

**О.І. ПУНДЯК**

Інститут екології Карпат НАН України  
вул. Козельницька, 4, м. Львів, 79026

**ДОСЛІДЖЕННЯ ВПЛИВУ ПОЛЯРИЗОВАНОГО СВІТЛА НА  
ГРАВІЧУТЛИВІСТЬ СПОР *FUNARIA HYGROMETRICA* HEDW.**

*ключові слова:* спора, первинний ризоїд, первинна хлоронема, проросток,  
гравічутливість

*key words:* spore, primary rhizoid, primary chloronema, outgrowth, gravisensitivity

---

**O. PUNDJAK**

**INVESTIGATION OF THE INFLUENCE OF POLARIZED LIGHT ON  
THE GRAVISENSITIVITY OF *FUNARIA HYGROMETRICA* HEDW.  
SPORES**

Institute of Ecology of the Carpathians N.A.S. of Ukraine  
4 Kozelnytska str., Lviv, 79026, Ukraine

We investigated the interaction of both polarizing factors light and gravity on character and spatial orientation of the growth of primary rhizoid and protonema of germinating apolar spores of moss *Funaria hygrometrica* Hedw.

---

Ростові рухи протонеми на поляризованому світлі ще в 1965 році Х.Етцольд назвав поляротропізмом [1]. Поляротропізм можна визначити як чітку орієнтацію росту протонеми мохів, папоротей та інших нитчастих структур рослинних організмів відносно напрямку коливань електричного вектора. Показано, що коли проростки конидій *Botrytis cinerea*, спор *Dryopteris filix-mas* і протонеми *Funaria hygrometrica* освітлювати зверху лінійно поляризованим світлом, то їхній ріст орієнтується перпендикулярно до напрямку коливань електричного вектора [2]. Якщо площину поляроїда повернути на певний кут, то, відповідно, змінюється і напрям росту протонеми. Зміна орієнтації стolonів пов'язана не з більшою швидкістю росту оболонки, а з переміщенням ростової зони: на боковій стінці поблизу апекса верхівкової клітини утворюється випуклість, яка згодом стає новим центром росту нитки. Вона ініціюється в куполі максимальної абсорбції світла радіально орієнтованих відносно плазмалеми молекул дихроїчного фоторецептора – фітохрому [3]. При цьому не було встановлено ніякої зміни чи утворення de novo клітинних структур, наприклад переорієнтації мікротрубочок чи перерозподілу пухирців Гольджі. Ці результати можуть свідчити про прямий вплив фітохрому на пластичність клітинної стінки [4]. Проведені дослідження свідчать про те, що невід'ємною умовою поляротропної реакції, як і всіх інших фототропних реакцій, є градієнт освітленості. У цьому випадку він створюється внаслідок просторової орієнтації дихроїчних фоторецепторів. Так, встановлено, що в циліндричних клітинах протонеми молекули фітохрому орієнтовані вздовж клітинної стінки [1, 3, 5]. Для папороті *Driopterix filix-mas* показано, що під впливом червоного світла дихроїчний пігмент фітохром переорієнтовується з тангентального положення відносно клітинної стінки в радіальне [1]. Під час

опромінення клітин поляризованим світлом найінтенсивніше поглинають світло ділянки поверхні плазматичної мембрани апексу, близькі до радіального положення відносно до напрямку коливань електричного вектора. Збуджена молекула фітохрома активує близькі молекули кальцієвих каналів [7]. Потрапляючи локально в цитоплазму, кальцієві іони через систему кальмодуліну активізують процеси верхівкового росту, а також стимулюють активний транспорт кальцію назовні [8].

### Методика досліджень

Досліджували спільну дію поляризованого світла й гравітації на спори моху *Funaria hygrometrica* Hedw., що проростають. Чашки Петрі з висіяними спорами ставили “на ребро” й освітлювали так, щоб промінь світла падав перпендикулярно до поверхні субстрату, а напрямок коливань електричного вектора світла був паралельний до: а) горизонталі; б) вертикалі. Освітлювали чашки Петрі з висіяними спорами білим світлом люмінесцентної лампи. Через три дні підраховували кількість первинних ризоїдів і первинних хлоронем, що росли догори й донизу, вираховували відсотки й похибку статистичних досліджень. Обчислювали гравічутливість ростків, знаходячи модуль різниці часток ростків, що ростуть донизу й доверху. Дослідження проводили у двох варіантах з різною інтенсивністю освітлення: ~400 лк та ~100 лк. Як контроль брали поставлені “на ребро” чашки Петрі з висіяними спорами моху *Funaria hygrometrica* Hedw. в темряві й на неполяризованому білому світлі. Варіант інкубації спор моху в темряві урізноманітнили, помістивши їх у маятник з амплітудою коливань  $45^{\circ}$  та періодом коливань 16 с.

