в галузі гравітаційної біології рослин включає питання граві- та гідротропізму, синтезу ряду речовин клітинної стінки, локалізації білків-переносників ауксину в умовах мікро- та гіпергравітації.

Відповідно до рекомендацій Національної дослідницької ради США (NRC) найбільш важливими завданнями в галузі біології рослин в космосі на 2010—2020 рр. НАСА визначено: 1) з'ясування ролі взаємодії мікробів з рослинами в біорегенеративних системах життєзабезпечення, 2) дослідження росту рослин та їхніх реакцій на різні зовнішні стимули в космічному польоті з використанням сучасних методів клітинної та молекулярної біології та аналітичних технологій геноміки, транскриптоміки, протеоміки та ме-

таболоміки, 3) розробка поточних відповідних програм космічних і наземних досліджень.

Основними напрямками досліджень з космічної біології рослин в Україні є: 1) біологія клітини в умовах мікро- та гіпергравітації, 2) біологія розвитку в умовах мікрогравітації, 3) взаємодія рослин із симбіотичними та патогенними бактеріями та вірусами в умовах мікрогравітації, 4) астробіологія, 5) використання магнітного поля для вивчення гравітропізму рослин, 6) розробка субстратів для вирощування рослин в умовах мікрогравітації. Спільно з Росією створюється бортовий комплекс «Біолабораторія-М» для проведення космічних експериментів з культурами клітин і тканин рослин, тварин і людини, мікроорганізмами і проростками рослин. Комплекс забезпечує контрольовані умови культивування об'єктів і створення гравітації 1g за допомогою бортової центрифуги. Експерименти спрямовано на вивчення впливу мікрогравітації на клітинному та молекулярному рівні як експериментальної бази для з'ясування гравічутливості живих систем і розробки технологій космічного зеленого конвеєра.

В космічній програмі ASI (Італія) увага концентрується на використанні рослин як джерела кисню та їжі у біорегенеративних системах життєзабезпечення в тривалих космічних польотах, відвіданні Марса. Ведеться робота з підбору відповідних рослин, розробки технологій їхнього культивування та тестування в наземних експериментах у рамках програми Європейського космічного агентства MELISSA (Мікро-екологічна система життєзабезпечення), яка була розпочата у 1989 р., для майбутнього застосування в космічному польоті на МКС. Основне завдання — виробництво їжі, води та кисню із органічних відходів (неїстівна біомаса, CO₂, фекалії, сеча) за принципом «водної» екосистеми. Система включає декілька підсистем, від анаеробного ферментера до вирощування фотосинтезуючих водоростей та вищих рослин, що обумовлено необхідністю високого рівня безпеки, технічними підходами та метою розробки детермінованої стратегії контролю. У проекті MELISSA основними функціями підсистеми вищих рослин є виробництво їжі, кисню та води. Увага приді-

ляється також відбору сортів, складанню меню, характеристиці рослин та моделюванню виготовлення їжі [21].

ПРИКЛАДИ КОСМІЧНОГО ОБЛАДНАННЯ ДЛЯ ВИРОЩУВАННЯ РОСЛИН, ЩО ЗАРАЗ ФУНКЦІОНУЄ НА МКС АБО ПЕРЕБУВАЄ В СТАНІ РОЗРОБКИ ТА СТВОРЕННЯ

Європейська модульна культиваційна система (EMCS) для експериментів з рослинами, як і BIOLAB, функціонує як інкубатор і забезпечує проведення біологічних експериментів в контрольованих умовах. EMCS містить дві центрифуги з прискоренням від (0.001...2)g, на яких може розміщуватися до вісьми експериментальних контейнерів. Вона забезпечує контроль складу газів повітря, включаючи систему для видалення етилену, автоматичну подачу води, контроль вологості на рівні контейнерів, освітлення та



Рис. 2. Рослина *Arabidopsis thaliana* у камері для культивування рослин Європейської модульної культиваційної системи (EMCS) на борту МКС [10]

