



doi: 10.15407/ukrbotj72.06.588

Я.Д. ХОРКАВЦІВ¹, Є.Л. КОРДЮМ², О.В. ЛОБАЧЕВСЬКА¹, Н.Я. КИЯК¹, Н.А. КІТ¹

¹ Інститут екології Карпат НАН України

вул. Стефаника, 11, м. Львів, 79005, Україна

ecomorphogenesis@gmail.com.ua

² Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України

вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 00104, Україна

ГАЛУЖЕННЯ ПРОТОНЕМИ *CERATODON PURPUREUS* В УМОВАХ ЗМІНЕНОЇ СИЛИ ТЯЖІННЯ

Хоркавців Я.Д., Кордюм Є.Л., Лобачевська О.В., Кияк Н.Я., Кіт Н.А. **Галуження протонеми *Ceratodon purpureus* в умовах зміненої сили тяжіння.** — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(6): 588–595.

Наведено результати досліджень гравічутливості латеральних галузок протонеми моху *Ceratodon purpureus* (Brid.) Hedw., кут нахилу яких змінювався залежно від векторної спрямованості сили тяжіння та градієнтного розподілу ауксину. Інгібування полярного транспорту ауксину за участю нафтил-фталамової кислоти спричинило зменшення протидії гравітації та плагіотропного росту латеральних галузок. Галуженню протонеми передувало переміщення ядра до нової зони росту, а його рух пришивидшувався за участю поляризуючої дії гравітації. Встановлено, що під впливом гравітації порушувалася координація росту та поділу клітин, хоча тривалість мітотичного циклу не змінювалася. Ініціації галуження передувала локальна активація мікротрубочок цитоскелета, які оточували ядро впродовж його переміщення, виконуючи сигнальну та транспортну функції.

К л ю ч о в і с л о в а: ауксин, кут нахилу, галуження, латеральний пагін, гравічутливість, ядро, цитоскелет

Вступ

Рослини коригують свій ріст відносно світла та гравітації завдяки фото- та гравітропізмам, що є визначальними для детермінації їхнього габітусу. Габітус залежить передусім від способу галуження і кута нахилу бічних гілок, який перебуває під впливом поляризуючої дії гравітації. Це — загальнобіологічне явище та приклад самоорганізації розвитку, що контролює структурну специфіку кута нахилу гілок впродовж онтогенезу рослин. Його програма потребує строгої координації росту та проліферації клітин, які залежать від розподілу ауксину та дози гравітаційної сили (Herranz, Medina, 2014; Kordyum, 2014).

Зручним об'єктом для дослідження галуження й участі гравітації в рості та поділі клітин є протонема мохів, яка часто використовується в експериментах космічної біології. У своїх останніх роботах ми намагалися вивчити проблему галуження і кута згину латеральних галузок протонеми мохів залежно від дози гравітаційної сили (Khorakavtsiv et al.,

2014). На сьогодні завдання полягає в тому, щоби дослідити формування гравізалезного кута латеральних гілок (галузок) як процесу, котрий контролюється ауксином, залежить від положення ядра та локальної активації елементів цитоскелета.

Матеріал і методика досліджень

Ми використовували протонему *Ceratodon purpureus* (Brid.) Hedw., яку вирощували зі спор на 0,75 %-вому агаризованому середовищі Кнопа II у люмінестаті в контрольованих умовах: освітлення 70 мкмоль·м⁻²·с⁻¹, температура +20–22 °С, відносна вологість 85–90 %. Семидобові дернини знімали препарувальною голкою і переносили на агаризоване середовище з 0,2 %-вою глюкозою. Чашки з культурою ставили вертикально в темряву і через 3–4 доби отримували негативно гравітропну протонему, яку потім досліджували.

В одному досліді чашки встановлювали відносно горизонтальної поверхні під кутами від 0° до 90° й освітлювали протягом 3 год червоним світлом інтенсивністю 0,2 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. Потім частину чашок із протонемою переносили в темряву на горизонтальний кліностат (швидкість обертання —

© Я.Д. ХОРКАВЦІВ, Є.Л. КОРДЮМ, О.В. ЛОБАЧЕВСЬКА,
Н.Я. КИЯК, Н.А. КІТ, 2015

2 об./хв), а решту клали горизонтально на стіл за умов сталої 1 g сили тяжіння. Через 18 год вимірювали кут нахилу латеральних галузок щодо головного столона. В іншому варіанті чашки з протоневою виставляли так, щоби вектори світла та гравітації були орієнтовані паралельно або перпендикулярно. Умови досліду й аналізу кутів були такими, як і в попередньому варіанті. Не використовували лише кліностант.

В експерименті з фітогормонами застосовували 1,0 мкМ ауксину і 10 мкМ N–1-нафтил-фталамової кислоти (НФК). Гравітропну протонему *C. purpureus* протягом 7 діб вирощували на середовищі з 1,0 мкМ ІОК, а в чашки з протоневою додавали 1 мл 10 мкМ розчину НФК і залишали рослини в темряві на 8 год. Після цього чашки виставляли на біле світло низької інтенсивності (100 лк) і через 24 год аналізували галуження протонеми та кут нахилу галузок.

