

УДК 58.031:577.352.4:582.736.3

Є. Л. Кордюм<sup>1</sup>, О. М. Недуха<sup>1</sup>, В. П. Грахов<sup>2</sup>, А. К. Мельник<sup>1</sup>,  
Т. В. Воробйова<sup>1</sup>, О. М. Клименко<sup>1</sup>, І. В. Жупанов<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного Національної академії наук України, Київ

<sup>2</sup> Національний ботанічний сад ім. М. М. Гришка Національної академії наук України, Київ

## ДОСЛІДЖЕННЯ ВПЛИВУ МОДЕЛЬОВАНОЇ МІКРОГРАВІТАЦІЇ НА БІЛІПІДНИЙ ШАР ЦИТОПЛАЗМАТИЧНОЇ МЕМБРАНИ РОСЛИННИХ КЛІТИН

*Наведено результати досліджень мікров'язкості, вмісту ліпідів та жирних кислот у фракції цитоплазматичної мембрани, виділеної із епікотилів і коренів проростків гороху (*Pisum sativum*), які росли в умовах клиностатування 6 діб. За змінами у досліджуваних показниках встановлено гравічутливість цитоплазматичної мембрани, ступінь якої був вищий для мембрани коренів. Вперше виявлено значне підвищення стеринів у цитоплазматичній мембрані під впливом клиностатування. Розглядаються актуальні питання подальших досліджень гравічутливості/гравізалежності структури та функції цитоплазматичної мембрани рослинних клітин.*

**Ключові слова:** клиностатування, мембрана, ліпідний бішар, стерини, *Pisum sativum*

---

### ВСТУП

Дослідження впливу мікрогравітації на живі системи на клітинному та молекулярному рівні, а також на генетичну стабільність, ріст, розвиток, репродукцію, старіння, тривалість життя, орієнтацію тварин і рослин перебувають у центрі уваги сучасної космічної та гравітаційної біології — як ключ до рішення загальної біологічної проблеми — ролі гравітації у функціонуванні біосфери [9, 11]. Здатність рослин рости та розвиватися у космічному польоті дозволяє вирішувати фундаментальні проблеми космічної та гравітаційної біології, використовуючи унікальні умови мікрогравітації. Відкриття гравічутливості рослинних клітин належить до фундаментальних надбань сучасної біології, базується на змінах ме-

таболізму та структури клітин, спеціалізованих і не спеціалізованих до сприйняття гравітації, під впливом мікрогравітації. Тому нагальним завданням сьогодення є подальше з'ясування ступеня гравічутливості та гравізалежності клітинних структур і метаболічних процесів, що необхідно для пізнання механізмів адаптації рослин до дії цього чинника.

Біологічні мембрани, особливо цитоплазматична, та їхні властивості й функції можуть розглядатися як найбільш чутливі індикатори впливу гравітації або зміненої гравітації на клітину. Біліпідний шар цитоплазматичної мембрани слугує межею між внутрішнім вмістом клітини та зовнішнім середовищем і є посередником між ними. Різноманіття та мінливість ліпідного складу мембран також припускає їхню участь у регуляції найважливіших клітинних процесів. Незважаючи на ключову роль цитоплазматичної мембрани у функціонуванні клітини, літературні дані щодо впливу зміненої гравітації

