https://doi.org/10.15407/knit2023.01.036
УДК 58.031:577.352.4:582.736.3

Є. Л. КОРДЮМ, зав. відділу, д-р біол. наук, проф., чл.-кор. НАН України
E-mail**:** cellbiol@ukr.net

Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного Національної академії наук України
вул. Терещенківська 2, Київ, Україна, 01601

ПРОЄКТИ З КОСМІЧНОЇ БІОЛОГІЇ В УКРАЇНІ: СУЧАСНІ ТЕНДЕНЦІЇ

Наданий короткий огляд внеску результатів виконання біологічних проєктів у Цільовій комплексній програмі Національної академії наук України з наукових космічних досліджень (2018—2022 рр.) у сучасні напрями світової космічної біології: астробіологія, клітинна та молекулярна біологія, біологія рослин, біологія тварин та гравітаційна біологія.

***Ключові слова**: астробіологія, біологія рослин, біологія тварин, гравітаційна біологія, клітинна та молекулярна біологія.*

У зв'язку із завершенням Цільової комплексної програми з наукових космічних досліджень Національної академії наук України, до якої було включено п'ять проєктів з космічної біології, доцільно визначити місце досліджень українських вчених в світовій науці та майбутні перспективи на фоні інформації щодо відповідних напрямів розвитку цієї галузі науки в космічних країнах світу.

Науки про життя в космосі набули нового значення у зв'язку з планами світової спільноти щодо колонізації Місяця та Марса, побудови житлових поселень для життя та роботи персоналу станцій. Відкритий космос, як добре відомо, є ворожим для всього живого, космонавти живуть і працюють у штучному середовищі, подібному до біосфери Землі, створення та підтримка якого забезпечується фізико-хімічними системами життєзабезпечення. Тривалі експедиції у далекий космос і перебування людини на Місяці та Марсі потребують величезної кількості метаболічних ресурсів, тобто води, їжі, кисню, і їх не можна здійснити без високого рівня кругообігу. До того ж, у замкненому просторі кабіни космічного корабля значно збільшується ризик мікробних інфекцій та технічного отруєння. Для рішення цієї проблеми комплементарними ланками фізико-хімічних систем життєзабезпечення пілотованих апаратів і планетарних поселень визначено біорегенеративні системи життєзабезпечення (БСЖ), тобто штучні екосистеми, до складу яких мають входити вищі рослини, дрібні тварини та мікроорганізми для підтримки належної атмосфери, забезпечення належної кількості та якості їжі, питної води, утилізації відходів тощо. Вищі рослини як джерела кисню, їстівної маси та оновленої води є ключовими компонентами таких систем. Одержання нових

Цитування: Кордюм Є. Л. Проєкти з космічної біології в Україні: сучасні тенденції. *Космічна наука і технологія*. 2023. **29**, № 1 (140). С. 36—51. https://doi.org/10.15407/knit2023.01.036

© Видавець ВД «Академперіодика» НАН України, 2023. Стаття опублікована за умовами відкритого доступу за ліцензією CC BY-NC-ND license (https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/)

фундаментальних знань про механізми адаптації живих систем різного рівня організації до умов космічного польоту, зокрема тривалої дії мікрогравітації, шляхом проведення наземних модельних і космічних експериментів із застосуванням підходів та методів аналізу сучасної клітинної та молекулярної біології, біохімії, генетики, біоінформатики піднімає на вищий ступінь теоретичну основу біомедичного забезпечення космонавтів, розробки технологій БСЖ і прогнозу їхньої надійності у тривалих польотах у далекому космосі, освоєнні Місяця та відвіданні Марса. Особливого значення набувають розробка обладнання та прийомів агротехніки «космічного рослинництва», підбір сільськогосподарських культур для ведення рослинництва на Місяці у закритому грунті, штамів грибів і водоростей, а також асортименту рослин, здатних функціонувати як біофільтри для покращування атмосфери та придатних до фітодизайну місячної станції; проведення хімічного та мікробіологічного аналізів місячного грунту; використання аналогів місячного грунту (силікатні мінерали) для виготовлення субстрату, живлення рослин та консорціуму конкурентних бактерій як пробіотиків для профілактики захворювань рослин [19, 60, 76, 98, 99].

Неможливість здійснення планів людства освоєння далекого космосу без фундаментального та практичного внеску наук про життя в космосі зумовила пріоритетність фундаментальних і прикладних досліджень в галузі цих наук у космічних програмах національних космічних агентств та Європейського космічного агентства. Напрями досліджень в галузі космічної біології є пріоритетними в космічних програмах НАСА (NASA) США, Національних космічних агентств Німеччини (DLR), Італії (ASI), Японії (JAXA), їм приділяється значна увага космічними агентствами Канади (CSA) і Франції (CNES). Широко проводяться в США та Китаї роботи щодо створення демонстраційних моделей з контрольованими умовами для вирощування рослин та аналізу процесу формування штучної екосистеми.

Як приклад наведемо основні напрями програми з космічної біології НАСА (https://www.nasa.gov/sites/default/files/atoms/files/16-05-11_sb_plan.pdf) на 2016—2025 рр.:

1) мікробіологія: дослідження впливу космічного польоту на життєдіяльність всіх класів мікроорганізмів та їхню біологічну активність у кругообігу речовин;

2) клітинна та молекулярна біологія: визначення впливу космічного польоту на живі системи на клітинному та молекулярному рівнях, що проходить через усі наукові дисципліни космічної біології. Використання найсучасніших методів клітинної та молекулярної біології для моніторингу геномних змін мікроорганізмів, рослин, тварин або інших біологічних систем під час космічного польоту;

3) біологія рослин: дослідження росту та фізіології рослин і взаємодії рослин і мікробів в умовах космічного польоту. Розробка біорегенеративних систем життєзабезпечення, протоколів вирощування овочів у космосі та оцінки поживної якості вирощених овочів;

4) дослідження на тваринах і людях для оцінки фізіологічних механізмів кісткової, м'язової, серцево-легеневої, імунної та нервової функцій під час адаптації до космічного польоту;

5) репродуктивна та еволюційна біологія: визначення впливу космічного польоту на процеси розвитку, розмноження та еволюції життя.