### Результати досліджень

Результати досліджень сильно залежали від інтенсивності освітлення та від напрямку коливань електричного вектора світла. У випадку, коли напрямок коливань електричного вектора світла інтенсивністю близько 400 лк був паралельний до вертикалі, гравічутливість первинного ризоїда наближалася до нуля ( $4,0 \pm 4,0\%$ ). Слід зауважити, що орієнтація первинного ризоїда не сильно залежала від орієнтації напрямку коливань електричного вектора світла, порівняно з чітким поляротропізмом первинної хлоронеми. Коли ж напрямок коливань електричного вектора світла цієї ж інтенсивності був паралельним до горизонталі, гравічутливість первинного ризоїда досягала значення  $33,6 \pm 2,9\%$ . За меншої інтенсивності світла (близько 100 лк) первинний ризоїд слабше реагував на поляризацію світла й проявляв більшу гравічутливість за обох способів опромінення поляризованим світлом з різною орієнтацією коливань електричного вектора: відповідно,  $50,0 \pm 4,0\%$  та  $70,8 \pm 3,0\%$ . Орієнтація росту первинної хлоронеми, яку освітлювали світлом інтенсивністю близько 400 чи 100 лк, практично цілковито залежала від орієнтації напрямку коливань електричного вектора. Згадані вище орієнтації утворювали між собою прямиий кут. Коли напрямок коливань електричного вектора був паралельним до горизонталі, освітлення інтенсивністю близько 100 лк не заважало перцепції гравістимулу первинної хлоронеми:  $46,0 \pm 4,0\%$ , яка і в цьому випадку орієнтувалася чітко по вертикалі. У контролі в темряві спочатку утворювався первинний ризоїд, який ріс переважно донизу (гравічутливість

первинного ризоїда становила  $76,0 \pm 2,4\%$ ), а згодом утворювалася первинна протонема (її гравічутливість становила  $88,0 \pm 1,8\%$ ), яка росла переважно догори.

Таблиця 1.

**Гравічутливість різних ростків спор моху *Funaria hygrometrica* Hedw. залежно від орієнтації площини коливань електричного вектора лінійно поляризованого світла**

Напрямок поляризації світла Морфогенетична природа ростка	Площина коливань електричного вектора паралельна вертикалі		Площина коливань електричного вектора паралельна горизонталі	
	Первинний ризоїд	Первинна хлоронема	Первинний ризоїд	Первинна хлоронема
Інтенсивність освітлення ~ 400 лк	$4,0 \pm 4,0\%$	—	$33,6 \pm 2,9\%$	$3,2 \pm 6,3\%$
Інтенсивність освітлення ~ 100 лк	$50,0 \pm 4,0\%$	—	$70,8 \pm 3,0\%$	$46,0 \pm 4,0\%$
Інтенсивність освітлення 0 лк	$76,0 \pm 2,4\%$	$88,0 \pm 1,8\%$	$76,0 \pm 2,4\%$	$88,0 \pm 1,8\%$
Інтенсивність освітлення 0 лк, маятник	$94,6 \pm 1,2\%$	—	$94,6 \pm 1,2\%$	—

На неполяризованому світлі залежність гравічутливості як першого, так і другого ростків спори моху *Funaria hygrometrica* від інтенсивності опромінення була аналогічною до такої залежності на поляризованому світлі, електричний вектор якого коливався в горизонтальній площині. У маятнику в темряві гравічутливість первинного ризоїду виявилася більшою, ніж у контролі:  $94,6 \pm 1,2\%$ . Усі ці дані можуть свідчити про те, що: 1) у гравітаційному полі Землі світло (у тому числі, поляризоване) менше впливає на просторову орієнтацію первинного ризоїда, ніж на напрямок росту первинної протонемі, багатій на хлоропласти; 2) перед проростанням сферично-симетричної спори фунарії вологомірної, у ній під впливом поляризованого світла, інтенсивністю близькою до 400 лк, закладається вісь гравічутливості, уздовж якої спора здатна сприймати гравітаційний стимул. Якщо за допомогою поляризатора зорієнтувати таку вісь у горизонтальне положення, то спора виявиться негравічутливою навіть у тому випадку, коли росток сформувався і росте не в горизонтальному напрямку. Можна припустити, що поза ділянками плазматичної мембрани та клітинної стінки, що знаходяться в тангентальному положенні відносно до цієї осі, поляризоване світло нівелює спонтанні осциляції активності деяких ферментних систем, безпосередньо задіяних у процесах сприйняття гравістимулу. Це узгоджується з даними Бюнінга [6] про існування тісного зв'язку між ефектами, що контролюються фітохромом та ендогенними автоколивальними процесами. Наприклад, згідно з нашою моделлю гравічутливості, це може стосуватися активності целюлозосинтетази. Найвища швидкість синтезу клітинної стінки проявлятиметься у випадку часових збігів максимумів активності цього ферменту з максумами інтенсивності злиття везикул, які несуть субстрат – УДФ-глюкозу з плазмалеомою. Вивільняючись імпульсами з апарату Гольджі, везикули рухаються до плазмалеми в товщі неоднорідної цитоплазми з седиментованими амілохлоропластами. То-