---

© Є. Л. КОРДЮМ, О. М. НЕДУХА, В. П. ГРАХОВ,  
А. К. МЕЛЬНИК, Т. В. ВОРОБЙОВА, О. М. КЛИМЕНКО,  
І. В. ЖУПАНОВ, 2015

на її фізико-хімічні властивості дуже обмежені. Повідомлялося про зміни вмісту фосfolіпідів і жирних кислот і мікрров'язкості цитоплазматичної мембрани, ізольованої із коренів проростків гороху під впливом клиностагування [2, 21]. Висунуто гіпотезу, що цитоплазматична мембрана є первинним сайтом дії мікрогравітації. Зміни у поверхневому натягу мембрани під впливом мікрогравітації можуть відігравати роль індуктора, вплив якого посилюється внаслідок гетерогенності мембрани по її довжині [10]. Експериментальним доказом припущення, що стан і проникність цитоплазматичної мембрани гравіза-лежні, стали досліди Ганке [8], який використав планарний ліпідний бішар з вбудованим у нього аламетицином для утворення пор і знайшов, що провідність бішару залежала від кута бішару до вектора гравітації. На думку автора, зміни проникності мембрани виникли не внаслідок впливу на провідність пор або на поверхню розділу мембранно-водного розчину, а скоріш є результатом взаємодії гравітації із механізмами, що формують пору. Пізніше застосування цієї моделі, а також реконструйованих поринів зовнішньої мембрани *Escherichia coli* дозволило виявити безпосередній вплив гравітації на іонні канали та мембрани, що, як припускається, може пояснити деякі біологічні ефекти гравітації [7]. За допомогою флуоресцентної поляризаційної мікроскопії із використанням багатоцільового 96-луночного планшета-ридера у параболічному польоті нещодавно було продемонстровано гравіза-лежність текучості (в'язкості) як штучних ліпідних мембран, так і клітинних [23]. Тому метою наших досліджень було з'ясувати ступінь чутливості ліпідного бішару цитоплазматичної мембрани рослинних клітин до дії модельованої мікрогравітації (клиностагування) за складом і вмістом ліпідів, жирних кислот і мікрров'язкістю.

#### МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Як об'єкти досліджень було обрано проростки гороху (*Pisum sativum*) сорту Берсек, які росли у стаціонарних умовах і умовах клиностагування. Сухе насіння стерилізували протягом 20 хв у 1 % водному розчині  $KMnO_4$ , промивали проточною водою і викладали на мокрий фільтрувальний

папір на 20 годин. Насінини, які проклюнулися, загортали у трубочки із фільтрувального паперу, орієнтуючи зародковим коренем донизу. Трубочки із насінинами поміщали в контейнери, половину яких ставили на повільний горизонтальний клиностат (2 об/хв), другу залишали у стаціонарному контролі. Проростки росли у темноті при температурі  $21 \pm 2$  °C протягом 6 дб.

Фракцію цитоплазматичної мембрани одержували методом двофазної водно-полімерної системи [13], оптимізованим саме для проростків гороху, із використанням центрифуги «Optima L-90K». У кожній біологічній повторності (всього 6) фракції мембрани одержували окремо із коренів і епікотелів 360—400 проростків. Чистоту фракції перевіряли за допомогою електронної мікроскопії після забарвлення везикул цитоплазматичної мембрани фосфорновольфрамовою кислотою [6] (рис. 1).

Для визначення складу ліпідів із препаратів цитоплазматичної мембрани ліпіди екстрагували ізопропанолом, потім матеріал обезводнювали безводним сульфатом натрію. Для отримання ліпідних профілів, що включають гліколіпіди, стерини, фосfolіпіди, тригліцериди тощо, застосовували 3-елюентну схему (елюент А — 0.01 М водний розчин ортофосфорної кислоти, елюент С — ацетонітрил, елюент D — ізопропанол) на

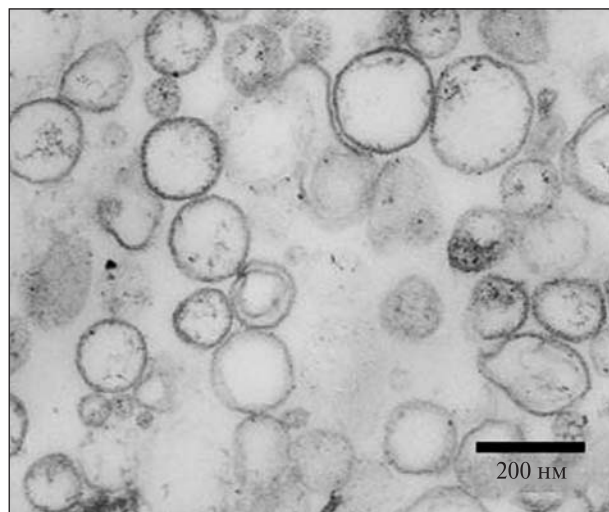


Рис. 1. Мікросомальна фракція з клітин коренів проростків гороху, збагачена везикулами цитоплазматичної мембрани, які складають 80...85 % фракції

колонці «Angilent Thermo Scientific Hypersil™ BDS C<sub>18</sub>», 3 мкм, 2.1 × 100 мм. Профіль елюювання проводили відповідно до заданої програми на рідинному хроматографі «Angilent 1100». Окремі класи ліпідів ідентифікували, використовуючи стандартні речовини та реагенти на окремі функціональні групи. Базове детектування проводилось при  $\lambda = 206$  нм.