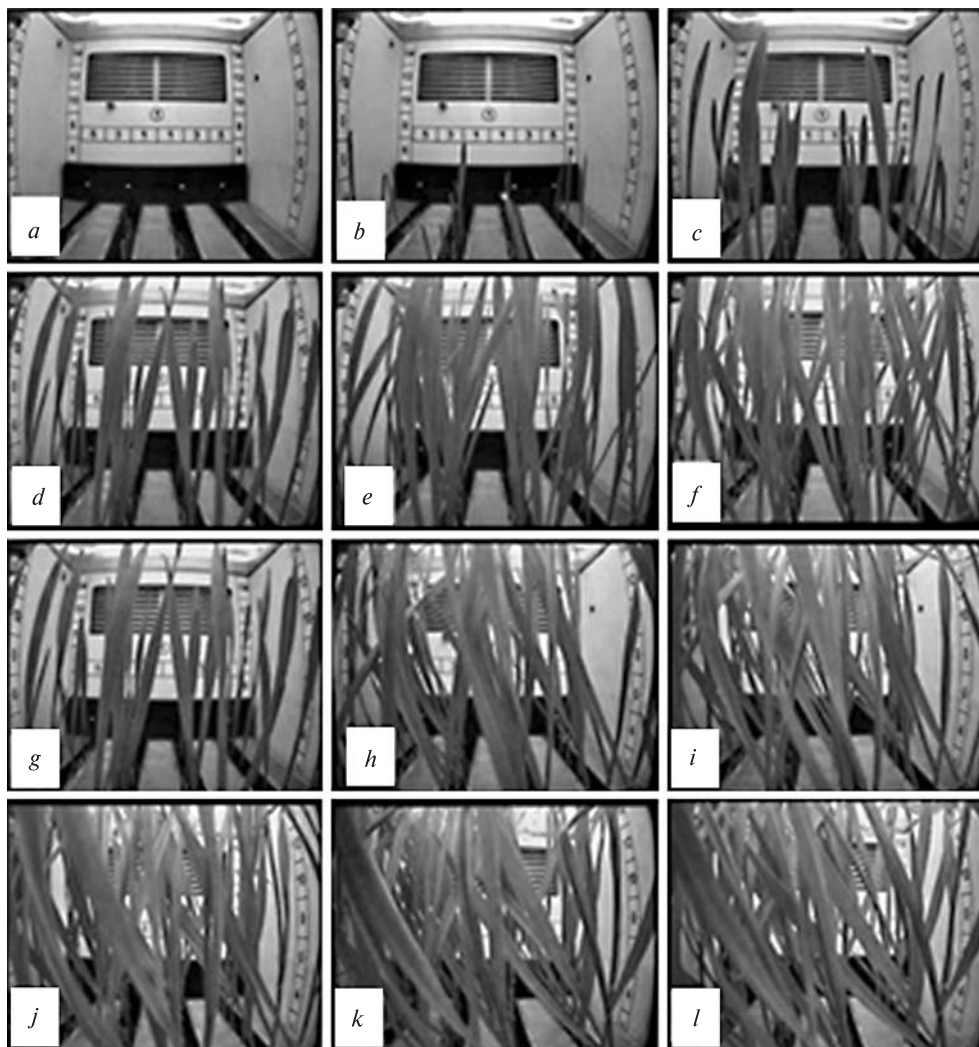


Рис. 3. Рослини м'якої пшениці (*Triticum aestivum*) сорту Апогей в Системі для виробництва біомаси (BPS) на борту МКС на послідовних стадіях росту, від 4 до 15 діб [23]

відеозйомку [10]. В цьому обладнанні на борту МКС проведені експерименти з сочевицею (*Lens culinaris* L.) ЕКА та *Arabidopsis thaliana* (L.) Нейнх. (рис. 2) ЕКА та НАСА. Система для виробництва біомаси (Biomass Production System, BPS, USA) складається із чотирьох камер для росту рослин, кожна з яких забезпечує незалежний контроль температури, відносної вологості, рівень освітленості, концентрації CO_2 . Камери можуть бути витягнуті із системи для взяття зразків, збору або запилення рослин. В якості джерела світла використано лампи денного світ-

ла, етилен видаляється за допомогою газопоглинача фотокаталітичного TiO_2 . Висота камери дорівнює 13 см, площа — 0.0264 м^2 , глибина лотка для коренів — 3 см. Лоток для коренів відділений від повітряної частини камери покриттям із пінки та колектором для циркуляції повітря. Вода подається до субстрату через три пористі трубки помпою із лічильником для підтримання в субстраті постійного водного потенціалу [22]. В цьому обладнанні на борту МКС проведено експерименти з пшеницею (*Triticum aestivum* L.), карликовий сорт Апогей, для проростання зер-

нівок якого не потрібна яровизація (рис. 3), та з рапсом (*Brassica rapa* L.).

Оранжерея «Лада» (Росія) має площу 340 см², повітряний об'єм — приблизно 14 л, об'єм лотка для коренів — 1.5 л. В оранжереї контролюється відносна вологість субстрату 40—90 %, достатнє освітлення забезпечується флуоресцентними лампами, вимірюється вологість, температура та кисень субстрату, температура повітря та поверхні листків, відносна вологість, кисень та CO₂ повітря, рівень освітлення. Проведено експерименти з карликовими лініями гороху (*Pisum sativum* L.), в яких було отримано чотири покоління рослин на борту МКС (рис. 4) [24].

ЕКА у кооперації з іншими агентствами створює новаторське космічне обладнання PHENIX — автономну біологічну лабораторію із 40 повністю незалежними експериментальними контейнерами (20 для культивування зразків в умовах мікрогравітації та 20 — на двох центрифугах, від 0 до 2g) з локальним контролем температури (від 4 до 37 °C) для проведення експериментів з культурами клітин і тканин тварин і рослин, личинками, дрібними тваринами та рослинами. Обладнання включає два флуоресцентних мікроскопи для фотографування та відеозйомку зразків, які перебувають в умовах мікрогравітації та 1g на центрифугі, та автоматично забезпечуватиме маніпуляції з кожним контейнером, що містить зразки. Розробляються прилади для проведення на борту біохімічних, імунологічних та рентгеноскопичних аналізів, полімеразної ланцюгової реакції, а також застосування флуоресцентної мікроскопії для спостереження за живими зразками. Новаторська дослідницька техніка дозволить дослідження активності генів у трансгенних рослинах, що містять флуоресцентний зелений білок, рух іонів кальцію в клітинах і клітинних популяціях і т. д.

