

Е.Л. КОРДЮМ, Г.В. ШЕВЧЕНКО

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, Киев
e-mail: cell@svitonline.com

РОЛЬ ЦИТОСКЕЛЕТА В ГРАВИЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ: ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ И ГИПОТЕЗЫ



Приводятся существующие концепции гравичувствительности, в частности, с участием цитоскелета. Рассматривается расположение микрофиламентов и микротрубочек в специализированных и не специализированных к гравивосприятию клетках высших и низших растений, а также их роль в опосредовании реакций гравичувствительности.

© Е.Л. КОРДЮМ, Г.В. ШЕВЧЕНКО, 2003

Введение

Исследования в области космической и гравитационной биологии, проведенные в течение последних 20–25 лет, убедительно продемонстрировали перестройки структурной организации, метаболизма и важнейших процессов жизнедеятельности клеток прокариот и эукариот *in situ* и *in vitro* под влиянием микрогравитации [1, 2], что и легло в основу фундаментального открытия гравичувствительности клетки. Открытие этого явления поставило три основных, тесно взаимосвязанных вопроса: каковы механизмы воздействия микрогравитации на клетки, как различного типа клетки воспринимают гравитацию и каковы механизмы адаптации клеток к этому фактору, вызывающему изменения в таких физических параметрах, как седиментация, конвекция, капиллярность, гидростатическое давление и поверхностное натяжение. В поисках ответа на эти вопросы значительное внимание уделяется поведению цитоскелета, который, как предполагают, выполняет роль индикатора клеточных функций, определяющих гравичувствительность организма. Целью настоящего обзора является обобщение и анализ имеющихся в настоящее время экспериментальных данных по организации элементов цитоскелета в растительных клетках при воздействии измененной гравитации (реальной микрогравитации в условиях космического полета, клиностатирования и гравистимуляции в наземных условиях). Также будут рассмотрены концепции и гипотезы, касающиеся механизмов гравичувствительности растений.

Возможные механизмы гравичувствительности клеток

Вопрос о механизмах биологических эффектов микрогравитации неотделим от вопроса о путях восприятия клеткой гравитации — одного из постоянно действующих геофизических факторов в становлении и жизнедеятельности живых систем [3–5]. В отсутствие света гравитация является наиболее важным фактором для ориентации растений, более стабильным, чем химические и температурные градиенты [6]. Поскольку изменить величину гравитации 1 g в земных условиях на более или менее длительный период времени невозможно, изучение биологической роли этого экологического фактора стало возможным только в космическую эру. На борту космического аппарата устанавливается динамическая не-

сомость (микрогравитация), а бортовые центрифуги дают возможность создавать ступенчатые величины гравитации до 1 g и выше. В наземных условиях широко используются медленно и быстро вращающиеся горизонтальные клинотаты, которые только частично воспроизводят биологические эффекты микрогравитации, связанные с отсутствием направленного гравитационного вектора [2].

В представлениях о гравичувствительности клетки целесообразно, по нашему мнению, выделить два аспекта: 1) способность клетки воспринимать и активно использовать гравитационный стимул (клетки, специализированные к восприятию гравитации — статолиты, клетки с верхушечным ростом — ризоиды, апикальные клетки протонемы), что характеризуется общим понятием гравирецепция; 2) способность клетки чувствовать гравитацию (клетки, не специализированные к восприятию гравитации), т.е. поддерживать стабильность структуры и метаболизма в гравитационном поле и изменять ее в условиях микрогравитации (гравичувствительность). Открытие гравичувствительности клеток, не специализированных к восприятию гравитации, и было сделано на основе данных космических экспериментов [7].

Структурная организация гравирецепторных органов и клеток генетически детерминирована [8–11]. В специализированных к восприятию гравитации клетках статолиты характеризуются определенной плотностью и размерами [12, 13]. В большинстве же типов клеток статолиты в настоящее время не идентифицированы, поэтому вопрос о сигнальных механизмах действия гравитации на клеточном уровне широко обсуждается в литературе. Предполагается [14], что гравитация влияет как на отдельные подвижные клетки водорослей (клетки многих видов гравитационно ориентированы таким образом, что центр тяжести расположен ниже центра плавучести), так и на популяцию клеток, что может оказывать модифицирующее действие на осуществление различных типов таксиса [6]. Восприятие гравитации [15] может осуществляться системой мембрана — раствор (чувствительность молекулярных взаимодействий и равновесности мембраны) в качестве повсеместной структуры, которая трансформирует механическую реакцию

(перемещение массы, давление) в физиологическую. Сложность процессов, протекающих локально на поверхности мембраны, свидетельствует о том, что непредсказуемое влияние гравитации и микрогравитации может выражаться как амплификацией, так и компенсацией. Гравитационные и микрогравитационные эффекты на клеточном уровне рассматриваются так же, как суммирование результатов прямого влияния гравитации вследствие наличия массы у органелл клетки и непрямого — последствия уменьшения или почти полного отсутствия в условиях микрогравитации конвекции, ослабления межклеточных контактов и адгезии клеток (животных) к субстрату [16]. Накопление метаболитов и ионов, поступающих из клеток, а также истощение свежих питательных веществ в микроокружении клеток в условиях прекращения конвекции при воздействии микрогравитации могут оказывать влияние на межклеточные контакты, мембранный потенциал и цитоскелет, что, в свою очередь, изменяет поведение клеток [17]. Для объяснения прямого влияния таких относительно слабых воздействий, как гравитационные, на клеточном и молекулярном уровнях привлекается теория бифуркации. С позиции этой теории обсуждается возможность изменений внутриклеточных процессов, основанных на взаимодействии молекулярных систем неравновесного, нелинейного типа, как результат прямого влияния микрогравитации [18]. Взаимодействие гравитации с живыми системами рассматривается на уровнях генов, сенсоров и прямого взаимодействия внутриклеточных динамических процессов [19]. Поскольку этот фактор постоянен, информация о нем, определяющая само существование организмов в гравитационном поле, содержится в геноме как «закодированная» гравитация. Согласно гипотезе о гравитационной декомпенсации [2], индуктором мембранных перестроек и последующих физиологических ответов клетки на воздействие микрогравитации может выступать изменение вклада поверхностного натяжения в напряженность цитоплазматической мембраны. Такие события определяют изменение физико-химических свойств мембраны и, как следствие, ее проницаемости. Индуцируемые гравитационной декомпенсацией изменения проницаемости цитоплазматической мембраны



должны вести к перестройкам клеточного метаболизма, что и регистрируется в многочисленных космических и клиностатных экспериментах.

