دریافت مقاله: ۱۳۹۹/۰۵/۰۴
پذیرش مقاله: ۱۳۹۹/۰۹/۰۲

(علمی–ترویجی)

تأثیر میکروگراویتی بر محتوای پروتئین‌های هستکی و تنظیم تقسیم سلولی گیاهان

حلیمه حسن‌پور*[۱]

۱- پژوهشگاه هوافضا، وزارت علوم، تحقیقات و فناوری، تهران، ایران، کدپستی: ۱۴۶۶۵-۸۳۴

* استادیار (نویسنده پاسخگو)، ایمیل:

hassanpour@ari.ac.ir

موجودات زندهٔ روی کره زمین در حضور جاذبه ثابت (1g) تکامل یافته‌اند و رشد آنها به میزان بیوسنتز ریبوزوم، پروتئین و تنظیم دقیق فازهای چرخهٔ سلولی ارتباط دارد. میکروگراویتی بر فازهای مختلف چرخهٔ سلولی اثرات یکسانی ندارد و فعالیت برخی از فازها را افزایش و برخی را کاهش می‌دهد. همچنین، در این حالت تعداد چرخهٔ سلولی در واحد زمان تغییر می‌کند. در فرایند رشد سلولی، میزان بیوسنتز ریبوزوم‌ها تحت میکروگراویتی شبیه‌سازی شده کاهش یافته و تنوع زیادی در فراوانی پروتئین‌های هستک (نوکلئولین و فیبریلارین) مشاهده می‌شود. در شرایط عادی بین رشد و تقسیم سلولی هماهنگی وجود دارد، اما شرایط میکروگراویتی این هماهنگی را از بین می‌برد. بررسی پاسخ سلولی گیاهان می‌تواند در پیشرفت دانش زیستی و آماده‌سازی سیستم پشتیبان حیات در فضا کمک نماید.

واژه‌های کلیدی: تقسیم سلولی، رشد، میکروگراویتی، چرخهٔ سلولی

Effect of Microgravity on Nucleolar Protein Contents and Regulation of Plant Cell Division

H. Hassanpour[1*]

1- Aerospace Research Institute, Ministry of Science, Research and Technology, Postal Code: 14665-834, Tehran, IRAN

* Assistant Professor (Corresponding Author): Email:

hassanpour@ari.ac.ir

Living organisms have evolved in the presence of constant gravity (1g) on Earth and their growth is related to rate of ribosome, protein biosynthesis, and regulation of cell cycle phases. Microgravity does not have the same effects on different phases of cell cycle such that activity of some phases is increased. It changes the number of cell cycles per time. In the cell growth process, rate of ribosome biosynthesis is decreased under simulated microgravity and a large variation is observed in abundance of nucleolar proteins (Nucleolin and Fibrillarin). Under normal conditions, growth and cell division are coupled, and microgravity uncouples these processes. The study of plant cellular response can help improvement of biological knowledge and preparation of life support systems in space.

Keywords: Cell Division, Growth, Microgravity, Cell Cycle

۱- مقدمه

گیاهان در مطالعات فضایی برای سیستم پشتیبانی حیات، تولید غذا و تصفیه گازهای اتمسفری اهمیت دارند. گیاهان و میکروارگانیسم‌هایی نظیر جلبک‌های سبز و سیانوباکترها[1] از عناصر ضروری این سیستم هستند که این اهمیت بدلیل نقش آنها در تثبیت دی‌اکسید کربن و تولید اکسیژن می‌باشد. میکروگراویتی از شرایط فضایی است که می‌تواند روی رشد و نمو سلول‌های گیاهی تأثیر داشته باشد. درک پاسخ‌های سلولی و ملکولی گیاه تحت جاذبه نه تنها برای رشد گیاهان در فضا اهمیت دارد، بلکه برای بررسی پاسخ گیاه به تنش‌های غیرزیستی و همچنین توسعهٔ صنعت کشاورزی اهمیت دارد.

مکانیسم‌های زیادی برای درک جاذبه وجود دارد که سبب می‌شوند گیاه به سمت جاذبه یا برخلاف جهت آن برای رسیدن به آب یا نور رشد کند. جاذبه‌گرایی مثبت ریشه برای جذب آب و یون‌های معدنی و نگه داشتن گیاه در خاک ضروری است. از طرفی دیگر، جاذبه‌گرایی منفی بخش هوایی برای جذب نور خورشید ضروری است. موجودات زنده به طور دائم در حال پاسخ دادن به عوامل محیطی مختلف هستند. همهٔ اعمال و مکانیسم‌های زیستی تحت تأثیر شرایط محیطی قرار دارند. مکانیسم اولیه درک جاذبه همراه با مکانیسم‌های دیگر در مرحله تحقیقاتی وجود دارد [۱].

تنش‌های محیطی اکثر اوقات دارای اثرات سینرژیک[2] روی گیاه بوده و منجر به پاسخ‌های پیچیده می‌شوند. بعلاوه تغییر جاذبه ممکن است روی دیگر شرایط محیطی نظیر پراکنش، دسترسی یا غلظت مواد غذایی در خاک و یا اتمسفر هم اثرگذار باشد. در شرایط جاذبهٔ زمین، فرایندهای رشد و تقسیم سلولی در ارتباط مستقیم با یکدیگر هستند. در فازهای مختلف چرخهٔ سلولی، شرایط لازم برای فرایند میتوز و تقسیم سلول مهیا می‌شود. اما نشان داده‌اند که فازهای مختلف سلولی تحت شرایط میکروگراویتی تغییر می‌یابد. رشد سلولی کاهش یافته، ولی تقسیم سلولی تحریک می‌شود [۲]. برای درک بهتر مکانیسم‌های سازگاری و فعالیت‌های سلولی حاصل از میکروگراویتی، نیاز به بررسی فازهای مختلف سلولی است که در این تحقیق بررسی خواهد شد.

