دریافت مقاله: ۱۳۹۸/۰۸/۰۴
پذیرش مقاله: ۱۳۹۸/۱۱/۲۲

(علمی – ترویجی)

بررسی پاسخ‌های سلولی و ملکولی گیاهان تحت جاذبهٔ ناچیز

حلیمه حسن پور[1*]، استادیار، پژوهشگاه هوافضا، وزارت علوم، تحقیقات و فناوری

رقیه پورحبیبیان[2]، دانشجوی دکتری، دانشکده علوم پایه، دانشگاه آزاد اسلامی واحد علوم و تحقیقات

*نویسنده مخاطب: آدرس: تهران، کدپستی: ۱۴۶۶۵-۸۳۴

مطالعهٔ گیاهان در فضا و شرایط جاذبهٔ ناچیز برای اعزام موجود زنده به فضا بسیار اهمیت دارد. نیروی جاذبه رشد و نمو گیاه را تغییر می‌دهد و این فرآیند با تعادل بین تکثیر و تمایز سلولی در مریستم‌ها صورت می‌گیرد. تنظیم چرخهٔ سلولی سبب تکثیر، رشد سلولی و در نتیجه تولید بهینه بیومس می‌شود. بی وزنی و جاذبهٔ ناچیز روی فرآیندها و ترکیبات سلولی تأثیر دارد. تغییر رشد و نمو گیاه تحت جاذبهٔ ناچیز در ارتباط با تغییرات القا شده در غشا سیتوپلاسمی، ترانسکریپتوم، پروتئوم، دیوارهٔ سلولی و علامت‌دهی کلسیم در سلول‌های اختصاصی و غیراختصاصی درک جاذبه است. بررسی سلولی و ملکولی بافت‌های گیاهی می‌تواند در آشکارسازی ساز و کارهای پاسخ به شرایط جاذبهٔ ناچیز و توسعهٔ دانش کشت گیاهان در فضا کمک نماید.

واژه‌های کلیدی: جاذبهٔ ناچیز، گیاهان، غشای سلول، بیان ژن، تکثیر سلول

Study of Cellular and Molecular Responses in Plants under Microgravity

H. Hassanpour[1*], Assistant Professor, Aerospace Research Institute, Ministry of Science, Research, and Technology

R. Pourhabibian[2], PhD Student, Department of biology, Islamic Azad University, Science and Research Branch

* Corresponding Author, Postal Code: 14665-834, Tehran, IRAN
hassanpour @ari. ac. ir

Plant study in space under microgravity condition is a very important goal in sending alive animals and human beings to space. Gravity modulates plant growth and its development and these processes are influenced by the balance between cell proliferation and differentiation in meristems. Regulation of cell cycle progression causes cell proliferation and growth and finally produces optimum biomass. Microgravity affects cellular processes and compounds. Plant growth and development changes under such condition, leading to alterations in the cytoplasmic membrane, transcriptome, proteome, cell wall, and Ca2+-signaling in specialized and not specialized cells of gravity perception. Cellular and molecular studies can help to visualize response mechanisms to microgravity and the solution of problems in plant culture in space.

Keywords: Microgravity, Plants, Cellular Membrane, Gene Expression, Cell Proliferation

مقدمه

شرایط محیطی می‌تواند رشد، نمو و زنده‌مانی گیاه را تحت تأثیر قرار دهد. جاذبه از جمله فاکتورهای محیطی بوده که روی رشد و نمو سلول‌های ریشه، ساقه و اندام‌های جانبی تأثیر می‌گذارد [۱]. مطالعه و کشت گیاهان در فضا برای سیستم پشتیبان حیات و سفرهای طولانی مدت فضایی از اهمیت بسزایی برخوردار است. در سیستم پشتیبان حیات نوعی رابطهٔ همزیستی بین گیاهان، جانوران و میکروارگانیسم‌ها صورت می‌گیرد و اکسیژن و غذای مورد نیاز فضانوردان برای ماموریت‌های طولانی مدت تأمین می‌شود. در مأموریت‌های فضایی اگر شرایط رشد گیاه مانند شدت و جهت نور، دما، رطوبت، غلظت دی اکسید کربن و هوادهی مناسب باشد، می‌تواند به گل نشسته و میوه دهد و به عبارتی چرخهٔ دانه-دانه در آنها کامل شود. تاکنون کلم راپا[1] [۲]، آرابیدوپسیس[2] [۳]، گندم[3] [۴] و نخود فرنگی[4] [۵] چرخه کامل رشد را در شرایط فضا نشان داده‌اند. در شرایط عادی گرایش ساقه به سمت نور (فتوتروپیسم[5] مثبت) و ریشه برخلاف جهت نور(فتوتروپیسم منفی) بوده و میتوز و سیتوکینز به صورت طبیعی در سلول‌ها انجام می‌شود. اما در شرایط جاذبهٔ ناچیز، پاسخ‌های فیزیولوژیکی گیاه بدلیل سازگاری با شرایط جدید تغییر می‌نماید [۶].

سازماندهی ساختار و عملکرد اندامک‌ها، متابولیسم سلولی، پراکسید لیپیدها[6]، فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان تحت شرایط بی‌وزنی (در پروازهای مداری، سهمی و در سفینه‌های بدون سرنشین) و جاذبهٔ ناچیز (کلینواستت[7]) تغییر می‌نماید [۷]. سلول‌های گیاهی که حتی برای درک جاذبه اختصاصی نشده‌اند، نیز به جاذبه حساس هستند. مطالعات مولکولی با استفاده از میکروتراشه‌ها و الکتروفورز[8] دوبعدی در ارتباط با بیان ژن و سنتز پروتئین در مأموریت فضایی صورت گرفته است و تأثیر بی‌وزنی روی فرایند اصلی رشد و نمو گیاه بررسی شده است. در این پژوهش، با توجه به اهمیت بررسی پاسخ‌های سلولی و ملکولی بافت‌های گیاهی به شرایط جاذبهٔ ناچیز و بی‌وزنی، تکثیر سلولی، پاسخ غشا و دیواره، بیان ژن‌ها و پروتئین‌های دخیل مورد بررسی قرار گرفته است [۸].