Аналіз жирних кислот проводили після лужного гідролізу мембранних фосfolіпідів у вигляді *n*-бромфенацилових похідних за допомогою обернено-фазової рідинної хроматографії на системі «Angilent 1100». Використовували 2-елюентну систему (елюент А — 0.05 М водний розчин ортофосфорної кислоти; елюент В — метанол) на колонці «Angilent ZORBAX Eclipse XDB-C18, 5 мкм, 4.6 × 250 мм». Базове детектування проводилося при  $\lambda = 258$  нм, поріг виявлення жирних кислот перевищував 0.02—0.03 моль%, аналітична похибка менша за 2 %. Жирні кислоти ідентифікували, порівнюючи відносний час утримання піків із стандартами, а також за масою. Індекс ненасиченості визначали як відношення ненасичених / насичених жирних кислот.

Для оцінки мікрров'язкості ліпідного бішару цитоплазматичної мембрани за допомогою ЕПР за спінові зонди використовувалися спінічені аналоги стеаринової кислоти, у яких парамагнітний фрагмент перебуває у різних положеннях щодо карбоксильної групи: 5-доксилстеаринова кислота (5-DSA) і 16-доксилстеаринова кислота (16-DSA). Спектри ЕПР отримували на ЕПР-спектрометрі BRUKER ELEXSYS E580 FT/CW.

Локалізацію активності Ca<sup>2+</sup>-АТФази досліджували за методом Вакштейна — Мейсея у модифікації Н. В. Беліцер та ін. [3].

## РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Встановлено, що фракції цитоплазматичної мембрани, виділені з епікотилів та коренів проростків гороху, які росли в стаціонарних умовах, відрізнялися за вмістом різних класів ліпідів, серед яких переважали фосфо- та гліколіпіди (табл. 1), та за вмістом окремих фосfolіпідів (табл. 2) і ненасичених і насичених жирних кислот (табл. 3). Індекс ненасиченості був вищим у фракції, виділеної з епікотилів, порівняно з такою фракцією, виділеною із коренів: 1.7 та 1.3 відповідно.

Серед окремих фосfolіпідів в цитоплазматичній мембрані епікотилів найбільший вміст (від 10 % і більше) становили лізофосфатидилетаноламін, фосфатидилгліцерол та фосфатидилінозитол, тоді як у мембрані коренів — ізофосфатидилхолін, лізофосфатидилетаноламін, фосфатидилхолін, фосфатидилінозитол та фосфатидилсерін (табл. 2).

Виявлено, що у фракції цитоплазматичної мембрани із епікотилів і коренів переважали ненасичені жирні кислоти, доля яких становила 62.9 % в епікотелі та 56.0 % — у корені, доля насичених жирних кислот становила 37.1 та 43.5 % відповідно (табл. 3).

За показниками подвійного зв'язку доля ненасичених жирних кислот також відрізнялась у цитоплазматичній мембрані епікотилів і коренів (табл. 4), індекс подвійного зв'язку був вищим у цитоплазматичній мембрані епікотилів.

**Таблиця 1. Вміст окремих класів ліпідів у фракціях цитоплазматичної мембрани, ізольованих із епікотилів та коренів проростків гороху, в контролі та при клиностатуванні**

Клас ліпідів	Вміст, %			
	Епікотиль		Корінь	
	контроль	клиностатування	контроль	клиностатування
Фосfolіпіди	68.33	68.49	75.00	70.35
Гліколіпіди	6.27	7.09	16.57	13.29
Тригліцериди	9.51	13.01	4.47	3.59
Стерини	5.89	11.40	3.94	12.76

Виявлено чутливість до модельованої мікрогравітації досліджуваних показників біліпідного шару цитоплазматичної мембрани, що проявлялася у зниженні або збільшенні загального вмісту різних класів ліпідів (табл. 1), а також

вмісту окремих фосфоліпідів (табл. 2) та жирних кислот (табл. 3, 4), причому ступінь чутливості був вищим для цитоплазматичної мембрани клітин коренів порівняно з такою цитоплазматичної мембрани клітин епикотилля. Вміст окре-

