

УДК 581.184.1

РОЛЬ ДВИЖЕНИЙ ЗЕМЛИ В ОРИЕНТАЦИИ РАСТЕНИЙ – ПЛАНЕТАРНЫЙ МЕХАНИЗМ

Обзор

© 2021 А.М. Оловников

*Институт биохимической физики им. Н.М. Эмануэля РАН, 119334 Москва, Россия;
электронная почта: olovnikov@gmail.com*

Поступила в редакцию 06.10.2021

После доработки 06.10.2021

Принята к публикации 07.10.2021

Согласно предлагаемой теории, богатые крахмалом частицы (статолиды), перемещаясь по инерции в сенсорных клетках (статоцитах) корней и стеблей, помогают растению преобразовывать движения Земли в сигналы, необходимые для восприятия растением его ориентации относительно вектора силы тяжести. Движения Земли отличаются постоянной вариабельностью, что, в частности, относится к так называемым полярным движениям и колебаниям оси вращения планеты. Статолиды в каждый данный момент движутся в цитоплазматической жидкости статоцитов по инерции под действием движений Земли, сохраняя траекторию, заданную предыдущим движением колеблющейся планеты. В отличие от статолидов стенки статоцита перемещаются в пространстве вместе со всем растением и с Землёй в строгом соответствии с текущим направлением движения оси планеты. Это приводит к неизбежному столкновению статолидов с клеточной стенкой/мембраной. Цитоплазматическая жидкость, как субстанция сохраняющая форму, не препятствует инерциальному движению статолидов, ударяющих в стенку статоцита как в цель. Ударяясь о мембрану, статолиды вызывают в месте удара высвобождение ионов и других факторов, которые в дальнейшем участвуют в гравитропном процессе. Давление статолидного осадка на дно статоцита и позиция этого осадка не относятся к базовыми факторам гравитропизма.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: гравитропизм растений, перцепция ориентации растений, переориентация, закон синуса, статоциты, статолиды, грависенсинг, движения Земли.

DOI: 10.31857/S0320972521110051

ВВЕДЕНИЕ

Гравитропизм или геотропизм растений – это реакция, которая направляет рост растений параллельно вектору силы тяжести. Ярким проявлением гравитропного роста растений является их универсальная способность восстанавливать ориентацию органов после принудительной переориентации растения. Особый интерес в гравитропизме представляет его самая ранняя стадия, «перцепция ориентации», т.е. механизм распознавания растением своего положения относительно вектора гравитации. Обычно считается, что эффект вызван гравитационным притяжением к Земле особых амилопластов, наполненных крахмалом, также известных как статолиды. Хотя гравитация является одним из наиболее важных факторов окружающей среды, с которыми сталкивается растение, его способность ориентироваться относительно вектора гравитации, по-видимому, не контролируется притяжением статолидов к Земле, поскольку действие слишком слабое. В отличие от принятой парадигмы гравитропизма растений здесь

выдвигается идея, согласно которой растения практикуют особый механизм восприятия ориентации, использующий особенности движения Земли в космосе.

Гравитропизм растений широко изучается с 19 века [1], и его наиболее популярным объяснением стала статолидная теория [2–5], согласно которой богатые крахмалом пластиды, или статолиды, будучи тяжелее цитоплазмы, оседают на дно чувствительных клеток (статоцитов), а затем запускают рост с асимметричным изгибом, который восстанавливает правильную ориентацию растения.

Несмотря на прогресс в этой области, самая ранняя фаза гравитропизма растений, т.е. восприятие растениями своей ориентации, остаётся неясной по сей день [6]; последующие стадии гравитропизма успешно расшифровываются, но самая первая стадия остаётся неуловимой. Между тем есть свидетельства того, что растения обнаруживают изменение своей ориентации за доли секунды, и поэтому можно предположить, что растение сначала должно выполнить восприятие ориентации, и только затем оно пере-

ходит к асимметричному распределению факторов роста, которые позволяют выполнять ростовые изгибы органов как проявление положительного (рост корней вниз) и отрицательного (рост побегов вверх) гравитропизма. Здесь обосновывается, что на первой стадии гравитропизма растениям было бы выгодно использовать особый механизм, основанный на колебательных движениях Земли и непрерывных сдвигах её оси вращения. Притяжение компонентов растений к центру Земли играет роль только на последующих стадиях гравитропизма.

СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ И ПЛАНЕТАРНЫЙ МЕХАНИЗМ

Современные объяснения гравиперцепции растений. В ходе долгой истории изучения гравитропизма растений [4, 7] было установлено, что ранние фазы этого процесса связаны с ролью амилопластных статолитов, которые осаждаются в эндодермальных клетках побегов и клетках колумеллы корней, хотя механизм их функционирования оставался неизвестным, несмотря на обилие экспериментов [8].

Теория Cholodny–Went об асимметричном распределении фитогормона ауксина как необходимой предпосылки для тропического изгиба органов растений остаётся объединяющей концепцией после 100 лет исследований [9, 10], но открытие асимметрии в распределении гормонов роста, ионов и других факторов в ответ на переориентацию растений не прояснили суть инициирующего события – как растение «узнаёт» о своём положении в пространстве?