Для аналізу ядер застосовували методику флуоресцентного фарбування барвником 4',6-діамідино-2-феніліндол (DAPI; Chazotte, 2011) і визначали положення ядер у клітинах столона та латеральних гілках протонеми. Для імунофлуоресценції мікротрубочок (МТ) використали методику Д. Швухова, модифіковану для протонеми мохів (Schwuchow et al., 1990; Demkiv et al., 2003). Зафарбовані препарати ядер і МТ аналізували на мікроскопі «АХІО Image M1» і фотографували за допомогою камери AxioCam HRm.

Результати досліджень та їх обговорення

Те, що просторова орієнтація бічних галузок залежить від гравітаційного вектора, показано в дослідах, у яких силу тяжіння модифікували, встановлюючи чашки під кутами 0–90° щодо горизонтальної поверхні (таблиця). Кут нахилу галузок відносно головної осі росту збільшувався пропорційно із дозою гравітаційної дії; кліностантування також послаблювало силу гравітації в усіх варіантах. Таким чином, залежно від вектора гравітації кут латеральних галузок змінювався, ініціюючи переорієнтацію росту від граві- до плагіотропного.

Встановлено, що локальне місце галуження можна контролювати за допомогою гравітації. Активували утворення галузок низькою інтенсивністю червоного світла ($0,2 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$), не стимулюючи фототропізм, і змінювали положення протонеми щодо вектора гравітації — паралельно або перпендикулярно до освітлення. Галузки за-

Величина кутів латеральних галузок протонеми *Ceratodon purpureus* залежно від векторної дії гравітації

The angles of the lateral branches of *Ceratodon purpureus* protonemata depending on gravity vector

Кут нахилу чашок відносно горизонтальної поверхні, °	Орієнтація латеральних галузок, °	
	контроль (1g)	після кліностантування
0	82 ± 3,1	87 ± 5,6
30	68 ± 3,4	79 ± 3,8
60	45 ± 3,2	61 ± 5,2
90	18 ± 0,8	43 ± 2,5

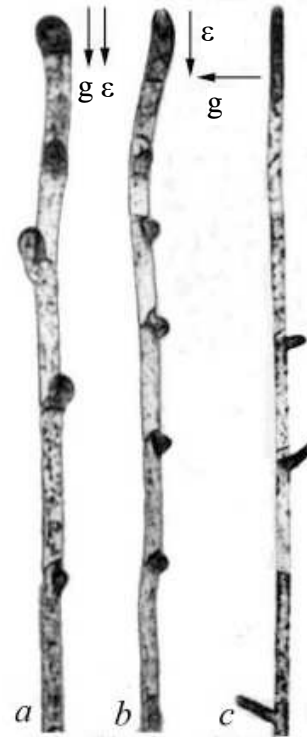


Рис. 1. Напрямок росту латеральних галузок протонеми *Ceratodon purpureus* (Brid.) Hedw. протонемати залежно від орієнтації векторів світла (ϵ) та гравітації (g): *a* — паралельно, *b* — перпендикулярно, *c* — контроль: протонема росла на світлі; вектори світла та гравітації паралельні

Fig. 1. Direction of growth of lateral branches of *Ceratodon purpureus* (Brid.) Hedw. protonemata depending on light (ϵ) and gravity (g) vector's orientation: *a* — parallel, *b* — perpendicular, *c* — control: protonemata from light; light and gravity vectors parallel

кладалися залежно від дії обох чинників (рис. 1). Односпрямована дія ініціювала галуження із двох боків столона (рис. 1, *a*). Коли вектори світла та гравітації були перпендикулярними, а сила дії гравітації становила 1 g, галузки домінували з одного боку — в напрямі дії гравітації (рис. 1, *b*).

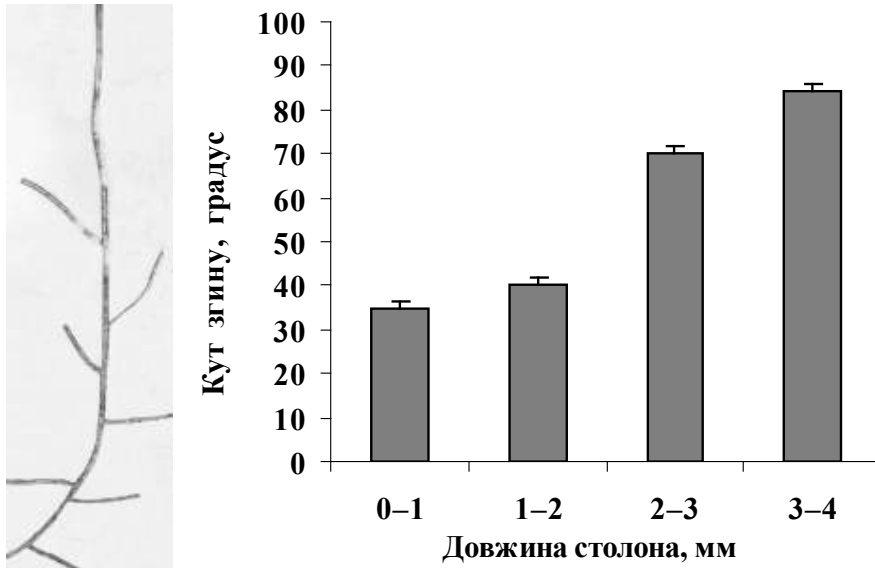


Рис. 2. Зміна кута згину бічних гілок *Ceratodon purpureus* в апікально-базальному напрямі вздовж гравітропного столона