Відповідно до стратегії розвитку наук про життя в космосі до 2025 р. у зв'язку з ключовою роллю біорегенеративних систем життєзабезпечення для успішності здійснення довготривалих експедицій до Марса та інших небесних тіл планується створення таких систем для досліджень в галузі космічної та гравітаційної біології та як комплементарних підсистем до фізико-хімічних



Рис. 4. Карликові рослини гороху (*Pisum sativum*) в оранжереї «Лада» на борту МКС [24]

систем життєзабезпечення. Постулат сьогодення: тривалі пілотовані експедиції (місячна база, марсіанські експедиції) потребують дуже великої кількості метаболічних ресурсів, тобто води, їжі, кисню, занадто важкої для сучасних ракет. Майбутні експедиції не можна здійснити без високого рівня кругообігу. Як відомо, відкритий космос є ворожим для всього живого, звичайно космонавти живуть і працюють у штучному поселенні. Фізико-хімічні системи забезпечують регенерацію повітря, води та відходів. Необхідним є постійне постачання їжі та води, тому фізико-хімічні системи життєзабезпечення у довготривалих космічних польотах повинні бути доповнені біорегенеративними системами. До того ж у замкненому середовищі космічного

поселення значно зростає ризик мікробних інфекцій та хімічного отруєння. Тому вищі рослини та інші фотосинтезуючі організми визначено ключовими компонентами біорегенеративних систем життєзабезпечення та виробництва їстівної біомаси у тривалих космічних польотах. Метою проекту ModuLES (Німеччина) є розробка системи життєзабезпечення для пілотованих космічних польотів. Концепція ModuLES базується на успішній реалізації попередніх проєктів, об'єктами досліджень в яких були водні організми, наприклад, проєкт GEBAS/Aquarack (1986—2003 рр.), що включав риб, слимаків і вищу водну рослину *Ceratophyllum*, і проєкт Aquacells/Omegahab (2000—2012 рр.), об'єктами якого були евгленова водорість та риби, але її кінцева мета набагато далекосяжніша. За новим проєктом планується поступове створення індивідуальних модулів для досліджень окремих організмів. Перший модуль розробляється як біореактор для зелених водоростей, зокрема *Clamdomonas reinhardtii*, для оцінки ефективності функціонування такої системи. Передбачаються дослідження здатності водоростей регенерувати кисень та продукувати водень як джерело енергії. Модулі у різних комбінаціях взаємодіятимуть між собою через технічні пристрої, що містять датчики та комп'ютери. Нарешті, відповідні комбінації модулів можна використовувати як біорегенеративні системи життєзабезпечення для підтримки фізико-хімічних систем [21].

ПРИКЛАДИ НЕОРБІТАЛЬНИХ ДОСЛІДНИЦЬКИХ ПЛАТФОРМ І НАЗЕМНОГО ОБЛАДНАННЯ ДЛЯ СТВОРЕННЯ УМОВ МОДЕЛЬОВАНОЇ МІКРОГРАВІТАЦІЇ ТА ГІПЕРГРАВІТАЦІЇ

У зв'язку з дуже обмеженими можливостями проведення біологічних експериментів на космічних літальних апаратах в наш час, оскільки такі можливості існують лише на борту Міжнародної космічної станції та російських супутників «Біон» і «Фотон», широко використовуються неорбітальні дослідницькі платформи, за допомогою яких створюються умови невагомості: ракетні зонди, літаки у параболічному польоті, вежі падіння, висотні аеростати.

Ракетні зонди належать до типу балістичних ракет, що здатні піднімати декілька сотень кілограмів на висоту 250—750 км за майже вертикальними траєкторіями підйому та спуску. Умови невагомості для маси корисного навантаження 800 кг різними ракетними зондами створюються протягом 6—12 хв під час вільного падіння. Ракетні зонди TEXUS, MASER, MAXUS і REXUS займають центральне місце в європейських дослідженнях біологічних ефектів невагомості. Так, наприклад, TEXUS запускався 48 разів, починаючи з 1977 р, останній був здійснений у 2007 р.

Параболічні польоти здійснюються на спеціальному аеробусі («Аеробус А300», 0g) і забезпечують певні періоди невагомості, які повторюються. Звичайно один політ складається із 30 парабол, у кожній з яких є період підвищеної гравітації (1.8—2)g за 20 с до та після періоду невагомості, що триває 20 с. Цей аеробус також планується для польоту за параболою зменшеної гравітації 0.16g протягом приблизно 23 с та 0.38g протягом 30 с, що відповідає величинам гравітації на Місяці та Марсі.

Вежі падіння використовуються для різнобічних експериментів в галузі фізики, матеріалознавства, біології та біотехнології, які потребують дії невагомості протягом декількох секунд. Так, період невагомості у вежі падіння висотою 140 м у Бремені триває 4.74 с, а у вежі падіння висотою 21 м у Мадриді — 2.1 с. Вежі падіння слугують також як важливий додаток до орбітальних або суборбітальних платформ, які існують або плануються, для досліджень впливу мікрогравітації.

На Землі для моделювання біологічних ефектів мікрогравітації в космічному польоті застосовуються різні пристрої, коло яких значно поширилося в останні роки. Поряд із «класичними» повільними горизонтальними клиностатами (у середньому 2—5 об/хв) використовуються швидкий горизонтальний клиностат (50 об/хв), машина випадкових положень, тобто ускладнений клиностат (іноді його називають 3Д-клиностат), що забезпечує обертання об'єкта в різних напрямках, машина вільного падіння, яка створює періоди вільного падіння (умови невагомості) протягом 900 мс, що перериваються прискорен-

ням 20g на 20—80 мс. Принцип роботи машини вільного падіння такий самий, як літака у параболічному польоті, лише часи дії різняться. Для досліджень реакцій біологічних систем з використанням машини вільного падіння створено маленькі мікроскопи, відеокамери, модулі для культивування клітин і тканин, модулі для комах та ін. [5]. В останні роки функціонує обладнання, де умови невагомості моделюються за допомогою магнітної левітації. Справа у тому, що у надсильних градієнтних магнітних полях біологічні тканини набувають магнітних властивостей, тобто може відбуватися магнітна левітація діаманітних органічних матеріалів і навіть живих біологічних зразків.