Таблиця 2. Вміст фосфоліпідів у фракціях цитоплазматичної мембрани, ізольованих із епикотилів та коренів проростків гороху, в контролі та при клиностатуванні

Фосфоліпід	Вміст фосфоліпідів, %			
	Епикотиль		Корінь	
	контроль	клиностатування	контроль	клиностатування
Лізофосфатидилхолін	8.41	8.60	11.69	12.57
Лізофосфатидилетаноламін	12.28	11.62	20.00	25.26
Лізофосфатидилсерин	7.01	9.83	4.21	7.37
Фосфодитна кислота	9.84	10.05	7.01	6.58
Фосфотидилхолін	9.83	9.39	14.73	20.06
Фосфотидилдиметилетаноламін	7.97	8.22	2.8	2.39
Фосфатидилетаноламін	9.26	9.92	9.47	8.08
Фосфатидилгліцерол	10.38	10.70	7.72	10.48
Фосфатидилінозитол	10.84	13.31	12.98	11.07
Фосфатидилмонометилетаноламін	5.64	5.35	2.81	2.99
Фосфатидилсерин	7.50	8.22	12.99	11.97
Сфінгомелін	1.04	1.04	1.40	1.19

Таблиця 3. Вміст жирних кислот у фракціях цитоплазматичної мембрани, ізольованих із епикотилів та коренів проростків гороху, в контролі та при клиностатуванні

Жирна кислота	Вміст жирних кислот, %			
	Епикотиль		Корінь	
	контроль	клиностатування	контроль	клиностатування
<b>Міристоолеїнова 14:1</b>	< 0.13	< 0.06	0.6	0.5
<b>Ліноленова 18:3</b>	8.3	9.1	6.0	4.1
Міристинова 14:0	0.6	0.7	1.2	1.2
<b>Пальмітоолеїнова 16:1</b>	0.4	0.4	0.6	0.6
<b>Ліолева 18:2</b>	49.3	47.5	40.8	37.8
<b>Дигомоліноленова 20:3</b>	0.07	< 0.14	< 0.05	0.2
Пальмітинова 16:0	29.8	30.7	34.3	36.2
<b>Олеїнова 18:1</b>	3.4	2.6	6.8	11.5
<b>Дигомоліолева 20:2</b>	0.4	0.5	0.2	0.2
<b>Дикозатриєнова 22:3</b>	0.4	0.4	0.5	0.5
Стеаринова 18:0	6.0	6.4	7.5	5.8
Гадолеїнова 20:1	0.4	0.4	0.3	0.2
<b>Дикозодієнова 22:2</b>	< 0.06	< 0.06	< 0.20	0.14
<b>Арахідонова 20:0</b>	0.6	0.7	0.4	0.4
<b>Ерукова 22:1</b>	0.10	< 0.10	< 0.15	0.2
Бегенова 22:0	< 0.06	< 0.07	< 0.15	0.3

Примітка. Жирним шрифтом позначено ненасичені жирні кислоти

Таблиця 4. Вміст моно-, ді- та триснових ненасичених жирних кислот у фракціях цитоплазматичної мембрани, ізольованих із епікотилів та коренів проростків гороху, в контролі та при клиностагуванні

Жирні кислоти	Вміст жирних кислот, %			
	Епікотиль		Корінь	
	контроль	клиностагування	контроль	клиностагування
Моноєнові	4.43	3.56	8.45	13.0
Дієнові	49.76	48.06	41.2	38.14
Триєнові	8.77	9.64	6.55	4.8

мих фосфоліпідів по-різному змінювався у цитоплазматичній мембрані епікотилів та коренів під впливом клиностагування, а саме: у перших помітно збільшувався вміст фосфатидилсерину, фосфатидилінозиту та фосфатидилетаноламіну, у других — вміст лізофосфатидилетаноламіну, лізофосфатидилсерину, фосфатидилхоліну та фосфатидилгліцеролу (табл. 2). У фракціях цитоплазматичної мембрани із епікотилів та коренів в умовах клиностагування також переважали ненасичені жирні кислоти (62.2 % та 55.9 % відповідно). Відмічено збільшення моноєнових ненасичених жирних кислот в цитоплазматичній мембрані кореня. Оскільки відомо, що синтез поліненасичених жирних кислот здійснюється оксигеназами, зокрема ацил-десатуразами [15], що є чутливими до зміни умов навколишнього середовища [19], припускається вплив клиностагування на активність цих ферментів.