В 1983 г. Нейс выдвигает свою концепцию гравитационного гомеостаза, согласно которой стабильное положение и оптимальная ориентация клеток в гравитационном поле определяются состоянием механического напряжения внутриклеточных элементов (микротрубочек — МТ и микрофиламентов — МФ), составляющих цитоскелет, и целостностью клеточных мембран, на поддержание которых расходуется энергия [20]. Цитоскелет, его механические характеристики, функциональная активность, биохимические свойства и ультраструктурная организация рассматриваются Таирбековым [21] в качестве интегрального неспециализированного грависенсора клетки. Существенная роль в стабильности пространственно-временной организации клеток в гравитационном поле отводится цитоскелету в ряде других концепций гравичувствительности клеток: статической стимуляции [22], пассивной гравистимуляции [23] и ограниченной гравичувствительности [24].

Следует отметить, что изучение организации цитоскелета растений под влиянием измененной гравитации и гравистимуляции продвигалось довольно медленно как в связи с общими трудностями в исследованиях цитоскелета растительных клеток, так и с ограниченными возможностями его изучения в условиях космического полета. С началом использования окраски актина родамин-фаллоидином исследование цитоскелета несколько ускорилося. Но данный метод имеет свои недостатки, а именно: он не учитывает полимеризирующий эффект фаллоидина на G-актин [25], что сдвигает уровень белка в сторону F-актина. В современных исследованиях наряду с окраской родамин-фаллоидином широко используются антитела к актину, тубулину и разнообразным ассоциированным с ними белкам, с помощью чего специфически выявляются отдельные компоненты цитоскелетной сети. Кроме того, применение антител дает возможность визуализировать как трехмерную организацию цитоскелета (уровень световой микроскопии), так и более детальное расположение его составных компонентов, а также детализировать контакты с органеллами (уровень электронной микроскопии). Для определения функций отдельных составных цитоскелета при реакциях клеточной гравичувствительности широко используются стабилизаторы филаментной формы и ингибиторы полимеризации цитоскелетных белков, к примеру такие, как цитохалазины (А-Е) и латрункулины (А,В) для актина, а также таксол, оризалин и амипрофос-метил для тубулина.

Как известно, гравитропическая реакция у высших растений включает три основные фазы: восприятие гравитационного стимула, его передачу в зону растяжения корня и фиксацию реакции, т.е. формирование ростового изгиба корня в направлении гравитационного вектора (положительный гравитропизм) или стебля в противоположном гравитационному вектору направлении (отрицательный гравитропизм). Согласно так называемой крахмал-статолистной гипотезе восприятие гравитационного стимула изменений силы тяжести у высших растений происходит в специализированных гравивоспринимающих клетках корневого чехлика — статоцитах, в которых функцию статолитов выполняют амилопласты. Хотя крахмал-статолистная гипотеза неоднократно

подвергалась ревизии на протяжении прошлого столетия, она является наиболее приемлемой в настоящее время [9, 26, 27]. Статолиты в виде кристаллов BaSO_4 и хлороамилопластов присутствуют также в ризоидах харовых водорослей и в апикальных клетках протонемы мхов. Поскольку в клетках с верхушечным ростом восприятие гравитационного стимула и гравитропическая реакция осуществляются в одной и той же клетке, эти объекты представляют удобную модель для изучения механизмов гравитропизма и влияния микрогравитации.

Организация и функции цитоскелета в специализированных и не специализированных к восприятию гравитации растительных клетках

Актиновый цитоскелет. Предполагается, что полярная организация статочитов, проявляющаяся в скоплении эндоплазматического ретикула в дистальном, а ядра — в проксимальном конце клетки, устанавливается и поддерживается микротрубочками и актиновыми филаментами [22, 28]. Элементы цитоскелета вовлечены в поддержание структурной полярности также и у гравичувствительных клеток с верхушечным ростом [29]. При любой ориентации растения статолиты в статочитах всегда седиментируют в направлении гравитационного вектора на физически «нижнюю» стенку клетки. Установлено, что в процессе седиментации ключевую роль играет взаимодействие статолитов с актиновым цитоскелетом. Это доказывают эксперименты, в которых действие цитохалазина В в условиях наземного контроля нарушало передвижение статолитов к дистальной клеточной стенке статочитов [30]. Кроме того, применение цитохалазинов увеличивало в три раза скорость оседания амилопластов при инверсии корней и препятствовало образованию изгиба при гравистимуляции [22]. Было показано, что обработка цитохалазином D корней замедляла вызванное гравитацией понижение внутриклеточного мембранного потенциала в статочитах корневого чехлика крес-салата. Поскольку изменения потенциала цитоплазматической мембраны являются самыми ранними показателями реориентации корня, такой эффект предполагает непосредственное задействование актинового цитоскелета в восприятии гравитации клетками корня [31].

Изучение цитоскелета статочитов высших растений показало, что МФ и МТ присутствуют в этих клетках в ограниченном количестве по сравнению с остальными клетками корня. Так, клетки колумеллы *Lepidium sativum* и *Zea mays* характеризуются четкими пучками МФ и эндоплазматических МТ [32, 33]. У статочитов *Lens culinaris* диффузное окрашивание актина наблюдалось в окружении ядра и амилопластов [34].

Допускается, что частичное отсутствие микрофиламентов в статочитах обуславливает формирование в них крупных амилопластов, поскольку, как известно, деление пластид низших и высших растений происходит с участием F-актина [35]. Кроме того, по мнению некоторых авторов, видимое отсутствие элементов цитоскелета в гравивоспринимающих клетках ослабляет контроль над позиционным размещением статолитов и снижает вязкость цитоплазмы [28], что позволяет статолитам седиментировать [24]. Однако такое предположение неприменимо к клеткам протонемы мхов и ризоидам водорослей, которые, наоборот, характеризуются четко выраженными пучками МФ, плотность которых возрастает по направлению к апикальной части, где концентрируются статолиты [36, 37].

Совершенствование методов окраски и более тщательное изучение цитоскелета статочитов высших растений способствовали обнаружению в них сети тонких, динамических фрагментов F-актина и популяции G-актина [22, 24]. Анализ расположения электронной иммунологической метки показал, что каждая органелла статочита окружена сетью тонких актиновых филаментов, имеющих разную направленность. Диффузная флюоресценция цитоплазмы, возможно, объясняется тем, что сеть актина очень узкая [34]. В гравичувствительных клетках с верхушечным ростом статолиты также находятся в окружении сети актина [22, 38].

Некоторые авторы допускают присутствие в статочитах специфических изоформ актина, поскольку установлено, что уже после 6 мин действия микрогравитации в мезофильных протопластах пшеницы исчезали две из выявленных в контроле четырех изоформ актина [39]. Исходя из этого, можно предположить существование специфических форм актина, которые ответственны за выполнение определенных функций, относящихся к гравичувствительности [40].