Современные теории гравитропизма растений основаны на парадигме, согласно которой процесс начинается с гравитационного притяжения сенсорных частиц, таких как статолиты, к Земле. Некоторое время конкурировали две модели гравиперцепции, известные как давление крахмальных статолитов и давление протопласта. Однако предположение о том, что клеточный протопласт работает вместо статолитов [4, 11], не может объяснить следование переориентированных растений правилу синуса [12] и имеет в основном исторический интерес. Следует также подчеркнуть, что «нестатолитные» теории разделяют со статолитной теорией сложность распознавания слабых сигналов [13].

Согласно классической теории крахмальных статолитов, механочувствительная система статолита распознаёт, что растение оказалось переориентированным, только чувствуя тяжесть богатых крахмалом амилопластов, осевших на дно клетки [13–15]. Осадок амилопластов далее пе-

ренаправляет транспортирование гормона ауксина к нижнему краю органа растения, что приводит к дифференциальному росту верхнего и нижнего флангов, при этом корень изгибается вниз, а стебель – вверх [5].

Гравитропная реакция побегов у покрытосеменных зависит от угла наклона, от направления силы тяжести. Согласно «гипотезе датчика положения», устройство, которое определяет положение амилопластов в статолитах, обнаруживает также наклон побегов благодаря наклону осадка амилопластов, тогда как механочувствительные каналы не участвуют в ощущении силы тяжести, действующей на амилопласты [16–19]. Предполагается, что осадок амилопластов из-за своего положения и взаимодействия с факторами роста распределяет их асимметрично. «Гипотеза датчика положения» не может ответить на ключевой вопрос, касающийся восприятия ориентации – почему статолиты за доли секунды после переориентации способны отвечать поступлением ионов кальция, что документировано многими наблюдениями [8, 20].

Также предполагалось, что статолиты снабжены лигандами, которые химически взаимодействуют с рецепторами мембраны [21]. Этот вариант устраняет проблему идентификации полезного сигнала на фоне механических помех, но данные о снижении эффекта гравитропизма у мутантов с дефицитом крахмала остаются не полностью объяснёнными.

Уместно подчеркнуть, что различный химический состав статолитов, таких как крахмал у высших растений, тяжёлые кристаллы сульфата бария в зелёной водоросли *Chara* и кристаллы белка в некоторых грибах [22, 23], по-видимому, противоречат роли осадка статолитов как универсального компонента, регулирующего распределение ростовых веществ. Имеющиеся данные, скорее, говорят о том, что статолиты используются как универсальный ударный инструмент.

Некоторые эффекты не согласуются с моделями гравитропизма. Известен ряд эффектов, не соответствующих ни классической модели богатых крахмалом статолитов, ни её модификациям. В частности, известно [24, 25], что: 1) самый короткий стимул, необходимый для ответа, может составлять не более 7 с, а с учётом ширины клетки статолита для осаждения амилопласта должно потребоваться несколько минут для достижения нижней части клетки; 2) безкрахмальные статолиты более лёгкие и не осаждаются, но эти мутанты всё ещё способны ощущать переориентацию, хотя и с большим разбросом ответов у побегов; 3) амилопласты вместе с актиновыми филаментами совершают скачкооб-

разные движения, не способствующие образованию осадка. Присутствие крахмала и осаждающие пластиды не было необходимым для гравитропного ответа корней у безкрахмального мутанта *Arabidopsis* [26]. Между тем почти все теории гравитропизма основаны именно на отложении статолитов в виде единого осадка с его предполагаемой способностью растягивать мембрану или регулировать факторы роста [18, 17].

Восприятие растением своего положения в пространстве — предпосылка для гравитропного роста. Как растение может воспринимать правильность своего положения, как обнаруживает изменение своей ориентации, если, например, растение расположить горизонтально? Это относится и к любому прорастающему семени, которому ещё только предстоит послать стебли вверх, а корни — вниз. Начальная и самая загадочная стадия гравитропизма растений здесь обозначена термином «перцепция ориентации» вместо менее точных терминов — гравиперцепции или грависенсинга, поскольку они подразумевают недоказанное и, возможно, ошибочное объяснение.

Можно предположить, что в целях перцепции ориентации растения обратились к колебаниям оси вращения Земли, а не к притяжению растений к центру Земли, которое ожидается с точки зрения гравиперцепции и грависенсинга. Роль притяжения растительных компонентов к центру Земли важна, но только на этапах, следующих за восприятием ориентации. Растения могли использовать колебания оси планеты как фактор, предположительно влияющий на динамику статолитов. Статолиты водорослей и грибов, несмотря на их различный состав, по-видимому, могли функционировать по тому же универсальному принципу, что и у высших растений. Всем им важно выполнять восприятие ориентации, и у всех мог бы работать общий механизм.

Роль изменений ориентации оси вращения Земли для ориентации растений. Из геофизических и астрономических исследований известно, что ось вращения Земли претерпевает изменения в своей ориентации. Для вращения и ориентации Земли характерны неравномерные движения. Среди них — полярные движения, т.е. колебание оси вращения Земли вокруг оси её фигуры, и колебания оси вращения Земли (нутаии). Происхождение нутаии связано со многими факторами, включая, в частности, внешние гравитационные моменты в отношении Земли, создаваемые Луной, Солнцем и в меньшей степени — планетами. Эти эффекты вызывают обмен угловым моментом между ре-

зервуарами орбитального и вращательного движений [27, 28].