۲- گیاهان در مطالعات فضایی

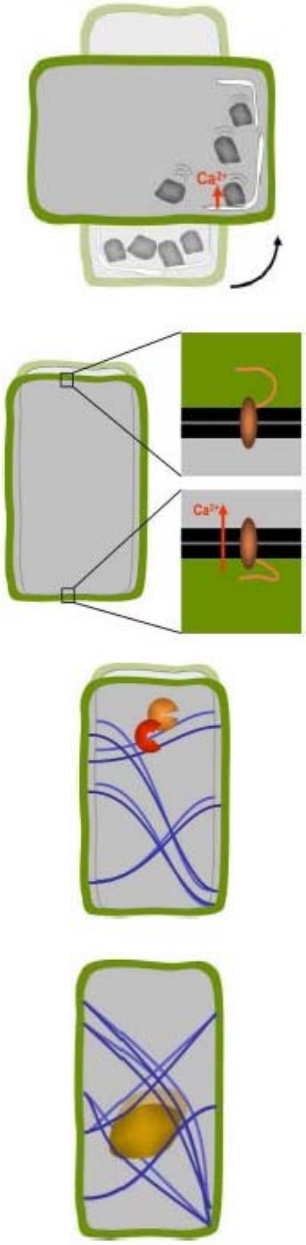
اکتشافات فضایی از زمانی شروع شد که بشر به آسمان نگاه می‌کرد و دربارهٔ هر چیزی که در آسمان می‌درخشید سوال می‌پرسید. امروزه بشر در ایستگاه بین‌المللی فضایی به دور زمین می‌چرخد و به ماه و سیاره قرمز (مریخ) قدم می‌گذارد و با کمک شاتل‌ها، منظومهٔ شمسی و فراتر از آن را کشف می‌کند [۳]. به طور حتم عبور از مرز سیاره زمین و زندگی کردن در سیاره‌های مختلف موجب پیشرفت زندگی در کره زمین خواهد شد. این دوران به عنوان عصر اکتشافات بوده و سبب پیشرفت کل جهان خواهد شد. لازمهٔ اکتشافات فضایی، سازگاری در فضا و سیارات است و رشد گیاهان در این محیط‌ها بخشی از این تلاش‌ها است. گیاهان در سیستم پشتیبان حیات، تولید غذا و تصفیه هوا را به عهده دارند [۴]. گیاهان همراه با میکروارگانیسم‌ها از عناصر حیاتی این سیستم‌ها هستند. میکروارگانیسم‌های فتوسنتزکننده نظیر جلبک‌ها تثبیت دی اکسید کربن، تولید غذا و اکسیژن را به عهده دارند و بخش‌های غیر خوراکی گیاهان نیز توسط باکتری‌های غیرهوازی گرمادوست بازیافت می‌شود. زباله‌های انسانی نیز توسط باکتری‌های فتوهتروتروف[3] و باکتری‌های تثبیت‌کننده نیتروژن بازیافت شده و مواد غیر آلی مورد نیاز گیاهان تامین می‌شود [۵]. همچنین، گیاهان محیط مصنوعی سفینه و سفرهای طولانی‌مدت فضایی را برای فضانوردان قابل تحمل می‌سازند. فاکتورهای محیطی زیادی از جمله بی‌وزنی، تشعشعات و غیره در فضا وجود دارد که روی رشد گیاهان و سلول‌ها تأثیر می‌گذارند. نیروی جاذبه تنها فاکتور دائمی جهت‌دار است که برخلاف تنش‌های زیستی و غیر زیستی، روی نمو همهٔ موجودات به صورت دائمی تأثیر می‌گذارد. تمام اعمال و سازوکارهای زیستی موجودات در زمین تحت تأثیر جاذبه قرار می‌گیرد. بنابراین، میکروگراویتی یک شرایط جدید برای گیاهان محسوب می‌شود که به واسطه آن می‌توان به بررسی مکانیسم‌های موجود در گیاهان پرداخت و تأثیر فاکتورهای محیطی را بر آنها بررسی نمود [۶].

۳- درک جاذبه توسط سلول‌های گیاهی

درک جاذبه در گیاهان نقش مهمی در رشد و نمو و سازگاری آنها به شرایط محیطی دارد. مریستم[4] ریشه رایج‌ترین بخش در گیاه برای بررسی اثر میکروگراویتی بر رشد و تکثیر گیاه است و نقش مهمی در درک جاذبه دارد. ناحیهٔ مریستمی تغییرات جاذبه‌گرایی را درک نموده و پاسخ می‌دهد. ناحیهٔ رشد طولی ریشه، انتقال سیگنال جاذبه‌گرایی را به عهده دارد [۷]. تاکنون چندین مدل برای توضیح درک جاذبه توسط سلول‌ها بر مبنای پاسخ اندام‌های درک‌کننده به جاذبه و ساختار اسکلت سلولی ارائه شده که عبارتست از:

1. Cyanobacteria
2. Synergic
3. Photoheterotroph
4. Meristem

- **مدل استاتولیت-نشاسته:** درک جاذبه از سلول‌های خاصی به نام استاتوسیت[5] شروع می‌شود که حاوی ذرات نشاسته به نام استاتولیت[6] بوده و در اندام‌های مختلف وجود دارند. استاتولیت‌ها در بخش هوایی در سلول‌های آندودرم[7]، سلول‌های ستونک ریشه و آبکش ثانویه ساقه‌های چوبی بالغ قرار دارند [۸]. با تغییر جاذبه، جهت‌گیری و تجمع استاتولیت‌ها تغییر می‌یابد. در واقع با تغییر جاذبه، استاتولیت‌ها جابجا شده و رسوب آنها در موقعیت جدید نیرویی را به غشای پلاسمایی و شبکه آندوپلاسمی وارد می‌کند و سبب فعالیت کانال‌های یونی (Ca^{+2}) و انتقال قطبی اکسین می‌شود (شکل **۱** الف). پراکنش قطبی اکسین موجب رشد متمایز اندام و خمش به سمت جاذبه می‌شود [۸].
- **مدل فشار جاذبه‌ای:** در مدل فشار جاذبه‌ای، کل پروتوپلاست[8] به عنوان سنسور جاذبه عمل نموده و رفتاری شبیه به یک بادکنک پر از آب داشته و به خاطر وزنش، در یک سطح قرار می‌گیرد. وزن پروتوپلاست سبب ایجاد نیرویی شده که روی اتصالات دیواره و غشا در بخش‌های بالا و پایین سلولی اعمال می‌گردد. در این مدل نقش آمیلوپلاست‌های[9] پر از نشاسته، افزایش تراکم کلی پروتوپلاست بوده که به پروتئین‌های غشایی بخش بالا و پایین سلولی نیرو وارد می نماید. این پروتئین‌ها با دیواره‌های پایین و بالای سلولی بر هم کنش دارد (شکل **۱** ب) [۹] و
- **مدل کش بستی[10]:** بیانگر این است که اجزای اسکلت سلولی (میکروتوبول[11] و فیلامنت‌های اکتین[12]) در جاذبه‌گرایی نقش دارند. عوامل خارجی نظیر نیروی جاذبه، باد، نیروی اسمزی و چسبندگی سبب تغییر آرایش اجزای اسکلت سلولی می‌شوند. نیروی ایجاد شده بر پارامترهای دینامیکی و در پی آن برفرایندهای بیوشیمیایی تأثیر می‌گذارد. این تغییر در آرایش اسکلت سلولی می‌تواند بر بسیاری از خصوصیات زیستی سلول تأثیر گذارد (شکل **۱** ج). در مدل اصلاح شده کش‌بستی، فشار اعمال شده توسط وزن اندامک‌های سنگین (نظیر هسته) و همچنین عوامل خارجی سبب تغییر آرایش فیلامنت‌های اسکلت سلولی می‌شود (شکل **۱** د) [۱۰].



شکل (۱): مدل‌های مختلف درک جاذبه سلولی در گیاهان. الف) مدل استاتولیتی، ب) مدل فشار جاذبه‌ای، ج) مدل کش‌بستی و د) مدل اصلاح شده کش‌بستی [۹].

5. Statocyte
6. Statolyt
7. Endoderm
8. Protoplast
9. Amyloplasts
10. Tensegrity
11. Microtubule
12. Actin Filaments

۴- ارتباط رشد و تکثیر سلولی

برای مطالعات رشد و تکثیر سلولی معمولاً از گیاه آرابیدوپسیس[۱۳] استفاده می‌کنند. چرخهٔ زندگی کوتاه، ژنوم کاملاً توالی‌یابی شده و وجود چندین تراریخت از ویژگی‌های این گیاه است. در سلول‌های مریستمی، رشد و تکثیر به شدت به هم وابسته‌اند که شایستگی[۱۴](کارایی) مریستمی نامیده می‌شود. در واقع پس از رشد سلولی، تقسیم صورت گرفته و سلول‌های دختری ایجاد می‌شود. تحت شرایط 1g زمینی، سیگنال جاذبه‌گرایی سبب تحریک رشد ریشه اولیه در جهت جاذبه می‌شود. تحریکات مکانیکی با دخالت اکسین سبب تنظیم بیان انواعی از مولکول‌های دخیل در رشد و تکثیر سلولی شده و سپس فرایندهای سنتز پروتئین و چرخهٔ سلولی تحریک می‌شود [۷].

۴-۱- چرخهٔ سلول گیاهی

تقسیم سلولی یکی از فرایندهایی است که در رشد سلول نقش دارد. در واقع کنترل چرخهٔ سلولی برای درک رشد و نمو گیاه ضروری است. چرخهٔ سلولی یک فرایند منظم و مداوم (تکرار شونده) است که در آن تکثیر مواد ژنتیکی و تفکیک جفت کروموزم‌ها در دو سلول دختری صورت می‌گیرد. این چرخه از چهار فاز متوالی G_1، S، G_2 و میتوز تشکیل شده است. فازهای gap(G) (G_0، G_1 و G_2)، فاز تکثیر DNA (فاز S) را از فاز میتوز (M) جدا می‌کند و اگر فازها پی در پی انجام شوند، چرخه کامل می‌شود.

در فاز G_1، سنتز پروتئین، RNA و ذخیره انرژی به شکل ATP اتفاق می‌افتد. در فاز S (فاز سنتز DNA) تکثیر DNA صورت می‌گیرد. فاز G_2، فاز دیگر رشد است که در آن DNA دوتایی شده و میزان زیادی پروتئین سنتز می‌شود. در این فاز سلول‌ها برای تقسیم میتوز آماده می‌شوند. بالاخره، طی فاز M دو سلول دختری ایجاد می‌شود. مهمترین نقاط تنظیمی چرخهٔ سلولی، مراحل گذار G_1/S و G_2/M هستند که تحت شرایط محیطی مختلف به عنوان نقاط چک پوینت به شمار می‌روند [۱۱].