Считается, что МФ закрепляют статолиты у цитоплазматической мембраны, чем обеспечивается подвешенное состояние этих органелл [41]. Динамическое подвешивание в сети F-актина позволяет статолитам при седиментации не контактировать непосредственно с низлежащими мембранами эндоплазматического ретикула (ЭР) [5], а как бы пружинить над ними [28] и благодаря этому усиливать гравивосприимчивость клетки. Перемещение статолитов «дергает» МФ и способствует передаче сигнала о седиментации на рецепторы цитоплазматической мембраны или ЭР [8].

На поверхности статолитов в клетках колумеллы и ризоидах харовых водорослей был обнаружен белок миозин [42, 43]. Это позволяет считать, что взаимодействие актина и миозина обеспечивает саму подвижность статолитов [8]. На основании экспериментов в условиях реальной микрогравитации было выдвинуто суждение о том, что сила, вырабатываемая актин-миозиновым взаимодействием, противодействует процессу седиментации, вызванному гравитационной силой, и клетки, воспринимающие гравитацию, перерабатывают гравитационный стимул через изменение натяжения в пределах сети актин-миозин [44, 45]. Этой силе натяжения противодействуют более крепкие структуры, к примеру, МТ и цитоплазматическая мембрана, поддерживаемая внеклеточным матриксом. Изменение ориентации растения относительно направления вектора гравитации приводит к смещению статолитов, вследствие чего возникает новое положение равновесия и значит изменяется баланс между силой гравитации и противодействующей силой натяжения филаментов. Возбуждение от натяжения филаментов передается на ЭР и цитоплазматическую мембрану, вызывая события, ведущие к активации механочувствительных Ca^{2+} -каналов. Открытие таких каналов ведет к увеличению концентрации ионов кальция, что и запускает сигнальные процессы [22].

У высших растений, кроме статолитов корневого чехлика, гравитационный стимул способны воспринимать также специализированные клетки стебля и гипокотыля. В отличие от клеток колумеллы, которые сильно поляризованы и характеризуются плотной цитоплазмой, клетки эндодермы гипокотыля более вакуолизированы. Различие в ультраструктуре клеток сказывается

на различной организации актинового цитоскелета. Так, в интактных и гравитропически стимулированных клетках эндодермы стеблей и гипокотылей *Arabidopsis* сеть актина состоит из четких продольных и поперечных пучков микрофиламентов, в то время как в статолитах, как отмечалось ранее, эта сеть представлена отдельными рассеянными филаментами в окружении статолитов. Различная организация актинового цитоскелета в гравивоспринимающих клетках определяет разницу в гравичувствительности корней и стеблей, поскольку для этих типов клеток обнаруживаются разные пороговые величины действия гипергравитации. Так, при 12 g гравизгиб у корней отсутствовал вовсе, а у гипокотылей только уменьшался его угол. В связи с этим предполагается, что тонкая организация актинового цитоскелета в статолитах колумеллы не способна противодействовать большим нагрузкам и при 12 g он может быть полностью разрушен, а это означает разрыв сигнальной цепи, запущенной седиментацией статолитов. В то же время в клетках эндодермы МФ представлены более четкими актиновыми тяжами, что и определяет их большую устойчивость и, следовательно, способность органа к гравиреакции [11].

Актиновый цитоскелет рассматривается как ключевой элемент реакций гравивосприятия в теории давления протопласта, которая является развитием взглядов Полларда [46]. В качестве статолитов эта теория рассматривает все клеточные органеллы и, таким образом, предполагает способность каждой клетки воспринимать гравитацию. При изменении положения клетки относительно направления гравитационного вектора система «подвешенных» в сети цитоскелета и ограниченных в движении органелл, т.е. весь протопласт, давит на предполагаемую сенсорную мембрану, что является достаточным для вызова гравичувствительности [47]. Протопластная теория рассматривает цитоплазматическую мембрану как место восприятия давления, роль же рецепторов, по предположению, выполняют белки интегрины, вернее их растительные гомологи. Это стало очевидным после серии экспериментов, в которых ингибирование растительных интегринов полностью препятствовало развитию гравичувствительности клеток междоузлий водоросли *Chara* [48]. Возможно, что у растений также существует связь между цитоплазматичес-

кой мембраной, цитоскелетом и клеточной стенкой, в которой задействованы интегрино-подобные белки [49]. Установлено, что в клетках животных соединение МФ и интегральных белков мембраны осуществляется в специфических доменах цитоплазматической мембраны с помощью белков тенсина, винкулина или α -актинина [50]. Со стороны внеклеточного матрикса к этим доменам присоединены белки фибронектин и витронектин [51]. Хотя на сегодняшний день имеются лишь неполные доказательства существования подобной связи у растений, считается, что именно такого рода соединения обеспечивают неразрывность внешней и внутренней среды клетки, благодаря чему интегрино-подобные белки участвуют в передаче механического сигнала через периферию клетки [45, 52] и поэтому могут выступать в роли гравирецепторов [48, 49]. О задействовании актинового цитоскелета в передаче сигнала на периферии клетки свидетельствует также связь МФ посредством спектрина и анкирина с так называемой кавеоллярной (от белка мембраны кавеолина) сигнальной системой цитоплазматической мембраны, которая предполагает наличие мембранных субдоменов, обогащенных сигнальными молекулами, такими как G-белки [53].

Считается, что передача гравитационного сигнала у растений осуществляется по фосфатидилинозитольному сигнальному пути, в качестве вторичного посредника в котором выступает инозитол-1,4,5-трифосфат (IP_3), который способен мобилизовать кальций из внутриклеточных депо из-за присутствия в их мембранах Ca^{2+} -каналов, а также опосредованной F-актином связи между ними и рецепторами IP_3 [54]. Вследствие наличия такой связи структурные изменения актинового цитоскелета приводят к активации Ca^{2+} -каналов, что вызывает быстрое увеличение его концентрации в цитоплазме. Согласно некоторым предположениям, на существенное для гравивосприятия повышение концентрации ионов кальция в кортикальном слое цитоплазмы могут влиять и интегрины, которые в мембране расположены возле механочувствительных Ca^{2+} -каналов [55].

Актиновый цитоскелет связан с фосфоинозитидной сигнальной системой и непосредственно. Так, регулятор полимеризации мономерного актина белок профилин обладает сайтом связыва-

ния с компонентом фосфатидилинозитольного сигнального пути — фосфотидилинозитол-4,5-бифосфатом, присоединение которого вызывает диссоциацию профилина от актина, актиновых мономеров и субъединиц [56]. Данный процесс может иметь значение для контроля над перестройками и полимеризацией актина при гравичувствительности.

