

введение на фоне Гис индуцировало значительный Ca^{2+} -сигнал. Таким образом, избыток никеля в присутствии Гис распознавался системой Ca^{2+} -сигнализации растительной клетки. С использованием комплекса молекулярных и физиологических подходов выявлены гены-мишени Ni^{2+} -Гис₂ в клетке, такие как редокс-чувствительный K^{+} -канал GORK, глутатион-редуктаза GR1, Ca^{2+} -зависимая протеинкиназа СРК6 и др. Опыты с сельскохозяйственными видами продемонстрировали высокую чувствительность к никелю корневой системы пшеницы и подсолнечника и низкую чувствительность гороха (данный вид рос до 10 мМ Ni^{2+} в среде). Вероятно, это связано с высокой важностью уреазы (никель-содержащий фермент) для бобовых растений.

Работа выполнена при поддержке БРФФИ (проект Б24-060) и ГПНИ (№ ГР 20241163).

Как растение приспосабливается к гравитационным воздействиям: адаптация и стресс

Медведев С. С.^{А*}

^А Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра физиологии и биохимии растений, Санкт-Петербург, Россия. *E-mail: s.medvedev@spbu.ru

Основой, благодаря которой живые организмы ориентируются в пространстве, является *полярность*. Именно полярность является тем инструментом, с помощью которого осуществляется разметка формирующихся органов и тканей растения, создается специфическая трехмерная структура организма, обеспечивается его целостность [1-3]. В свою очередь, компасом для осевой или аксиальной организации организма в пространстве является *вектор силы тяжести*. Сила тяжести оказывает определяющее влияние на формирование трехмерной структуры любых живых организмов. Изменение положения растения или его отдельных частей в пространстве относительно вектора силы тяжести оказывает *гравитационные воздействия*. Растения, эволюция которых произошла на Земле, хорошо приспособлены к ее силе тяжести и способны быстро адаптироваться, в случае если происходит изменение их положения. Такого рода адаптации, как правило, не приводят к развитию стресса и находятся в рамках *природной пластичности растений*.

В последние годы, в связи с активным освоением космоса, начала быстро развиваться такая наука как космическая (гравитационная) биология. В обществе появился запрос на исследование поведения живых организмов в условиях микрогравитации или измененной силы тяжести.

Накапливается все больше информации о механизмах приспособления к таким непривычным для растений условиям [4]. Возникает вопрос, являются ли такие гравитационные воздействия стрессовыми? Существует ли у растений *гравитационный стресс*?

По мере того, как продолжительность пребывания живых организмов в космосе увеличивается, становится очевидным, что невесомость значительно влияет на многие функции. Выявлен ряд серьезных изменений, которые происходят с космонавтами при длительном пребывании в космосе: потеря костной массы, мышечная атрофия, ортостатическая непереносимость, нарушение деятельности сердечно-сосудистой системы [5]. Важным механизмом при этом является развитие прооксидативных состояний, включая повышенную экспрессию окислительных ферментов (например, НАДФ⁺-оксидазы) и снижение экспрессии антиоксидантных ферментов (супероксиддисмутаза, глутатионпероксидаза) [6]. Механизмом генерации АФК в условиях микрогравитации, по-видимому, является усиление активности окислительных ферментов и снижение активности антиоксидантов. Например, моделируемая микрогравитация вызывала снижение антиоксидантных ферментов СОД, GPx и CAT и увеличение количества АФК в нейрональных клетках крыс [7]. Выявлено увеличение уровня АФК и снижение уровня глутатиона в ответ на моделируемую микрогравитацию в стволе и лобной коре мозга мышей [8].

В нашей научной группе было сконструировано устройство для случайного позиционирования растений, которое рандомизирует их положение относительно вектора силы тяжести путем постоянного вращения в 3-х взаимно перпендикулярных осях со случайно изменяющейся скоростью и направлением. Благодаря этому, мы получили возможность имитировать условия микрогравитации и изучать реакцию растений. Модельным объектом являлись растения *Arabidopsis thaliana* L. и *Brassica napus* L. [9-13]. Дезориентация положения растений относительно вектора силы тяжести инициировала хаотичный рост проростков. Установлен эффект накопления уровня пероксида водорода, суммарного аскорбата и окисленной формы глутатиона [14-16]. В надземной части проростков снижалось содержание метаболитов энергетического обмена, одновременно возрастал уровень вторичных метаболитов. В корнях резко возрастало содержание рибосомальных белков, Са-зависимых протеинкиназ и ферментов синтеза целлюлозы. Снижался уровень белков, связанных с формированием цитоскелета и фоторецепторов. Повышалось содержание белков Са-сигналинга, снижалось содержание кинезинов и ряда структурных рибосомальных белков. Клиностамирование активировало экспрессию гена *SGR7*, который отвечает за регуляцию гравитропизма, а также

гена *CAM4*, кодирующего кальмодулин. Установлено также, что активировалась экспрессия генов *ADF1*, кодирующих белки, которые регулируют деполимеризацию F-актина. Наибольший эффект клиностатирования оказало на экспрессию гена *SOK4*, кодирующего белок SOSEKI4, что по-японски означает «cornerstone» (краеугольный камень). Белки SOSEKI обладают уникальной способностью к локализации в конкретных точках плазматической мембраны и в настоящее время рассматриваются как интеграторы позиционных сигналов, поступающих от инструментов полярности растительных клеток [17-18].