تکثیر سلولی

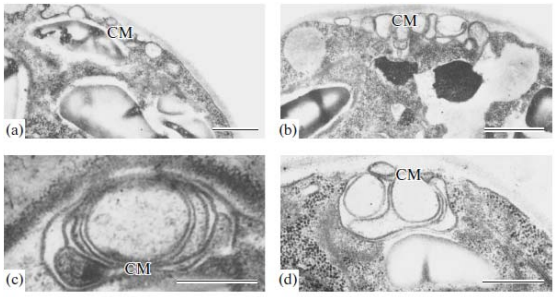
تکثیر سلولی به سنتز پروتئین‌ها بستگی دارد و ریبوزم‌ها[9] مسئول سنتز پروتئین هستند. زیرواحدهای ریبوزومی در هستک‌ها ساخته شده و وارد سیتوپلاسم[10] می‌شود. در سیتوپلاسم زیرواحدها به هم وصل شده و ریبوزوم فعال می‌شود. نوکلئولین‌ها[11] از عمده‌ترین پروتئین هستکی در سلول‌های یوکاریوتی[12] در حال تکثیر هستند که در سطوح مختلف رونویسی و پردازش فعال‌اند. میزان نوکلئولین‌ها می‌تواند اثر مستقیم بر رشد و اثر غیر مستقیم بر تکثیر سلولی داشته باشد [۹].

بررسی تأثیر جاذبهٔ ناچیز و بی‌وزنی بر گیاه آرابیدوپسیس نشان داد که هماهنگی و نظم بین تکثیر و رشد سلولی از بین می‌رود [۱۰]. در سلول‌های مریستمی[13] ریشه تحت جاذبهٔ ناچیزو بی‌وزنی، میزان سنتز ریبوزوم کاهش می‌یابد [۱۱]. اوج فعالیت هسته‌ای و سنتز ریبوزوم سلول‌های مریستمی در فاز G2 بوده و بلافاصله بعد آن میتوز اتفاق می‌افتد [۹]. پروتئین cyclin B1 که پیش‌برندهٔ فاز G2 به میتوز است، تحت جاذبهٔ ناچیز کاهش می‌یابد. بنابراین، زمان این فاز تحت جاذبهٔ ناچیز کوتاه شده و تولید ریبوزم کاهش می‌یابد [۱۲]. کاهش سنتز ریبوزوم سبب تغییر رشد و تقسیم سلولی می‌شود [۱۳]. در ریشهٔ آرابیدوپسیس، حجم هستهٔ سلول‌های مریستمی تحت بی‌وزنی کاهش می‌یابد [۱۱] که می‌تواند به‌دلیل سطح پایین سنتز ریبوزوم سلول، سرعت بیشتر چرخهٔ سلولی و کوتاه شدن فازها باشد [۹]. در سلول‌های مریستمی ریشه گیاه شاهی تحت جاذبهٔ ناچیز، آرایش مجدد DNA هسته‌ای و هومولوگ هسته‌ای NOPA100 گزارش شده است [۱۱]. همچنین، سطح پروتئین‌های مهم پردازش rRNA، فیبری شدن، مقدار هومولوگ NOPA64 هسته‌ای و تراکم اجزای فیبری در سلول‌های مریستمی کاهش یافت. این تغییرات بیانگر کاهش فعالیت عملکردی هسته است [۱۱]. این نتایج با داده‌های مشاهده شده از آزمایشات پرواز فضایی با آرابیدوپسیس مطابقت دارد که در آن کاهش فعالیت هسته در ارتباط با تغییر سرعت تکثیر سلولی است [۹]. با تغییر سرعت تکثیر سلولی تحت بی‌وزنی، کاهش رشد و تکثیر سلول‌های مریستمی ریشه در گیاهچه‌های نخودفرنگی مشاهده شد [۱۴].

1. Brassica Rapa
2. Arabidopsis Thaliana
3. Triticum Aetivum
4. Pisum Sativum
5. Phototropisme
6. Lipid Peroxide
7. Clinostat
8. Electrophoresis
9. Ribosomes
10. Cytoplasm
11. Nucleolin
12. Eukaryote
13. Meristematic cells

پاسخ غشاهای زیستی

غشای پلاسمایی از جمله بخش‌هایی از سلول است که ویژگی و عمل آنها تحت تأثیر جاذبه قرار می‌گیرد. بخش لیپیدی غشا سیتوپلاسمی به عنوان مرز بین مواد درونی سلول و محیط خارج سلول است. تنوع در ترکیب لیپید غشا بیانگر نقش آن در تنظیم تعداد زیادی از فرایندهای سلولی می‌باشد. با وجود اینکه غشا سیتوپلاسمی نقش مهمی در عملکرد سلول دارد، اطلاعات کمی در مورد اثر بی‌وزنی روی ساختار سلولی و خواص فیزیولوژیک و شیمیایی آن وجود دارد. بررسی سلول کلرلا[۱۴] تحت بی‌وزنی در ایستگاه فضایی سالیوت نشان داد که غشا سیتوپلاسمی به حالت موجی تغییر یافت [۱۵] و در مقایسه با نمونهٔ کنترل زمینی، غشا سیتوپلاسمی چین‌خوردگی یافته و افزایش متابولیسم و انتقال فعال مواد مانند اندوسیتوز[۱۵] و اگزوسیتوز[۱۶] در آن مشاهده شد (شکل **۱**). همچنین، تغییراتی در میزان فسفولیپیدها[۱۷] و اسیدهای چرب دیده شد [۱۶].



شکل (۱): بخش‌هایی از سلول‌های کلرلا **a)**کنترل و **b-d)** پرواز فضایی؛ **CM**- غشای سلول [۲۱].

بررسی‌ها نشان داده است که حالت و نفوذپذیری غشا سیتوپلاسمی وابسته به جاذبه است. نقل و انتقالات غشا به جهت جاذبه بستگی دارد و می‌تواند به دلیل نتیجهٔ برهمکنش بین جاذبه و مکانیسم تشکیل منافذ غشایی باشد. در غشای خارجی باکتری ایشرشیاکلی[۱۸] پورین‌های[۱۹] جدیدی ساخته می‌شود که می‌تواند به دلیل اثر مستقیم جاذبه روی کانال‌ها و غشاهای یونی باشد [۱۷]. سیالیت غشا تحت پروازهای سهمی تغییر یافت. با استفاده از میکروسکوپ پلاریزان فلورسنت نشان داده شد که بی‌وزنی، کشش سطحی غشا سیتوپلاسمی را تغییر می‌دهد و چین خوردگی در طول غشا ایجاد می‌کند. همچنین، تغییراتی در خواص فیزیک و شیمیایی غشا، نفوذپذیری، انتقال یون و فعالیت آنزیم‌های متصل به غشا اتفاق می‌افتد. سازماندهی مجدد متابولیکی و تغییر پاسخ‌های فیزیولوژیکی نیز القاء می‌شود [۶].