Fig. 2. Change of a setpoint angle of *Ceratodon purpureus* lateral branches in the apical-basal direction along a gravitropic stolon

Надалі згин гілок відбувався двоетапно: активізація світлом стимулювала ріст клітинної стінки під прямим кутом до поздовжньої осі столона незалежно від вектора гравітації (рис. 1, *b*). Відомо, що під час мітозу припиняється або ж настає короточасна реверсія гравітропного росту внаслідок реорганізації МТ цитоскелета, що порушує механізми перцепції гравістимулу (Cove et al., 2006). Очевидно, це може бути однією з причин, чому ріст гілки до завершення першого поділу відбувався перпендикулярно до материнської клітини. На наступному етапі після поділу та відокремлення дочірньої клітини кут нахилу зменшувався з 90° до 50° , і напрям росту гілки набував фіксованої гравізалежної орієнтації. Таким чином, лише після мітозу клітина ставала чутливою до гравітації.

Апікальна клітина протонеми — автономна система синтезу ауксину, який разом із іншими метаболітами інгібіторної дії транспортується в субапикальні клітини, створює там гальмівне поле, внаслідок чого починали галузитися 3 або 4 клітини столона. На світлі кут згину протонеми *C. purpureus* змінювався вздовж головного столона від $30\text{--}40^\circ$ до $60\text{--}80^\circ$ і в основі ставав плагіотропним (рис. 2). Така схема галуження зумовлена поступовим зниженням протидії силі тяжіння, що, своєю чергою, регулюється гормонально внаслідок послаблення апікального домінування. Причиною низької гравічутливості та різної орієнтації бокових гілок є вміст ауксину, синтез якого збільшувався в клітинах, що галузилися, та в апікальних клітинах нових гілок (Khorkavtsiv, Demkiv, 2003).

Ми проаналізували вплив ауксину та інгібітора ауксинового транспорту НФК на утворення гравізалежного кута згину латеральних гілок протонеми *C. purpureus*. Проведені дослідження свідчать, що їхня орієнтація залежить від дії ауксину. Під впливом $1,0\text{ мкМ}$ ІОК істотно підвищувався кут згину гілок, а НФК гальмувала антигравітропну дію ауксину, внаслідок чого кут зменшувався майже на 10° (рис. 3).

Кліностакування стимулювало збільшення кута згину, і втрата поляризувальної дії гравітації мала навіть сильніший інгібувальний вплив, ніж дія ауксину (рис. 3). Отже, редукція полярного транспорту ІОК, її вмісту чи зміна векторної дії гравітації призводили до зменшення протидії силі земного тяжіння, і як наслідок — плагіотропного росту латеральних гілок протонеми.

У досліджах із *C. purpureus* і *Physcomitrella patens* (Hedw.) Bruch&Shimp. з'ясовано деякі питання комплексної участі ауксину в гравіреакціях мохів, пов'язані з транспортом гормонів і активністю Ca^{2+} (Khorkavtsiv, Demkiv, 2003; Cove et al., 2006). Виток іонів ІОК передуює перерозподілу Ca^{2+} -каналів і швидший вхід іонів Ca^{2+} у клітину, який коригує потік ІОК і апікальне домінування, порушене дією екзогенної ІОК. Тому в гравітропізмі протонеми мохів сигнальна система ауксину з іонами Ca^{2+} виконує поляризувальну функцію. Для латерального галуження ауксин є індуктором росту пагона, здійснює контроль за гравізалежним кутом згину та автотропізмом (Roychoudhry et al., 2013; Khorkavtsiv et al., 2014). Кут згину органа за певних екологіч-