Для досліджень впливу гіпергравітації на біологічні об'єкти використовуються центрифуги з різними радіусами. Центрифуги з великими радіусами, що перебувають в Академічному медичному центрі в Амстердамі та Нордвіку (Нідерланди) забезпечують прискорення від 8 до 20g. На центрифугі з діаметром 8 м (ESA/ESTEC) можна проводити експерименти з об'єктами вагою до 80 кг протягом від 1 хв до 6 міс. Менша німецька центрифуга NIZEMI, яка складається з мікроскопа, що повільно обертається і дає змогу вести спостереження за дрібними організмами, забезпечує прискорення до 5g. Центрифуга середнього розміру (Нідерланди) для досліджень впливу гіпергравітації на культури клітин і тканин забезпечує створення прискорення до 100g.

ОСНОВНІ НАПРЯМИ ФУНДАМЕНТАЛЬНИХ І ПРИКЛАДНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ З КОСМІЧНОЇ ТА ГРАВІТАЦІЙНОЇ БІОЛОГІЇ СЬОГОДЕННЯ

Починаючи з кінця 1960-х років по теперішній час широке коло космічних експериментів з вищими рослинами *in vivo* та *in vitro* (культури органів, тканин, клітин і протопластів) та водоростями було виконано на борту біосупутників, космічних кораблів і орбітальних станцій. Експерименти мали різні завдання та різну тривалість — від двох діб до місяців і більше, неоднакові технічні можливості тощо. Як об'єкти було використано наступні види покритонасінних рослин: *Avena sativa*, *Arabidopsis thaliana*, *Brassica rapa*, *Capsicum annuum*, *Crepis capillaris*, *Cucumis*

sativus, *Eucalyptus globules*, *Haplopappus gracilis*, *Helianthus annuus*, *Hordeum vulgare*, *Impatiens balsamina*, *Lactuca sativa*, *Lens culinaris*, *Lepidium sativum*, *Melilotus alba*, *Oryza sativa*, *Pisum sativum*, *Solanum tuberosum*, *Triticum aestivum*, *T. durum*, *Vigna radiate*, *Zea mays*, голонасінних — *Pinus elliotti*, *P. sylvestris*, папоротей — *Azolla pinnata*, мохів — *Funaria hygrometrica*, *Ceratodon purpureus* і *Pottia intermedia*, водоростей — *Chlorella vulgaris*, *Ch. pyrenoidosa*, *Euglena gracilis*, *Clamydomonas reinhardtii* і *Chara globularis* [2, 6, 9, 11, 12, 15, 17, 20]. Рослини *Arabidopsis thaliana*, *Brassica rapa* (рис. 5), *Pisum sativum* і *Triticum aestivum*, що виростили з насіння, пророслого на орбіті, цвіли та плодоносили в польоті.



Рис. 5. Рослини рапсу (*Brassica rapa*) в камерах для росту рослин Приладу для росту рослин на борту шаттла «Колумбія» (STS-87) на початку цвітіння (а) та плодоношення (б) [2]

Результати космічних експериментів з рослинами показали, що квіткові рослини та водорості, що є необхідними компонентами біорегенеративних систем життєзабезпечення, ростуть і розвиваються в умовах мікрогравітації, що є незвичним чинником для земних організмів. За роки досліджень росту та розвитку рослин в умовах реальної мікрогравітації в космічному польоті та модельованої мікрогравітації в наземних експериментах встановлено основні закономірності її дії на організмовому, клітинному та субклітинному рівнях та зроблено відкриття гравічутливості рослинних клітин, не спеціалізованих до сприйняття гравітаційного вектора. Доведено, що квіткові рослини успішно ростуть на орбіті в космічних оранжереях у більш чи менш оптимальних умовах щодо температури, вологості, вмісту в повітрі CO_2 , інтенсивності та спрямованості світла, аерації субстрату тощо. Слід зазначити, що схожість високоякісного насіння на орбіті є стовідсотковою. Оскільки квіткові рослини проходять повний цикл онтогенезу від насіння до насіння в умовах мікрогравітації, досить істотні зміни у структурно-функціональній організації рослин розглядаються як такі, що сприяють адаптації рослин до дії цього чинника.

Аналіз літератури та матеріалів міжнародних наукових форумів останніх років чітко показує, що в центрі уваги дослідників в галузі космічної та гравітаційної біології перебувають *фундаментальні питання ролі гравітації у функціонуванні біосфери Землі*. В галузі біології рослин в космосі це, перш за все, *дослідження молекулярних механізмів сприйняття та реалізації гравітаційного стимулу, тобто гравітаксису одноклітинних організмів і гравітропізму мохів і квіткових рослин*, які ведуть нерухомий спосіб життя, що забезпечують їхню орієнтацію в просторі. У цьому сенсі космічний апарат в орбітальному польоті залишається унікальною експериментальною лабораторією для вирішення поставлених питань. Нагадаємо, що саме умови невагомості в космічному польоті дозволяють створювати за допомогою бортових центрифуг різні величини гравітації, менші за $1g$, що неможливо у полі сили тяжіння на Землі.