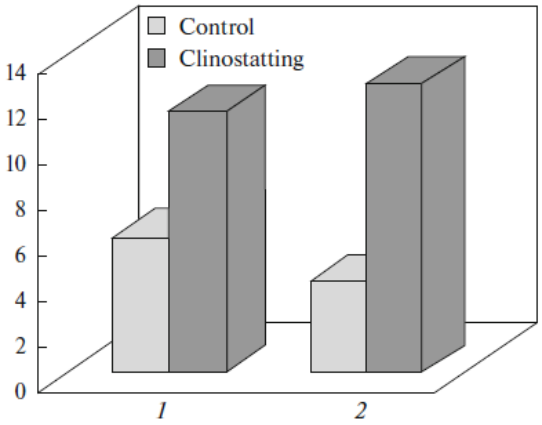
بررسی ریشه و اپی‌کوتیل[۲۰] گیاهچه‌های نخود ۶ روزه تحت جاذبهٔ ناچیز نشان داد که محتوی فسفولیپیدها و اسیدهای چرب غشا سیتوپلاسمی تغییر می‌یابد و حساسیت غشای سیتوپلاسمی به کلینواستت در ریشه بیشتر از اپی‌کوتیل است. کاهش و افزایش در محتوی تعدادی از اسیدهای چرب خاص نیز مشاهده شده است، به طوری‌که نسبت اسیدهای چرب غیر اشباع به اسیدهای چرب اشباع مشابه نمونهٔ کنترل بود. تعادل بین اسیدهای چرب اشباع شده به اشباع نشده در بیوفیزیک سیالیت غشا اهمیت دارد. آنالیز کروماتوگرافی مایع، شباهت بین سطح سیالیت غشا سیتوپلاسمی تحت شرایط کلینواستت و کنترل را نشان داد. سیالیت غشا در عملکرد پروتئین‌ها و لیپیدهای غشایی، انتقال پروتئین‌ها و مولکول‌های دیگر تحت علامت‌دهی و سیتوکینز[۲۱] اهمیت زیادی دارد [۱۸].

محتوای استرین‌ها[۲۲] در غشا سیتوپلاسمی اپی‌کوتیل و ریشهٔ گیاهچه‌های نخود تحت کلینواستت به ترتیب به میزان ۲ و ۴ برابر افزایش یافت [۱۸] (شکل **۲**). استرین‌ها در ساختار گلیکواسفینگولیپیدها[۲۳] و فسفولیپیدها وجود دارند و عمدتاً دارای اسیدهای چرب اشباع در مناطق ویژه‌ای از غشا هستند [۱۹] که حالت سازمان‌یافتگی متراکم‌تری دارد. دربارهٔ حضور این نواحی کارآمد در غشا سیتوپلاسمی سلول‌های گیاهی گزارش‌های مشابهی وجود دارد [۲۰]. این نواحی غنی از کلسترول و اسفنگولیپید بوده و برهم‌کنش پروتئین را تنظیم می‌نماید و فرایندهای حیاتی زیادی را در سلول تحت تأثیر قرار می‌دهد [۲۱]. پروتئین‌های متصل به استرول مربوط به سیستم علامت‌دهی اسیدآبسیزیک[۲۴] غشایی هستند و در سلول‌های مزوفیل آرابیدوپسیس شناسایی شده‌اند. پروتئین فسفاتاز[۲۵] ABI1 (تنظیم کنندهٔ علامت‌دهی منفی آبسزیک اسید) و پروتئین کیناز[۲۶] ۲۱ وابسته به کلسیم (CBK21) هستند و در دومین‌های غشایی قرار دارند [۲۲]. گلیکوپروتئین[۲۷] At-FLA4 (فاسیکلین[۲۸] شبیه پروتئین آرابینوگالاکتان[۲۹] ۴) روی لیپیدهای غشا قلاب می‌شود و

14. Chlorella
15. Endocytosis
16. Exocytosis
17. Phospholipids
18. Escherichia Coli
19. Purine

20. Epicotyledol
21. Cytokinesis
22. Strines
23. Glucosaphingolipids
24. Abscisic Acid (ABA)
25. Phosphatase
26. Kinase
27. Glycoprotein
28. Fascicline
29. Arabinogalactan

بیوسنتز ترکیبات دیوارهٔ سلولی را به صورت مثبت تنظیم می‌نماید و رشد نرمال ریشه را در مسیر علامت‌دهی وابسته به آبسیزیک اسید سبب می‌شود. فاسیکلین‌ها معمولاً با سطح بیرونی غشا سیتوپلاسمی در ارتباط هستند و از گلیکوزیل فسفاتیدیل‌اینوزیتول[30] استفاده می‌کنند [۲۳]. پروتئین‌های مربوط به درک و انتقال علامت، پروتئین‌های استرس و انتقال وزیکولدر[31] این سطح غشا قرار دارند [۲۴]. افزایش استرین‌ها تحت کلینواستت، تغییراتی را در نفوذپذیری غشا و فعالیت پروتئین‌های مربوطه ایجاد می‌نمایند. میزان پروتئین‌های خارجی غشا که در متابولیسم و دفاع سلولی مشارکت دارد نیز تحت جاذبهٔ ناچیز افزایش می یابد. مازارس[32] و همکارانش با بررسی غشا سیتوپلاسمی ریشه گیاهچه‌های نخود ۶ روزه تحت کلینواستت نشان دادند که میزان اسیدهای چرب در بخش خارجی غشا افزایش یافت. همچنین، تغییر رشد و عملکرد اندام‌های ریشه و اپی‌کوتیل به تغییر مقدار اسیدهای چرب غشا مرتبط بود [۲۵].



شکل (۲): محتوای استرین‌ها در غشا سیتوپلاسمی ریشه گیاهچه‌های نخود فرنگی تحت شرایط کلینواستت و کنترل: ۱- اپی‌کوتیل ۲- ریشه [۳۰].