۴-۲- کنترل چرخهٔ سلولی

چرخهٔ سلولی یوکاریوت‌ها[۱۵]در چند نقطه تنظیم می‌شود. این نقاط چک پوینت، برای فعال‌سازی رده‌های خاصی از پروتئین کینازهای ترئونین-سرینی[۱۶]است. پروتئین‌کینازها برای فعال شدن نیازمند اتصال به پروتئین‌های تنظیمی خاصی به نام سایکلین‌ها[۱۷]می‌باشند و به سایکلین‌های وابسته به کیناز (CDKs) معروفند. سایکلین‌ها سازوکارهای اولیه برای کنترل فعالیت CDK را آماده می‌نمایند. زیرواحد CDK در حالت عادی غیرفعال است، مگر آنکه با اتصال به یک سایکلین فعال شوند [۱۲].

فعالیت CDK در چرخهٔ سلولی دارای نوسان است، به طوریکه در فاز G_1 فعالیت کم و طی میتوز به اوج فعالیت می‌رسد. این نوسان فعالیت بدلیل سنتز و پروتئولیز[۱۸]ترکیبات تنظیمی از طریق یوبی‌کوئیتین[۱۹]در نقاط خاصی از چرخه منشا می‌گیرد. جهت خروج از میتوز و برگشت به فاز G_1، نیازمند غیرفعال سازی CDK از طریق تخریب سایکلین‌ها می‌باشد [۱۳]. اگرچه چرخهٔ سلولی در مراحل متعددی تنظیم می‌شود، سیگنال‌های خارج سلولی بنظر می‌رسند در دو نقطهٔ اصلی G_1/S و G_2/M عمل می‌نمایند. کمپلکس‌های مختلف سایکلین/ CDK، پروتئین‌های هدف را فسفریله[۲۰]نموده و به فعال‌سازی و بازدارندگی تغییرات پس‌ترجمه‌ای جهت عبور از نقاط چک پوینت نیاز است [۱۴].

۴-۳- کشت سلولی و همزمانی فازهای سلولی

کشت سوسپانسیون سلولی بدلیل هموژن بودن سلول‌ها از نظر همزمانی فازهای چرخهٔ سلولی، مدل کاملی برای بررسی اثرات جاذبه است. از این‌رو، کشت‌های سلولی ابزاری قدرتمند برای مطالعهٔ پاسخ سلول به تنش‌های محیطی است. همچنین، به دلیل همزمانی از نظر تقسیم، مناسب‌ترین سیستم برای آنالیز دقیق چرخهٔ سلولی محسوب می‌شود. لاین MM_2d سلولی آرابیدوپسیس حاوی دسته‌های کوچک یک شکل از سلول‌های کرم رنگ بوده که رشد سریع و تراکم زیاد داشته و مناسب برای مطالعه هستند. در واقع، جمعیتی از سلول‌های تمایز نیافته مشابه سلول‌های مریستمی عمل می‌نمایند [۱۵]. سلول‌ها در کشت سلولی به طور همزمان در فاز یکسانی از چرخهٔ سلولی قرار دارند. برای توقف چرخهٔ سلولی از بازدارنده‌های چرخهٔ سلولی یا کمبود مواد غذایی استفاده می‌نمایند، که با حذف بازدارنده یا تأمین منبع غذایی، سلول‌ها دوباره از نظر چرخهٔ سلولی فعال می‌شوند.

13. Arabidopsis
14. Competence
15. Eukaryotes
16. Serine/threonine Protein Kinase
17. Cyklins
18. Proteolysis
19. Ubiquitin
20. Phosphorylation

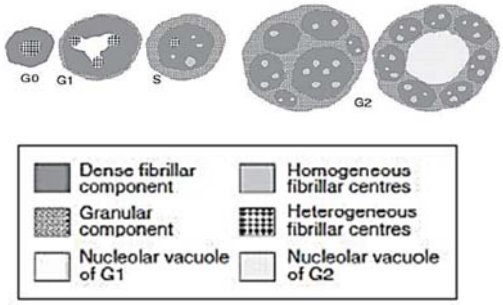
در کشت سوسپانسیون سلول آرابیدوپسیس از بازدارنده افیدیوکولین[21] برای مطالعه استفاده شد و سیستم مناسبی برای دنبال کردن ورود دوباره سلول‌ها به چرخهٔ سلولی و بررسی فاز S است. افیدیکولین نوعی سم قارچی بوده که DNA پلیمراز را بلوکه می‌کند. استفاده از افیدیوکولین بیش از ۸۰ درصد سلول‌ها را در فاز S نگه می‌دارد و فازهای مختلف چرخهٔ سلولی را می‌توان مطالعه نمود [۱۵].

۴-۴- ارتباط رشد سلولی با سنتزریبوزوم و هستک

رشد سلول با تقسیم سلولی همراه است. برای تکثیر سلولی بایستی چرخهٔ سلولی فعالیت بالایی داشته باشد. از طرفی، رشد سلول با افزایش اندازهٔ غیر قابل برگشت سلول همراه است که محتوی سیتوپلاسم افزایش و واکوئل‌های درون سلولی گسترش می‌یابد. هنگام رشد سلولی سنتز پروتئین‌ها نیز صورت می‌گیرد و ارتباط زیادی با بیوسنتز ریبوزوم‌ها دارد. ریبوزوم‌ها کار ترجمهٔ mRNA به پروتئین را به عهده دارند. بیوسنتز ریبوزوم‌ها در هستک انجام می‌شود. در سلول‌های در حال تکثیر، مورفولوژی هستک به عنوان یک مارکر ساختاری برای رشد و تکثیر سلولی است. ویژگی‌های مختلف هستک نظیر اندازه، پراکنش، تجمع ترکیبات یا سطح پروتئین‌های هستکی تغییرات زیادی را در طول چرخهٔ سلولی نشان می‌دهند و به شدت در ارتباط با سطح رونویسی و نقش پیش‌سازهای ریبوزومی هستند [۷].