Як відомо, для *гравітаксису* рухомі зелені водорості використовують світло та гравітацію, щоб досягати та перебувати в зонах водного середовища, оптимальних для їхнього росту. Так, молоді клітини рухаються донизу (позитивний гравітаксис), зрілі — переважно догори (негативний гравітаксис). Сучасна робоча гіпотеза, яка базується на даних досліджень фізіології та молекулярної біології із застосуванням інгібіторного аналізу, пояснює, що в основі гравітаксису цих організмів лежить різниця щільності клітин і навколишнього середовища: щільність клітин є вищою. Таким чином, вся клітина є сенсором гравітації, у функціонуванні якого задіяні іони кальцію, кальмодулін і протеїн кіназа А, що локалізовані у джгутиках і цитоплазмі відповідно. Вхід у клітину масивного потоку іонів кальцію при зміні положення клітини до вектора гравітації веде до змін регуляції биття джгутиків і наступної реорієнтації клітини відносно вектора гравітації. Для пізнання механізмів сприйняття однією нерухомою клітиною гравітаційного сигналу як моделі широко використовуються спори папоротей та мохів. Оскільки переконливо доведено роль гравітації у встановленні полярності проростання спор та участі механочутливих кальцієвих каналів у сприйнятті гравітаційного сигналу, інтенсивно ведуться дослідження градієнта іонів кальцію у клітині у процесі проростання та впливу його зміни на активність оксиду азоту та цГМФ, експресію відповідних генів тощо [21].

Механізми гравітропізму у квіткових рослин, його взаємозв'язок із фототропізмом досліджуються у космічних експериментах щодо змін величини гравітації, зокрема нижче $1g$, що створюються за допомогою бортової центрифуги в умовах реальної мікрогравітації в космічному польоті [8, 10]. Велика увага в таких дослідженнях приділяється молекулярним і біофізичним механізмам, що включаються до регуляції активності механочутливих каналів. На сьогодні запропоновано два механізми: 1) розвиток напруги у ліпідному бішарі цитоплазматичної мембрани прямо активує механочутливі кальцієві канали, внаслідок чого в цитоплазмі збільшується концентрація вільних іонів кальцію та 2) седимента-

ція амілопластів-статолітів при гравістимуляції викликає збільшення напруги актинових мікрофіламентів, що активує механочутливі кальцієві канали. Досліджується транспорт ауксину, що контролюється гравітацією, при участі білків-переносників ауксину та експресії відповідних генів, у позитивній гравітропічній реакції кореня та негативній гравітропічній реакції епикотіля та стебла при гравістимуляції та при відсутності гравітаційного стимулу з використанням переважно в якості об'єктів *A. thaliana* дикого типу та різних мутантів залежно від завдань експерименту. Продовжує приділятися увага ролі цитоскелету, в першу чергу актинових мікрофіламентів, у гравітропізмі рослин, послідовності подій у русі амілопластів-статолітів та перерозподілу іонів кальцію в статоцитах [21]. Нагадаємо, що саме умови мікрогравітації створюють унікальну можливість спостерігати зміни структурної полярності статоцитів без гравістимуляції та вивчати різні типи тропізму, уникаючи дії сили тяжіння. Задіяний новий підхід до вивчення механізмів гравітропізму рослин, зокрема ролі іонів кальцію у сприйнятті гравітаційного стимулу, що полягає у використанні слабкого комбінованого поля з частотою, резонансною циклотронній частоті іонів кальцію, для експериментів з гравістимуляції, оскільки було встановлено, що в такому магнітному полі позитивна гравітропічна реакція кореня змінюється на негативну.

Фундаментальні дослідження впливу реальної та модельованої мікрогравітації на ріст і розвиток рослин і можливостей їхньої адаптації до цих умов, що проводяться з метою визначення ступеня гравічутливості рослин на різних фазах онтогенезу — вегетативній та генеративній, в останні роки піднялися на новий щабель завдяки удосконаленню техніки мікрочипів і двомірного електрофорезу, що дозволило виявляти вплив мікрогравітації на експресію генів, склад та вміст білків. Оскільки теоретичні уявлення щодо росту і розвитку рослин в умовах мікрогравітації є основою розробки та створення технологій (агротехніки) автотрофної ланки біореєнеративних систем життєзабезпечення та прогнозу надійності її функціонування, такі дослідження мають безпосереднє прикладне значення для

реалізації тривалих пілотованих польотів у далекому космосі. Встановлено, що під впливом мікрогравітації змінюється експресія значного числа генів, задіяних у широкому колі клітинних процесів, зокрема у відповідях на стрес, передачі сигналів, зокрема участю іонів кальцію, синтезі білків, загальному метаболізмі, білків, зв'язаних з хлорофілом *a/b* тощо [18, 19, 23, 25]. Цікаво відмітити, що спрямованість змін експресії генів, які кодуєть білки клітинної стінки та ліпідного сигналіngu, узгоджується з раніш одержаними даними за допомогою біохімічних методів щодо змін у ліпідному та вуглеводному метаболізмі та активності ферментів клітинної стінки. Загалом взяті результати цитологічних, біохімічних і молекулярно-біологічних досліджень яскраво демонструють суттєвий вплив мікрогравітації на ключові процеси розвитку рослин [7, 13, 15, 16], розкриваючи в той же час механізми, які лежать в основі реакцій рослин на дію мікрогравітації та забезпечують пристосування рослин до дії цього чинника.