Індекс ненасиченості жирних кислот дорівнював такому в контролі і становив 1.6 для епікотилів та 1.3 для кореня, що, як припускається, обумовлюється новим балансом, який встановлюється між збільшенням або зменшенням ненасичених і насичених жирних кислот в умовах клиностагування та підтримує текучість (мікров'язкість) цитоплазматичної мембрани в стаціонарних межах. Припущення щодо подібності мікров'язкості цитоплазматичної мембрани в умовах клиностагування до контролю, зроблене на підставі даних, одержаних за допомогою рідинної хроматографії, підтверджуються результатами аналізу спектрів ЕПР спінових зондів, які мали схожий характер у мікросомальній фракції в контролі та умовах клиностагування (рис. 2).

Як відомо, підтримка властивих клітинним мембранам текучості на належному рівні має вирішальне значення для функціонування та цілісності клітини, зокрема для руху та функціонування вбудованих в них білків і ліпідів, транспорту білків та інших молекул через мембрану у процесі сигналіngu, клітинного ділення тощо. Фундаментальним біофізичним детермінантом текучості мембран є баланс між насиченими та ненасиченими жирними кислотами.

Вперше встановлено суттєве збільшення у цитоплазматичній мембрані вмісту стеринів: удвічі у мембрані епікотилів та майже у чотири рази у мембрані кореня порівняно з контролем (табл. 1, рис. 3) [1, 20].

Стерини, як відомо, разом з глікофінголіпідами та фосфоліпідами, що містять переважно насичені жирні кислоти, входять до складу спеціалізованих доменів мембрани, які отримали назву «ліпідні рафти» [18], де ліпідний бішар знаходиться в щільному високоупорядкованому стані. Припускається, що рафти, які збагачені на холестерин і сфінголіпіди, модулюють білкові взаємодії і, таким чином, впливають на численні життєво важливі клітинні процеси [12]. Неодноразово сповіщалося про наявність таких функціональних доменів у цитоплазматичній мембрані рослинних клітин [4, 18]. Оскільки рафти також включають білкові комплекси, необхідні для сприйняття та передачі зовнішніх сигналів, захисту від стресів, патогенезу, везикулярного транспорту тощо, значне збільшення стеринів під впливом клиностагування може вказувати на зміни у проникності мембрани та активності відповідних білків [14]. Останнє припущення узгоджується з даними глобального аналізу білкового

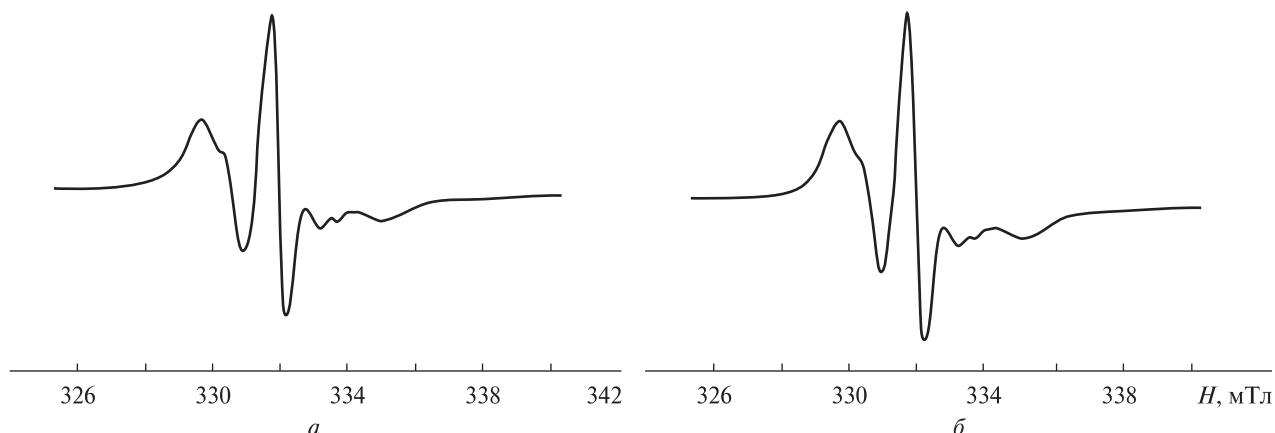


Рис. 2. Спектри спінового зонда 5-DSA в мікросомальній фракції у контролі (а) та при клиностауванні (б)