Очікується одержання важливої фундаментальної інформації щодо взаємодії генетичних та епігенетичних факторів із навколишнім середовищем для реалізації процесів, залежних від гравітації та впливу цих факторів на наступні покоління. Підкреслюється, що надбання космічної біології в наступні роки матимуть ключове значення для розуміння біологічних ефектів, важливих для досліджень людиною космосу.

Програма НАСА з астробіології шукає відповіді на питання походження, еволюції та поширення життя у Всесвіті, які в тій чи іншій формі задавалися поколіннями, але сьогодні вже при наявності технології для пошуку придатних для життя планет, дослідницьких місій на Марс і Європу, спроб зрозуміти походження життя та планування майбутнього життя за межами Землі. Ці фундаментальні питання та відповідні астробіологічні експерименти, які проводяться на

Рис. 1. Експериментальна система EXPOSE-R2 із BIOMEX на борту МКС. DLR Інститут аерокосмічної медицини

МКС, обговорюються у захопливій монографії J.-P. de Vera "Astrobiology on the International Space Station", виданій у 2020 р. До цього напряму належить експеримент Європейського космічного агентства BIOMEX (BIOlogy and Mars Experiment) із широкою міжнародною участю (30 інститутів із 12 країн та трьох континентів), проведений на МКС у 2014—2016 рр. До завдань експерименту входило: 1) визначення стійкості та стабільності біомолекул у відкритому космосі та симульованих марсіанських умовах на низькій земній орбіті, 2) ступеня витривалості земних екстремофілів до умов відкритого космосу та 3) виявлення характеру взаємодії між біологічними зразками та мінералами, включаючи земні, аналогічні варіанти Місяця та Марса, в умовах космосу та Марса. Тому зразки BIOMEX складалися з різноманітних пігментів, вторинних метаболітів, компонентів клітинної стінки, лишайників, архей, ціанобактерій, залізобактерій, снігових водоростей, чорних грибів і мохоподібних з альпійських і полярних ареалів існування, які були вбудовані, вирощені та культивовані на суміші аналогів марсіанського та місячного реголітів або інших земних мінералів і потім перенесені у відкритий космос у змодельовані марсіанські умови за допомогою пристрою EXPOSE-R2 [16] (рис. 1).

Очікувалося, що отримані результати дадуть нову інформацію про вплив екстремальних умов навколишнього середовища на стійкість та шанси виживання запропонованих об'єктів під час «природної» подорожі в космосі (згідно з гіпотезою панспермії).

За пропозицією українських вчених (**проєкт** «*Доведення концепції створення постбіотиків для профілактики розладів здоров'я космонавтів*», керівник к.б.н. Н. О. Козировська, зав. лабораторії Інституту молекулярної біології та генетики Національної академії наук України) список об'єктів вперше був доповнений мультимікробною культурою комбуча (МКК) (чайний гриб, екотип ІМБГ-1), що представляє гармонійне співіснування в солодкому чаї широко поширених у природі осміофільних дріжджів та бактерій [77, 85]. Завданням експерименту було дослідити вплив умов, подібних до марсіанських, на виживання МКК та геномну архітектуру найстійкіших компонентів МКК. Під час 18 місяців поза межами станції та сім місяців усередині зразки сухої плівки МКК, розташовані на незахищеному верхньому рівні, отримали УФ-промені (>200 нм), космічне іонізаційне випромінювання та аноксію. Середній і нижній рівні були захищені від ультрафіолетового опромінення, однак вони підтримувалися в атмосфері та тиску, подібних до марсіанських. Аналогічно приготовлені зразки зберігали в лабораторних умовах як еталонні.

Встановлено, що після експонування на МКС МКК зазнала змін: швидкість росту, утворення плівки на основі целюлози та активність ферментів, особливо у зразках, які піддавалися впливу УФ-випромінювання, подібного до марсіанського, відрізнялися від таких у контрольних зразках та зразках, захищених від УФ-випромінювання, однак основні мікроорганізми МКК були збережені [21, 77]. Показано, що УФ-опромінення на орбіті викликало деградацію ДНК, зміни у складі та структурі клітинних мембран, що супроводжувалося змінами структури позаклітинних мембранних везикул та пригніченням синтезу целюлози. Проте везикули не набували ендотоксичності, цитотоксичності та нейротоксичності [78] і тому, на думку авторів, такі везикули, що походять від непатогенних грам-негативних бактерій, зокрема від культури комбуча, можуть розглядатися як потенційні кандидати у дизайні постбіотиків і застосуванні в космічній медицині [46, 68, 78].

Вперше виявлено значну стабільність бактеріальної целюлози, 90 % якої синтезується бак-

теріями роду *Komagataeibacter*, та експресії генів, пов'язаних з її біосинтезом після тривалого впливу космічних/марсоподібних стресорів [14, 21, 46, 52, 67]. Оскільки виробництво целюлози за допомогою чайного гриба є безвідходним, автори обговорюють його принадність для БСЖ [46, 67].

У зв'язку з уперше одержаними даними щодо підвищеної стійкості культури комбуча до умов відкритого космосу, поєднаних з марсоподібними стресорами, можна згадати стійкість до цих умов лишайників — симбіотичних асоціацій фотоавтотрофних зелених водоростей або ціанобактерій і гетеротрофних грибів, яку було виявлено у космічних експериментах з *Rhizocarpon geographicum* і *Xanthoria elegans*, що колонізують гірські породи, та бродячим лишайником *Aspicilia fruticulosa,* які експонувалися в установці BIOPAN-5 16 та 10 діб [15, 89] та *X. elegans* в установці EXPOSE-E протягом 1.5 року в експерименті «Лишайники і гриби» [7] за межами МКС під впливом інсоляції, УФ-випромінювання, космічного випромінювання, температур і вакуумних умов космосу та умов, аналогічних марсіанським. Таку високу стійкість лишайників до умов відкритого космосу автори пояснюють їхньою симбіотичною природою та захистом клітин водоростей і грибів верхнім пігментованим шаром — корою від повного впливу потужного ультрафіолетового та космічного випромінювання, тобто від умов, які, як було доведено, є смертельними для бактерій та інших мікроорганізмів [26, 27]. Слід згадати, що гіпотезу панспермії було відроджено, коли технологія дала можливість вивчати виживання бактеріальних спор у відкритому космосі. Однак дані щодо загибелі ізольованих спор *B. subtilis* вже через кілька секунд після експозиції у відкритому космосі однозначно спростували початкову гіпотезу панспермії щодо подорожі однієї спори. Але захищені від сонячного ультрафіолетового випромінювання, спори виживали в космосі до шести років, особливо при поміщенні у глину або у штучні метеорити, виготовлені з метеоритного порошку, що свідчить на користь гіпотези літопанспермії [26, 27]. Лишайники виявилися придатними кандидатами для перевірки цієї гіпотези, яка передбачає життєздатний транспорт мікроорганізмів між планетами усередині метеоритів [15]. Хоча тривалість місії в 1.5 року набагато коротша за очікувану тривалість гіпотетичного міжпланетного переміщення, напр. 2.6 млн років, для деяких марсіанських метеоритів представлені результати вказують на те, що *X. elegans* може вижити в космосі довше [7]. Звернуто увагу на надзвичайну стійкість бактерій роду *Deinococcus: D. radiodurans* [69], *D. aetherius* [102] та *D. geothermalis* [71], які залишалися життєздатними у висушеному стані протягом 1-2 років в космосі та в умовах, схожих на марсіанські. Автори підкреслюють, що виживання мікроорганізмів у суворих умовах навколишнього середовища значно підвищується, якщо вони експонуються як біоплівка [71]. На думку авторів, переміщення бактерій у міжпланетному просторі можливе у вигляді скупчень як ковчег, що автори назвали "massapanspermia" [32]. В цьому контексті виконавці проєкту слушно припускають, що плівка на основі целюлози може служити розумною матрицею-носієм мікробного співтовариства комбуча у позаземних подорожах [67].