بیان ژن و سنتز پروتئین

بیان ژن‌ها در شرایط بی‌وزنی فضا، پروازهای سهمی شکل و جاذبهٔ ناچیز در زمین تغییر می‌یابد. افزایش یا کاهش بیان ژن تحت جاذبهٔ ناچیز و بی‌وزنی ژن‌های زیادی را درگیر می‌کند که به ژن‌های فضایی[33] معروف است. فرایندهای سلولی زیادی نظیر علامت‌دهی لیپیدی و کلسیم، بیوسنتز غشا، متابولیسم سلولی، کربوهیدرات‌ها، پاسخ به تنش و سنتز پروتئین در پاسخ به بی‌وزنی و جاذبهٔ ناچیز درگیر هستند [۲۶]. گیاه مدل برای این مطالعات، کالوس‌ها و بافت سلولی گیاه آرابیدوپسیسمی. در پروازهای سهمی شکل، ژن‌های ویژه‌ای در گیاهچه‌های آرابیدوپسیس بیان شدند. افزایش فعالیت ژن‌های مربوط به انتقال علامت، ژن‌های تنش زیستی و غیرزیستی مشاهده شد. بیان ژن‌های مقاوم به بیماری و متابولیسم دیوارهٔ سلولی کاهش یافت و بیان ژن‌های علامت‌دهی اکسین و کلسیم افزایش یافت[۲۷]. آزمایش‌های انجام شده در پرواز سهمی با گیاهچه‌های ۵ روزه بافت ریشه آرابیدوپسیس جهش یافته، ناحیه ستونک و ناحیه رشد طولی، نقش پروتئین‌های PIN3 را در تنظیم جریان اکسین و پاسخ به اثر کوتاه مدت جاذبهٔ ناچیز نشان داد [۲۸]. بیان ژن در ریشه‌های فاقد PIN3 ستونک در مقایسه با ریشه‌های فاقد PIN2 بیشتر بود. شرایط مختلف جاذبهٔ ناچیز، جاذبه بالا[34] و برهم کنش آنها موجب افزایش بیان ژن‌های اکسین در مقایسه با گیاهچه‌های وحشی شد، اما در گیاهچه‌های جهش یافته PIN2، بیان این ژن‌ها تحت تأثیر قرار نگرفت که بیانگر تأثیر اکسین در پاسخ گیاه به اثر کوتاه مدت جاذبهٔ ناچیز است.

بیان ژن‌های پروتئین شوک حرارتی (HSP) در گیاهچه‌های ۱۲ روزهٔ آرابیدوپسیس بعد از ۵ روز پرواز مداری افزایش یافت و بیان این ژن‌ها در کشت سلولطی ۱۲/۵ روز در پرواز فضایی و شرایط کلینواستت نیز افزایش یافت که با مطالعات قبلی در مورد تأثیر کلینواستت روی سنتز HSP70 و HSP90 در گیاهچه‌های نخود فرنگی مطابقت دارد، اما سنتز HSP در بی‌وزنی کوتاه مدت پرواز سهمی صورت نگرفت [۲۹]. چاپرون‌ها (HSPs) در حفظ سازماندهی اسکلت سلولی در گیاهان برای سازگاری به بی‌وزنی نقش دارند.

پروتئوم[35] کالوس‌های آرابیدوپسیس تحت بی‌وزنی در پرواز سهمی مورد بررسی قرار گرفت و تغییراتی درمقدار ۴۵ پروتئین ایجاد شد (مقدار ۲۴ پروتئین افزایش و ۲۱ پروتئین کاهش یافت). این پروتئین‌ها در فرایندهای سلولی زیادی نظیر پاسخ عمومی به تنش، متابولیسم کربوهیدرات، سنتز و تجزیه پروتئین، انتقال درون سلولی، علامت‌دهی و بیوسنتز غشا سلولی شرکت دارند. این تغییرات پروتئومی می‌تواند نتیجهٔ تأثیر مستقیم بی‌وزنی بر فرایندهای وابسته به جاذبه در سلول یا نتیجه تأثیر عوامل دیگر محیطی فضا در برهمکنش با بی‌وزنی باشد.

30. Glycosyl Phosphatidyl Inositol
31. Vesicular
32. Mazars
33. Space Genes
34. Hypergravity
35. Proteum

نتایج مطالعهٔ پروتئوم و ترانسکریپتوم[36] تحت جاذبهٔ ناچیز نشان داد که اندام‌های گیاه در سطح مولکولی به تنش‌ها پاسخ می‌دهد. گیاهچه‌های ۱۲-۱۴ روزهٔ آرابیدوپسیس در شرایط پرواز فضایی تغییراتی را در ترانسکریپتوم نشان دادند. افزایش بیان بیشتر از ۷ برابری ۵۹ ژن و ۱/۹ برابری در ۴۸۰ ژن مشاهده شد که مربوط به بیان ژن‌های متعلق به متابولیسم اکسین و مسیرهای علامت‌دهی برای درک جاذبه است. در نتیجه تغییرات سلولی تحت شرایط پروازی می‌تواند کل گیاه را درگیر نماید و در همان زمان در اندام‌های مختلف پاسخ‌های متفاوت ایجاد شد. البته تحقیقات نشان داد که ژن‌هایی که تحت بی‌وزنی و جاذبهٔ ناچیز تحریک می‌شود، با تماس و آسیب نیز تحریک می‌شوند و تغییراتی را در متابولیسم دیواره سلولی و تنظیم هورمونی ایجاد می‌نمایند. بیان ژن پروتئین‌های دیواره‌ی سلولی و ژن‌های مرتبط با افزایش حجم سلول در هیپوکوتیل[37] خاموش می‌شود [۸]. آنالیز کمّی تغییر بیان ۱۱۵۷ پروتئین برگ و ۱۱۵۰ پروتئین پروتئوم گیاهچه‌های ۱۲ روزه را تحت پرواز مداری نشان داد. تقریباً ۲۵۶ پروتئین برگ و ۳۵۸ پروتئین ریشه متفاوت با نمونهٔ کنترل بود. افزایش بیان تعداد زیادی از پروتئین‌های مرتبط با متابولیسم اکسین و تغییرات دیواره سلولی مشاهده شد. تعداد زیادی از پروتئین‌ها نیز با متابولیسم دیوارهٔ سلولی برهمکنش دارند. مقایسه نتایج پروتئومی و ترانسکریپتومی گیاهچه‌ها، برهمکنش مثبت (اما محدود شده) بین تنظیم سنتز پروتئین و بیان ژن‌های مرتبط با پاسخ گیاه به شرایط پروازی را نشان داد [۳۰].