Тубулиновый цитоскелет. Роль другого структурного компонента цитоскелета — тубулиновых микротрубочек — в реакциях гравивосприятия не совсем ясна. Известно, что статолиты высших растений вообще лишены популяции эндоплазматических микротрубочек, характерной для всех остальных клеток корня, в связи с чем не предполагается непосредственное задействование тубулинового цитоскелета в гравирецепции [22]. Это подтверждается и для ризоидов *Chara* [57]. Однако поскольку МТ способствуют расположению и подвижности больших органелл в клетках растений [58], они, возможно, все же принимают участие в их перемещении при действии измененной силы тяжести. Непрямым доказательством этому служит усиление гравизависимой мобильности статолитов при деполимеризации всех МТ у инвертированных статолитов [59]. Можно предположить, что поскольку все компоненты цитоскелета образуют целостный интегрированный ансамбль, характеризующийся динамичностью, то участие МТ в реакциях седиментации может быть опосредованным, а именно: приближаясь ко дну клетки, седиментирующие статолиты, очевидно, взаимодействуют с плотными пучками кортикальных микротрубочек. Эту связь могут обеспечивать МФ, закрепленные с помощью соединительных белков на МТ.

В животных клетках выявлены специфические связи МТ с белками, ассоциированными с передачей сигнала через цитоплазматическую мембрану [60]. Подобная связь, возможно, существует и у растений, поскольку установлено, что МТ растений задействованы в сигнальных реакциях. Как и в случае с актиновым цитоскелетом, в клетках животных и растений связь между МТ и сигнальными путями осуществляется через фосфоинозитиды [61]. Отношение к гравичувствительности может иметь и тот факт, что МТ способны действовать как сенсоры слабых физических полей [62]. В связи с этим интерес

представляет обнаруженная недавно зависимость самосборки МТ от действия силы тяжести [63]. Группе авторов удалось показать, что простые биологические системы, состоящие только из тубулина и GTF, способны вести себя как гравирецепторы. Установлено, что гравитация запускает процесс самоорганизации тубулина, а ее направленное действие нарушает симметрию первоначально гомогенного состояния глобулярных белков и ведет к появлению упорядоченных полимеризованных форм. Поскольку гравитация влияет на сборку МТ, она может опосредованно влиять и на все процессы, контролируемые МТ и зависящие от их самосборки [63]. В пользу непосредственного вовлечения МТ в реакции гравичувствительности свидетельствует нарушение их организации в клетках эпидермиса и коры корня у клиностатирированных растений *Beta vulgaris*. Так, в контроле МТ ориентировались в основном перпендикулярно к продольной оси корня, а при клиностатирировании их ориентация становилась менее упорядоченной и обнаруживала большие углы уклона от поперечного расположения [64].

Организация и функции цитоскелета в зоне гравитовета

Как отмечалось, гравиизгиб формируется в зоне растяжения и является результатом замедления роста клеток вдоль нижней вогнутой стороны корня и стабильного или даже ускоренного роста клеток на его верхней, выпуклой стороне. Параллельное размещение кортикальных МТ и микрофибрилл целлюлозы говорит о возможности участия МТ в дифференцированном удлинении корня при его гравистимуляции [65]. При формировании изгиба корня наиболее значительные изменения ориентации микротрубочек происходят в клетках эпидермиса и коры, поскольку эти внешние ткани первыми подвергаются воздействию окружающей среды, и по ним осуществляется транспорт химических стимулов (ауксин), контролирующих ответ на действие гравитации [66].

В случае расположения МТ перпендикулярно к длинной оси клеток материал новой клеточной стенки располагается наиболее благоприятным образом для обеспечения эффективного удлинения клетки. Следовательно, снижение темпа роста или его ингибирование может выражаться

либо в неупорядоченном расположении МТ, либо, в крайних случаях, существенном изменении ориентации МТ. И действительно, если в клетках зоны растяжения вертикально растущего корня микротрубочки ориентированы поперечно к длинной оси корня, то в периферических клетках коры «нижней» медленнее растущей половины гравистимулируемого корня микротрубочки изменяют свое положение на продольное. Аналогичная картина наблюдается и в колеоптилях, в которых МТ медленно растущей стороны уже после 60 мин гравистимуляции приобретают продолговатую ориентацию [66].

Существует предположение о тесном взаимодействии между ориентацией МТ и концентрацией ауксина, а именно: считается, что ориентация МТ является показателем эффективной внутренней концентрации ауксина на обеих сторонах корня при его гравиизгибе [66, 67]. Так, известно, что низкая концентрация ауксина поддерживает поперечное расположение МТ и, следовательно, расположение клеточного материала перпендикулярно к ростовому направлению роста клетки. Увеличение концентрации ингибитора роста дезорганизует МТ, в результате чего фибриллы целлюлозы располагаются менее упорядоченно, что и сказывается на приостановлении роста. Таким образом, изменения в чувствительности к ауксину ведут к согласованию ориентации МТ и расположения фибрилл целлюлозы. Вместе с тем опыты по гравистимуляции корней кукурузы, проведенные с использованием таксола — растительного алкалоида, стабилизирующего микротрубочки, оризалина, вызывающего деполимеризацию микротрубочек, и нафтилфталамовой кислоты — ингибитора транспорта ауксина, хотя и выявили связь между ауксином и тубулиновым компонентом цитоскелета, показали отсутствие прямого участия кортикальных микротрубочек в транспорте ауксина или ауксин-зависимых ростовых реакциях [68].

Эти и ряд других данных дают основание некоторым авторам [69] полагать, что реориентация МТ вызвана не ауксином, а механическим растяжением эпидермальных клеток в процессе роста. Эта гипотеза объясняет, почему не только ауксин, но и другие ростовые факторы влияют на ориентацию МТ. Предполагается, что ростовые факторы и механические стрессы действуют синергически, т.е. влияют на ориентацию МТ через

общую цепь восприятия и передачи сигнала. Молекулярный механизм этой системы скорее всего локализован в цитоплазматической мембране, к которой присоединены МТ [70].

Еще менее изученной в формировании гравитропического изгиба корня остается функция актинового цитоскелета. Предполагается, что, как и сеть МТ, интактная сеть актина не участвует непосредственно в гравитропическом ответе [65]. Это суждение основывается на результатах ряда экспериментов, в которых было показано: 1) организация МФ в клетках зоны растяжения при формировании гравиизгиба между вогнутой и выпуклой сторонами корня не изменяется; 2) цитохалазины В и D частично разрушают актиновый цитоскелет, но при этом формирование изгиба не нарушается, а более того, в некоторых случаях выше, чем у контрольных вариантов; 3) ингибирование транспорта ауксина нафтилфталамовой кислотой препятствует гравитоответу, но не изменяет расположение МФ. Применение такого ингибитора актина, как латрункулин В, также сказывалось на уменьшении угла формирования гравитропического изгиба корня *Arabidopsis* и снижало темпы его роста. Однако совершенно противоположные данные были получены для стеблей и гипокотилей. Выяснилось, что в данном случае действие латрункулина В способствовало формированию гравитропического изгиба [71]. Возможно, это объясняется все той же разницей организации МФ в клетках этих органов, о которой упоминалось ранее.