Проєкт «*Розроблення підходів нейропротекції при довготривалих космічних місіях*» (керівник — д.б.н., проф. Т. О. Борисова, зав. відділу нейрохімії Інституту біохімії ім. О. В. Палладіна Національної академії наук України) виконувався у рамках таких наукових напрямів, як астробіологія (дослідження нейротоксичності планетарного пилу), космічна біологія тварин та космічна медицина (дослідження впливу гіпотермії та нейроактивних ліків на нервову передачу у головному мозку).

Вважається, що частинки планетарного та міжзоряного пилу можуть значно шкодити здоров'ю людини під час довгострокових космічних польотів, місячних та планетарних місій, тому оцінка ризику їхньої токсичності та з'ясування можливих механізмів порушення функціонування мозку у цих умовах є актуальними завданнями сучасної астробіології та космічної медицини. Так було виявлено під час кількох місій «Аполлона», що частинки місячного пилу прилипають до скафандрів, після чого потрапляють у космічний корабель і мають прямий контакт з космонавтами [20]. Встановлено, що ці частин-

ки викликали подразнення очей, дихальної системи та шкіри [20], пошкоджували альвеолярні макрофаги *in vitro* [51]. Тривала наявність аналогів місячного та марсіанського пилу в легенях мишей призводила до хронічного запального ураження [50]. Експресія синтази оксиду азоту у мишачій макрофагальній клітинній лінії також посилювалася аналогом місячного пилу [10], який навіть був більш токсичним, ніж частинки діоксиду титану. Гострий вплив аналогу марсіанського пилу порівнюється із таким кварцового пилу [50]. Оцінка біохімічних та клітинних маркерів токсичності та гістопатологія легень і лімфатичних вузлів у щурів, які протягом чотирьох тижнів піддавалися впливу аерозолів місячного ґрунту, зібраних під час місії «Аполлон-14» показала, що найвищий рівень побічних ефектів становив 6.8 мг/м^3, розрахунковий NOAEL для людини становив 2.3 мг/м^3. Показано, що нейротоксичний ефект аналогу марсіанського пилу, збагаченого у різній кількості карбоновими наночастинками, пов'язаний виключно з активністю карбонових наночастинок, а не з дією його неорганічної складової. Вуглець широко поширений у марсіанському пилу і міжзоряному просторі та входить до складу метеоритів. Необхідно відмітити, що поточні стандарти якості повітря Європейської комісії для забруднення повітря твердими частинками (PM) становлять 25 мкг/м^3 для PM з аеродинамічним діаметром нижче 2.5 мкм (PM2.5) та 40...50 мкг/м^3 для PM10 (EU).

У пошуках ефективних методів аналізу токсичності частинок планетарного пилу без використання біологічних об'єктів з метою розробки стратегії нейропротекції в умовах довготривалих космічних місій виконавцями проєкту було досліджено вплив помірної та глибокої гіпотермії на синаптичну нейропередачу у центральній нервовій системі [2, 6, 64, 70, 81].

Показано, що початкова швидкість транспортер-опосередкованого накопичення збуджувального нейромедіатора глутамату та гальмівного нейромедіатора ГАМК у нервових терміналях головного мозку щурів поступово зменшується в умовах помірної та глибокої гіпотермії. Позаклітинний рівень глутамату та ГАМК в нервових терміналях головного мозку щурів незначно змінюється в умовах помірної та глибокої гіпотермії у порівнянні з нормотермією. Виявлений дисбаланс транспортер-опосередкованого накопичення збуджувальних та гальмівних нейромедіаторів в умовах помірної та глибокої гіпотермії, проте позаклітинний рівень нейромедіаторів залишається майже незмінним, тобто збалансованим [74]. Основним шляхом підвищення позаклітинного рівня нейромедіатора глутамату до нейротоксичного за умов гіпоксії та ішемії є патологічне транспортер-опосередковане вивільнення нейромедіатору глутамату з нервових терміналей головного мозку щурів. Встановлено, що транспортер-опосередковане вивільнення глутамату з нервових терміналей головного мозку щурів поступово зменшується за умов помірної та глибокої гіпотермії [74].

Оскільки зниження вивільнення глутамату з нервових терміналей головного мозку щурів в умовах гіпотермії стимульовано активацією пресинаптичних іонотропних та каїнатних рецепторів, то було знайдено спосіб пом'якшення цього процесу антиепілептичним препаратом леветирацетамом і таким чином зменшення побічних ефектів помірної та глибокої гіпотермії, що можна використовувати в умовах довготривалих космічних місій [5, 48, 73, 82].

Виконавцями також продемонстровано комбінований нейропротекторний ефект гіпотермії та модуляції фізико-хімічних властивостей мембран нервових клітин шляхом зміни їхнього ліпідного складу. Видалення мембранного холестерину посилювало інгібуючий ефект помірної та глибокої гіпотермії на вивільнення глутамату у препаратах нервових терміналей головного мозку щурів. Таким чином, доведено адитивний нейропротекторний ефект гіпотермії та модуляції фізико-хімічних властивостей мембран нервових клітин шляхом зміни їхнього ліпідного складу, зокрема зниження рівня мембранного холестерину [72—74].