Таким образом, несомненно, что рандомизация положения растений относительно вектора силы тяжести вызывает глубокие метаболические изменения, которые связаны с *гравитационным стрессом*. Согласно нашей гипотезе, прежде всего, происходит нарушение *транспортной логистики клеток*: процессов везикулярного транспорта PIN-белков, ионных каналов и переносчиков ионов Ca^{2+} , ROP-белков, элементов клеточной стенки. Далее модифицируются элементы цитоскелета и сети полимеров клеточной стенки, нарушается кальциевый сигналинг и полярный транспорт ауксина. В результате нарушается нормальное функционирование *клеточных инструментов полярности*, приводящее к хаотичности процессов роста и морфогенеза.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 20–16–00086–П.

Библиографические ссылки

1. Медведев С.С. Полярность и ее роль в регуляции роста и морфогенеза растений (Тимирязевские чтения, 73). СПб: Наука, 2013. 77 с.
2. Медведев С.С. Физиологические основы полярности растений. СПб: Кольна, 1996. 159 с.
3. Medvedev S.S. Mechanisms and physiological role of polarity in plants. *Russ. J. Plant Physiol.* 2012. 59: 502–514.
4. Chin S., Blancaflor E.B. Plant gravitropism: From mechanistic insights into plant function on earth to plants colonizing other worlds. In *Methods Mol Biol.*, 2022. P. 1–41.
5. Takahashi K., Okumura H., Guo R., Naruse K. Effect of oxidative stress on cardiovascular system in response to gravity. *Int. J. Mol. Sci.* 2017. 18: 1426.
6. Nguyen H.P., Tran P.H., Kim K.-S., Yang S.-G. The effects of real and simulated microgravity on cellular mitochondrial function. *Microgravity*. 2021. 7: 44.
7. Wang, J., Zhang, J., Bai, S., Wang, G., Mu, L., Sun, B., Wang, D., Kong, Q., Liu, Y., Yao, X., et al. Simulated microgravity promotes cellular senescence via oxidant stress in rat PC12 cells. *Neurochem. Int.* 2009. 55: 710–716.
8. Wise K.C., Manna S.K., Yamauchi K., Ramesh V., Wilson B.L., Thomas R.L., Sarkar S., Kulkarni A.D., Pellis N.R., Ramesh G.T. Activation of nuclear transcription factor-KB in mouse brain induced by a simulated microgravity environment. *Vitr. Cell. Dev. Biol. - Anim.* 2005. 41: 118.

9. Pozhvanov G., Sharova E., Medvedev S. Microgravity modelling by two-axial clinorotation leads to scattered organization of cytoskeleton in *Arabidopsis* seedlings. *Funct. Plant Biol.* 2021. 48: 1062.
10. Pozhvanov G.A., Gobova A.E., Bankin M.P., Vissenberg K., Medvedev S.S. Ethylene is involved in the actin cytoskeleton rearrangement during the root gravitropic response of *Arabidopsis thaliana*. *Russ. J. Plant Physiol.* 2016. 63: 587–596.
11. Pozhvanov G.A., Klimenko N.S., Bilova T.E., Shavarda A.L., Medvedev S.S. Ethylene-dependent adjustment of metabolite profiles in *Arabidopsis thaliana* seedlings during gravitropic response. *Russ. J. Plant Physiol.* 2017. 64: 906–918.
12. Frolov A., Didio A., Ihling C., Chantzeva V., Grishina T., Hoehenwarter W., Sinz A., Smolikova G., Bilova T., Medvedev S. The effect of simulated microgravity on the *Brassica napus* seedling proteome. *Funct. Plant Biol.* 2018. 45: 440.
13. Chantseva V., Bilova T., Smolikov, G., Frolov A., Medvedev S. 3D-clinorotation induces specific alterations in metabolite profiles of germinating *Brassica napus* L. seeds. *Biol. Commun.* 2019. 64: 55–74.
14. Sharova E.I., Medvedev S.S. Redox reactions in apoplast of growing cells. *Russ. J. Plant Physiol.* 2017. 64: 1–14.
15. Sharova E.I., Medvedev S.S., Demidchik V.V. Ascorbate in the apoplast: Metabolism and functions. *Russ. J. Plant Physiol.* 2020. 67: 207–220.
16. Sharova E.I., Smolikova G.N., Medvedev S.S. Determining hydrogen peroxide content in plant tissue extracts. *Russ. J. Plant Physiol.* 2023. 70: 16–18.
17. Yoshida S., van der Schuren A., van Dop M., van Galen L., Saiga S., Adibi M., Möller B., ten Hov, C.A., Marhavy P., Smith R. et al. A SOSEKI-based coordinate system interprets global polarity cues in *Arabidopsis*. *Nat. Plants* 2019. 5: 160–166.
18. van Dop M., Fiedler M., Mutte S., de Keijzer J., Olijslager L., Albrecht C., Liao C.-Y., Janson M.E., Bienz M., Weijers D. DIX domain polymerization drives assembly of plant cell polarity complexes. *Cell*. 2020. 180: 427–439.

Метаболические “рыцари” древних лишайников:

анти- и прооксиданты

Минибаяева Ф. В.^{A*}, Beckett R. P.^B

^A Казанский институт биохимии и биофизики ФИЦ КазНЦ РАН, Казань, Россия.

*E-mail: fminibayeva@gmail.com

^B School of Life Sciences, University of KwaZulu-Natal, Scottsville, South Africa

Лишайники – симбиотические ассоциации, состоящие, в основном, из грибов аскомицетов (микобионт) и водорослей и/или цианобактерий (фотобионты). В действительности лишайники представляют собой миниатюрные экосистемы, поскольку, наряду с основными симбионтами, таллом лишайника содержит также весьма специфичную бактериальную микробиоту и паразитирующие лишайниковые грибы. Несмотря на то, что