складу мікросомальної фракції, виділеної з клітин проростків *Arabidopsis thaliana*, що виростили в умовах космічного польоту. Під впливом мікрогравітації значно збільшувався вміст мембранозв'язаних білків, задіяних у метаболізмі та захисті клітин, що, на думку авторів роботи [16], вказує на формування клітинами адаптивної відповіді. Останні дослідження генної експресії в умовах реальної та симульованої мікрогравітації також вказують на зміни ліпідного метаболізму під впливом цих чинників. Тому дослідження ліпідних рафтів у цитоплазматичній мембрані рослин в умовах реальної та симульованої мікрогравітації та гіпергравітації можуть дати нові оригінальні дані щодо функціонування цитоплазматичної мембрани при дії зміненої гравітації та гравічутливість/гравізалезність її структури та функції.

Слід відмітити, що підвищену стійкість мембран у більш пристосованих до несприятливих впливів рослин пов'язують, зокрема, із якісними та кількісними змінами у складі ліпідів, перш за все фосфоліпідів і жирних кислот. Локальні зміни ліпідного складу мембран під впливом різних чинників є одним із механізмів алостеричного контролю активності ферментів. Тому ми провели дослідження локалізації активності  $\text{Ca}^{2+}$ -АТФази в клітинах дистальної зони головного кореня 6-добових проростків гороху в контролі та в умовах клиностаування, оскільки цей фермент відіграє найістотнішу роль у підтримці  $\text{Ca}^{2+}$ -гомеостазу у клітині [5]. Активність цього

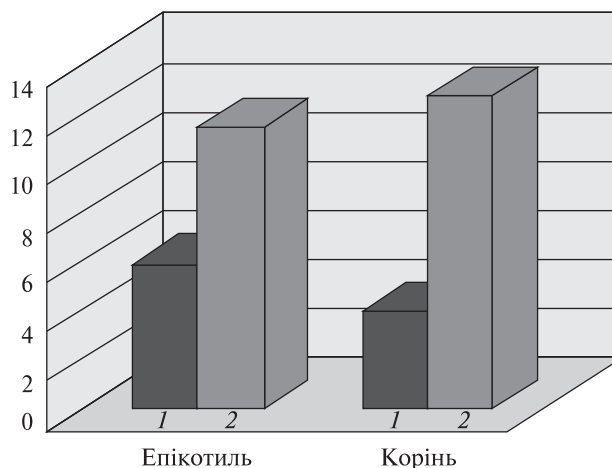


Рис. 3. Вміст стеринів у фракціях цитоплазматичної мембрани, ізолюваних із епікотилів і коренів проростків гороху, в контролі (1) та в умовах клиностаування (2)

ферменту регулюється різними кислими фосфоліпідами, що оточують білок у цитоплазматичній мембрані [17]. Проведені дослідження показали, що продукт реакції в клітинах дистальної зони розтягання кореня локалізувався в основному на цитоплазматичній мембрані, рідше спостерігався на мембранах ендоплазматичного ретикулуму та диктіосом, оболонках мітохондрій та лейкопластів. В умовах клиностаування, навпаки, відбувалося послаблення цитохімічної реакції на цитоплазматичній мембрані та її посилення на ендомембранах. Зниження активності кальцієвої помпи на цитоплазматичній мембрані може

бути однією з причин збільшення концентрації іонів кальцію в цитозолі в умовах клино-статування, що потребує подальших досліджень. Доцільно також майбутнє вивчення активності фосфоліпази С в умовах клиностатування як маркерного ферменту змін ліпідного бішару цитоплазматичної мембрани, оскільки зміни гідрофобності його поверхні відіграють ключову роль у регуляції фосфоліпази С [22]. Як відомо, цей фермент має важливе значення у передачі сигналів від багатьох рецепторів завдяки здатності гідролізувати фосфатидилінозитолфосфат у діацилгліцерол та інозитолтрифосфат, перший активує протеїнкіназу С, другий веде до виходу внутрішньоклітинного кальцію.