Сучасна методологія молекулярно-біологічних досліджень відкриває нові горизонти у розумінні гравічутливості та гравізалежності структурно-функціональної організації та адаптивних стратегій рослин до мікрогравітації. Для оцінки адаптивного потенціалу рослин в довготривалих космічних польотах ефективними є дослідження впливу мікрогравітації на клітинному та молекулярному рівні із застосуванням техніки мікрочипів і двовимірного електрофорезу білків. Якщо ми розглядаємо адаптацію рослин до мікрогравітації як прояв фенотипічної пластичності, доцільно привернути увагу до епігенетичних систем контролю генної експресії, які, на мою думку, відіграють ключову роль у пристосувальних реакціях рослин до несприятливих впливів зовнішнього середовища.

Однак залишається відкритим питання щодо фертильності рослин в умовах мікрогравітації, тобто адаптації системи насінного розмноження квіткових рослин, а саме до них належать сільськогосподарські культури, які пропонуються як компоненти біореєнеративних систем життєзабезпечення. Як вже зазначалося, рослини *A. thaliana* [4, 26], *B. rapa* [14], *T. aestivum* [6] і

P. sativum [24] в космічному польоті проходили повний цикл онтогенезу, від насіння до насіння. Було одержано друге покоління рослин пшениці сорту Апогей на орбіті [6] та чотири покоління рослин карликового гороху, які не відрізнялися від наземного контролю та давали життєздатне насіння [24]. Проте дослідження ембріогенезу та накопичення запасних поживних речовин в клітинах сім'ядолей та кореня зародка *V. rapa* виявили певні відхилення від норми. У пізньому ембріогенезі спостерігалися зміни у розташуванні сім'ядолей та зародкового кореня, форми сім'ядолей, напряму росту зародкового кореня. Оскільки ділення та диференціювання клітин зародка в процесі раннього ембріогенезу відбуваються подібно до контролю, такі відхилення у пізньому ембріогенезі розглядаються як аномалії розвитку. Встановлено затримку у синтезі та накопиченні запасних білків у вигляді білкових тіл у вакуолях. Так, якщо в наземному контролі у клітинах сім'ядолей і кореня незрілих зародків *V. rapa* спостерігалися в основному білкові тіла, пластиди містили лише окремі крохмальні зерна, пластиди в клітинах зародків, які розвивалися в космічному польоті, були заповнені крохмальними зернами, а білкові тіла відсутні. Такі зміни в характері та швидкості синтезу та накопиченні запасних білків в клітинах зародків в умовах реальної та модельованої мікрогравітації можуть спричинювати формування насінин, менших за розміром, масою та життєздатністю порівняно з наземним контролем. Тому нагальним завданням є дослідження критичних стадій у розвитку зародка та ендосперму, процесів синтезу та накопичення запасних поживних речовин в насінні на молекулярному рівні для з'ясування причин аномалій пізнього ембріогенезу та формування насіння пониженої якості в умовах мікрогравітації. Особливий інтерес викликає дослідження в умовах мікрогравітації специфічних транспортних шляхів запасних білків у вакуолі, де вони накопичуються у вигляді білкових тіл.

Центральною ланкою напряму «астробіологія» є питання походження життя, його еволюції та поширення у Всесвіті. Продовжуються пошуки доказів на користь широко розповсюдженої гіпотези панспермії та її можливих механізмів.

З цією метою проводяться експерименти у відкритому космосі з лишайниками, спорами та культурами бактерій та грибів і насінням вищих рослин для з'ясування стійкості різних біологічних об'єктів до дії факторів відкритого космосу та можливості збереження ними життєздатності. Останній космічний експеримент «Біориск-МСН-2» із сухим насінням протягом 13, 18 та 31 місяців був проведений в апаратурі «Біориск-МСН» (Росія), що складається з трьох металевих контейнерів, в яких містяться пластикові чашки Петрі з підослідними організмами. Контейнери закріплювались на спеціальній платформі на зовнішній оболонці стикувального відсіку «Пірс» на зовнішньому боці РС МКС. Насіння редису та листової гірчиці зберігали життєздатність після 31-місячної експозиції, хоча його схожість та енергія проростання були значно нижчими порівняно з насінням 13- та 18-місячної експозиції. Рослини, що виростили з такого насіння, за морфологією, генетичними та фізіолого-біхімічними показниками не відрізнялися від рослин наземного контролю [3]. Слід зауважити необхідність продовження експериментів з експозиції сухого насіння у відкритому космосі з чіткою реєстрацією умов експозиції та величини діючих факторів, використовуючи насіння неоднакових за екологією рослин та різні сучасні методи оцінки його життєздатності після повернення на землю.

Як вже зазначалося, організація життєзабезпечення космонавтів у міжпланетних космічних польотах принципово неможлива без відтворення на борту продуктів харчування, що, в свою чергу, потребує культивування на борту сільськогосподарських рослин. Майже 40-річні експерименти з розробки біорегенеративної системи життєзабезпечення за допомогою мікроорганізмів (мікродорості, водоневі бактерії) виявилися невдалими, в першу чергу внаслідок поганого засвоєння мікродоростей у харчовому тракті людини та тварин. Розрахунки продукції на основі культивування вищих рослин, зіставлені з характеристиками запасів рослинної їжі з поправками на зниження якості запасеної їжі при тривалому зберіганні, виявили переваги використання космічних оранжерей у