На основі оригінальної методології експрес-аналізу токсичних компонентів навколишнього середовища запропоновано новий метод швидкої оцінки токсичності частинок планетарного пилу без використання біологічних об'єктів (рис. 2).

Здатність частинок впливати на мембранний потенціал, цілісність нервових закінчень і, отже, на ключові характеристики синаптичної передачі пропонується оцінювати за допомогою методу планарного ліпідного подвійного шару шляхом моніторингу провідності штучної мембрани при наявності частинок [3—5, 81]. Як показує аналіз опублікованих даних, результати виконання проєкту є істотним внеском у пізнання нейротоксичності місячного та планетарного пилу та розробку стратегії нейропротекції, що базується на комбінації таргетних та неспецифічних підходів модуляції транспорту нейромедіаторів у нервових терміналях головного мозку.

Виконання **проєкту** «*Дослідження гравічутливості та гравітропних реакцій мохів в умовах космічного польоту як адаптивного чинника в онтогенезі рослин*» (керівник к.б.н. О. В. Лобачевська, зав. відділу екоморфогенезу мохів Інституту екології Карпат Національної академії наук України) та публікація статті "Gravi-sensitivity of mosses and their gravity-dependent ontogenetic adaptations" в журналі Life [57] відроджують такого роду дослідження цієї унікальної групи вищих рослин, які достатньо широко проводилися у минулому столітті [33, 87, 88, 90, 91], але дещо занепали сьогодні в силу об'єктивних причин.

Як відомо, питання сприйняття гравітації та механізмів реакцій мікроорганізмів, гравітаксису одноклітинних рухливих організмів і гравітропізму грибів, нижчих і вищих рослин, які ведуть нерухомий спосіб життя, спрямовані на з'ясування механізмів їхньої орієнтації у просторі та перебувають у центрі уваги дослідників, починаючи від історичних експериментів 19-го століття до сьогоднішнього швидкого розвитку клітинних, молекулярних і біотехнологічних досліджень, як складові фундаментальної проблеми ролі гравітації у функціонуванні біосфери Землі [8, 9]. У цьому сенсі космічний апарат в орбітальному польоті залишається унікальною експериментальною лабораторією для вирішення цих питань. Нагадаємо, що саме умови невагомості в космічному польоті дозволяють створювати за допомогою бортових центрифуг різні величини гравітації, менші за 1 g, що неможливо в полі сили тяжіння на Землі.

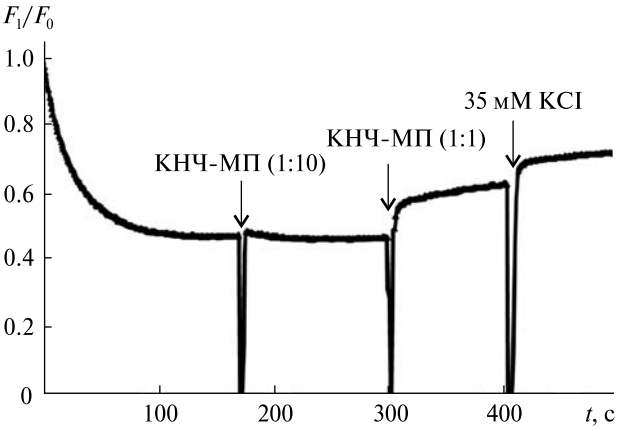

Рис. 2. Вплив аналогу марсіанського пилу, збагаченого карбоновими наночастинками (КНЧ-МП), на мембранний потенціал нервових закінчень. Суспензія нервових закінчень була врівноважена потенціал-чутливим зондом родаміном 6G. Після досягнення стабільного рівня флуоресценції зонда до нервових закінчень послідовно додавали КНЧ-МП (1:10) та КНЧ-МП (1:1) (позначено стрілками). Графік відображає результати чотирьох незалежних експериментів з різними препаратами нервових закінчень Зниження концентрації карбонових наночастинок у складі пилу призводило до зниження його нейротоксичності [81]

Протонема моху — нитчаста багатоклітинна система, що є ювенільною стадією розвитку моху, росте шляхом подовження та поділу апікальної клітини. Саме апікальна клітина протонеми є унікальним об'єктом для дослідження гравічутливості моху, оскільки гравіперцепція та гравітропний ріст відбуваються в одній клітині. Порівняно з дослідженнями гравічутливості різних видів мохів, кінетики гравітропізму і осідання амілопластів [8, 91] майже відсутні дані щодо особливостей гравіреакцій мохоподібних залежно від специфічних умов місцезростань, екотопів.

Виконавцями проєкту встановлено, що гравітропізми та гравіморфози мохів є видоспецифічними, залежать від взаємодії світла та гравітації та мають адаптивне значення у стресових умовах [54, 56]. Габітус рослин визначається передусім типом галуження головних і бокових гілок різного порядку. Бокові гілки судинних рослин закладаються під певним кутом, який залежить від поляризаційної дії гравітації, коректується