لازم به ذکر است که تنظیم متابولیکی گیاهچه‌ها و کشت سلول با هم متفاوت است و این دو سیستم از نظر ساختاری با هم تفاوت دارند. بافت کالوس دارای سلول‌های تمایز نیافته و گیاهچه‌ها دارای اندام‌ها و بافت‌های تمایز یافته‌اند. در نتیجه استفاده از تکنیک‌های به کار رفته در آنالیز پروتئوم و ترانسکریپتوم به ما اجازه می‌دهد پاسخ‌های متفاوت انواع مختلف سلول‌ها را در اندام‌های تحت شرایط پرواز فضایی کشف کنیم [۳۰] و مطالعه آنها درک ما را از مکانیسم‌های پاسخ سلولی و فرایندهای سازگاری گیاه به شرایط فضایی افزایش خواهد داد. یکی از این سازگاری‌های متابولیکی، تغییراتی است که در غشا سلولی و علامت‌دهی اکسین ایجاد می‌شود.

36. Transcriptome
37. Hypocotyl

دیواره سلولی

ساختار و عملکرد دیواره سلولی در رشد و نمو گیاه تأثیر دارد [۳۱]. مطالعات جدید، بیان ژن‌ها و پروتئین‌های حساس به جاذبه را در دیواره سلولی نشان داد که با تغییر در ترکیب و ساختار غشای سلول گیاهی تحت بی‌وزنی و جاذبهٔ ناچیز همراه است. اولین مطالعه در ارتباط با کاهش محتوی لیگنین[38] گیاهچه‌های لوبیای مانگ[39] ۷ روزه در شرایط پرواز فضایی در مقایسه با نمونهٔ کنترل در سال ۱۹۸۴ منتشر شد و همچنین نشان داده شد که محتوی لیگنین در گیاهچه‌های جو دوسر[40] تغییر زیادی یافت [۳۲]. البته تفاوت کمی در محتوی لیگنین گیاهچه‌های گونه‌های دیگر گندم در پرواز فضایی مشاهده شد [۳۳]. سنتز لیگنین در گیاهچه‌های کاج در پرواز فضایی کاهش یافت که به دلیل کاهش فعالیت فنیل‌آلانین آمونیا لیاز[41] و پراکسیداز[42] بود [۳۴]. در گیاه اکالیپتوس[43]، تغییر زیادی در رشد و لیگنیفیکاسیون[44] (چوبی شدن) تحت شرایط کلینواستات اتفاق افتاد [۳۵]. کاهش ضخامت چوب و تغییر ساختار لیگنین‌های ریشه در ارتباط با تغییر در فعالیت آنزیم‌های بیوسنتز لیگنین بود. کاهش مقدار سلولز و پلی‌ساکاریدهای[45] ماتریکس در واحد طول در کولئوپتیل[46] و ریشه‌های گیاهچه‌های برنج[47] و هیپوکوتیل‌های آرابیدوپسیس در پرواز فضایی در مقایسه با کنترل دیده شد [۳۶] که منجر به کاهش ضخامت دیواره سلولی شد [۳۷]. اطلاعات بیوشیمیایی از جمله تغییر کمّی و کیفی ترکیب منو و پلی‌ساکاریدها می‌تواند نازک شدن دیواره سلولی تحت بی‌وزنی و کلینواستات را نشان دهد.

کاهش ۵۴٪ مقدار سلولز و افزایش مقدار همی‌سلولز در گیاهچه‌های ۲۴ روزهٔ نخود فرنگی در پرواز فضایی مشاهده شد [۳۸]. مطالعه تغییر متابولیسم لیپید و کربوهیدرات در سطح بیوشیمیایی در گیاه نخود فرنگی و جلبک سبز تک سلولی کلرلا[48] [۳۹] و اسپورهای[49] در حال جوانه‌زنی خزه

38. Lignin
39. Vigna Radiate
40. Avena Sativa
41. Phenylalanine Ammonia Lyase
42. Peroxidase
43. Eucalyptus Globules
44. Lichenification
45. Polysaccharide
46. Coleoptile
47. Oryza Sativa
48. Chlorella Vulgaris
49. Spores

گزارش شد [۴۰]. فعالیت اگزو-۱، ۴-گلوکاناز و اندو-۱، ۴-گلوکاناز، پلی‌گالاکتوروناز[۵۰] و پکتین استراز در سلول‌های پروتونمای خزه تحت کلینواستت درگیاهچه‌های گندم ۱۶ روزه تحت پرواز فضایی افزایش یافت [۴۱]. گروه‌های باردار منفی اسیدهای گالاکتورونیک[۵۱] در پکتین دیواره سلولی با کلسیم باند می‌شوند [۴۲]. با افزایش فعالیت آنزیم‌ها، گروه‌های متوکسیل تخریب شده و با هیدرولیز پکتین‌ها، کلسیم آزاد می‌شود [۴۳]. بنابراین، بیان تعدادی از ژن‌ها سرکوب و تعدادی فعال می‌شود و همچنین سنتز پروتئین‌های مربوط به متابولیسم دیواره‌ی سلولی تحریک می‌شود [۴۴].