польотах тривалістю більш ніж півтора роки [1]. На жаль, пропозиції щодо *практичного використання рослин як компонентів біорегенеративних систем життєзабезпечення* на основі результатів фундаментальних досліджень росту та розвитку рослин в космічному польоті ще дуже і дуже далекі від свого втілення. Ключовою проблемою виробництва рослинної продукції в умовах космічного польоту є створення спеціального обладнання, тобто виробничих космічних оранжерей відповідних об'ємів для вирощування сільськогосподарських культур, які на сьогоднішній день відсутні на борту МКС та інших космічних апаратів. Дослідні космічні оранжереї, наявні та які розробляються, досить близькі за конструкцією, але занадто малі за об'ємом для одержання достатньої рослинної продукції. На борту МКС також не знайшли застосування такі перспективні технологічні прийоми, як організація зелених конвеєрів, тобто конвеєрного посіву насіння та посіву на опуклій посадковій поверхні, що сприятиме розширенню зайнятої рослинами площі, не вирішено проблеми регенерації використаного ґрунтозамінника та переробки рослинних відходів, що конче необхідно для функціонування біорегенеративних систем життєзабезпечення. Експериментальне відпрацювання конструктивних елементів космічних оранжерей та технологій вирощування рослин потребує мінімум 10 років [1]. Залишаються нез'ясованими також питання про якість насіння, яке утворюватиметься в умовах знижених рівнів гравітації — 1/5g на Місяці та 1/3g на Марсі [17].

У зв'язку з останніми повідомленнями про знижену якість насіння, яке утворилося в умовах мікрогравітації, на порядок денний знову виступають нагальні питання, які широко обговорювалися у 1970—1980-ті рр., про проведення відповідних генетико-селекційних робіт, спрямованих на одержання зернових та овочевих культур, які будуть адаптовані до умов мікрогравітації та її рівнів, нижчих за 1g, як на Місяці та Марсі, і, таким чином, продукувати їжу високої якості у біорегенеративних системах життєзабезпечення космонавтів у тривалих польотах в далекому космосі.

Наприкінці слід зазначити, що у світлі розглянутої сучасної стратегії досліджень в галузі космічної та гравітаційної біології рослин українські вчені посідають чинне місце в світовій науці, застосовуючи оригінальну методологію в дослідженнях гравітропізму мохів і квіткових рослин і впливу мікрогравітації на рослини на клітинному та молекулярному рівнях, вивчаючи, зокрема, експресію генів, синтез і функції білків-шаперонів, задіяних у ключових клітинних процесах. Значна увага приділяється дослідженням впливу модельованої мікрогравітації на біоенергетику рослинних клітин і клітинні мембрани, у першу чергу плазмалему, яка за своїми властивостями та функціями має бути найбільш чутливою до дії цього чинника космічного польоту. Саме дослідження молекулярних основ сприйняття та трансдукції ендогенних та екзогенних стимулів веде до поглиблення розуміння адаптивних реакцій рослин на клітинному та організмовому рівнях.

Підсумовуючи, слід зазначити, що дослідження в галузі сучасної космічної та гравітаційної біології рослин перебувають в центрі уваги світової наукової громадськості та є пріоритетними у Програмах національних космічних агентств космічних держав, що обумовлено їхнім неперевершеним значенням для вирішення фундаментальної загальнобіологічної проблеми — ролі гравітації у функціонуванні біосфери, та створення теоретичних уявлень щодо росту та розвитку рослин у відсутності сили тяжіння. Останні є необхідним підґрунтям для реалізації прикладних завдань відносно використання рослин у біорегенеративних системах життєзабезпечення у міжпланетарних пілотованих польотах. Напрями фундаментальних досліджень чітко визначені із використанням науково-технічної бази сучасної біології та мають всі підстави для успішного виконання поставлених завдань. На жаль, розробка біорегенеративних систем життєзабезпечення на базі вищих рослин перебуває ще у зародковому стані та потребує створення відповідних космічних оранжерей, технологій космічної агротехніки та їхнього тестування на борту літальних апаратів, а також відбору

сільськогосподарських культур, адаптованих до умов космічного польоту.