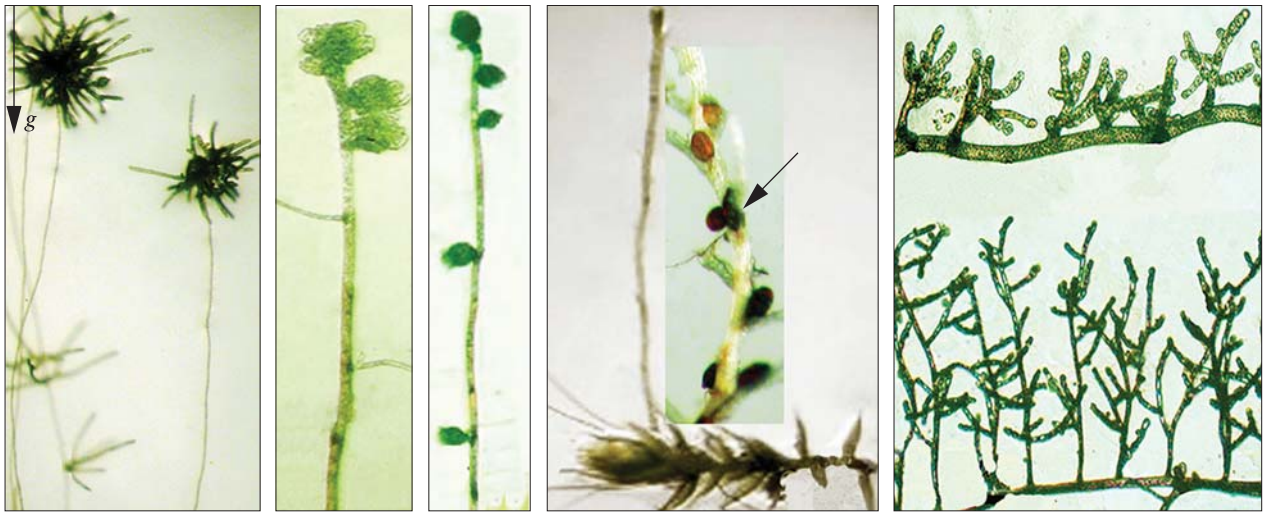

Рис. 3, *а — Polytrichum arcticum:* гравітропний столон, верхівка якого інтенсивно галузиться. Протонемні короткі столони надалі легко відпадають і служать органами вегетативного розмноження, *б — Tortula caucasica:* протонемний столон з бруньками, які утворилися на апікальній клітині під впливом поляризуючої дії гравітації (1g), *в — T. caucasica*: протонемний столон з бруньками, які заклалися вздовж столону після клиностатування, *г — Bryum pseudotriquetrum:* гравічутливі пагони, в основі яких утворилися виводкові бульбочки, *д — Weissia tortilis*: гравічутливі столони каулонеми з хлоронемними дендритами і фрагмент культури з розгалуженими дендритами. Стрілкою вказано на виводкову бульбочку [49, 55]

ауксином і відомий як гравізалежний кут нахилу (GSA − gravitropic setpoint angle) [17, 24, 86]. Гравіморфози мохів з екстремальних мікрооселищ Антарктики (*Polytrichum arcticum, Bryum pseudotriquetrum*) і півдня України (*Weissia tortilis, Tortula caucasica*) у вигляді розгалужень клітин гравітропної протонеми, дендритів, вегетативного розмноження виводковими тільцями на гравічутливих пагонах, брунькоутворення на апікальних клітинах є спеціалізованими життєвими формами, зумовленими умовами середовища (рис. 3).

Експериментально показано, що просторова орієнтація бокових галузок у досліджених видів мохів залежить від гравітаційного вектора, а локальне місце галуження можна контролювати за участю гравітації. Ріст бокових галузок і кут їхнього нахилу зрівноважується дією сили тяжіння та світла і контролюється ендогенно-автотропним ростом. Ці чинники взаємодіють на різних стадіях онтогенезу мохів і визначають їхню структурну будову і габітус у природних умовах [49]. Визначено коефіцієнт галуження і кут нахилу латеральних галузок гравітропної протонеми антарктичних видів мохів *P. arcticum* і *B. caespiticium* під впливом інгібіторів транспорту ауксину. Цілковито доведено залежність інтенсивності гравісприйняття і гравітропізму, галуження та росту гаметофіту від полярного розподілу і транспорту ауксину, що забезпечує ефективність модуляції граві- і фототропізму і є основою для морфологічної мінливості гаметофіту у різних екологічних умовах [57]. Звернуто увагу на епігенетичний контроль, зокрема метилювання ДНК, пластичності онтогенезу мохів у процесі адаптації до екстремальних умов довкілля. Вперше визначено, що інгібітор метилювання ДНК 5-азацитидин посилює галуження клітин *P. arcticum* і зміни кута нахилу галузок до материнської клітини та ініціює закладання бруньок майже на кожній клітині гравітропного столону *Physcomitrella patens* [34].

Виконавці проєкту суттєво доповнили уявлення відносно вмісту та локалізації УФ-абсорбувальних сполук фенольної природи (УФ-АС) у бріофітів, які значно звужені порівняно із су-

динними рослинами [18, 63, 106], хоча накопичення УФ-АС є найпоширенішою реакцією рослин Антарктики на дію УФ [29, 97]. Ультрафіолетове опромінення активувало синтез УФ-АС та збільшення вмісту флавоноїдів у гравітропних пагонах і гаметофітній дернині *B. caespiticium*. На відміну від судинних рослин, УФ-АС у бріофітів максимально зосереджувалися у клітинній стінці, створюючи ефективний екран від УФ пошкодження клітин [49, 57]. В цілому встановлені авторами проєкту закономірності гравіреакцій досліджених видів мохів різних екотопів чітко визначили екологічну роль гравіморфозів в адаптації рослин до умов довкілля в сьогоденних реаліях зміни клімату та посилення антропогенного впливу на біосферу.

Проєкти: «*Розробка концепції регуляції розвитку та стресостійкості рослин для їхньої адаптації до умов космічних польотів шляхом залучення клітинно-біологічних ресурсів*» (керівник — академік НАН України Я. Б. Блюм, директор Інституту харчової біотехнології та геноміки Національної академії наук України) та «*Дослідження функціональних сайтів цитоплазматичної мембрани рослинних клітин в умовах реальної та модельованої мікрогравітації*» (керівник — чл.-кор. НАН України Є. Л. Кордюм, зав. відділу клітинної біології та анатомії Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного Національної академії наук України) належать до напрямів: клітинна та молекулярна біологія та біологія рослин.

За роки досліджень росту та розвитку рослин в умовах реальної мікрогравітації в космічному польоті та модельованої мікрогравітаці в наземних експериментах встановлено основні закономірності її дії на організмовому, клітинному та субклітинному рівнях та зроблено відкриття гравічутливості рослинних клітин, не спеціалізованих до сприйняття гравітаційного вектора. Доведено, що квіткові рослини успішно ростуть на орбіті в космічних оранжереях у більш або менш оптимальних умовах щодо температури, вологості, вмісту CO_2 у повітрі, інтенсивності та спрямованості світла, аерації субстрату тощо. Слід зазначити, що схожість високоякісного насіння на орбіті є стовідсотковою. Створено та впроваджено нове обладнання для вирощування рослин Advanced Plant Habitat (APH, удосконалене помешкання для рослин) та Veggie (Vegetable Production System) — «космічний сад», в якому успішно вирощуються три види салату (пекінська капуста, гірчиця мізуна, червона капуста) як свіжа їжа до раціону астронавтів та квіти цинії для покращення життя та благополуччя в орбітальній лабораторії, Інкубатор SABL для мікроорганізмів (бактерій, дріжджів, водоростей, грибків, вірусів), малих організмів, клітин тварин і культур тканин, а також багатоцільова платформа Variable-G, яка містить центрифуги для проведення експериментів в різних гравітаційних умовах і на широкому спектрі об'єктів, включаючи культури клітин, дрозофіл, арабідопсис і нематоди [80, 105].