علامت دهی کلسیم

کلسیم به عنوان پیامبر ثانویه در فرایندهای فیزیولوژیکی و در علامت‌دهی به بی‌وزنی و جاذبهٔ ناچیز نقش دارد. تحت تنش‌های مختلف از جمله نور، هورمون‌ها، دما، شوری، جاذبه و غیره، تغییر غلظت کلسیم در سیتوپلاسم سلولی مشاهده می‌شود [۴۵]. تغییر غلظت کلسیم سیتوزولی در سلول‌های جلبک سبز کلرلا [۵۱]، پروتونمای خزه [۴۶]، استاتوسیت‌های نخود فرنگی [۱]، یونجه زرد[۵۲] [۴۷]، سویا[۵۳] [۴۸]، بافت کالوس‌های هویج وحشی[۵۴] و کلزا[۵۵] [۴۹]، تارهای کشندهٔ ریشه شاهی[۵۶] [۵۰] و چغندر[۵۷] [۵۱] تحت بی‌وزنی و جاذبهٔ ناچیز مشاهده شد. مقدار کلسیم در سلول‌ها تحت شرایط بی‌وزنی و جاذبهٔ ناچیز افزایش یافت و تنها در بافت کالوس کاهش یافت. غلظت کلسیم در سلول‌های کالوس آرابیدوپسیس تحت تأثیر بی‌وزنی کوتاه مدت پرواز سهمی شکل افزایش یافت [۵۲]. افزایش غلظت یون کلسیم در سیتوزول[۵۸] با ورود کلسیم از آپوپلاست[۵۹] و اندامک‌های درون سلولی (شبکه آندوپلاسمی[۶۰] و واکوئل[۶۱]) به سیتوزول صورت می‌گیرد. کانال‌های انتخابی کلسیمی، کانالهای کلسیمی متصل به اینوزیتول[۶۲]-۱، ۴ و ۵ تری فسفاتو کانال‌های کلسیمی مکانیکی در ایجاد شیب کلسیمی نقش دارند و این کانال‌ها تحت بی‌وزنی و جاذبهٔ ناچیز فعال می‌شوند [۵۳]. تعیین غلظت یون کلسیم در شرایط پرواز فضایی و کلینواستت ضرورت دارد و بایستی همزمان با مطالعه بیان ژن‌های مرتبط با علامت‌دهی کلسیم صورت گیرد.

نتیجه‌گیری

مطالعات ترانسکریپتومی و پروتئومی در اندام‌های گیاهی تحت شرایط بی‌وزنی و جاذبهٔ ناچیز، علم ما را درباره پاسخ سلول‌های غیر اختصاصی به جاذبه افزایش می‌دهد و مطالعات زیست فضایی را به روز می‌کند. در مطالعات اپی‌ژنتیکی مکانیسم‌های تحت تأثیر جاذبهٔ ناچیز و بی‌وزنی بررسی می‌شود. مطالعهٔ اندام‌های تولید مثلی، فرایندهای تشکیل و بلوغ بذر و میوه برای درک ناهنجاری‌های جنینی و تغییرات ناخواسته در سنتز و تجمع ذخایر غذایی در بذرها مهم هستند. از این‌رو، کیفیت غذای مصرف شده توسط فضانورد به این سیاست بستگی دارد. علم معاصر به ما اجازه می‌دهد تا راه‌های کاملی برای تحقیقات بیشتر روی برهمکنش بین مکانیسم‌های مولکولی و سلولی پیدا کنیم که اساس واکنش‌های گیاهی در شرایط بی‌وزنی و جاذبهٔ ناچیز است و سازگاری گیاه به این شرایط خیلی مهم است.

تشکر و قدردانی

این مقاله حاصل پروژه «بررسی نحوه سازش و پاسخ گیاهان عالی به شرایط میکروگراویتی» است و از مسئولین محترم پژوهشگاه هوافضا تشکر و قدردانی می‌گردد.

مراجع

[1] Baldwin, K.L., Strohm, A.K., and Masson, P.H., “Gravity Sensing and Signal Transduction in Vascular Plant Primary Roots”, *American Journal of Botany*, Vol. 100, pp. 126-42, 2013..

[2] Musgrave, M.E., Kuang, A., Xiao, Y., Stout, S.C., Bringham, G.E., Briarty, L.G., Levenskikh, M.A., Sychev, V.N., and Podolski, I.G., “Gravity Independence of Seed-to-Seed Cycling in Brassica Rapa”, *Planta*, Vol. 210, No. 3, pp. 400–406, 2000.

[3] Yano, S., Kasahara, H., Masuda, D., Tanigaki, F., Shimazu, T., Suzuki, H., Karahara, I., Soga, K., Hoson, T., Tayama, I., Tsuchiya, Y., and Kamisaka, S., “Improvements in and Actual Performance of the Plant Experiment Unit onboard Kibo, the Japanese Experiment Module on the International Space

50. Polygalacturonase
51. Galacturonic acids
52. Melilotus Album
53. Glycine Max
54. Daucus Carota
55. Brassica Napus
56. Lepidium Sativum
57. Beta Vulgaris
58. Cytosol
59. Apoplast
60. Endoplasmic
61. Vacuole
62. Inositol

Properties under Clinostating", *Advance Space Research*, Vol. 9, pp. 71–74, 1989.

[17] Goldermann, M. and Hanke, W., "Ion Channel Are Sensitive to Gravity Changes", *Microgravity Science Technology*, Vol. 13, No. 1, pp. 35–38, 2001.

[18] Kordyum, E. L., Nedukha, O. M., Grakhov, V. P., Vorobyova, T.V., Klymenko, O.M., and Zhupanov, I.V., "Study of the Influence of Simulated Microgravity on the Cytoplasmic Membrane Lipid Bilayer of Plant Cells", *Kosmichna Nauka Technologia*, Vol. 21, No. 3, pp. 40–47 , 2015.

[19] Mongrand, S., Morel, J., Laroche, J., Claverol., S., Carde, J.P., Hartmann, M.A., Bonneu, M., Simon-Plas, F., Lessire, R., and Bessoule, J.J., "Lipid Rafts in Higher Plant Cells: Purification and Characterization of Triton X-100-insoluble Microdomains from Tobacco Plasma Membrane", *Journal of Biological Chemistry*, Vol. 279, No. 35, pp. 36277–36286, 2004.

[20] Borner, G.H.H., Sherrier, D.J., Weimar, T., Michaelson, L.V., Hawkins, N.D., MacAskill, A., Napier, J.A., Beale, M.H., Lilley, K.S., and Dupree, P., "Analysis of Detergent-Resistant Membranes in Arabidopsis. Evidence for plasma Membrane Lipid Rafts", *Plant Physiology*, Vol. 137, No. 1, pp. 104–116, 2005.

[21] Kraft, M. L., "Plasma Membrane Organization and Function: Moving Past Lipid Rafts", *Molecular Biology of the Cell*, Vol. 24, No. 18, pp. 2765–2768, 2013.

[22] Demir, F., Horntrich, C., Blachutzik, J.O., Scherzer, S., Reinders, Y., Kierszniowska, S., Schulze, W. X., Harms, G.S., Hedrich, R., Geiger, D., and Kreuzer, I., "Arabidopsis Nanodomain-Delimited ABA Signaling Pathway Regulates the Anion Channel SLAH3", *Proceeding of the National Academic of Science*, Vol. 110, No. 20, pp. 8296–8301, 2013.