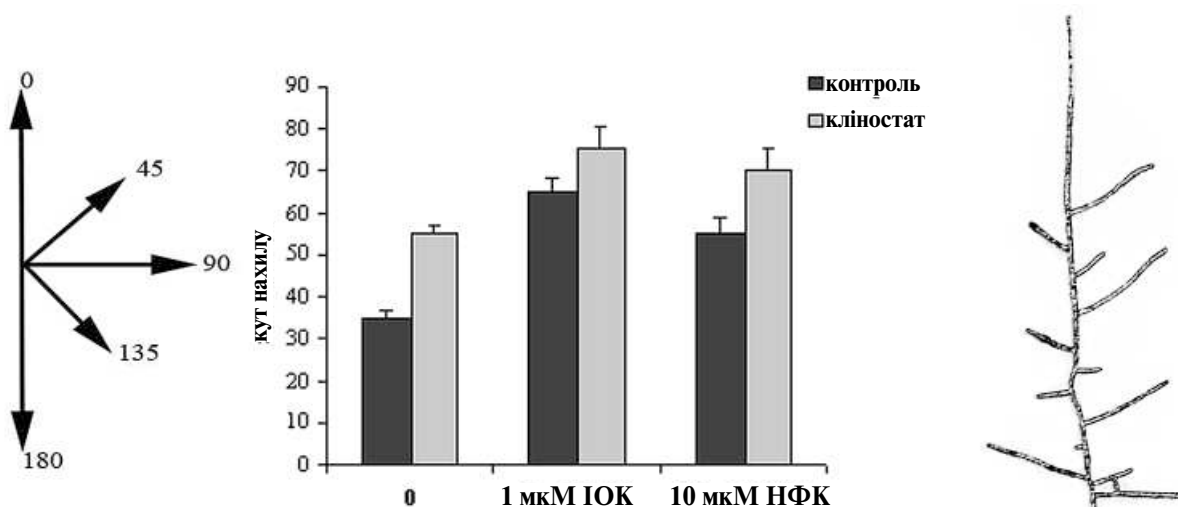


Рис. 3. Вплив фітогормонів на величину кута згину латеральних галузок *Ceratodon purpureus* в умовах сталої та зміненої гравітації

Fig. 3. Effect of phytohormones on a setpoint angle of *Ceratodon purpureus* lateral branches under the conditions of constant and altered gravity

них умов набуває для рослин особливого значення, адже необхідно дістатися джерел живлення — поживних речовин і води в ґрунті чи світла на поверхні субстрату.

Генератором галуження протонеми є ядро та підвищена функціональна активність клітин, у яких відбувається диференційний ріст. Найімовірніше, що місце закладання ростка — процес стохастичний, а програма галуження клітин не має чіткої часової залежності. Однак експериментально можна ініціювати передумови для галуження. Під впливом світла та за участю гравітації в певній ділянці відбуваються структурна та функціональна поляризації клітини, а множинна взаємодія клітинних компонентів призводить до локального росту клітинної стінки. Одним із таких компонентів на шляху сприйняття і трансдукції сигналу є ядро, яке чітко мігрує до місця галуження.

Якщо ми нахилили чашки зі спорами мохів *C. purpureus* і *P. patens* або водоростей *Onoclea sensibilis* L. чи *Fucus spiralis* L. відносно горизонтальної поверхні, ядро рухалося до місця локалізації ризоїда, напрям росту якого за таких умов сили тяжіння змінювався залежно від вектора гравітації (Pundiak et al., 2002; Nick, 2013).

Встановлено, що саме гравітація впливає на спрямування руху ядра *Ceratopteris richardii* Brong., оскільки відеоспостереження в експерименті на Shuttle свідчить про рандомічну міграцію ядра за-

мість поляризованого руху до основи клітини (Roux et al., 2003; Chebli, Geitmann, 2011). Отже, рух ядра перебуває під дією гравітаційної сили, яка енергетично мобілізує транспортні системи для його переміщення (Cove et al., 2006; Herranz, Medina, 2014).

В апікальній клітині ядро, очевидно, не є статолітом, як амілопласти, тому що воно не мігрувало до основи клітини, коли вектор гравітації змінили на 180° (Schwuchow et al., 2002). Однак стверджувати, що ядро в інтеркалярних клітинах не задіяне в реакції на гравістимул, не можна. Показано, що ядро в субапікальній клітині *C. purpureus* перебуває ближче до верхньої перетинки, а не в центрі (рис. 4). Можливо, тому, що ядро є чутливою клітинною органелою як щодо слабких сигналів, так і швидкої зміни сигналу. Крім того, механічні стимули залучаються до контролю за положенням ядра й утворенням клітинної перетинки.

У клітинах, які ростуть, під час галуження протонеми ядро постійно перебуває в динамічному русі, мігруючи до місця стимуляції росту (рис. 5). У гравітропній протонемі ядро часто було біля місця закладання ростка ще до його утворення, випереджаючи ріст клітинної стінки (рис. 5; b), швидко ділилося (рис. 5; c, d) і поверталося назад у центр клітини (5; e). У протонемі після клінонстатування та в протонемі, яка росла на світлі, рух ядра різнився: галузка була сформована, а ядро ще пере-