Земля примерно имеет форму эллипсоида, сплюсненного на полюсах; сплюснутость Земли, в свою очередь, контролирует, помимо астрономической прецессии-нутаии, также нутационные и колебательные движения, проявляющиеся как внутренние вращательные нормальные моды, присущие системе Земли [29–31].

Изменения ориентации земной оси в космосе связаны также с существованием внутри Земли покачивающегося твёрдого внутреннего ядра. На ориентацию оси влияют различные процессы, включая массовую циркуляцию атмосферы и океана, мантийную конвекцию, механизмы связи на границах раздела жидкого внешнего ядра и твёрдого внутреннего ядра, резонансные эффекты структур нутаии свободного ядра и т.д. [32]. Из-за всего этого объединённые силы, действующие на Землю, производят постоянные небольшие изменения как в ориентации оси вращения Земли, так и в скорости её вращения.

Изучение движений Земли внесло большой вклад в геофизику и астрономию, но растения, вероятно, также «знают», как извлечь из них пользу. И они могли сделать это, используя предложенный механизм.

Планетарный механизм как инициатор восприятия растением своей ориентации. Предлагается теория, согласно которой при переориентации растения, т.е. при изменении его положения относительно вектора силы тяжести, статолиты ударяются о мембрану/стенку статоцита. Столкновение статолитов со стенкой возникает из-за механизма, функционирование которого зависит от Земли как планеты, движущейся в соответствии с её гравитационными взаимодействиями, а также от инерционного движения статолитов в цитоплазматической жидкости. Регулярные и нерегулярные движения планеты являются основной причиной инерционных движений статолитов, бомбардирующих мембрану/стенку статоцита как только растение меняет своё положение, т.е. ориентацию в пространстве. Стенки статоцитов движутся вместе с планетой Земля, а статолиты, находясь в цитоплазматической жидкости, обладают способностью, перемещаясь по инерции, сохранять то направление движения, которое планета имела в предыдущий момент. В отличие от статолитов клеточные стенки, как и всё растение, перемещаются в пространстве вместе с планетой в строгом соответствии с текущим движением Земли. Т.е. статолиты должны какое-то время двигаться по инерции в цитоплазматической жидкости независимо от движения статоцита в

целом. Эта относительная независимость движений клеточной стенки и статолита неизбежно приводит к столкновению статолитов с каким-либо сектором стенки. Какой именно сектор подвергнется бомбардировке статолитами, зависит от угла наклона статолита, как части органа растения, относительно вертикали.

Таким образом, предлагаемый механизм, который можно обозначить как планетарный механизм, функционирует за счёт инерционных движений частиц, которые генерируются движениями Земли в космическом пространстве. Этот механизм был бы невозможен, если бы движение Земли было строго равномерным. Биологический стимул в виде бомбардировки стенки статолита любыми статолитами независимо от их химической природы служит первопричиной «перцепции ориентации». Столкновения вызывают активацию ионных каналов механочувствительной мембраны, что приводит к локальному проникновению ионов кальция в статолиты, а также к локальному высвобождению переносчиков ауксина и других факторов, «отслаивающихся» от мембраны и участвующих в последующем гравитропном росте. Успешному процессу перцепции способствует увеличение массы статолитов, поэтому они наполнены крахмалом у высших растений и сульфатом бария — у водорослей.

В экспериментах можно было бы заменить амилопласты в статолите инертными частицами и получить предположительно такой же результат в тесте на накопление ионов кальция после переориентации. Принудительное растворение искусственных статолитов сразу после акта перцепции ориентации не должно препятствовать последующему гравитропному росту. Это показало бы, что статолиты играют ключевую роль в первом акте, а не в последующих актах гравитропизма. Наблюдаемое осаждение статолитов — простой побочный эффект их присутствия в клетке. Что касается броуновского движения и других обычных помех, они не могут противостоять эффекту, вызванному движениями планеты.

Что касается сектора статолита, в который ударили статолиты, то он в дальнейшем служит источником позиционной информации, т.е. его топография играет роль так называемой уставки. Именно в этом секторе инициируется мгновенный ответ в виде локального появления ионов кальция, проходящих через активированные механочувствительные каналы мембраны. Затем, т.е. после акта перцепции ориентации, развивается каскад сигнальных событий, в котором асимметричное распределение ауксина играет центральную роль, столетие назад предусмотренное теорией Cholodny–Went [9, 33, 34].

Скачкообразные движения статолитов, инициированные цитоскелетом, по-видимому, важны для их участия в планетарном механизме. Эволюционное приобретение тяжёлых амилопластов могло просто улучшить способность растений к зависимой от ударов перцепции ориентации, которая у них могла быть ещё до возникновения специализированных статолитов. Кстати, в клетках, чувствительных к гравитации, скачки наблюдаются не только в поведении амилопластов, но и других органелл [35, 36]. Выходя на сушу, предки высших цветковых растений, по-видимому, уже использовали статолиты в работе планетарного механизма, но последующий каскад гравитропных процессов ещё не был достаточно эффективным. Это предположение согласуется с наблюдениями, согласно которым амилопласты в корнях папоротников и ликофитов обнаруживают случайную локализацию в клетках корней, и эти организмы демонстрируют медленную, рудиментарную гравитропную реакцию корней [37].