Особенности гравичувствительности клеток с верхушечным ростом

Несмотря на наличие статолитов в некоторых типах клеток с верхушечным ростом, существуют разногласия относительно участия отдельных элементов цитоскелета в гравичувствительности этих клеток. Некоторые исследователи придерживаются мнения, что МТ, а не МФ выполняют главную роль в гравичувствительных реакциях некоторых типов таких клеток [72, 73]. Это предположение частично базируется на особенностях расположения МТ, поскольку во всех клетках с верхушечным ростом МТ не заходят в сам апекс, а формируют многочисленные пучки в преапикальной зоне, где располагаются статолиты. Предполагается, что МТ выполняют стабилизирующую функцию, а именно — поддерживают

организацию цитоплазмы в апикальной зоне [73]. Детальное изучение тубулинового цитоскелета ризоидов харовых водорослей показало, что для них характерна разная динамика МТ в апексе по сравнению с остальной частью клетки [37]. В ризоидах присутствуют субапикальные, ориентированные по оси МТ, плотность которых одинакова по всей цитоплазме. Такие МТ близко ассоциированы с субапикальными органеллами.

Некоторые авторы считают, что МТ выполняют главную роль в гравитропической реакции апикальной клетки протонемы, поскольку во время формирования ее гравитовета происходит обогащение микротрубочками свободной от пластид части клетки, которая располагается сразу за верхушкой. Такая реорганизация микротрубочек может играть определенную роль в передаче внутриклеточных сигналов в ростовую зону [72]. Керн и соавт. [75] считают, что именно МТ вносят свой вклад в кластеризацию пластид в протонеме мхов в условиях реальной микрогравитации. По их мнению, это явление обусловлено взаимодействием гравитации с внутренней силой, вклад в которую вносят МТ, и обе, внешняя и внутренняя, силы контролируют позиционное расположение плотных пластид. Предполагается, что гравитация влияет на длину МТ и контролирует их сборку, а именно: сила гравитации, тянущая пластиды, стимулирует полимеризацию тубулина выше базального уровня таким образом, что тяжелейшие пластиды становятся ассоциированными с теми МТ, которые длиннее. Это помогает пластидам седиментировать на такое расстояние, какое позволяет длина МТ. В условиях реальной микрогравитации МТ короче, и пластиды располагаются ближе к верхушке клетки [75].

Разногласия относительно участия элементов цитоскелета в гравичувствительных реакциях отчасти обусловлено различием в строении и выполнении этими клетками еще одной специфической функции, а именно — верхушечного роста. В гравичувствительных клетках с верхушечным ростом пучки МФ расположены параллельно направлению роста. Плотность сети МФ возрастает по направлению к апексу клеток, где филаментный актин концентрируется в виде разнообразных диффузных пучков. Это характерно для протонемы мхов [36], ризоидов водорослей [37]. Концентрация актина наблюдается также и в

апексе не специализированных к гравивосприятию корневых волосков высших растений [76]. В районе верхушки филаменты формируют сложную плотную сеть. Считается, что причина концентрации филаментного актина в этой зоне — его непосредственное участие в процессах верхушечного роста. Так, у харовых водорослей расположение плотных пучков в апексе ризоидов совпадает с размещением там специализированного скопления мембран ЭР, ответственного за экзоцитоз. Известно, что МФ в апексе формируют треки и совместно с миозином способствуют движению везикул и их встраиванию в апикальную цитоплазматическую мембрану. Поскольку актиновый цитоскелет участвует в структурной и функциональной организации экзоцитозного скопления мембран ЭР, считается, что именно он контролирует направление роста гравистимулированной протонемы путем четкой локализации точки экзоцитоза на мембране [37]. Недавно в растущих ризоидах харовых водорослей и протонеме мхов были обнаружены эпитопы спектрин-подобных белков [77]. С помощью конфокальной микроскопии удалось выявить четкие сферические спектрин-подобные белки в апексах клеток и установить их близкую ассоциацию с апикальными пучками актина и специфическими агрегатами ЭР, выполняющими экзоцитозную функцию. Было установлено, что для негативного гравитропического ответа протонемы необходимо скоординированное перемещение экзоцитозных агрегатов ЭР, и эти перемещения опосредуются актином и спектрином. Таким образом, становится очевидным, что система актин/спектрин представляет существенную часть механизма гравитропического верхушечного роста [78]. Возможно, что подобный механизм действует и у корневых волосков высших растений, которые лишены статолитов, но характеризуются гравичувствительностью. Так, установлена способность волосков в условиях измененной силы тяжести еще до начала активного роста изменять свою ориентацию. С началом активного верхушечного роста ориентация волосков восстанавливается. По предположению, восстановлению ориентации роста способствуют перестройки актинового цитоскелета в апексе, в результате которых осуществляется последовательный сдвиг точки экзоцитоза на апикальной плазматической мембране [79].

Заключение

В целом, несмотря на гипотезы относительно роли отдельных компонентов цитоскелета гравичувствительности клеток, целостная картина механизма гравивосприятия и преобразования физического сигнала в ростовые реакции пока что отсутствует. Не возникает сомнения в том, что в процессах гравивосприятия одна из ключевых ролей отводится цитоскелету. В интерпретации возможных механизмов влияния внешних стимулов на клеточном и субклеточном уровнях мы исходим из того, что ответы клетки на постоянное действие гравитации реализуются путем экспрессии генов уже в самой пространственно-временной организации клетки с ее сложными молекулярными механизмами метаболизма. В свете общей теории надежности [80] запас прочности структуры растительных клеток превышает в несколько раз величину земной гравитации как в направлении ее увеличения, так и снижения, что в настоящее время достаточно убедительно показано экспериментами на центрифугах и в условиях микрогравитации. Данные о взаимодействии элементов цитоскелета с цитоплазматической мембраной и мембранами органелл, его роли в движении цитоплазмы, внутриклеточном транспорте веществ и энергетике этих процессов свидетельствуют о структурированности реакций, связанных с гравичувствительностью. В свете этих данных представляется естественным участие элементов цитоскелета в осуществлении гравитропической реакции. Для гравирецепции имеет значение активное взаимодействие между ассоциированными со статолитами элементами цитоскелета, кортикальными МТ, элементами ЭР и мембранно-ассоциированным цитоскелетом. Благодаря согласованному взаимодействию обволакивающей статолиты сети МФ и кортикальных МТ регулируется позиционное размещение статолитов. Взаимодействие сети актина с миозином на поверхности статолитов играет роль в эффективном переносе сигнала на кортикальный цитоскелет и цитоплазматическую мембрану. Возможно, что эффективному переносу сигнала способствует белок, кодируемый ARG1 локусом, поскольку установлено, что данный локус у *Arabidopsis thaliana* способен влиять на гравитропизм корней и гипокотилей. Локус ARG1 кодирует DnaJ-подобный белок, который содержит катушкоподобный регион, гомологичный региону

белков, взаимодействующих с цитоскелетом. Кроме того, ARG1 может способствовать передаче гравитационного сигнала посредством своего участия в формировании сигнал-передающих комплексов вблизи цитоскелета [81].