[23] Seifert, G.J., Xue, H. and Acet, T., "The Arabidopsis Thaliana Fasciclin-Like Arabinogalactan Protein 4 Gene Acts Synergistically with Abscisic Acidsignalling to Control Root Growth", *Annals Botany*, Vol. 114, No. 6, pp. 1125–1133, 2014.

[24] Lingwood, D. and Simons, K., "Lipid Rafts as a Membrane Organizing Principle", *Science*, Vol. 327, No. 5961, pp. 46–50, 2010.

[25] Mazars, C., Brie're, C., Grat, S., Pichereaux, C., Rossignol., M., Pereda-Loth, V., Eche, B., Boucheron- Dubuisson, E., Le Disquet, I., Medina, F.J., Graziana, A., and Carnero-Diaz, E., "Microgravity Induces Changes In Microsome-Associated Proteins of Arabidopsis Seedlings Grown on Board the International Space Station", *PLoS One*, Vol. 9, No. 3, pp. 1–18, 2014.

[26] Correll, M.J., Pyle, T.P., Millar, K.D., Sun, Y., Yao, J., Edelmann, R.E., and Kiss, J.Z., "Transcriptome Analyses of Arabidopsis Thaliana Seedlings Grown in Space: Implications for Gravity-Responsive Genes", *Planta*, Vol. 238, No. 3, pp. 519–533, 2013.

Station", *Advance Space Research*, Vol. 51, No. 5, pp. 780–788, 2013.

[4] Bingham, G.E., Levinskikh, M.A., Sytchev, V.N., and Podolsky, I.G., "Effects of Gravity on Plant Growth", *Journal of Gravitational Physiology* , Vol. 7, No. 2, pp. 5–8, 2000.

[5] Sychev, V.N., Levinskikh, M.A., Gostimsky, S.A., Bingham, G.E., and Podolsky, I.G., "Space Flight Effects on Consecutive Generations of Peas Grown Onboard the Russian Segment of the International Space Station", *ActaAstronautica*, Vol. 60, pp. 426–432, 2007.

[6] Sieberer, B.J., Kieft, H., Franssen-Verheijen, T., Emons, A.M., and Vos, J.W., "Cell Proliferation, Cell Shape, and Microtubule and Cellulose Microfibril Organization of Tobacco BY-2 Cells Are Not Altered by Exposure to Near Weightlessness in Space", *Planta*, Vol. 230, No. 6, pp. 1129–1140, 2009.

[7] Claasen, D.E. and Spooner, B.S., "Impact of Altered Gravity on Aspects of Cell Biology", *International Review Cytology*, Vol. 156, pp. 301–373, 1994.

[8] Zhang, Y., Wang, L., Xie, J., and Zheng, H., "Differential Protein Expression Profiling of Arabidopsis Thaliana Callus under Microgravity on Board the Chinese SZ-8 Spacecraft", *Planta*, Vol. 241, No. 2, pp. 475–488, 2015.

[9] Sáez-Vásquez, J., Caparros-Ruiz, D., Barneche, F., and Echeverría, M., "A Plant SnoRNP Complex Containing SnoRNAs, Fibrillarin, and Nucleolin-like Proteins is Competent For both rRNA Gene Binding and Pre-rRNA Processing in Vitro", *Molecular and Cellular Biology*, Vol. 24, pp. 7284-97, 2004.

[10] Boucheron-Dubuisson, E., Manzano, A.I., Disquet I.L., Matía, I., SáezVasquez, J., van Loon, J.J.W.A., Herranz, R., Carnero-Diaz, E.F., and Medina, J., "Functional Alterations of Root Meristematic Cells of Arabidopsis Thaliana Induced by a Simulated Microgravity Environment", *Journal of Plant Physiology*,Vol. 1, pp. 30-41, 2016.

[11] Matia, I., Gonzallez-Camacho, F., and Herranz, R. "Plant Cell Proliferation and Growth are Altered by Microgravity Conditions in Spaceflight", *Journal of Plant Physiology*, Vol. 167, pp. 184–193, 2010.

[12] Shen-Miller, J. and Hinchman, R.R. "Nucleolar Transformation in Plants Grown on Clinostats", *Protoplasma*, Vol. 185, pp. 194-204, 1995.

[13] Baserga, R. "Is Cell Size Important?", Cell Cycle, Vol. 6, pp. 814-6, 2007.

[14] Artemenko, O.A., "Expression of d1- and d3-Cyclins in Root Meristem Cells of Pisum Sativum L. by Clinorotation", *Journal of Gravitational Physiology*, Vol. 12, pp. 201–202, 2005.

[15] Sytnik, K.M., Kordyum, V.A., Kordyum, E.L., Grabskyy, V.G., Manko, V.G., Nedukha, O.M., and Popova, A.F., *Microorganisms in Space Flight*, Naukova Dumka, Kyiv , Ukraine, 1983.

[16] Polulyakh, Yu.A., Zhadko, S.I., and Klimchuk, D.A., "Plant Cell Plasma Membrane Structure and

[27] Paul, A.L., Manak, M.S., Mayfield, J.D., Reyes, M.F., Gurley, W.B., and Ferl, R.J., "Parabolic Flight Induces Changes in Gene Expression Patterns in Arabidopsis Thaliana", *Astrobiology*, Vol. 11, No. 8, pp. 743–758, 2011.

[28] Aubry-Hivet, D., Nziengui, H., Rapp, K., Oliveira, O., Paponov, I.A., Li, Y., Hauslage, J., Vagt, N., Braun, M., Ditengou, F.A., Dovzhenko, A., and Palme, K., "Analysis of Gene Expression During Parabolic Flights Reveals Distinct Early Gravity Responses in Arabidopsis Roots", *Plant Biology (Stuttg.)*, Vol. 16, No. 1, pp. 129–141, 2014.

[29] Zupanska, A. K., Denison, F.C., Ferl, R.J. and Paul, A.L., "Spaceflight Engages Heat Shock Protein and Other Molecular Chaperone Genes in Tissue Culture Cells of Arabidopsis Thaliana", *American Journal of Botany*, Vol. 100, No. 1, pp. 235–2482013.,

[30] Ferl, R.J., Koh, J., Denison, F., and Paul, A.L., "Spaceflight Induces Specific Alterations In the Proteomes of Arabidopsis", *Astrobiology*, Vol. 15, No. 1, pp. 32–56, 2015.