Мгновенная реакция растений с помощью ионов кальция на переориентацию. Было показано, что время предъявления (самый короткий стимул, необходимый для ответа на переориентацию, т.е. на изменение позиции растения относительно вектора силы тяжести) может составлять менее одной секунды, тогда как амилопласту требуется несколько минут, чтобы осесть на дно клетки [24]. Это прямо указывает на то, что приток ионов Ca^{2+} из клеточного окружения в цитоплазму статолитов запускается не образованием осадка, а каким-то другим механизмом, который действует мгновенно, т.е. так же, как и должен работать планетарный механизм. Когда эффекты увеличения концентрации ионов Ca^{2+} в определённых структурах проростков *Arabidopsis* были проанализированы при различных значениях силы тяжести в сочетании с быстрым переключением проростков между гипергравитацией и микрогравитацией (в наземных исследованиях и в параболических полётах), оказалось, что проростки обладают очень быстрым механизмом восприятия, который линейно преобразует широкий диапазон гравитационных изменений (0,5–2 g) в сигналы Ca^{2+} в субсекундном масштабе времени [38, 39]. В таких условиях способность статолитов по инерции перемещаться в цитоплазматической жидкости относительно стенки/мембраны статолита могла проявляться в полной мере. Предложенный механизм может работать как на земле, так и в космосе, но искусственное изменение веса должно повлиять на последующие стадии гравитропизма растений.

Обнаружение верха и низа у растений выполняется только после перцепции ориентации. Вос-

приятие растением своей ориентации создаёт ключевую предпосылку для последующих событий гравитропизма. На этой стадии активируются механочувствительные ионные каналы из-за столкновений мембраны со статолитами. Активированные ионные каналы, пропускающие ионы, способны регулировать осмотическое давление [40]. Повышение осмотического давления в статочитах и окружающей ткани, возникающее после акта перцепции ориентации, приводит к локальному накоплению жидкости с факторами роста (переносчиками PIN, ауксином и др.). Затем эта жидкость стекает вниз, и только теперь гравитация Земли оказывается важной для гравитропизма растений. Только на этом этапе корень «узнаёт», где находится «низ», а ствол получает информацию о «верхе».

Высвобождение ионов в ответ на переориентацию растений задокументировано как самое раннее и кратковременное повышение концентрации ионов Ca^{2+} , за которым следуют другие события [39]. Механочувствительная плазматическая мембрана статочитов армирована переносчиками ауксина, организованными в кластеры [33]. Вероятно, помимо кальциевого ответа статочитов, PIN и некоторые другие факторы могут локально высвобождаться из мембраны в ответ на её бомбардировку статолитами. Таким образом, биофизический процесс столкновения статолитов с мембраной/стенкой запускает все последующие биохимические и клеточные события гравитропизма.

Среда микрогравитации даёт возможность свести на нет любое давление, прикладываемое статолитами, однако физического контакта статолитов с мембраной в условиях микрогравитации достаточно для генерации высвобождения ионов кальция [21]. Хотя планетарный механизм может функционировать в условиях микрогравитации, нисходящий поток факторов роста, высвобождаемых после воздействия статолитов, может быть затруднён, и поэтому конечный результат может быть изменён. Однако статолиты, перемещающиеся в цитоплазматической жидкости по инерции, даже в условиях микрогравитации обладают способностью ударять в мембрану/стенку статочитов; это всегда происходит, когда ориентация растения меняется по сравнению с предыдущим положением. Сила инерции пропорциональна массе тела, поэтому, например амилопласты, богатые крахмалом, более эффективны, чем более лёгкие, не содержащие крахмала, амилопласты мутантов.

Таким образом, инициирующим событием в восприятии ориентации не только в царстве растений, но и у грибов является механическое напряжение, оказываемое воздействиемстато-

литов на клеточную стенку вследствие работы планетарного механизма. Гравитропный рост — процесс вторичный по отношению к восприятию ориентации. Согласно предлагаемой теории гравитропизма растений, статолиты не играют той роли, которую им приписывали последние сто лет. Восстановление растением нарушенной ориентации достигается только за счёт движений Земли, заставляющих статолиты бомбардировать стенки статочитов. Здесь отрицается значение веса осадка амилопластов в активации мембраны, также отрицается значение положения осевшего осадка как инициатора гравитропизма. Без столкновений статолитов с клеточной стенкой, обеспечиваемых планетой, гравитропизм растений был бы невозможен из-за помех, перекрывающих слабый сигнал.

Шумы при гравитропизме растений. Внутриклеточная активность (шум) затрудняет идентификацию первичного гравитационного сигнала [13, 41]. В поисках ответа на самый сложный вопрос о гравитропизме растений, т.е. как слабый сигнал мог бы быть обнаружен, дискриминирован и усилен в естественном шумном окружении, предполагали, что сам шум может играть некоторую роль в восприятии слабых сигналов при возможном участии электрических процессов, стохастического резонанса и др. [13]. Известно, что нормальные флуктуации напряжения покоя мембраны намного больше, чем может вызвать осадок статолитов [42]. Staves [11] сформулировал вопрос, применимый к большинству теорий растительного гравитропизма, включая и доминирующую теорию крахмальных статолитов: возможно ли, чтобы небольшое векторное давление, вызванное гравитацией, воспринималось на фоне гораздо большего тургорного давления (отношение сигнала к шуму примерно $1 : 10^5$)? Предлагаемый здесь ответ на этот вопрос состоит в том, что растения с помощью Земли и статолитов могут преодолевать все обычные помехи: от броуновского движения до осмотического давления.