Микротрубочки, по-видимому, не принимают активного участия в гравирецепции. Их роль более четко выявляется в формировании гравитропического изгиба. Данные, подтверждающие непосредственное участие микрофиламентов в образовании гравитропического изгиба корня, на сегодняшний момент также отсутствуют. Однако можно с уверенностью утверждать, что сеть МТ и МФ задействована в гравичувствительности, поскольку обладает механическими свойствами и соединяет клеточные органеллы с цитоплазматической мембраной [53].

Все же, несмотря на очевидность вышеприведенных данных, прямых свидетельств участия как МФ, так и МТ в восприятии гравитации не существует, поскольку вследствие получения этих результатов на основе опытов с ингибиторами цитоскелета все еще остается неизвестной степень их разрушительного действия. Существует вероятность того, что даже несмотря на фрагментацию, цитоскелет все же сохраняет свою способность участвовать в передаче сигнала [82].

Существование невыясненных моментов в гравичувствительности растений делает актуальным поиск новых путей и направлений их решения. Наибольший интерес, по нашему мнению, представляют не решенные до настоящего времени вопросы о роли цитоскелета в перестройках структуры и метаболизма растительных клеток, не специализированных к восприятию гравитации, под влиянием измененной гравитации как основы для выяснения механизмов участия элементов цитоскелета для поддержания их стабильности в гравитационном поле. С учетом представлений общей теории надежности биологических объектов представляется маловероятным прямое влияние измененной силы тяжести (от 0 до 8–10 g) на организацию цитоскелета растительных клеток. В способности клеток чувствовать гравитацию, т.е. изменять свою структурно-функциональную организацию в условиях микрогравитации, цитоскелет может выполнять функцию переносчика информации об изменениях физико-химических свойств цитоплазматической мембраны под влиянием микро-

гравитации, запускающей изменения метаболизма, или же его перестройки могут быть результатом реализации такой информации, т.е. изменений экспрессии генов цитоскелетных белков, их синтеза и процесса полимеризации белков.

Для более полного понимания роли цитоскелета в гравичувствительности клетки и гравирецепции требуются дальнейшие исследования структурной организации его элементов в различного типа клетках, изучение состава, синтеза и экспрессии цитоскелетных белков в условиях измененной гравитации с использованием иммуноцитохимических, биохимических и молекулярно-биологических методов, а также ингибиторного анализа. Одним из эффективных подходов в изучении пространственно-временной организации цитоскелета в условиях измененной гравитации и в процессе гравистимуляции является применение репортерных белков, в первую очередь, зеленого флюоресцентного белка (GFP-метод), что требует создания соответствующих возможностей для проведения такого рода исследований на борту Международной космической станции.

SUMMARY. The article highlights the hypotheses of plant gravisensing, including those where cytoskeleton is involved. Data concerning arrangement of microfilaments and microtubules in specified and non-specified to graviperception cells of higher and low plants and concepts of the role of cytoskeleton in plant gravisensing are considered.

РЕЗЮМЕ. Наводяться існуючі концепції гравічутливості, зокрема, за участю цитоскелета. Розглядається розташування мікрофіламентів і мікротрубочок у спеціалізованих та не спеціалізованих до гравісприйняття клітинах вищих і нижчих рослин, а також їх роль у реакціях гравічутливості.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Кордюм Е.Л., Сытник К.М., Белявская Н.А., Жадько С.И., Климчук Д.А., Полулях Ю.А. Современные проблемы космической клеточной фитобиологии // Пробл. косм. биологии. — М., 1994. — 73. — С. 1–294.
2. Kordyum E.L. Biology of plant cells in microgravity and under clinostating // Int. Rev. Cytol. — 1997. — 171. — P. 1–78.
3. Меркус А.И. Сила тяжести в процессах роста растений. — М.: Наука, 1990. — 184 с.
4. Дубинин Н.П., Ваулина Э.Н. Эволюция и гравитация // Пробл. косм. биологии. — М., 1976. — 33. — С. 7–17.