۴-۵- هستک‌های گیاهان در چرخهٔ سلولی

هستک رونویسی ژن‌های rRNA، بلوغ رونوشت‌ها و انتقال ریبوزوم به سیتوپلاسم را به عهده دارد [۱۶]. ویژگی‌های مورفولوژیکی هستک در هر فاز از سنتز ریبوزوم متفاوت است. در مرحله اینترفاز، هستک دارای سه جزء اصلی است: مراکز فیبریلار[22](FCs)، فیبریلار متراکم (DFC) و گرانولار[23](GC) است که گاهی با ساختارهای دیگر نظیر واکوئل‌ها همراه هستند. اندازه نسبی هستک و پراکنش ترکیبات هستک در شکل **۲** نشان داده شده است. ویژگی‌های مورفولوژیکی و مورفومتری در ارتباط با میزان فعالیت پردازش و رونویسی هستکی است. FCs به rDNA در بخش کمپلکس‌های رونویسی قلاب می‌شود و به دو شکل هموژن و هتروژن وجود دارند. FCsهای هموژن اغلب در زمانی‌که هستک‌ها فعال و تولیدکنندهٔ ریبوزوم هستند، ظاهر می‌شوند. ولی FCsهای هتروژن، زمانی‌که فعالیت کم رونوشت‌های هستکی باشد ظاهر می‌شوند. DFC در مراحل اولیه از پردازش پیش rRNA وجود دارد. در نهایت بخش گرانولار، بیشتر مراحل پردازش RNA و تغییر RNA برای تشکیل اجزا پیش ریبوزومی اتفاق افتاده و در سیتوپلاسم برای مراحل بعدی و بلوغ ریبوزوم آماده می‌شوند [۱۷].



شکل (۱): مدل‌های هسته‌ای در مراحل مختلف اینترفاز [۱۸].

۴-۶- پروتئین‌های هستکی و نقش آنها در بیوسنتز ریبوزوم

مطالعهٔ پروتئومی هستک در سوسپانسیون سلولی آرابیدوپسیس، حدود ۲۱۷ پروتئین در دو دسته پروتئین‌های غیرهستکی و غیر ریبوزومی را نشان داد. هستک‌ها دارای پروتئین‌های ویژهٔ زیادی هستند. تغییر هستک طی چرخهٔ سلولی ارتباط زیادی با تغییر فراوانی و پراکنش پروتئین‌های هستک دارد. نوکلئولین[24] و فیبریلارین[25] از فراوانترین پروتئین‌های هستکی هستند [۱۹].

نوکلئولین از اصلی‌ترین پروتئین هستکی غیر ریبوزومی در سلول‌های یوکاریوتی در حال تکثیر است. این پروتئین نقش مهمی در رشد و نمو گیاهان و دیگر ارگانیسم‌های یوکاریوتی عالی دارد و در مراحل مختلف بیوژنز ریبوزوم از جمله رونویسی RNA پلیمراز I، پردازش پیش rRNA و نیز تجمع و انتقال اجزا ریبوزومی نقش دارد [۲۰]. بعلاوه، نوکلئولین در فرایندهای مختلف سلولی در هسته و سیتوپلاسم شامل سازماندهی و پایداری کروماتین، سیتوکینز[26]، تکثیر سلولی و پاسخ به تنش نیز نقش دارند [۲۱]. نوکلئولین در گیاهان، به عنوان پروتئین‌های شبیه نوکلئولین در نظر گرفته می‌شوند. آرابیدوپسیس دو ژن نوکلئولین، $AtNUC-L_1$ و

21. Efidokoline
22. Fibrillar
23. Granular
24. Nucleolin
25. Fibrillarin
26. Cytokinesis

$AtNUC-L_2$ را به رمز در می‌آورد، در حالیکه حیوانات و مخمرها تنها دارای یک ژن نوکلئولین هستند. با این وجود، تنها ژن $AtNUC-L_1$ در شرایط رشد نرمال بیان می‌شود. قرارگیری و پراکنش پروتئین شبه نوکلئولین در هر بخش هستک مرتبط با فرایندهای مختلفی است. در هستک‌های گیاهی، پروتئین شبه نوکلئولین در DFC پیرامون FCs است که بیانگر نقش آن در کنترل رونویسی و پردازش پیش RNA است [۲۲]. در واقع، بیان بالای پروتئین شبه نوکلئولین در ارتباط با پیشرفت چرخهٔ سلولی و تکثیر سلول است و در فاز G_2 به ماکزیمم رسیده و سنتز پیش rRNA و پردازش آن به بالاترین سطح می‌رسد [۱۶]. به علاوه، آسیب ژن‌های نوکلئولین هستک موجب کاهش رشد، طولانی شدن چرخهٔ سلولی و نقص سیستم آوندی می‌شود. همچنین، نشان داده‌اند که نوکلئولین در رشد اندام‌های مرتبط با اکسین و شکل دهی به آن‌ها نقش داشته که بیانگر تأثیر نوکلئولین ها در کنترل تکوین گیاه می‌باشد [۲۳].