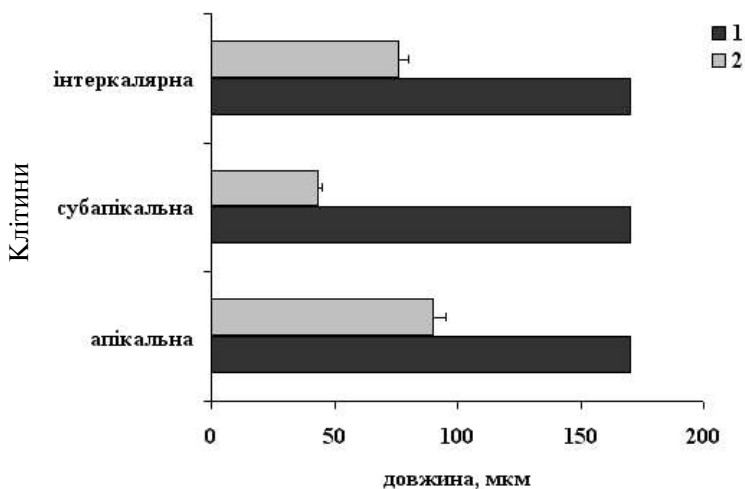


Рис. 4. Розміщення ядер у клітинах протонеми *Ceratodon purpureus* після гравістимуляції: 1 — довжина клітин 170 мкм; 2 — відстань від ядра до клітинної перетинки, мкм

Fig. 4. Localization of nuclei in *Ceratodon purpureus* protonemata cells after gravistimulation: 1 — cell length 170 μm; 2 — distance from nucleus to cross cell wall, μm

міщувалося до ростка (рис. 5; *a, f, g*). Очевидно, змінився контроль ядра за повним клітинним циклом — ростом і мітозом, між якими існує кореляція, однак не настільки сильна, щоби не залежати від екологічних чинників. Це може стосуватися також дії зовнішніх факторів як на гормональне співвідношення, так і на генну експресію (Matia et al., 2010).

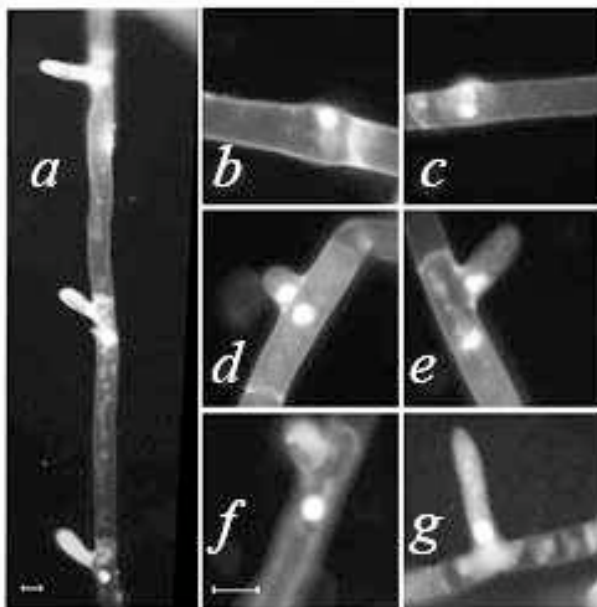


Рис. 5. Розміщення ядер під час галузнення клітин протонеми *Ceratodon purpureus*: *a* — протонема зі світла; *b–e* — гравітропна протонема; *f–g* — протонема після кліностакування; штрих — 20 мкм

Fig. 5. Localization of nuclei during *Ceratodon purpureus* protonemata cells branching: *a* — protonemata from light; *b–e* — gravitropical protonemata; *f–g* — protonemata after clinorotation; bar — 20 μm

У літературі є чимало різних пояснень щодо координації росту та проліферації під впливом мікрогравітації (наприклад, клітинного циклу, росту клітинної стінки, видовження клітин). Зокрема, в Космосі проліферація може підвищуватися, а тривалість росту клітин зменшуватися (Mattia et al., 2010; Kordyum, 2014). Вважають, що ріст і поділ «роз'єднані» внаслідок скорочення G_2 фази. Це призводить до акселерації клітинного поділу та формування коротких і чисельних клітин. В іншому варіанті, в експерименті в Космосі, епідермальних клітин *Arabidopsis thaliana* було більше, ніж у контролі на Землі, внаслідок посилення видовження клітин (Paul et al., 2012).

Під впливом гравітації в темряві ріст гравітропної протонеми *C. purpureus* пришвидшувався, розміри клітин збільшувалися, але їх було значно менше, ніж у контролі та після кліностакування (рис. 6). Кількість клітин могла зменшуватися внаслідок розтягування, яке випереджало мітоз, хоча тривалість проліферативного циклу могла й не змінюватися. Не виключено, що за цей період зросли активність ядерця і біогенез рибосом, оскільки встановлено, що умови зміненої гравітації призводять до порушень нуклеолярної активності (Matia et al., 2010; Kordyum, 2014; Micco et al., 2014). Таким чином, дослідження, проведені з *C. purpureus*, підтверджують, що гравітація є важливим поляризуючим чинником, який збільшує участь ядра у функціональних і морфогенетичних процесах клітин.

По-іншому, і навіть навпаки, відбувався процес поділу — росту під час ініціації галузнення: поділ ядра інколи завершувався ще до візуального росту

галузки (рис. 5, с). Тому клітинний цикл слід розглядати як сукупність імовірних і детермінованих процесів, які контролюють часову впорядкованість циклу й відрізняються в морфогенезі різних органів (Gudwin, 1979). Однак рух ядра — це відповідь не лише на зовнішні фактори середовища, а й на мікроумови клітини, тому чітка міграція ядра є передумовою підтримання просторової орієнтації поділів і типової форми клітин (Cove et al., 2006; Qu, Sun, 2008). Вартий уваги також той факт, що затримка клітин *Physcomitrella patens* на стадії G₂ клітинного циклу, які містять 2С набір ДНК, розглядається як важлива стратегія виживання гаплоїдного організму (Cuming, 2009).