5. Barlow P.W., Hawes C.R., Horne J.C. Structure of amyloplasts and endoplasmic reticulum in the root caps of *Lepidium sativum* and *Zea mays* observed after selective membrane staining and by high-voltage electron microscopy // *Planta*. — 1984. — **160**. — P. 363–371.
6. Machemer H., Braucker R. Gravireception and gravi-responses in ciliates // *Acta Protozool.* — 1992. — **31**. — P. 185–214.
7. Kordyum E., Guikema J. An active role of the amyloplasts and nuclei of root statocytes in graviperception // *Adv. Space Res.* — 2001. — **27**, № 5. — P. 951–956.
8. Perbal G., Driss-Ecole D., Tewinkel M., Volkmann D. Statocyte polarity and gravisensitivity in seedling roots grown in microgravity // *Planta*. — 1997. — **203**. — P. S57–S62.
9. Smith J.D., Todd P., Staehelin L.A. Modulation of statolith mass and grouping in white clover (*Trifolium repens*) grown in 1 g, microgravity and on the clinostat // *Plant J.* — 1997. — **12**. — P. 1361–1373.
10. Kiss J.Z. Mechanisms of the early phases of plant gravitropism // *Critical Rev. Plant Sci.* — 2000. — **19**. — P. 551–573.
11. Fitzelle K.J., Kiss J.Z. Restoration of gravitropic sensitivity in starch-deficient mutants of *Arabidopsis* by hypergravity // *J. Exp. Bot.* — 2001. — **52**. — P. 265–275.
12. Briegleb W. Acceleration reactions of cells and tissues — their genetic-phylogenetic implications // *Adv. Space Res.* — 1984. — **4**, № 12. — P. 5–7.
13. Briegleb W., Block I. Classification of gravity effects on «free» cells // *Adv. Space Res.* — 1986. — **6**, № 12. — P. 15–19.
14. Kessler J.O. Theory and experimental results on gravitational effects on monocellular algae // *Adv. Space Res.* — 1992. — **12**, № 1. — P. 33–42.
15. Schatz A., Linkehommers A., Zeller A. Gravity effects on membrane equilibrium // Preprint. 38th IAF Congress. — Brighton, 1987. — 5 p.
16. Cogoli A., Bechler B., Lorenzi G. Response of cells to microgravity // *Fundamentals of Space Biology*. — Tokyo, 1990. — P. 97–111.
17. Albrecht-Beuhler G. A possible mechanism of fortuitous gravity reusing by cells // COSPAR 28th Plenary Meeting. — Hagus, 1990. — P. 54.
18. Kondepudi D.K. Gravity detection through bifurcation // *Adv. Space Res.* — 1992. — **12**, № 1. — P. 7–13.
19. Mesland D.A.M. Possible actions of gravity on the cellular machinery // *Adv. Space Res.* — 1992. — **12**. — P. 12–21.
20. Nace G. Gravity and position homeostasis of the cell // *Adv. Space Res.* — 1983. — **3**, № 9. — P. 159–168.
21. Таирбеков М.Г. Позиционный гомеостаз клетки и проблема морфогенеза в гравитационном поле // *Усп. совр. биологии*. — 1990. — **109**, № 1. — С. 47–64.
22. Sievers A., Buchen B., Volkmann D., Heinowicz Z. Role of the cytoskeleton in gravity perception // *The cytoskeletal basis in plant growth and form* / Ed. C.W. Lloyd. — London : Acad. press, 1991. — P. 169–182.
23. Barlow P.W. Gravity perception in plants: a multiplicity of systems derived by evolution // *Plant Cell Environ.* — 1995. — **44**. — P. 195–223.
24. Balushka F., Hasenstein K. H. Root cytoskeleton: its role in perception of and response to gravity // *Planta*. — 1997. — Supp. V.203. — P. 69–78.
25. Cooper J.A. Effects of cytochalasin and phalloidin on actin // *J. Cell Biol.* — 1987. — **105**. — P. 1473–1478.
26. Kuznetsov O.A., Hasenstein K.H. Intracellular magnetophoresis of amyloplasts and induction of root curvature // *Planta*. — 1996. — **198**. — P. 87–94.
27. Kiss J.Z., Guisinger M.M., Miller A.J., Stackhouse K.S. Reduced gravitropism in hypocotyls of starch-deficient mutants of *Arabidopsis* // *Plant Cell Physiol.* — 1997. — **38**. — P. 518–525.
28. Volkmann D., Balushka F., Lichtscheidl I., Driss-Ecole D., Perbal G. Statolith motions in gravity-perceiving plant cells: does actomyosin counteract gravity // *FASEB J.* — 1999. — **13**. — P. S143–S147.
29. Braun M., Sievers A. Centrifugation causes adaptation of microfilaments // *Protoplasma*. — 1993. — **174**. — P. 50–61.
30. Hensel W. Cyto differentiation of polar plant cells: formation and turnover of endoplasmic reticulum in root statocytes // *Exp Cell Res.* — 1987. — **172**. — P. 377–384.
31. Sievers A., Sondag C., Trebacz K., Hejnowicz Z. Gravity induced changes in intracellular potentials in statocytes of cress roots // *Planta*. — 1995. — **197**. — P. 392–398.
32. Koropp K., Volkmann D. Monoclonal antibody CRA against a fraction of actin from cress roots recognizes its antigen in different plant species // *Eur. J. Cell. Biol.* — 1994. — **64**. — P. 116–126.
33. Blancaflor E.B., Hasenstein K.H. Organisation of the actin cytoskeleton in vertical and graviresponding primary roots of maize // *Plant Physiol.* — 1997. — **113**. — P. 1447–1455.
34. Driss-Ecole D., Vassy J., Rembur J., Guivarc'h A., Prouteau M., Dewitte W., Perbal G. Immunolocalization of actin in root statocytes of *Lens culinaris* L. // *J. Exp. Bot.* — 2000. — **51**, № 344. — P. 521–528.
35. Hashimoto H. Involvement of actin filaments in chloroplast division of the algae *Closterium ehrenbergii* // *Protoplasma*. — 1992. — **167**. — P. 88–96.
36. Doonan J.H., Cove D. J., Lloyd C.W. Microtubules and microfilaments in tip growth evidence that microtubules impose polarity on protonemal growth in *Physcomitrella patens* // *J. Cell. Sci.* — 1988. — **89**. — P. 533–540.
37. Braun M., Wasteneys G. Distribution and dynamics of the cytoskeleton in graviresponding protonemata and rhizoids of characean filaments in the apex suggest an actin-mediated gravitropism // *Planta*. — 1998. — **205**. — P. 39–50.
38. Braun M. Gravitropism of tip-growing plant cells // *Planta*. — 1997. — **203**. — P. S11–S19.
39. Janssen M., Hunte C., Schulz M., Schnabl H. Tissue specification and intracellular distribution of actin isoforms in *Vicia faba* L. // *Protoplasma*. — 1996. — **191**. — P. 158–163.
40. Schnabl H., Hunte C., Schulz M., Wolf D., Ghien-Rahlenbeck C., Bramer M., Graab M. Experiments under microgravity // *Protoplasma*. — 1993. — **172**. — P. 38–42.