Однако одного этого недостаточно. Что ещё растения должны были сделать в эволюции, чтобы избавиться от любых помех, связанных с первой стадией гравитропизма? Самый простой и эффективный метод устранения влияния всех препон — это снижение порога чувствительности к ним. Поэтому механизм восприятия был оставлен чувствительным лишь к физическому стимулу более сильному, чем все обычные шумы, и это решило проблему.

Закон синуса и гравитропизм растений. Как установил в 19 веке Sachs [43], стебель растения, помещённый, например, горизонтально, демонстрирует наиболее сильный ответ в виде изгиба.

Ответ постепенно уменьшается по мере приближения оси стебля к вертикали [43, 44]. Это наблюдение известно как так называемый «закон синуса», согласно которому гравитропный отклик изменяется линейно с синусом угла наклона между осью органа растения и вертикалью. Например, гравитропная реакция coleoptилей кукурузы и риса во время ранней, но значительной части формирования кривизны напрямую связана с начальным углом стимуляции, т.е. реакция побега, наклонённого под углом от вертикали, меняется линейно с изменением синуса угла наклона [45]. Также было показано, что изменение ориентации проростков *Arabidopsis* относительно вектора силы тяжести (наклон образцов) может увеличивать их цитоплазматические концентрации кальция [46, 39]. Существование этого эффекта со столетней историей [44, 16], несомненно, нуждается в объяснении.

На основе позиционной информации, полученной во время удара статолитов по мембране, органы растения развиваются под определёнными углами в соответствии с заданными гравитропными углами [47]. Такой метод позволяет органам растений реагировать на небольшие отклонения от вертикали, и это альтернативно гипотезе, рассматривавшей позицию амилопластного осадка как датчика угла наклона [18].

Белковые факторы, например PIN, которые потенциально могут отсоединиться от мембраны и высвободиться из неё, когда статолиты ударяют в стенку, должны, по-видимому, локализоваться в статоцитах неравномерно. Известно, что белки PIN опосредуют асимметричное распределение ауксина в тканях [33]. Локализация PIN в удлинённых статоцитах ствола могла бы в эволюции способствовать вертикальному росту. Предположим, что PIN в стебле локализуется преимущественно на торцах клеток цилиндрической формы. При вертикальном росте стебля статолиты в его цилиндрических статоцитах, двигаясь по инерции в плоскости вращения Земли, будут сталкиваться в основном с боковыми стенками, относительно свободными от PIN. Увеличение угла отклонения стебля от вектора силы тяжести, по-видимому, должно увеличивать количество белков PIN, которые «отслаиваются» от сектора мембраны, бомбардируемого статолитами. В соответствии с этим гравитропный отклик стебля будет линейно меняться в соответствии с синусом угла наклона растения, и самый сильный отклик в виде наибольшего изгиба, как и наблюдал Sachs [43], окажется, если стебель положить горизонтально.

Растения на дежурстве своей ориентации. Инициирование гравитропизма планетарным механизмом позволяет растениям быть относи-

тельно независимыми от их переориентации, вызванной различными факторами. Корень, встречаясь с камнем в почве и меняя направление роста, вынужден заново определять, где находятся верх и низ. Растения также преодолевают дестабилизирующие эффекты роста при удлинении и сгибании под действием собственного веса. При этом важна динамика статолитов и направление их ударов в клеточную стенку, задающее угол гравитропной уставки. Статолиты не должны лежать в виде осадка, и здесь им на помощь приходит цитоскелет. Известно, что большинство амилопластов постоянно демонстрируют динамические скачкообразные движения в статоцитах стеблей высших растений [6, 35, 48]. Нити актина способны принудительно встряхивать статолиты, чтобы они не лежали бесполезным грузом. Только суспендированные в жидкости статолиты могут использоваться в планетарном механизме для восприятия растением его ориентации. По-видимому, именно по этой причине скачкообразные движения статолитов, иначе кажущиеся загадочными, поддерживаются в статоцитах.

Аномально толстые пучки актина, окружающие амилопласты, мешают гравитропизму, тогда как разрушение таких пучков восстанавливает и скачкообразную динамику амилопластов, и нормальный гравитропизм [8, 36, 49, 50]. В клетках, которые отвечают за перцепцию ориентации, например в статоцитах корневого чехлика, ядро прикреплено актиновыми филаментами к периферии клетки близко к плазматической мембране [51]. Такая адаптация освобождает пространство для беспрепятственного движения статолитов в цитоплазме, что благоприятно для работы планетарного механизма.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для Земли характерно колебание оси вращения планеты вокруг оси фигуры, а также колебания оси вращения планеты (нутации). Постоянные небольшие изменения ориентации оси вращения Земли не могут не влиять на физиологию её обитателей. Возможные эффекты, связанные с этим, не ограничиваются растениями и грибами. Процессы, в которых движения планет и, соответственно, планетарный механизм могут влиять на организм, также могут быть важны для животных, которые могли использовать этот механизм в своих специфических структурах, которые отличаются от структур растений. У животных порог возможной чувствительности к непрерывным изменениям ориентации земной оси должен был быть эволюционно скор-

ректирован, чтобы не мешать нормальному поведению. Планетарный механизм может влиять на их развитие, биоритмы и другие виды деятельности, и это фактически даёт начало новой области исследований, но анализ соответствующего направления выходит за рамки настоящего сообщения.