Взаємозв'язки між ДНК, РНК і синтезом білка складні, тому ідентифікувати фізіологічні сигнали, які регулюють переходи з одного стану в інший або в синтез, важко. Узагальнені дані про вплив гравітації на систему «поділ — ріст» клітин свідчать про те, що такі основні клітинні функції не мають прямого стосунку до гравіперцепції, але частково змінюються внаслідок порушення гравітаційної сили (Kordyum, 2014). Можна вважати, що мікрогравітація і зміна величини гравітаційної сили є стресовою екологічною умовою, яка впливає на механізми росту клітини та їхній цикл.

До зони ініціації галузки ядро завжди мігрує в оточенні білків цитоскелета (рис. 7). Локальне скупчення МТ цитоскелета знайдено в місці поділу клітини ще перед візуальним ростом її стінки (рис. 7, b). Пучки МТ з'являлися між ядром і місцем майбутнього поділу, істотно потовщувалися та скорочувалися під час руху ядра (рис. 7, c).

З'ясовано, що білки цитоскелета функціонально активніші під час цитокінезу, а полімеризація тубуліну таксомом інгібувала переміщення ядра і порушувала орієнтацію клітинної перетинки (Demkiv et al., 2003). Мікротрубочки контролюють також переміщення ауксинів, виконуючи сигнальну та транспортну функції (Nick, 2013). Визначено, що імунофлуоресценція тубуліну підвищувалася під впливом низьких інтенсивностей червоного світла, тому слід вважати, що світло контролює локалізацію активного тубуліну (Kordyum et al., 2008). Імовірно, білки цитоскелета скоріш виконують сигнальну функцію, залучаючись у гравіреакцію через орієнтацію поділів і впорядкування мікрофібрил целюлози, а також є ланкою транспортної системи ядра. Надалі специфічна популяція МТ долучалася до системи регуляції росту та гравіморфізму лате-

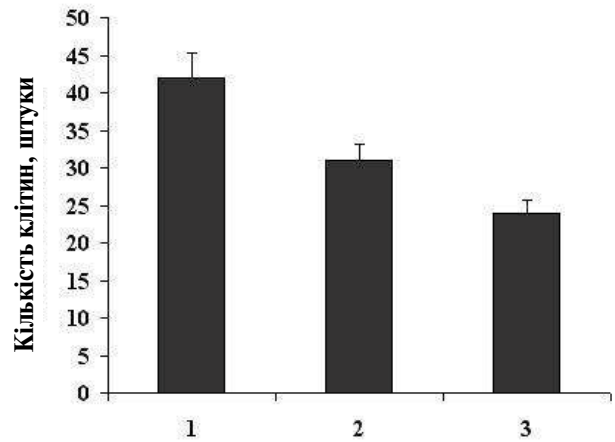


Рис. 6. Кількість клітин у столоні протонеми *Ceratodon purpureus*, довжина столон — 4 мм: 1 — контроль зі світла; 2 — протонема після кліностагування; 3 — протонема після гравістимуляції

Fig. 6. Number of cells in *Ceratodon purpureus* protonemata stolons, stolon length 4 mm: 1 — control from light; 2 — protonemata after clinorotation, 3 — after gravistimulation

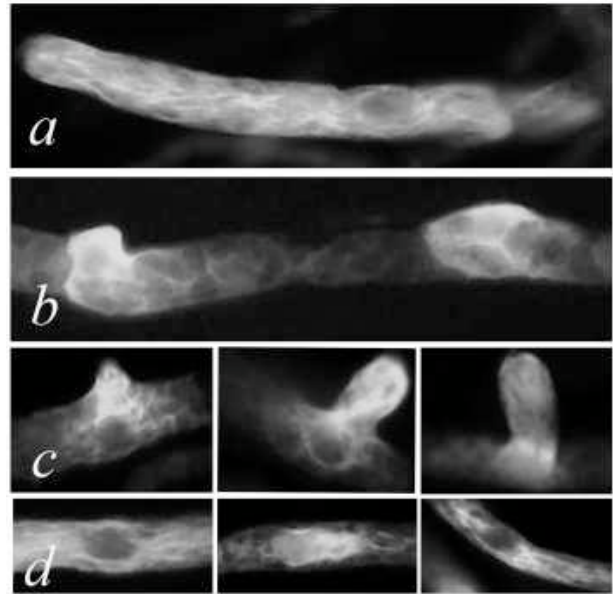


Рис. 7. Імунофлуоресценція мікротрубочок цитоскелета в клітинах *Ceratodon purpureus*: a — поздовжня орієнтація в апікальній клітині; b, c — висока інтенсивність у клітинах, що галузяться, d — навколо ядра

Fig. 7. Microtubules immunofluorescence in *Ceratodon purpureus* cells: a — longitudinal orientation of MT in an apical cell; b, c — high intensity localization in branching cells, d — around a nucleus

рального пагона. Однак не з'ясованим залишається питання щодо метаболічних шляхів, через які гравітація впливає на динаміку та перебудову елементів цитоскелета під час руху ядра та галуження клітин протонеми.