فیبریلارین پروتئین هستکی مهمی است که توالی و عملکرد آن طی تکامل از آرکئوباکترها[۲۷] تا یوکاریوت‌های عالی حفاظت شده است [۲۴]. در آرابیدوپسیس دو ژن، $AtFib_1$ و $AtFib_2$ فیبریلارین را رمز می‌کنند. فیبریلارین در بلوغ rRNA و متیلاسیون[۲۸] RNA نقش دارد. بنابراین، به عنوان مارکر هستک‌های فعال به شمار می‌رود. فیبریلارین در ناحیه گذر بین FC و DFC در اینترفاز هستک وجود دارد و محل رونویسی rDNA و پردازش پیش rRNA است. در فاز G_2 وقتی فعالیت هستک افزایش می‌یابد، مقدار فیبریلارین دو برابر شده و قبل از میتوز به سطح ماکزیمم می‌رسد [۲۴].

۴-۷- فعالیت هستک در شرایط تنش

هستک ساختار دینامیکی دارد و از یک سلول به سلول دیگر بسته به میزان رونویسی، اندازه و مورفولوژی آن متفاوت است. شواهد مختلف نشان داده است که هستک در درک و پاسخ به تنش‌های محیطی نقش دارد. تنش‌های محیطی از نظر تأثیر بر تولید زیرواحدهای ریبوزومی و رشد متفاوت بوده و اغلب سبب تغییر در سازماندهی و ترکیب هستک می‌شوند. تنش‌های مختلف سبب از هم پاشیدگی هستک‌ها و جدایشDFC و GC می‌شوند [۲۵]. از هم پاشیدگی ترکیبات هسته‌ای به دنبال تغییر فعالیت هسته‌ای و بیوژنز ریبوزوم رخ می‌دهد. شرایط میکروگراویتی به عنوان یک تنش، ساختار هستک را در گیاهان تغییر می‌دهد و ترکیبات هستکی را تخریب می‌نماید. مطالعه فراساختار هسته در سلول‌های تحت میکروگراویتی، افزایش تکثیر سلولی، تغییر ریبوزوم‌ها، هستک‌های کوچک و پراکنش غیر طبیعی ترکیبات هسته‌ای را نشان داد [۲].

۵- اثر میکروگراویتی بر رشد و تکثیر سلول‌های آرابیدوپسیس

اثر میکروگراویتی بر گیاه آرابیدوپسیس در چندین مطالعه بررسی شده است. بخش‌های مختلف گیاه از قبیل دانه‌رست، بافت مریستم ریشه، کالوس و اخیرا کشت سوسپانسیون سلول برای مطالعه استفاده شده است [۲۶]. آزمایشات انجام شده تحت شرایط میکروگراویتی واقعی در ایستگاه بین المللی فضایی توسط پروژه آژانس فضایی اروپا و ناسا انجام شد. نتایج نشان داد که جاذبه نقش مهمی در رشد و نمو گیاهان دارد و تغییر جاذبه رشد و تکثیر سلول را تحت تأثیر قرار می‌دهد. تغییر جاذبه موجب عدم هماهنگی در فرآیندهای رشد و تکثیر سلولی می‌شود [۲۷]. آزمایشات مداری انجام شده در ایستگاه بین المللی فضایی روی سلول‌های مریستمی ریشه نشان داد که در جاذبه صفر (عدم جاذبه) فرایندهای رشد و تکثیر سلول‌های مریستمی هماهنگ نیستند. در سلول‌های مریستمی ریشه، میزان تقسیم سلولی تحت میکروگراویتی در مقایسه با کنترل بیشتر است. رشد سلولی با اندازه‌گیری میزان بیوسنتز ریبوزوم و سطح پروتئین نوکلئولین هستک تخمین زده شد و در شرایط میکروگراویتی کاهش یافت. اندازه هستک نیز در دانه‌رست‌های رشد یافته تحت شرایط میکروگراویتی خیلی کوچکتر از شرایط کنترل بود. در نتیجه، رشد و تکثیر سلول در شرایط جاذبه زمینی (1g) بشدت به هم وابسته و هماهنگ‌اند. در غیاب جاذبه، فرایندها بصورت مستقل و ناهماهنگ درآمده و تکثیر سلولی افزایش یافته ولی رشد و اندازه سلول کاهش می‌یابد [۲ و ۲۸].

آنالیز فلوسایتومتری[۲۹] نشان داد که میکروگراویتی شبیه‌سازی شده، فرایندهای چرخهٔ سلولی را در کالوس تغییر داد و موجب افزایش فازهای S و G_2/M و کاهش فاز G_1 در کشت سوسپانسیون سلولی شد [۲۹]. به علاوه سطح بیان ژن‌های تنظیم‌کنندهٔ چرخهٔ سلولی تحت میکروگراویتی شبیه‌سازی شده کاهش یافت. آنالیز ملکولی نشان داد که سطح فعالیت ژن‌های هستکی، ژن‌های نوکلئولین و فیبریلارین، تحت میکروگراویتی شبیه‌سازی شده افزایش یافت. آنالیز میکروآرری[۳۰] تغییر بیان ژن‌های سلول‌ها را تحت جاذبه تغییر یافته نشان داد که به طور

27. Arqueobacterias
28. Methylation
29. Flow Cytometry
30. Microarray

عمده بیشتر مربوط به ژن‌های پاسخ به تنش غیرزیستی و متابولیسم ثانویه است. تیمار کوتاه مدت تغییر جاذبه، به طور عمده سبب تغییرات پس ترجمه‌ای پروتئین (فسفوریلاسیون/ دفسفوریلاسیون) شده و در بیان ژن تغییری ایجاد نمی‌شود [۲۹]. در واقع تحت میکروگراویتی کوتاه مدت، تغییر ترکیبات سلولی سریعتر از تنظیم مجدد بیان ژن صورت می‌گیرد.