Оскільки квіткові рослини проходять повний цикл онтогенезу від насіння до насіння в умовах мікрогравітації, досить істотні перебудови структурно-функціональної організації рослин, включаючи зміни ультраструктури та навантаження клітинних органел, метаболізму, рівнів АФК і активності антиоксидантної системи, експресії генів і синтезу білків *in vivo* та *in vitro* в умовах реальної та модельованої мікрогравітації в наземних експериментах переважно розглядаються як такі, що сприяють адаптації рослин до дії цього чинника [23, 25, 28, 35, 38, 39, 59, 75, 76, 83, 101].

Завдяки удосконаленню техніки, яка дозволила проводити на борту МКС молекулярно-біологічні дослідження, одержано нові дані щодо експресії тенів та синтезу білків в умовах космічного польоту. Як приклад можна навести дослідницьку платформу Wetlab-2 для проведення в режимі реального часу кількісного аналізу експресії генів або швидке виявлення генів-мішеней, які вказують на інфекційне захворювання, клітинний стрес, зміни в клітинному циклі, рості та розвитку та/або генетичні аномалії на борту МКС. Підвищення або зниження експресії під впливом мікрогравітації характерне для більшості досліджених генів, задіяних у широке коло клітинних процесів, зокрема Ca^{2+}- та ліпід-сигналінг, біосинтез клітинної стінки, загальний метаболізм, головно вуглеводний та ліпідний, реакціях на стрес, синтез білків, що складають за

образним мисленням [12] частину «головних космічних генів». Найбільш значущими результатами досліджень протеому та транскриптому є отримання доказів органоспецифічних відповідей рослин на дію цього чинника на молекулярному рівні, які піднімають на новий щабель дослідження в галузі космічної біології. На жаль, значно менш уваги приділяється вельми трудомістким дослідженням, спрямованим на з'ясування тригерних механізмів змін метаболізму під впливом мікрогравітації, оскільки метаболічна регуляція генної експресії добре відома.

Виконавцями **проєкту** «*Розробка концепції регуляції розвитку та стресостійкості рослин для їхньої адаптації до умов космічних польотів шляхом залучення клітинно-біологічних ресурсів*» яскраво підтверджено на молекулярному рівні прогресивну вакуолізацію клітин апексу власне кореня та кореневого чохлика під впливом клиностатування, яка була раніше винайдена лише на структурному рівні в умовах реальної та модельованої мікрогравітації та розглядалася як ознака прискорення диференціації та адаптивного старіння клітин.

Перебудови вакуолярного апарату — багатофункціонального компартменту рослинних клітин є нормальними у процесах клітинного росту, диференціації та старіння і супроводжуються зміною рівня і спрямованості клітинного метаболізму. Рослини-автотрофи позбавлені лізосом клітин тварин-гетеротрофів. Вакуолі рослинних клітин містять той же самий набір гідролітичних ферментів, що і лізосоми, тому також функціонують як літичний компартмент [31, 100]. За допомогою електронної мікроскопії показано, що вакуолізація здійснюється різними шляхами — розширенням ендоплазматичного ретикулуму (ЕР), похідних диктіосом, утворенням цитосегресом — ділянок цитоплазми, оточених цистернами агранулярного ЕР з наступною трансформацією у вакуолі, останні набули назву автофагосоми як тип автофагії [11]. Перехід клітин апікальної меристеми кореня до розтягання супроводжується утворенням численних дрібних вакулей, які зливаються, утворюючи велику центральну вакуоль, органели розміщуються у тонкому периферійному шарі гіалоплазми. Утворення центральної вакуолі свідчить про закінчення дистальної зони розтягання і перехід клітин до швидкого росту в центральній зоні розтягання. Прогресуючу вакуолізацію клітин апексу кореня, тобто збільшення обсягу вакуолей порівняно з контролем, в умовах реальної та модельованої мікрогравітації описано зокрема у *Pisum sativum, Brassica rapa, Glycine max, Beta vulgaris* [13, 36, 37, 42, 44]. За рахунок посиленої активності ЕР посилювалася вакуолізація клітин кореневого чохлика, особливо секреторних, у яких кількість слизу зменшувалася внаслідок зниження активності диктіосом. У серії космічних експериментів розтягання клітин апікальної меристеми власне кореня починалося ближче до верхівки кореня, ніж у наземних контролях, що призводило до зменшення зони меристеми. Зниження активності меристеми в орбітальному польоті пригнічувало апікальне домінування на більш ранніх стадіях росту проростків та вело до рясного утворення бічних коренів [61, 62]. Припускається, що інтенсифікація автолітичних процесів у цитоплазмі в умовах реальної та симульованої мікрогравітації пов'язана зі збільшенням продукції етилену, що знижує рівень обміну фосфоліпідів і призводить до зміни проникності мембран і виділення гідролітичного ферменту.

Із використанням флуоресцентних барвників monodansylcadaverine (MDC) та LysoTracker ™ Red DND-99 як маркерів лізосомальних ферментів кислої фосфатази та катепсину виконавці проєкту істотно поглибили уявлення щодо прогресивної вакуолізації клітин кореня та її динаміки під впливом модельованої мікрогравітації на структурному рівні [92, 93], та на молекулярному рівні виявлено кореляцію між посиленням вакуолізації та підвищенням експресії генів родини *ATG8,* особливо *ATG8e* і *ATG8i* [92, 103], які кодують відповідні білки автофагосом. Також встановлено закономірності експресії генів білка α-тубуліну та ATG8, генів ферментів, що беруть участь в ацетилюванні α-тубуліну, та генів кінезину, які можуть відігравати роль у опосередкуванні процесів аутофагії за участю мікротрубочок. Показано, що посттрансляційне ацетилювання α-тубуліну забезпечує сильнішу взаємодію тубуліну з білком ATG8 [58, 65, 66].