Гравитропизм растений, старая и фундаментальная биологическая проблема, остаётся не вполне объяснённой, несмотря на более чем 200-летнюю историю изучения [21, 52]. В работе сформулировано положение, согласно которому статолиты, чувствительные клетки растений, используют изменения ориентации оси вращения Земли для инициации процесса гравитропизма. С помощью статолитов и планетарного механизма растения получают возможность использовать энергию движений планеты для генерации сигнала, запускающего перцепцию ориентации растительных органов в простран-

стве. Применение растениями предлагаемого механизма позволяет обойти проблему обнаружения слабого сигнала на фоне таких помех, как броуновское движение и тургор. Без рассмотренной в этой работе процедуры события гравитропизма в мире растений и грибов были бы невозможны. Может ли предложенная концепция принести практическую пользу в растениеводстве или она послужит только расширению чистого знания в биологии? Будущее ответит на этот вопрос.

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов в финансовой или иной сфере.

Соблюдение этических норм. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей или животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Darwin, C., and Darwin, F. (1880) *The Power of Movement in Plants*, John Murray, London.
- Haberlandt, G. (1914) *Physiological plant anatomy*, Macmillan and Company.
- Sack, F. D. (1991) Plant gravity sensing, *Int. Rev. Cytol.*, **127**, 193-252.
- Kiss J. Z. (2000) Mechanisms of the early phases of plant gravitropism, *Crit. Rev. Plant Sci.*, **19**, 551-573, doi: 10.1080/07352680091139295.
- Nakamura, M., Nishimura, T., and Morita, M. T. (2019) Gravity sensing and signal conversion in plant gravitropism, *J. Exp. Botany*, **70**, 3495-3506, doi: 10.1093/jxb/erz158.
- Abe, Y., Meguriya, K., Matsuzaki, T., Sugiyama, T., Yoshikawa, H. Y., et al. (2020) Micromanipulation of amyloplasts with optical tweezers in *Arabidopsis* stems, *Plant Biotechnol.*, **37**, 405-415, doi: 10.5511/plantbiotechnology.20.1201a.
- Fukaki, H., Wsocka-Diller, J., Kato, T., Fujisawa, H., Benfey, P. N., and Tasaka, M. (1998) Genetic evidence that the endodermis is essential for shoot gravitropism in *Arabidopsis thaliana*, *Plant J.*, **14**, 425-430.
- Takahashi, K., Takahashi, H., Furuichi, T., Toyota, M., Furutani-Seiki, M., et al. (2021) Gravity sensing in plant and animal cells, *NPJ Microgravity*, **7**, 2, doi: 10.1038/s41526-020-00130-8.
- Muthert, L., Izzo, L. G., van Zanten, M., and Aronne, G. (2020) Root tropisms: investigations on earth and in space to unravel plant growth direction, *Front. Plant Sci.*, **10**, 1807, doi: 10.3389/fpls.2019.01807.
- Morita, M. T., and Tasaka, M. (2004) Gravity sensing and signaling, *Curr. Opin. Plant Biol.*, **7**, 712-718, doi: 10.1016/j.pbi.2004.09.001.
- Staves M. P. (1997) Cytoplasmic streaming and gravity sensing in *Chara* internodal cells, *Planta*, **203** (Suppl 1), S79-S84, doi: 10.1007/pl00008119.
- Perbal, G., and Perbal, P. (1976) Geoperception in the lentil root cap, *Physiol. Plant.*, **37**, 42-48.
- Kondrachuk, A. V. (2001) Theoretical considerations of plant gravisensing. Advances in space research: the official journal of the Committee on Space Research (COSPAR), **27**, 907-914, doi: 10.1016/s0273-1177(01)00187-9.
- Tatsumi, H., Furuichi, T., Nakano, M., Toyota, M., Hayakawa, K., et al. (2014) Mechanosensitive channels are activated by stress in the actin stress fibres, and could be involved in gravity sensing in plants, *Plant Biol. (Stuttgart)*, **16** (Suppl. 1), 18-22, doi: 10.1111/plb.12095.
- Guharay, F., and Sachs, F. (1984) Stretch-activated single ion channel currents in tissue-cultured embryonic chick skeletal muscle, *J. Physiol.*, **352**, 685.
- Levernier, N., Pouliquen, O., and Forterre, Y. (2021) An integrative model of plant gravitropism linking statoliths position and auxin transport, *Front. Plant Sci.*, **12**, 651928, doi: 10.3389/fpls.2021.651928.
- Chauvet, H., Pouliquen, O., Forterre, Y., Legué, V., and Moulia, B. (2016) Inclination not force is sensed by plants during shoot gravitropism, *Sci. Rep.*, **6**, 35431, doi: 10.1038/srep35431.
- Pouliquen, O., Forterre, Y., Bérut, A., Chauvet, H., Bizet, F., et al. (2017) A new scenario for gravity detection in plants: the position sensor hypothesis, *Phys. Biol.*, **14**, 035005, doi: 10.1088/1478-3975/aa6876.
- Bérut, A., Chauvet, H., Legué, V., Moulia, B., Pouliquen, O., and Forterre, Y. (2018) Gravisensors in plant cells behave like an active granular liquid, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **115**, 5123, doi: 10.1073/pnas.1801895115.
- Perbal, G., and Driss-Ecole, D. (2003) Mechanotransduction in gravisensing cells, *Trends Plant Sci.*, **8**, 498-504, doi: 10.1016/j.tplants.2003.09.005.
- Richter, P., Strauch, S. M., and Lebert, M. (2019) Disproval of the starch-amyloplast hypothesis? *Trends Plant Sci.*, **24**, 291-293, doi: 10.1016/j.tplants.2019.02.008.
- Häder, D. P., Braun, M., Grimm, D., and Hemmersbach, R. (2017) Gravisensors in eukaryotes-a