му, максимумами абсорбції везикул на нижній стороні плазмалеми спостерігатимуться із запізненням, порівняно з такими максимумами на верхній стороні плазматичної мембрани. Якщо періодичність коливань активності целюлозо-синтетази близька (але не ідентична) з періодичністю вивільнення везикул комплексом Гольджі, то може спостерігатися чергування спершу позитивної гравічутливості під час формування первинного ризоїда, а згодом – негативної гравічутливості під час формування первинної хлоронемі. Яким є можливий механізм нівелювання поляризованим світлом спонтанних осциляцій активності синтетазних ферментів клітинної стінки спори моху *Funaria hygrometrica*? Як ми згадували вище, загальноприйнятою є думка щодо участі фітохрома, як основного рецептора поляризованого світла в клітині. Дипольний момент переходу у збуджений стан цієї молекули в клітині є орієнтований у площині плазмалеми. Отже, найкраще поглинають світло молекули фітохрому, які знаходяться на ділянках плазмалеми, радіальних відносно до напрямку коливань електричного вектора. Збуджені молекули фітохрому активують кальцієві канали. Локальне зростання концентрації кальцію в клітині, у свою чергу, активує кальцієві насоси по всій поверхні плазмалеми. Кальцієві насоси викачують іони кальцію з клітини. Таким чином на ділянках плазмалеми де кальцієва проникність не є активована поляризованим світлом, сумарний потік кальцію буде напрямлений з клітини. Уміст кальцію у відповідній ділянці клітинної стінки зростає. На цю можливість вказують експерименти з інактивації далеким червоним світлом попередньо активованого фітохрома [9]. Уміст кальцію в клітинних стінках у цьому випадку помітно зростає. У свою чергу, зростання вмісту кальцію в клітинній стінці може призвести до зміни просторової структури біополімерів на цих ділянках поверхні клітини й до пригнічення осциляцій синтетазних ферментів. У маятника гравічутливість ростка зростає. На нашу думку, це явище виникає внаслідок тіксотропних властивостей цитоплазми. За таких умов амілохлоропласти краще седиментують, що призводить до ще більшого часового зсуву максимумів інтенсивності злиття везикул на нижньому та верхньому боках плазмалеми, а отже покращується гравічутливість спор, що проростають.

### Висновки

1. Перед проростанням сферично-симетричної спори моху *Funaria hygrometrica*, під дією поляризованого світла в ній закладається вісь гравічутливості, уздовж якої спора краще здатна сприймати гравітаційний стимул.

2. Згідно з нашою моделлю гравічутливості, на ділянках плазмалеми, тангентальних відносно до цієї осі, амплітуда спонтанних коливань активностей синтетазних ферментів клітинної стінки є вищою, ніж на решті поверхні плазмалеми. Поляризоване світло має властивість неізотропно пригнічувати ритміку роботи синтетазних ферментів клітинної стінки, формуючи таким чином вісь гравічутливості. Це може відбуватися за рахунок того, що під впливом фітохрому локально активуються кальцієві канали, а кальцієві АТФази активуються по всій поверхні плазмалеми внаслідок зростання внутрішньоклітинної концентрації кальцію.

3. Гравічутливість спор моху *Funaria hygrometrica*, згідно з нашою моделлю, формується завдяки: 1) ритмічності вивільнення комплексом Гольджі

везикул, які несуть у собі УДФ-глюкозу – субстрат для побудови клітинної стінки; 2) різного часу, який затрачають везикули, рухаючись уверх чи вниз від комплексу Гольджі до плазмалеми завдяки седиментованим амілохлоропластам; 3) ритмічності роботи синтетазних ферментів клітинної стінки.

#### ЛІТЕРАТУРА

1. **Etzold H.** Der Polarotropismus und Phototropismus der Chloronemen von *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. // *Planta*. – 1965. – **64**, № 3. – P. 254-280.
2. **Bünning E., Etzold H.** Über die Wirkung von polarisiertem Licht auf keimende Sporen von Pilzen, Moosen und Farnen // *Ber. Dtsh. Bot. Ges.* – 1958. – **71**, № 7. – P. 304-306.
3. **Лазаренко А.С., Демків О.Т.** Ростові рухи протонеми мохів у поляризованому світлі // *Доп. АН УРСР. Сер. Б.* – 1969. – № 9. – С. 837-840.
4. **Falk H., Steiner A.M.** Phytochrome-mediated polarotropism: An electron microscopical study // *Naturwissenschaften*. – 1968. – **55**, № 10. – P. 500.
5. **Демків О.Т., Чернявська Л.Л.** Фітохромний контроль росткування клітин молодій протонемі *Funaria hygrometrica* Hedw. // *Укр. ботан. журн.* – 1974. – **31**, № 3. – С. 350-363.
6. **Bunning E.** The physiological clock. – New York: Springer, 1973. – 203 p.
7. **Вологовский И.Д.** Фитохром-регуляторный фоторецептор растений. – Минск: Наука и техника, 1992. – 167 с.
8. **Malatyal L., Greppin H., Penel C.** Calcium uptake by tonoplast and plasma membrane vesicles from spinach leaves // *FEBS Lett.* – 1988. – **233**. – P. 196-200.
9. **Takagi Shingo, Nagai Reico.** Light-affected  $Ca^{2+}$  fluxes in protoplasts from *Vallisneria* mesophyll cells // *Plant Physiol.* – 1988. – **88**. – P. 228-232.