Кількісні відмінності у вмісті ліпідів і жирних кислот у цитоплазматичній мембрані епікотилив і коренів у контролі та при клиностатуванні скоріш за все пов'язані із особливостями в структурі, типах клітин, рості та специфічних функціях кореня та епікотиля, які у кореня є набагато складнішими. Епікотиль 6-добових проростків гороху містить тільки клітини, які ростуть і диференціюються, головний корінь — клітини меристеми, зони розтягу та диференціювання, статоцити кореневого чохла є високо спеціалізованими клітинами для сприйняття гравітації, а клітини зони розтягу — для реалізації гравітропічної реакції. Тому цитоплазматична мембрана клітин кореня та епікотиля має відрізнятися за станом та функціями, що і може пояснювати збільшення її чутливості до клиностатування саме в корені. На підставі одержаних даних пропонується проводити подальші дослідження впливу мікрогравітації на цитоплазматичну мембрану клітин кореня.

1. Недуха О. М., Грахов В. П., Воробйова Т. В. *и др.* Ефекти горизонтального клиностатування на вміст ліпідів плазмалемі гороху // Матер. 14-ї Укр. конф. з космічних досліджень. — Ужгород, 2014. — С. 56.
2. Полулях Ю. А. Содержание фосфолипидов и жирных кислот в плазматической мембране клеток корней гороха при клиностатировании // Докл. АН УССР. Сер. Биол. — 1988. — № 10. — С. 67—69.
3. Belitser N. V., Zaalishvili G., Sytniankaja N. Ca<sup>2+</sup>-binding sites and Ca<sup>2+</sup>-ATPase activity in barley root tip cells // Protoplasma. — 1982. — **111**. — P. 63—78.
4. Borner G. H. H., Sherrier B. O., Weimar T., et al. Analysis of detergent-resistant membranes in *Arabidopsis*. Evidence for plasma membrane lipid rafts // Plant Physiol. — 2005. — **137**. — P. 104—116.
5. Cabala K., Klobus G. Plant Ca<sup>2+</sup>-ATPases // Physiol. Plantarum. — 2005. — **27**. — P. 559—574.
6. Carde J.-P. Electron microscopy of plant cell membranes // Methods Enzymol / Eds L. Packer, R. Douce. — USA: Acad. Press Inc., 1987. — **148**. — P. 599—622.
7. Goldermann M., Hanke W. Ion channel are sensitive to gravity changes // Microgravity Sci. Technol. — 2001. — **13**. — P. 35—38.
8. Hanke W. Planar lipids bilayers as model systems to study the interaction of gravity with biological membranes // 30<sup>th</sup> COSPAR Scientific Assembly. — Hamburg, Germany. — P. 283.
9. Kittang A.-I., Iversen T.-H., Fossum K. R., et al. Exploration of plant growth and development using the European Modular Cultivation System facility on the International Space Station // J. Plant Biology. — doi:10. 1111/plb. 12132.
10. Kordyum E. L. Biology of plant cells in microgravity and under clinostating // Int. Rev. Cytol. — 1997. — **171**. — P. 1—78.
11. Kordyum E. L. Plant cell gravisensitivity and adaptation to microgravity // J. Plant Biology. — 2014. — **16**, N 1. — P. 79—90.
12. Kraft M. L. Plasma membrane organization and function: moving past lipid rafts // Mol. Biol. Cell. — 2013. — **24**. — P. 2765—2768.
13. Larsson Ch., Sommarin M., Widell S. Isolated of highly purified plant plasma membranes and separation of inside-out and right-side-out vesicles // Methods in Enzymology. — 1994. — **228**. — P. 451—469.
14. Lingwood D., Simons K. Lipid rafts as a membrane-organizing principle // Science. — 2010. — **327**. — P. 46—50.
15. Los D. A., Murata N. Structure and expression of fatty acid desaturases // Biochim. et biophys. acta. — 1998. — **1394**. — P. 3—15.
16. Mazars C., Brière C., Grat S., et al. Microgravity induces changes in microsome-associated proteins of *Arabidopsis* seedlings grown on board the International Space Station // PLOS. — 2014. — **9**. — P. 1—18.
17. Monesterolo N. E., Amaiden M. R., Campetelli A. N., et al. Regulation of plasma membrane Ca<sup>2+</sup>-ATPase activity by acetylated tubulin: Influence of the lipid environment // Biochim. et biophys. acta — Biomembranes. — 2012. — **1818**. — P. 601—608.
18. Mongrand S., Morel J., Laroche J., et al. Lipid rafts in higher plant cells: purification and characterization of Triton X-100-insoluble microdomains from tobacco plasma membrane // J. Biol. Chem. — 2004. — **279**. — P. 36277—36286.