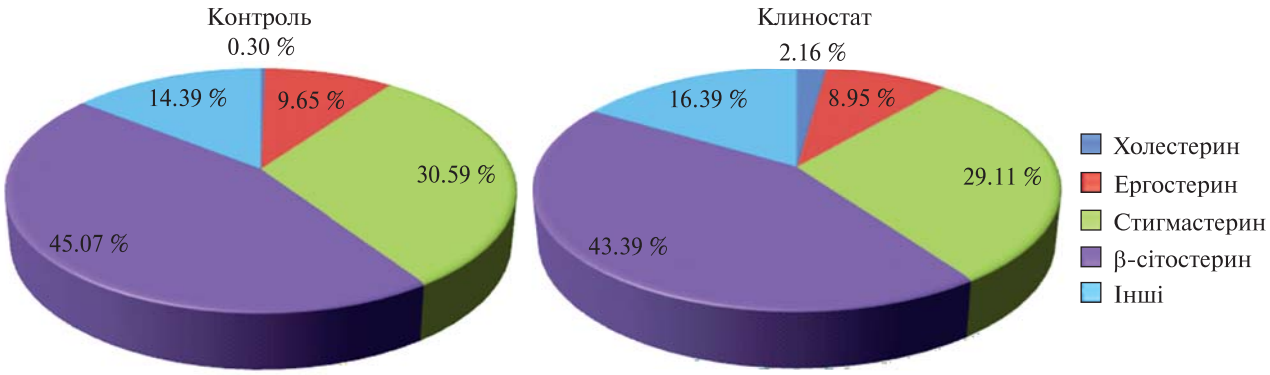

Рис. 4. Схема вмісту стеринів у фракціях рафтів, виділених із цитоплазматичної мембрани коренів шестидобових проростків гороху, вирощених в стаціонарному контролі та умовах клиностатування [40]

Отримані дані автори розглядають з позицій уявлень про автофагію у клітинах дріджів і савців, визначаючи на цій основі перспективи подальших досліджень механізмів впливу мікрогравітації на ріст і диференціацію рослинних клітин.

Проєкт «*Дослідження функціональних сайтів цитоплазматичної мембрани рослинних клітин в умовах реальної та модельованої мікрогравітації*» спрямований на тестування гіпотези щодо тригерної ролі ліпідних рафтів у зміні властивостей цитоплазматичної мембрани під впливом модельованої мікрогравітації і наступних перебудов метаболізму та фізіологічних реакцій клітини. Біологічні мембрани, особливо цитоплазматична, та їхні фізико-хімічні властивості розглядаються як найбільш чутливі індикатори впливу зміненої гравітації на клітину [95, 96]. Незважаючи на ключову роль цитоплазматичної мембрани у функціонуванні клітини, літературні дані в цьому напрямі обмежені. Повідомлялося про зміни вмісту фосфоліпідів, жирних кислот і стеринів та мікров'язкості цитоплазматичної мембрани, ізольованої із коренів проростків гороху, під впливом клиностатування [45, 79]. Експериментально виявлено безпосередній вплив гравітації на іонні канали та мембрани, що, як припускається, може пояснити деякі біологічні ефекти гравітації [22] та встановлено гравізалежність текучості як штучних ліпідних мембран, так і клітинних [94], запропоновано першу модель сенсорної системи гравітації на основі мембранної термодинаміки [25].

В останні десятиліття встановлено гетерогенність біологічних мембран, тобто наявність щільних детергент-стійких мікродоменів, які за сучасними уявленнями є унікальним складом ліпідів і білків, збагачені на холестерин, насичені фосфоліпіди та сфінголіпіди та відіграють вирішальну фізіологічну роль у функціонуванні клітини, модулюючи процеси сигналінгу, мембранний розподіл сигнальних молекул, іонний транспорт та захисні механізми клітини при дії абіотичних і біотичних стресів [30, 47, 53, 84, 104].

Виконавці проєкту вперше за допомогою методів електронної мікроскопії та хроматографії встановили наявність ліпідних рафтів у цитоплазматичній мембрані клітин коренів три- і шестидобових проростків гороху, які за структурою та розмірами відповідали характерним особливостям ліпід-білкових мікродоменів цитоплазматичної мембрани інших рослин, та виявили їхню чутливість до модельованої мікрогравітації за такими показниками, як злиття ліпідних рафтів, збільшення вмісту фосфоліпідів і насичених жирних кислот, особливо вмісту холестерину (рис. 4) [41, 43].

Із застосуванням конфокальної мікроскопії також показано збагачення мікродоменів холестерином (ліпофільний барвник філіпін) та підвищену емісію ліпідно-впорядкованих, більш щільних ділянок мембрани зі зниженим вмістом води (ліпофільний зонд лаурдан), що вказує на наявність рафтів [1]. Обгрунтовано уявлення,

що підвищення щільності упаковки білків і ліпідів, тобто жорсткості рафтів під впливом клиностатування відіграє ключову роль у змінах проникності мембран та активності асоційованих з ними ферментів і таким чином відкриває нові підходи до вивчення та розуміння ролі гравічутливості клітинних мембран та їхніх функціональних доменів у реакціях та адаптації рослин до дії мікрогравітації, що забезпечує ріст і розвиток рослин в цих умовах [40].

Певний внесок у напрям «Репродуктивна та еволюційна біологія» зроблений публікацією статті «Plant biology for space exploration — Building on the past, preparing for the future» [39], у якій наголошується необхідність подальших досліджень розвитку генеративних органів рослин, особливо плодів і насіння, у космосі, оскільки знання репродуктивної біології рослин в космічних умовах має вирішальне значення для майбутніх поселень людей на Місяці та Марсі. Виявлення механізмів, за допомогою яких змінена гравітація, посилення ультрафіолетового та іонізаційного випромінювання та інші фактори, пов'язані з космосом, впливають на репродуктивні структури, буде критично важливим для харчування, збереження генетичного різноманіття та надійного насіннєвого фонду та сільського господарства в цілому далеко від планети Земля.