- comparison of case studies on the cellular level, *NPJ Microgravity*, **3**, 13, doi: 10.1038/s41526-017-0018-8.
23. Limbach, C., Hauslage, J., Schäfer, C., and Braun, M. (2005) How to activate a plant gravireceptor. Early mechanisms of gravity sensing studied in characean rhizoids during parabolic flights, *Plant Physiol.*, **139**, 1030-1040, doi: 10.1104/pp.105.068106.
 24. Meroz, Y., and Bastien, R. (2014) Stochastic processes in gravitropism, *Front. Plant Sci.*, **5**, 674, doi: 10.3389/fpls.2014.00674.
 25. Morita, M. T. (2010) Directional gravity sensing in gravitropism, *Annu. Rev. Plant Biol.*, **61**, 705-720, doi: 10.1146/annurev.arplant.043008.092042.
 26. Caspar, T., and Pickard, B. G. (1989) Gravitropism in a starchless mutant of *Arabidopsis*: implications for the starch-statolith theory of gravity sensing, *Planta*, **177**, 185-197.
 27. Dehant, V., Laguerre, R., Requier, J., Rivoldini, A., Triana, S. A., et al. (2017) Understanding the effects of the core on the nutation of the Earth, *Geodesy Geodynamics*, **8**, 389-395.
 28. Zajdel, R., Sośnica, K., Bury, G., Dach, R., Prange, L., and Kazmierski, K. (2021) Sub-daily polar motion from GPS, GLONASS, and Galileo, *J. Geodesy*, **95**, 1-27.
 29. Dehant, V., Triana, S. A., Requier, J., Trinh, A., Zhu, P., et al. (2020) Progress in understanding nutations, Astrometry, Earth Rotation, and Reference Systems in the GAIA era, 233-236, URL: https://scholar.google.ru/scholar?hl=en&as_sdt=0%2C5&q=2020+Progress+in+understanding+nutations+dehant&btnG=.
 30. Dehant, V., and Mathews, P. M. (2015) *Precession, Nutation, and Wobble of the Earth*, Cambridge University Press, 536 p.
 31. Chao, B. F. (2017) Dynamics of the inner core wobble under mantle-inner core gravitational interactions, *J. Geophys. Res. Solid Earth*, **122**, 7437-7448, doi: 10.1002/2017JB014405.
 32. Zhu, P., Triana, S. A., Requier, J., Trinh, A., and Dehant, V. (2021) Quantification of corrections for the main lunisolar nutation components and analysis of the free core nutation from VLBI-observed nutation residuals, *J. Geodesy*, **95**, 1-15.
 33. Konstantinova, N., Korbei, B., and Luschnig, C. (2021) Auxin and root gravitropism: addressing basic cellular processes by exploiting a defined growth response, *Int. J. Mol. Sci.*, **22**, 2749, doi: 10.3390/ijms22052749.
 34. Jiao, Z., Du, H., Chen, S., Huang, W., and Ge, L. (2021) LAZY gene family in plant gravitropism, *Front. Plant Sci.*, **11**, 606241, doi: 10.3389/fpls.2020.606241.
 35. Sack, F. D., Suyemoto, M. M., and Leopold, A. C. (1986) Amyloplast sedimentation and organelle saltation in living corn columella cells, *Am. J. Bot.*, **73**, 1692-1698.
 36. Nakamura, M., Toyota, M., Tasaka, M., and Morita, M. T. (2015) Live cell imaging of cytoskeletal and organelle dynamics in gravity-sensing cells in plant gravitropism, *Methods Mol. Biol.*, **1309**, 57-69, doi: 10.1007/978-1-4939-2697-8_6.
 37. Zhang, Y., Xiao, G., Wang, X., Zhang, X., and Friml, J. (2019) Evolution of fast root gravitropism in seed plants, *Nat. Commun.*, **10**, 3480, doi: 10.1038/s41467-019-11471-8.
 38. Toyota, M., Furuichi, T., Sokabe, M., and Tatsumi, H. (2013) Analyses of a gravistimulation-specific Ca²⁺ signature in *Arabidopsis* using parabolic flights, *Plant Physiol.*, **163**, 543-554, doi: 10.1104/pp.113.223313.
 39. Nakano, M., Furuichi, T., Sokabe, M., Iida, H., and Tatsumi, H. (2021) The gravistimulation-induced very slow Ca²⁺ increase in *Arabidopsis* seedlings requires MCA1, a Ca²⁺-permeable mechanosensitive channel, *Sci. Rep.*, **11**, 227, doi: 10.1038/s41598-020-80733-z.
 40. Oikawa, T., Ishimaru, Y., Munemasa, S., Takeuchi, Y., Washiyama, K., et al. (2018) Ion channels regulate nyctinastic leaf opening in *Samanea saman*, *Curr. Biol.*, **28**, 2230-2238.e7, doi: 10.1016/j.cub.2018.05.042.
 41. Hasenstein, K. H. (2009) Plant responses to gravity-insights and extrapolations from ground studies, *Gravitational Space Res.*, **22** (Issue 2), URL: <https://go.gale.com/ps/i.do?p=AONE&u=anon~babadflb&id=GALEJ348311756&v=2.1&it=r&sid=googleScholar&asid=b061b220>.
 42. Wolfe, J., and Steponkus, P. L. (1981) The stress-strain relation of the plasma membrane of isolated plant protoplasts, *Biochim. Biophys. Acta*, **643**, 663-668.
 43. Sachs, J. (1887) *Lectures on the Physiology of Plants*, Clarendon Press, Oxford, doi: 10.5962/bhl.title.54852.
 44. Dumais, J. (2013) Beyond the sine law of plant gravitropism, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **110**, 391-392.
 45. Iino, M., Tarui, Y., and Uematsu, C. (1996) Gravitropism of maize and rice coleoptiles: dependence on the stimulation angle, *Plant Cell Environ.*, **19**, 1160-1168.
 46. Toyota, M., Furuichi, T., Tatsumi, H., and Sokabe, M. (2008) Cytoplasmic calcium increases in response to changes in the gravity vector in hypocotyls and petioles of *Arabidopsis* seedlings, *Plant Physiol.*, **146**, 505-514, doi: 10.1104/pp.107.106450.
 47. Digby, J., and Firm, R. D. (1995) The gravitropic set-point angle (GSA): the identification of an important developmentally controlled variable governing plant architecture, *Plant Cell Environ.*, **18**, 1434-1440, doi: 10.1111/j.1365-3040.1995.tb00205.x.
 48. Saito, C., Morita, M. T., Kato, T., and Tasaka, M. (2005) Amyloplasts and vacuolar membrane dynamics in the living graviperceptive cell of the *Arabidopsis* inflorescence stem, *Plant Cell*, **17**, 548-558, doi: 10.1105/tpc.104.026138.
 49. Nakamura, M., Toyota, M., Tasaka, M., and Morita, M. T. (2011) An *Arabidopsis* E3 ligase, SHOOT GRAVITROPISM9, modulates the interaction between statoliths and F-actin in gravity sensing, *Plant Cell*, **23**, 1830-1848.
 50. Zou, J. J., Zheng, Z. Y., Xue, S., Li, H. H., Wang, Y. R., and Le, J. (2016) The role of *Arabidopsis* Actin-Related Protein 3 in amyloplast sedimentation and polar auxin transport in root gravitropism, *J. Exp. Botany*, **67**, 5325-5337, doi: 10.1093/jxb/erw294.
 51. Baluska, F., Kreibbaum, A., Vitha, S., Parker, J. S., Barlow, P. W., and Sievers, A. (1997) Central root cap cells are depleted of endoplasmic microtubules and actin microfilament bundles: implications for their role as gravity-sensing statocytes, *Protoplasma*, **196**, 212-223, doi: 10.1007/BF01279569.
 52. Knight, T. A. (1806) On the direction of the radicle and germen during the vegetation of seeds, *Philos. Trans. R. Soc. Lond.*, **96**, 108-120.