مطالعات تأثیر میکروگراویتی بر دانه‌رست گیاه آرابیدوپسیس بیانگر این بود که تکثیر سلولی و روند چرخهٔ سلولی تغییر معنی‌داری یافت و رشد کاهش یافت. به علاوه، پیشرفت چرخهٔ سلولی با روش فلوسایتومتری و بیان ژن سایکلینB_1، نوعی کاهش ورود به میتوز را تحت میکروگراویتی نشان داد. میزان بیوسنتز ریبوزوم کاهش یافت. سطح پایین نوکلئولین نیز منجر به کاهش فعالیت هستکی و بیوسنتز ریبوزوم شد [۳۰].

بررسی اثر میکروگراویتی بر مراحل مختلف تقسیم میتوز و آسیب DNA بر گیاهچه‌های برنج نشان داد که فرایندهای نموی بسیار ضعیف‌تر از کنترل زمینی در گیاهچه‌ها صورت می‌گیرد. سیستم ریشه‌ای توسعه بیشتری یافته و تنوع کروموزومی از جمله چسبندگی در پروفاز و تلوفاز، داربست سلولی و شکست کروموزومی تحت میکروگراویتی افزایش یافت [۳۱].

۶- نتیجه‌گیری

رشد و تقسیم سلولی در شرایط جاذبهٔ زمینی در ارتباط و هماهنگ با یکدیگر می‌باشند. با تغییر جاذبه و شرایط میکروگراویتی فازهای چرخهٔ سلولی تغییر می‌نماید. فازهای S و G_2/M تحت میکروگراویتی افزایش یافته و فاز G_1 کاهش می‌یابد. برای مطالعهٔ چرخهٔ سلولی معمولاً از سلول‌های مریستمی بافت ریشه استفاده می‌نمایند، ولی بدلیل محدویت دست‌یابی به بیومس می‌توان از کشت سوسپانسیون سلولی بدلیل هموژن بودن و همزمانی تقسیم سلولی استفاده نمود. در شرایط میکروگراویتی، تکثیر سلولی افزایش یافته، ولی بیوسنتز ریبوزوم، اندازه هستک و رشد سلولی کاهش می یابد. در واقع ناهماهنگی بین فرایند رشد و تقسیم سلولی ایجاد می‌شود.

۷- قدردانی

این مقاله حاصل پروژهٔ «بررسی نحوه سازش و پاسخ گیاهان عالی به شرایط میکروگراویتی» در پژوهشگاه هوافضا است که بدینوسیله از مسئولین محترم مربوطه قدردانی می‌شود.

۸- مراجع

[1] Barlow, P.W., "Gravity Perception in Plants: A Multiplicity of Systems Derived by Evolution?", *Plant, Cell and Environment,* Vol. 18, No. 9, 1995, pp. 951–962, 1995.

[2] Matía, I., Gonzalez-Camacho, F., Herranz, R., and Kiss, J.Z., "Plant Cell Proliferation and Growth Are Altered by Microgravity Conditions in Spaceflight", *Journal of Plant Physiology*, V0l. 167, No. 3, pp. 184–193, 2010.

[3] Musk, E., "Making Humans a Multi-Planetary Species", *New Space*, Vol. 5, No. 2, pp. 46–61, 2017.

[4] Finger, B.W., Lantz, G.A., and Theno, T.W., *Mars One Habitat ECLSS (ECLSS) Conceptual Design Assessment,* Paragon Space Development Corporation, Michigan, 2015.

[5] Lasseur, Ch., Paille, C., Lamaze, B., Rebeyre, P., Rodriguez, A., Ordonez, L., Marty, F., "Melissa: The European Project of Closed Life Support System", *Gravitational and Space Biology,* Vol. 23, No. 2, pp. 3–12, 2010.

[6] Herranz, R. and Medina, F.J., "Cell Proliferation and Plant Development under Novel Altered Gravity Environments", *Plant Biology*, Vol. 16, pp. 23–30, 2014.

[7] Medina, F.J. and Herranz, R., "Microgravity Environment Uncouples Cell Growth and Cellproliferation in Root Meristematic Cells: The Mediator Role of Auxin", *Plant Signaling and Behavior*, Vol. 5, No. 2, pp. 176–179, 2010.

[8] Gerttula, S., Zinkgraf, M., and Groover, A., "Transcriptional and Hormonal Regulation of Gravitropism of Woody Stems in Populus", *The Plant Cell-American Society of Plant Biologists*, Vol. 27, No. 10, pp. 2800–2813, 2015.

[9] Chebli, Y. and Geitmann, A., "Gravity Research on Plants: Use of Single-Cell Experimental Models", *Frontiers in Plant Science*, Vol. 2, pp. 1–10, 2011.

[10] Hamant, O. and Haswell, E.S., "Life Behind the Wall: Sensing Mechanical Cues in Plants", *BMC Biology*, Vol. 15, No. 1, pp. 59, 2017.

[11] Dewitte, W. and Murray, J.A.H., "The Plant Cell Cycle", *Annual Review of Plant Biology*, Vol. 54, No. 1, 2003, pp. 235–264.