1. Беркович Ю. А., Кривобок Н. М., Смолянини С. О., Урохин А. Н. Космические оранжереи: настоящее и будущее. — М.: Слово, 2005. — 367 с.
2. Кордюм Є. Л., Чепмен Д. К. Рослини в космосі. — Київ: Академперіодика, 2007. — 215 с.
3. Левинских М. А., Поликарпов Н. А., Новикова Н. Д. и др. Исследование влияния факторов космического пространства на семена растений в рамках эксперимента «Биориск-МСН-2» // К. Э. Циолковский и проблемы космической медицины и биологии. — Калуга: Гос. музей истории космонавтики им. К. Э. Циолковского, 2010.
4. Меркус А. И., Лауринавичюс Р. С. Полный цикл индивидуального развития растений *Arabidopsis thaliana* (L.) Heunh. на борту орбитальной станции «Салют 7» // Докл. АН СССР. — 1983. — **271**. — С. 509 — 512.
5. Beysens D., Carotenuto L., van Loon J. W. A., Zell M. Laboratory Science with Space Data. — Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2011. — 215 p.
6. Bingham G. E., Levinskikh M. A., Sytchev V. N., Podolsky I. G. Effects of gravity on plant growth // J. Gravit. Physiol. — 2000. — **7**. — P. 5—8.
7. Brykov V. O., Shugaev A. G., Generozova I. P. Ultrastructure and metabolic activity of pea mitochondria under clinorotation // Цитология и генетика. — 2012. — **46**. — P. 144—149.
8. Driss-Ecole D., Legue V., Carnero-Diaz E., Perbal G. Gravisensitivity and automorphogenesis of lentil seedling roots grown on board the International Space Station // Physiol. Plantarum. — 2008. — **134**. — P. 191—201.
9. Halstead T. W., Dutcher F. R. Plants in space // Annu. Rev. Plant Physiol. — 1987. — **38**. — P. 317 — 345.
10. Johnsson A., Solheim B. G. B., Iversen T.-H. Gravity amplifies and microgravity decreases circumnutations in *Arabidopsis thaliana* stems: results from a space experiment // New Phytologist. — 2009. — **182**. — P. 621—629.
11. Kordyum E. Space biology: research results // Space Research in Ukraine 2006 — 2008. — Kyiv: NSAU, 2008. — P. 81—94.
12. Kordyum E. Space biology: results of research // Space Research in Ukraine 2008 — 2010. — Kyiv: Akademperiodica, 2011. — P. 96—104.
13. Kozeko L. Y., Kordyum E. L. The stress protein level under clinorotation in context of the seedling developmental program and the stress response // Microgravity Sci. Techn. — 2006. — **14**. — P. 254—256.
14. Kuang A., Popova A., McClure G., Musgrave M. Dynamics of storage reserve deposition during *Brassica rapa* L. pollen and seed development in microgravity // Int. J. Plant Sci. — 2005. — **166**. — P. 85—96.
15. Matia I., Gonzalez-Camacho F., Herranz R. Plant cell proliferation and growth are altered by microgravity conditions in spaceflight // J. Plant Physiol. — 2010. — **167**. — P. 184—193.
16. Millar K. D. L., Johnson C. M., Edelmann R. E., Kiss J. Z. An endogenous growth pattern of roots is revealed in seedlings grown in microgravity // Astrobiology. — 2011. — **11**. — P. 787—797.
17. Musgrave M. E. Growing plants in space // CAB reviews: perspectives in agriculture, veterinary science, nutrition and natural resources. — 2007. — **2**. — P. 1—9.
18. Paul A.-L., Manak M. S., Mayfield J. D., et al. Parabolic flight induces changes in gene expression patterns in *Arabidopsis thaliana* // Astrobiology. — 2011. — **11**. — P. 743—758.
19. Paul A.-L., Zupanska A. K., Ostrow D. T., et al. Spaceflight transcriptomes: Unique responses to a novel environment // Astrobiology. — 2012. — **12**. — P. 40—56.
20. Perbal G. From ROOTS to GRAVI-1: Twenty five years for understanding how plants sense gravity // Microgravity Sci. Techn. — 2009. — **21**. — P. 3—10.
21. Plant Biology in Space // ISLSWG Satellite Workshop to the Plant Biology Congress 2012. Program and Abstracts. — Freiburg, 2012. — 30 p.
22. Stutte G. W., Monje O., Goins G. D., Tripathy B. C. Microgravity effects on thylakoid, single leaf, and whole canopy photosynthesis of dwarf wheat // Planta. — 2005. — **223**. — P. 46—56.
23. Stutte G. W., Monje O., Hatfield R. D., et al. Microgravity effects on leaf morphology, cell structure, carbon metabolism and mRNA expression of dwarf wheat // Planta. — 2006. — **224**. — P. 1038—1049.
24. Sytchev V. N., Levinskikh M. A., Gostimsky S. A., et al. Spaceflight effects on consecutive generations of peas grown onboard the Russian segment of the International Space Station // Acta Astronautica. — 2007. — **60**. — P. 426—432.
25. Wang I. I., Zheng H. Q., Wet S., et al. A proteomic approach to analyzing responses of *Arabidopsis thaliana* callus cells to clinostat rotation // J. Exp. Bot. — 2006. — **57**. — P. 827—835.
26. Yano S., Kasahara H., Masuda D., et al. Improvements in and actual performance of the Plant Experiment Unit onboard Kibo, the Japanese experiment module on the international space station // Adv. Space Res. — 2013. — **51**. — P. 780—788.

Стаття надійшла до редакції 15.07.13

Є. Л. Кордюм

БИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ В КОСМОСЕ: НАУЧНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ПРОБЛЕМЫ

Рассматриваются современные тенденции исследований в области космической и гравитационной

биологии растений в странах, которые есть членами Международной рабочей группы по наукам о жизни в космосе, приводятся примеры оборудования для проведения космических и наземных экспериментов и разрабатываемого оборудования. Подчеркивается, что актуальная идея использования растений как необходимых компонентов биорегенеративных систем жизнеобеспечения космонавтов в длительных междупланетных полетах еще очень далека от практического воплощения, что требует создания космических оранжерей достаточного объема, постановки космических экспериментов для отработки технологий зеленого конвейера на борту космических аппаратов и проведения генетико-селекционных работ с целью получения сортов сельскохозяйственных культур, адаптированных к условиям космического полета.

E. L. Kordyum

PLANT BIOLOGY IN SPACE: SCIENTIFIC RESULTS AND PROBLEMS

The main tendencies in plant space and gravitational biology today in countries, which are members of the International Space Life Sciences Working Group, are considered. Certain examples of available and workable technical facilities for space and ground-based experiments with plants are presented. An urgent idea on the utilization of plants as the necessary components of bioregenerative life-support systems in interplanetary space flights is emphasized to be very far from its practical realization that requires space green-houses of the sufficient volume, as well as development and testing of technologies for a green conveyer onboard space vehicles and performing the genetic and breeding works to obtain the varieties of crops adapted to spaceflight conditions.