ROLE OF THE EARTH'S MOTIONS IN PLANT ORIENTATION – PLANETARY MECHANISM

Review

A. M. Olovnikov

*Emanuel Institute of Biochemical Physics of Russian Academy of Sciences,
119334 Moscow, Russia; E-mail: olovnikov@gmail.com*

According to the proposed theory, the starch-rich particles (statoliths) help the plant to convert the signals from Earth's motions into the signals necessary for the plant to perceive its orientation relative to the gravity vector while moving freely because of inertia in the sensory cells (statocytes) of roots and stems. Motions of the Earth are never constant, which, in particular, refers to the so-called polar motions and oscillations of the planet's rotation axis. Statoliths at any given moment move in the cytoplasmic liquid of statocytes due to inertial motion initiated by the action of the Earth's movements, maintaining the trajectory set by the previous movement of the oscillating planet. Unlike statoliths, the walls of a statocyte move in space along with the entire plant and with the Earth, in strict accordance with the current direction of motion of the planet's axis. This leads to the inevitable collision of statoliths with the statocytic wall/membrane. Cytoplasmic liquid, as a substance that is not able to maintain its shape, does not interfere with the inertial motions of the statoliths and collision with the wall of the statocyte. By striking the membrane, statoliths cause the release of ions and other factors at the impact site, which further participate in the gravitropic process. Pressure of the sediment of statoliths at the bottom of the statocyte, as well as position of this sediment, are not the defining factors of gravitropism.

Keywords: plant gravitropism, perception of orientation, reorientation, sine law, statocytes, statoliths, gravisensing, the Earth's movements