Висновки

Орієнтація росту бічних галузок протонеми визначається кутом їхнього згину відносно вектора земного тяжіння та сигнальною системою ІОК. Рух ядра корелює з ініціацією нової зони росту та активністю тубулінового цитоскелета, а гравісигнал пришвидшує переміщення ядра й мітотичний цикл компетентних до галуження клітин. Гравіреакції розширюють фенотипну пластичність бріофітів і мають адаптивне значення у життєвій стратегії виду.

Робота виконана в рамках Цільової комплексної програми НАН України з наукових космічних досліджень на 2012–2016 рр.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Chazotte B. Labeling nuclear DNA using DAPI, *Cold Spring Harbor Protoc.*, 2011, pp. 80–83. doi: 10.1101/pdb.prot5556
- Chebli Y., Geitmann A. Gravity research on plants: use of single-cell experimental models, *Plant science*, 2011, **2**, pp. 1–10. doi: 10.3389/fpls.201100056
- Cove D., Bezanilla M., Harries Ph., Quatrano R. Mosses as model systems for the study of metabolism and development, *Ann. Rev. Plant Biol.*, 2006, **57**, pp. 497–520. doi: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105338
- Cuming A.C. Mosses as Model Organisms for Development, Cellular and Molecular Biology. In: *Bryophyte Biology*. Eds B. Goffinet, A.J. Shaw, 2nd edn., Cambridge: Cambridge Univer. Press, 2009, pp. 199–236.
- Demkiv O.T., Khorkavtsiv Ya.D., Pundiak O.I. Changes of protonemal cell growth related to cytoskeleton organization, *Cell Biol. Int.*, 2003, **27**, pp. 187–189. doi: 10.1016/S1065-6995(02)00303-7
- Demkiv O.T., Khorkavtsiv Ya.D., Pundiak O.I. Hravitatsiya yak formotvorchyi faktor rozvytku mokhiv. In: *Fiziolohiya roslyn: problemy ta perspektyvy rozvytku*. Ed. V.V. Morhun, Kyiv: Logos, 2009, **2**, pp. 403–408. [Демків О.Т., Хоркавців Я.Д., Пундяк О.І. Гравітація як формотворчий фактор розвитку мохів // *Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку* / Ред. В.В. Моргун. — К.: Логос. — 2009. — 2. — С. 403–408].
- Goodwin B. *Analytycheskaya fyzyolohyya kletok u razuvayushchykhsya orhanizmov*, Moscow: Murg, 1979, 287 pp. [Гудвін Б. *Аналитическая физиология клеток и развивающихся организмов*. — М.: Мир, 1979. — 287 с.].
- Goodwin B.C. *Analytic Physiology of cells and developing organisms*, London: Academic Press, 1979, 287 pp.
- Herranz R., Medina F.J. Cell proliferation and plant development under novel altered gravity environments, *Plant Biology*, 2014, **16**, pp. 23–30. doi: 10.1111/plb.12103
- Khorkavtsiv Ya.D., Demkiv O.T. *Kosm. nauka i technol.*, 2003, **9(2/3)**, pp. 77–82. [Хоркавців Я.Д., Демків О.Т. Вплив інгібіторів ауксинового транспорту на гравітропізм протонеми *Pohlia nutans* (Hedw.) // *Косм. наука і технол.* — 2003. — 9(2/3). — С. 77–82].
- Khorkavtsiv Ya.D., Kyuyak N.Ya., Kit N.A. In: *Hravichutlyvist v ontogenezi mokhiv: materialy 14 ukr. konf. z kosmichnykh doslidzhen'*, Kyiv, 2014, p. 71. [Хоркавців Я.Д., Кияк Н.Я., Кіт Н.А. Гравізалежний морфогенез мохів // *Гравічутливість в онтогенезі мохів, 14-та укр. конф. з космічн. дослідж.* (м. Ужгород, 2–8 вересня, 2014 р.). — Київ, 2014. — С. 71].
- Kordyum E.L. Plant cell gravisensitivity and adaptation to microgravity, *Plant Biology*, 2014, **16(1)**, pp. 79–90. doi:10.1111/plb.12047
- Kordyum E.L., Shevchenko G.V., Kalinina I.M., Demkiv O.T., Khorkavtsiv Ya.D. The role of the cytoskeleton in plant cell gravisensitivity. In: *The plant cytoskeleton: a key tool for agro biotechnology*. Eds Y.B. Blume, W.V. Baird, A.I. Yemets, D. Breviario, Berlin: Springer, 2009, pp. 173–196. doi:10.1093/aob/mcp084
- Matia I., González-Camacho F., Herranz R., Kiss J.Z., Gasset G., Loon J., Marco R., Medina F.J. Plant cell proliferation and growth are altered by microgravity conditions in spaceflight, *J. of Plant Physiol.*, 2010, **167**, pp. 184–193. doi:10.1016/j.jplph.2009.08.012
- Micco V.De., Pascale S.De., Paradiso R., Aronne G. Microgravity effects on different stages of higher plant life cycle and completion of the seed-to-seed cycle, *Plant Biology*, 2014, **16**, pp. 31–38. doi: 10.1111/plb.12098
- Nick P. Microtubules, signaling and abiotic stress, *The Plant J.*, 2013, **75**, pp. 309–323. doi: 10.1111/tjp.12102
- Paul A.-L., Amalfitano C.E., Ferl R.J. Plant growth strategies are remodeled by spaceflight, *Plant Biology*, 2012, **12**, pp. 2–14. doi: 10.1186/1471-2229-12-232
- Pundiak O.I., Demkiv O.T., Khorkavtsiv Ya.D., Bahrrii B.B., *Kosm. nauka i technol.*, 2002, **8(1)**, pp. 96–100. [Пундяк О.І., Демків О.Т., Хоркавців Я.Д., Багрії Б.Б. Полярність проростання спор *Funaria hygrometrica* Hedw. // *Косміч. наука і технол.* — 2002. — 8(1). — С. 96–100].
- Roux S.J., Chatterjee A., Hillier S., Cannon T. Early development of fern gametophytes in microgravity, *Advances in Space Reseach.*, 2003, **31**, pp. 215–220. doi:10.1016/S0273-1177(02)00749-4
- Roychoudhry S., Bianco M.D., Kieffer M., Kepinski S. Auxin control gravitropic setpoint angle in higher plant lateral branches, *Current Biology*, 2013, **23**, pp. 1497–1504. doi.org/10.1016/j.cub.2013.06.034
- Schwuchow J., Sack F.D. Microtubule distribution in gravitropic protonema of the moss *Ceratodon*, *Protoplasma*, 1990, **159**, pp. 60–69.
- Schwuchow J.M., Kern V.D., White N.J., Sack F.D. Conservation of the plastid sedimentation zone in all moss genera with known gravitropic protonemata, *J. Plant Growth Regul.*, 2002, **21**, pp. 146–155. doi: 10.1007/s003440010048