[31] Keegstra, K., "Plant cell walls", *Plant Physiology*, Vol. 154, No. 2, pp. 483–486, 2010.

[32] Cowles, J.R., Scheld, H.W., Lemay, R., and Petersen, C., "Growth and Lignification in Seedlings Exposed to Eight Days of Microgravity", *Annals of Botany*, Vol. 54, No. pp. 33–48, 1984.

[33] Levine, L.H., Heyeng, A.G., Levine, H.G., Choi, J.W., Davin, L.B., Krikorian, A.D. and Lewis, N.G., "Cell Wall Architecture and Lignin Composition of Wheat Developed in a Microgravity Environment", *Phytochemistry*, Vol. 57, pp. 835–846, 2001.

[34] Paice, M.G. and Lewis, N.G., *Plant Cell Wall Polymers: Biogenesis and Biodegradation*, First Edition, American Chemical Society, Philadelphia, USA, 1989.

[35] Legue, V., Cabane, M., Ladouce, N., Dauphin, A., Grima-Pettenati, J. and Lapierre, C., "The Impact of Gravity on Wood Formation in Eucalyptus Globulus: Experiences in Simulated Microgravity", *26th Ann. Int. Gravitational Physiology Meeting*, Cologne, Germany, 2005.

[36] Hoson, T., Soga, K., Wakabayashi, K., Kamisaka, S. and Tanimoto, E., "Growth and Cell Wall Changes in Rice Roots During Spaceflight", *Plant Soil*, Vol. 255, No. 1, pp. 19–26, 2003.

[37] Hoson, T., "Plant Growth and Morphogenesis under Different Gravity Conditions: Relevance to Plant Life in Space", *Life*, Vol. 4, No. 2, pp. 205–216, 2014.

[38] Laurinavichius, R.S., Yaroschus, A.V., and Marchukajtis, A., "Metabolism of Pea Plants Grown under Space Flight Conditions", *in: N.P. Dubinin (ed.), Biologicheskie Issledovaniya na Orbitalnikh Stanziyakh Salyut, Nauka, Moscow, Russia*, pp. 96–102, 1984, (In Russian).

[39] Gorovoy, L.F., Kasatkina, T.B., Popova, A.F., Kordyum, E.L., Ugolev, A.M., and Kalakutskiy, L.V., Fungi and Algae—Objects of Space Biology, in Problemsof Space Biology, Leningrad, Nauka, Russia, 1991.

[40] Salmi, M.L. and Roux, S.J., "Gene Expression Changes Induced by Space Flight in Single-Cells of the Fern Ceratopterisrichardii", *Planta*, Vol. 229, No. 1, pp. 151–159, 2008.

[41] Nedukha, E.M., "Effects of Microgravity on the Structure and Function of Plant Cell Walls", *International Review of Cytology*, Vol. 170, pp. 39–77, 1997.

[42] Rayle, D.L. and Cleland, R.E., "The Acid Growth Theory of Auxin-Induced Cell Elongation is Alive and Well", *Plant Physiology*, Vol. 99, No. 4, pp. 1271–1274, 1992.

[43] Trewavas, A.J. and Malho, R., "Ca2+ Signaling in Plant Cells: the Big Network", *Curr. Opin. Plant Biology*, Vol. 1, No. 5, pp. 428–433, 1998.

[44] Vernikos, J. and Schneider, V.S., "Space, Gravity and the Physiology of Aging: Parallel or Convergent Disciplines? A Mini-Review", *Gerontology*, Vol. 56, No. 2, pp. 157–166, 2010.

[45] Knight, H., "Calcium Signaling During Abiotic Stress in Plants", *Int. Rev. Cytol.*, Vol. 195, pp. 269–324, 2000.

[46] Nedukha, E.M., "Long Clinostation Influence on the Localization of Free and Weakly Bound Calcium in Cell Walls of Funaria Hygrometrica Moss Protonema Cells", *Advance Space Research*, Vol. 9, No. 11, pp. 83–86, 1989.

[47] Hilaire, E., Paulsen, A.Q., Brown, C.S. and Guikema, J.A., "Microgravity and Clinorotation Cause Redistribution of Free Calcium in Sweet Clover Columella Cells", *Plant Cell Physiology*, Vol. 36, No. 5, pp. 831–837, 1995.

[48] Klymchuk, D.O., Brown, C.S., Chapman, D.K., Vorobyova, T.V. and Martyn, G.M., "Cytochemical Localization of Calcium in Soybean Root Cap Cells in Microgravity", *Adanced Space Research*, Vol. 27, No. 5, pp. 967–972, 2001.

[49] Rasmussen, O., Klimchuk, D.A., Kordyum, E.L., Danevich, L.A., Tarnavskaya, E.B., Lozovaya, V.V., Tairbekov, M.G., Baggerud, C., and Iversen, T.H., "The Effect of Exposure to Microgravity on the Development and Structural Organization of Plant Protoplasts Flown on Biokosmos 9", *Physiologia Plantarum*, Vol. 84, No. 1, pp. 162–170, 1992.

[50] Kordyum, E.L. and Danevich, L.A., "Calcium Balance Changes in Tip Growing Plant Cells under Clinorotation", *Journal of Gravitational Physiology*, Vol. 2, No. 1, pp. 147–148, 1995.

[51] Shevchenko, G. and Kordyum, E.L., "Orientation of Root Hair Growth is Influenced by Simulated Microgravity", *J. Gravitational Physiology*, Vol. 8, No. 1, pp. 35–36, 2001.

[52] Hausmann, N., Fengler, S., Hennig, A., Franz-Wachtel, M., Hampp, R., and Neef, M., "Cytosolic Calcium, Hydrogen Peroxide and Related Gene Expression and Protein Modulation in Arabidopsis Thaliana Cell Cultures Respond Immediately to

Altered Gravitation: Parabolic Flight Data", *Plant Biology (Stuttg.)*, Vol. 16, pp. 120–128, 2014.

[53] Ward, J.M., Pei, Z.M., and Schroeder, J.I.", Roles of Ion Channels in Initiation of Signal Transduction in Higher Plants", *Plant Cell*, Vol. 7, No. 7, pp. 833–844, 1995.