19. Murakami Y., Tsuyama M., Kobayashi Y., et al. Trienoic fatty acids and plant tolerance of high temperature // Science. — 2000. — 287. — P. 476—479.
20. Nedukha O. M., Kordyum E. L., Grakhov V. P., et al. Fatty acids and lipids content in *Pisum sativum* seedlings plasmalemma under clinorotation // Proc. Plant Biology and Biotechnology International Conf. — Almaty, Kazakhstan, 2014. — P. 176.
21. Polulyakh Yu. A., Zhadko S. I., Klimchuk D. A. Plant cell plasma membrane structure and properties under clinostating // Adv. Space Res. — 1989. — 9. — P. 71—74.
22. Rupwate S. D., Rajasekharan R. Plant phosphoinositide-specific phospholipase C // Plant Signal. Behav. — 2012. — 7. — P. 1281—1283.
23. Sieber M., Hanke W., Kohn F. P. M. Modification of membrane fluidity by gravity // Open J. Biophysic. — 2014. — 4. — P. 105—111.

Стаття надійшла до редакції 05.01.15

Э. Л. Кордюм<sup>1</sup>, Е. М. Недуха<sup>1</sup>, В. П. Грахов<sup>2</sup>,  
А. К. Мельник<sup>3</sup>, Т. В. Воробйова<sup>1</sup>, Е. Н. Клименко<sup>1</sup>,  
И. В. Жупанов<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт ботаники им. М. Г. Холодного  
Национальной академии наук Украины, Киев

<sup>2</sup>Национальный ботанический сад им. Н. Н. Гришко  
Национальной академии наук Украины, Киев

#### ИССЛЕДОВАНИЯ ВЛИЯНИЯ СИМУЛИРОВАННОЙ МИКРОГРАВИТАЦИИ НА ЛИПИДНЫЙ БИСЛОЙ ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МЕМБРАНЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ КЛЕТОК

Представлены результаты исследований микровязкости, состава липидов и жирных кислот во фракции цитоплазматической мембраны, выделенной из эпикотилей и корней проростков *Pisum sativum*, растущих 6 суток на

клиностате. Полученные данные об изменениях липидного бислоя показали гравичувствительность цитоплазматической мембраны, которая была выше у мембраны, изолированной из корней. Впервые выявлено увеличенное содержание стероидов в цитоплазматической мембране в условиях клиностаტიрования. Рассматриваются первоочередные вопросы дальнейших исследований гравичувствительности/гравизависимости цитоплазматической мембраны растений.

**Ключевые слова:** клиностаტიрование, мембрана, липидный бислой, стероиды, *Pisum sativum*

T. L. Kordyum<sup>1</sup>, O. M. Nedukha<sup>1</sup>, V. P. Grakhov<sup>1</sup>,  
A. K. Mel'nik<sup>1</sup>, T. M. Vorobyova<sup>1</sup>, O. M. Klimenko<sup>1</sup>,  
I. V. Zhupanov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>М. Г. Холодный Институт ботаники Национальной Академии Наук Украины, Киев

<sup>2</sup>М. М. Грышко Национальный ботанический сад Национальной Академии Наук Украины, Киев

#### STUDY OF THE INFLUENCE OF SIMULATED MICROGRAVITY ON THE CYTOPLASMIC MEMBRANE LIPID BILAYER OF PLANT CELLS

Results of the investigations of microviscosity, the composition of lipids and fatty acids in the fraction of the cytoplasmic membrane isolated from epicotyls and roots of *Pisum sativum* seedlings grown during 6 days under clinorotation are presented. Based on the changes in the investigated patterns, gravisensitivity of the cytoplasmic membrane was established, and a degree of gravisensitivity was higher in the root's membrane. An increased content of sterols in the cytoplasmic membrane under clinorotation was shown for the first time. Urgent questions on further research of gravisensitivity/gravidependence of the plant cell cytoplasmic membrane are discussed.

**Key words:** clinorotation, membrane, lipid bilayer, sterols, *Pisum sativum*