41. Volkman D., Buchen B., Heinovicz Z., Tewinkel M., Sievers A. Oriented movement of statoliths studied in a reduced gravitational field during parabolic flights of rockets // *Planta*. — 1991. — **185**. — P. 153–161.
42. Wunsch C., Volkman D. Immunocytological detection of myosin in the root tip cells of *Lepidium sativum* // *Eur. J. Cell. Biol.* — 1993. — **61**. — Supp. — P. 46.
43. Braun M. Immunocytolocalization of myosin in rhizoids of *Chara globularis* // *Protoplasma*. — 1996. — **191**. — P. 1–8.
44. Buchen B., Braun M., Hejnowicz Z., Sievers A. Statoliths pull on microfilaments. Experiments under microgravity // *Protoplasma*. — 1993. — **172**. — P. 38–42.
45. Ingber D. How cells (might) sense microgravity // *FASEB J.* — 1999. — **13S**. — P. 3–15.
46. Pollard E.C. Theoretical studies on living systems in the absence of mechanical stress // *J. Theor. Biol.* — 1965. — **8**. — P. 113–123.
47. Wayne R., Staves M.P. A down to earth model of gravisensing or Newton's law of gravitation from the apple's perspective // *Phys. Plant.* — 1996. — **98**. — P. 917–921.
48. Wayne R., Staves M.P., Leopold A.C. The contribution of the extracellular matrix to gravisensing in characean cells // *J. Cell Sci.* — 1992. — **101**. — P. 611–623.
49. Katembe W.J., Swatzell L.J., Makaroff C.A., Kiss J.Z. Immunolocalization of integrin-like proteins in *Arabidopsis* and *Chara* // *Physiol. Plant.* — 1997. — **99**. — P. 7–14.
50. Li Y.Q., Moscatelli A., Cai G., Cresti M. Functional interactions among cytoskeleton, membranes and cell wall in the pollen tube of flowering plants // *Int. Rev. Cytol.* — 1997. — **176**. — P. 133–199.
51. Luna E.J., Hitt A.L. Cytoskeleton-plasma membrane interactions // *Science*. — 1992. — **258**. — P. 955–964.
52. Sastry S.K., Horwitz A.F. Integrin cytoplasmic domains: mediators of cytoskeletal linkages and extra- and intracellular initiated transmembrane signaling // *Curr. Opin. Cell Biol.* — 1993. — **5**. — P. 819–831.
53. Fujimoto T., Miyawaki A., Mikoshiba K. Inositol 1,4,5-trisphosphate receptor-like protein in plasmalemmal caveolae is linked to actin filaments // *J. Cell Sci.* — 1995. — **108**. — P. 7–15.
54. Kraus-Friedmann N. Signal transduction and calcium: a suggested role for the cytoskeleton in inositol 1,4,5-trisphosphate action // *Cell. Motil. Cytoskel.* — 1994. — **28**. — P. 279–284.
55. Garrill A., Jackson S.L., Lew R.R., Heath I.B. Ion channel activity and tip growth // *Eur. J. Cell Biol.* — 1993. — **60**. — P. 358–365.
56. Schmidt A., Hall M. Signaling to the actin cytoskeleton // *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* — 1998. — **14**. — P. 305–338.
57. Braun M., Sievers A. Role of the microtubule cytoskeleton in gravisensing *Chara* rhizoids // *Eur. J. Cell Biol.* — 1994. — **63**. — P. 289–298.
58. Williamson, R.E. Organelle movements // *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* — 1993. — **44**. — P. 181–202.
59. Balushka F., Kreibbaum A., Vitha S., Parker J.S., Barlow P.W., Sievers A. Central root cap cells are depleted of endoplasmic microtubules and actin microfilament bundles: implication for their role as gravity-sensing statocytes // *Protoplasma*. — 1997. — **196**. — P. 212–223.
60. Roychowdhury S., Wang N., Rasenick M.M. G-protein binding and G-protein activation by nucleotide transfer involve distinct domains on tubulin: regulation of signal transduction by cytoskeletal elements // *Biochemistry*. — 1993. — **32**. — P. 4955–4961.
61. Surridge S.D., Burns R.G. Phosphatidylinositol inhibits microtubule assembly by binding to microtubule-associated protein 2 at a single, high-affinity site // *Biochemistry*. — 1992. — **31**. — P. 6140–6144.
62. Tabony J., Job D. Gravitational symmetry breaking in microtubular dissipative structures // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. — 1992. — **89**. — P. 6948–6952.
63. Papaseit C., Pochon N., Tabony J. Microtubule self-organization is gravity-dependent // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. — 2000. — **97**, № 15. — P. 8364–8368.
64. Shevchenko G.V. Patterns of cortical microtubules in epidermis of *Beta vulgaris* roots under clinorotation // *Adv. Space Res.* — 1999. — **24**, № 6. — P. 739–742.
65. Balushka F., Vitha S., Barlow P.W., Volkman D. Rearrangements of F-actin arrays in growing cells of intact maize root apex tissues: a major developmental switch occurs in the post mitotic transition region // *Eur. J. Cell Biol.* — 1997. — **72**. — P. 113–121.
66. Blancaflor E.B., Hasenstein K.H. Organization of cortical microtubules in graviresponding maize roots // *Planta*. — 1993. — **191**. — P. 231–237.
67. Nick P., Bergfeld R., Schafer E., Schopfer P. Unilateral reorientation of microtubules at the outer epidermal wall during photo and gravitropic curvature of maize coleoptiles and sunflower hypocotyls // *Planta*. — 1991. — **181**. — P. 162–168.
68. Hasenstein K.H., Blancaflor E.B., Lee J.S. The microtubule cytoskeleton does not integrate auxin transport and gravitropism in maize roots // *Phys. Plant.* — 1999. — **105**. — P. 729–738.
69. Zandomeni K., Schopfer P. Mechanosensory microtubule reorientation in the epidermis of maize coleoptiles subjected to bending stress // *Protoplasma*. — 1994. — **182**. — P. 96–101.
70. Fisher K., Schopfer P. Interaction of auxin, light, and mechanical stress in orienting microtubules in relation to tropic curvature in the epidermis of maize coleoptiles // *Protoplasma*. — 1997. — **196**. — P. 108–116.
71. Yamamoto K., Kiss J.Z. Disruption of the actin cytoskeleton results in the promotion of gravitropism in inflorescence stems and hypocotyls of *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* — 2002. — **128**. — P. 669–681.
72. Sack F.D. Gravitropism in protonemata of the moss *Ceratodon* // *Mem. Torrey Bot. Club*. — 1993. — **25**. — P. 36–44.
73. Demkiv O.T., Kordyum E.L., Khorkavtsiv Ya.D., Kardash O.R., Chaban Ch.I. Gravi- and photostimuli in moss protonema growth movement // *Adv. Space Res.* — 1998. — **21**, № 8/9. — P. 1191–1195.
74. Young J.C., Sack F.D. Time-lapse analysis of gravitropism in *Ceratodon* protonemata // *Amer. J. Bot.* — 1992. — **79**. — P. 1348–1358.
75. Kern V., Smith J.D., Schwuchow J.M., Sack F. Amyloplasts that sediment in protonemata of the moss *Ceratodon*

- purpureus* are nonrandomly distributed in microgravity // Plant. Physiol. — 2001. — **125**. — P. 2085–2094.
76. Lloyd C.W. The plant cytoskeleton: the impact of fluorescence microscopy // Annu. Rev. Plant. Physiol. — 1987. — **38**. — P. 119–139.
 77. De Ruijter N.A., Emons A.M. Actin-binding proteins in plant cells // Plant. Biol. — 1999. — **1**. — P. 26–35.
 78. Braun M. Association of spectrin-like proteins with the actin-organized aggregate of endoplasmic reticulum in the spitzenkorper of gravitropically tip-growing plant cells // Plant Physiol. — 2001. — **125**. — P. 1611–1619.
 79. Shevchenko G.V., Kordyum E.L. Orientation of root hair growth is influenced by simulated microgravity // Ann. Int. Gravitational Physiology Meeting. — Budapest, 2001. — Abstract. — P. 46.
 80. Гродзинский Д.М. Надежность растительных систем. — Киев : Наук. думка, 1983. — 367 с.
 81. Sedbrook J.C., Chen R., Masson P. H. ARG1 (Altered Response to Gravity) encodes a DnaJ-like protein that potentially interacts with the cytoskeleton // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. — 1999. — **96**, № 3. — P. 1140–1145.
 82. Forgacs G. On the possible role of cytoskeletal filamentous networks in intracellular signaling: an approach based on percolation // J. Cell. Sci. — 1995. — **108**. — P. 2132–2143.

Поступила 23.04.02