[12] Inzé, D. and De Veylder, L., "Cell Cycle Regulation in Plant Development", *Annual Review of Genetics*, Vol. 40, No. 1, pp. 77–105, 2006.

[13] Scofield, S., Jones, A., and Murray, J.A.H., "The Plant Cell Cycle in Context", *Journal of Experimental Botany,* Vol. 65, No. 10, pp. 2557–2562, 2014.

[14] De Veylder, L., Beeckman, T., and Inzé, D., "The Ins and Outs of the Plant Cell Cycle", *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, Vol. 8, No. 8, pp. 655–665, 2007.

[15] Menges, M. and Murray, J.A.H., "Synchronization, Transformation, and Cryopreservation of Suspension-Cultured Cells", *Methods in Molecular Biology*, Vol. 323, pp. 45–61, 2006.

[16] Sáez-Vásquez, J. and Medina, F.J., "The Plant Nucleolus", *Advances in Botanical Research*, Vol. 47, No. 8, pp. 1–46, 2008.

[17] Thiry, M. and Lafontaine, D.L.J., "Birth of a Nucleolus: The Evolution of Nucleolar Compartments", *Trends in Cell Biology*, Vol, 15, No. 4, pp. 194–199, 2005.

[18] González-Camacho, F. and Medina, F.J., "The Nucleolar Structure and the Activity of Nopa 100, a Nucleolin-Like Protein, During the Cell Cycle in Proliferating Plant Cells", *Histochemistry and Cell Biology,* Vol. 125, No. 1–2, pp. 139–153, 2006.

[19] Shaw, P.J., *Nucleolus, Encyclopedia of LifeSciences (ELS)*, *John Wiley & Sons*, Chichester, 2005.

[20] Montacié, Ch., Durut, N., Opsomer, A., Palm, D., Comella, P., Picart, C., Carpentier, M.Ch., Pontvianne, F., Carapito, Ch., Schleiff, E., and Saez–Vasquez, J., "Nucleolar Proteome Analysis and Proteasomal Activity Assays Reveal a Link Between Nucleolus and 26s Proteasome in a. Thaliana*", Frontiers in Plant Science*, Vol. 8, No. 10, pp. 1–13, 2017.

[21] Durut, N. and Sáez-vásquez, J., "Nucleolin: Dual Roles in rDNA Chromatin Transcription", *Gene*, Vol. 556, No. 1, pp. 7-12, 2015.

[22] De Cárcer, G. and Medina, F.J., "Simultaneous Localization of Transcription and Earlyprocessing Markers Allows Dissection of Functional Domains in the Plant Cell Nucleolus", *Journal of Structural Biology*, Vol. 128, No. 2, pp. 139–151, 1999.

[23] Petricka, J.J. and Nelson, T. M., "Arabidopsis Nucleolin Affects Plant Development and Patterning", *Plant Physiology-American Society Cell Biology*, Vol. 144, No. 1, pp. 173–186, 2007.

[24] Rodriguez-corona, U., Sobol, M., Rodriguez-Zapata, L.C., and Hozak, P., "Fibrillarin From Archaea to Human", *Biology of the Cell*, Vol. 107, No. 6, pp. 159–174, 2015.

[25] Shav-Tal, Y., Blechman, J., and Zipori, D., "Dynamic Sorting of Nuclear Components into Distinct Nucleolar Caps During Transcriptional Inhibition", *Molecular Biology of the Cell-American Society Cell Biology*, Vol. 16, No. 5, pp. 2395– 2413, 2005.

[26] Kamal, K.Y., Herranz, R., Van Loon, J.J.W.A., Christianen, P.C.M., and Medina, F.J., "Evaluation of Simulated Microgravity Environments Induced by Diamagnetic Levitation of Plant Cell Suspension Cultures", *Microgravity Science and Technology,* Vol. 28, No. 3, pp. 309–317, 2016.

[27] Herranz, R., Valbuena, M.A., Youssef, Kh., and Medina, F.J., "Mechanisms of Disruption of Meristematic Competence by Microgravity in Arabidopsis Seedlings", *Plant signaling & behavior*, Vol. 9, No. 4, p. 28289, 2014.

[28] Kamal, K.Y,, Herranz, R., Van Loon, J.J.W.A., and Medina, F.J., "Simulated Microgravity, Mars Gravity, and 2g Hypergravity Affect Cell Cycle Regulation, Ribosome Biogenesis, and Epigenetics in Arabidopsis Cell Cultures". *Scientific Reports,* Vol. 8, pp. 1-16, 2018.

[29] Manzano, A.I., Herranz, R., Manzano, A., van Loon, J.J.W.A., and Medina, F.J., "Early Effects of Altered Gravity Environments on Plant Cell Growth and Cell Proliferation: Characterization of Morphofunctional Nucleolar Types in an Arabidopsis Cell Culture System", *Frontiers in Astronomy and Space Sciences*, Vol. 3, pp. 1–13, 2016.

[30] Manzano, A.I., Matia, I., Gonzalez- Camacho, F., Carnero- Diaz, E., and van Loon, J.J.W.A., "Germination of Arabidopsis Seed in Space and in Simulatedmicrogravity: Alterations in Root Cell Growth and Proliferation", *Microgravity Science and Technology*, Vol. 21, No. 4, pp. 293–297, 2009.

[31] Mouhamad, R.S., Shallal, H.H., and Al-Daoude, A., "Microgravity Effects on the Growth, Cell Cytology Properties and DNA Alterations of Two Iraqi Local Plants", *Rice Research*, Vol. 7, No. 2, pp. 293-297, 2019.