Рекомендує до друку
І.В. Косаківська

Надійшла 14.09.2015 р.

Хоркавцив Я.Д.¹, Кордюм Е.Л.², Лобачевская О.В.¹, Кияк Н.Я.¹, Кит Н.А.¹ **Ветвление протонемы *Ceratodon purpureus* в условиях измененной силы тяжести.** — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(6): 588–595.

¹ Институт экологии Карпат НАН Украины
ул. Стефаника, 11, г. Львов, 79005, Украина

² Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины
ул. Терещенковская, 2, г. Киев, 01004, Украина

В статье изложены результаты исследований гравичувствительности латеральных побегов протонемы мха *Ceratodon purpureus* (Brid.) Hedw., угол наклона которых изменялся в зависимости от векторной направленности силы тяжести и градиентного распределения ауксина. Ингибирование полярного транспорта ауксина под влиянием нафтил-фталамовой кислоты угнетало противодействие силе тяжести вплоть до плагиотропного роста латеральных побегов. Стимулирующее влияние на развитие побега имело ядро, передвижение которого к новой зоне роста ускорялось под действием гравитационного стимула. Установлено, что в зависимости от силы тяжести нарушалась координация процессов роста и деления, хотя продолжительность митотического цикла не изменялась. Инициации ветвления предшествовала локальная активация микротрубочек, которые окружали ядро во время транспорта, выполняя сигнальную и транспортную функции.

К л ю ч е в ы е с л о в а: ауксин, угол наклона, ветвление, латеральный побег, гравичувствительность, ядро, цитоскелет.

Khorkavtsiv Y.D.¹, Kordyum E.L.², Lobachevska O.V.¹, Kyiak N.Y.¹, Kit N.A.¹ **Branching of *Ceratodon purpureus* protonemata effected under altered gravity conditions.** — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(6): 588–595.

¹Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Sciences of Ukraine
11, Stefanyk Str., Lviv, 79005, Ukraine

²M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2, Tereshchenkivska Str., Kyiv, 01004, Ukraine

The results of studying the gravisensitivity of protonemata branches in *Ceratodon purpureus* (Brid.) Hedw. moss, a setpoint angle of which changed depending on a gravity vector and a gradient of auxin distribution, are presented. The suppression of auxin polar transport under the N 1 naphthylphthalamic acid (NPA) action caused the counteraction against gravity up to plagiotropic growth of lateral branches. A nucleus plays an active role in protonemata branching; its migration to the new growth area accelerated by the polarizing of gravity. It was established that coordination of growth and division processes were disrupted by gravity, but proliferative activity did not change. A local activation of microtubules preceded to the initiation of branching. MTs surrounded the nucleus during its migration, realizing the signaling and transport functions.

К e y w o r d s: auxin, setpoint angle, lateral branch, gravisensitivity, nucleus, microtubule.