Огляд матеріалів по результатах проєктів, опублікованих в закордонних престижних журналах Q1/Q2 та українських журналах, які індексуються Scopus і Web Sci. Core Collection, чітко вказує на їхнє визнання світовою науковою спільнотою, що базується на представлених у публікаціях нових фактичних даних та розроблених оригінальних концепціях та гіпотезах з використанням нових методологічних підходів та моделей, спрямованих на вирішення фундаментальних та прикладних проблем космічної біології,

Слід підкреслити, що дослідження в галузі космічної біології в Україні, які проводяться нині та плануються на найближчі роки, враховують світові пріоритети у цій галузі у тих напрямах, де досягнення українських науковців визнані науковою громадськістю та достатньо забезпечені науково-технічним потенціалом:

1) роль гравітації у житті рослин (тропізми),

2) біологія клітини в умовах мікрогравітації,

3) ріст та розвиток рослин в умовах мікрогравітації,

4) технології біорегенеративних систем життєзабезпечення та

5) астробіологія.

Успішний розвиток космічної біології в Україні завжди робив і, сподіваюсь, робитиме свій внесок у підтримку іміджу України як космічної держави.

REFERENCES

1. Artemenko O. A. (2021). The study of the functional state of lipid rafts in the cytoplasmic membrane of *Pisum sativum* seedlings under clinorotation. *Space Sci. Technol.*, **27**, № 5, 35—46. https://doi.org/10.15407/knit2021.05.000 [in Ukrainian].
2. Borisova T. (2018). Nervous system injury in response to contact with environmental, engineered and planetary micro- and nano-sized particles. *Front. Physiol.*, **9**, 728. doi: 10.3389/fphys.2018.00728 [in English].
3. Borisova T. (2019). Express assessment of neurotoxicity of particles of planetary and interstellar dust. *Microgravity,* **5**, № 2. https://doi.org/10.1038/s41526-019-0062-7 [in English].
4. Borisova T. A., Krisanova N. V., Pozdnyakova N. G., et al. (2018). Project: Development of a new method for analysis of planetary dust toxicity aiming on perspective space missions. Space *Sci. Technol.*, **24**, № 6, 69—73. https://doi.org/10.15407/knit2018.06.069 [in Ukrainian].
5. Borisova T., Pozdnyakova N., Dudarenko M., et al. (2021). GABAA receptor agonist cinazepam and its active metabolite 3-hydroxyphenazepam act differently at the presynaptic site. *Eur. Neuropsychopharmacol.*, **45**, 39—51. doi.org/10.1016/j.euroneuro [in English].
6. Borysov A., Tarasenko A., Krisanova N. (2020). Plastic smoke aerosol: Nano-sized particle distribution, absorption/fluorescent properties, dysregulation of oxidative processes and synaptic transmission in rat brain nerve terminals. *Environ. Pollution*, **263**, Part A, 114502. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.114502 [in English]
7. Brandt A., De Vera J., Onofri S. (2015). Viability of the lichen *Xanthoria elegans* and its symbionts after 18 months of space exposure and simulated Mars conditions on the ISS. *IJA*,, **14**, № 3, 411–425. doi:10.1017/S1473550414000214 [in English]

8. Braun M., Böhmer M., Häder D-P., et al. (2018). *Gravitational Biology I: Gravity Sensing and Graviorientation in Microorganisms and Plants* (Springer Briefs in Space Life Sciences). 1st ed., 110 p. [in English].
9. Cannon A., Salmi M., Bushart T. (2015). Changes during gravity perception and response in a single cell. *Methods Mol. Biol*., 1309, 199—207. doi:10.1007/978-1-4939-2697-8_15 [in English].
10. Chatterjee A., Wang A., Lera M. (2010). Lunar soil simulant uptake produces a concentration-dependent increase in inducible nitric oxide synthase expression in murine RAW 264.7 macrophage cells. *J. Toxicol. Environ. Health,* **73**, № 9, 623—626. doi: 10.1080/15287390903578182 [in English].
11. Chen H., Dong J., Wang T. (2021). Autophagy in plant abiotic stress management. *Int. J. Mol. Sci*., **15**, 22, 8, 4075. doi: 10.3390/ijms22084075 [in English].
12. Clement J. (2012). *Gene expression microarrays in microgravity research: toward the identification of major space genes*. Innovations in Biotechnology. Ed. E. C. Agbo, 319—346. doi: 10.5772/28693 [in English]
13. Darbelley N. (1988). Effets de la stimulation gravitropique et de la microgravité sur la prolifération et la différenciation cellulaires dans les racines primaires. *Bull. Soc. Bot*., **135**, 229—250 [in French].
14. de Carvalho S. D., Uetanabaro A. P., Kato R., et al. (2022). The space-exposed kombucha microbial community member *Komagataeibacter oboediens* showed only minor changes in its genome after reactivation on Earth. *Front. Microbiol.*, **13,** 782175. doi: 3389/fmicb.2022.782175 [in English].
15. de la Torre R., Sancho L., Horneck G., et al. (2010). Survival of lichens and bacteria exposed to outer space conditions. Results of the Lithopanspermia experiments. *Icarus,* **208**, № 2, 735—748. DOI:10.1016/j.icarus.2010.03.010 [in English].
16. de Vera J. P., Alawi M., Backhaus T., et al. (2019). Limits of life and the habitability of Mars: The ESA Space Experiment BIOMEX on the ISS. *Astrobiology*, **19,** № 2, 145—157. doi: 10.1089/ast.2018.1897 [in English].
17. Digby J., Firn R. (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 [in English].
18. Fabon G., Monforte L., Tomas-Las-Heras R. (2012). Dynamic response of UV-absorbing compounds, quantum yield and the xanthophyll cycle to diel changes in UV-B and photosynthetic radiations in an aquatic liverwort. *J. Plant Physiol.*, **169**, 20—26. doi: 10.1016/j. jplph.2011.08.010 [in English].
19. Ferl R., Kohn J., Denison F. (2015). Spaceflight induces specific alterations in the proteomes of *Arabidopsis*. *Astrobiology*, **15,** 32—56. doi:10.1089/ast.2014.1210 [in English].
20. Gaier J. (2005). The effects of lunar dust on EVA systems during the Apollo missions. NASA/TM—2005-213610/REV1 [in English].
21. Góes-Neto A., Kukharenko O., Orlovska I. (2021). Shotgun metagenomic analysis of kombucha mutualistic community exposed to Mars-like environment outside the International Space Station. *Environ. Microbiol.*, **23,** № 7, 3727—3742. doi: 10.1111/1462-2920.15405. [in English]
22. Goldermann M., Hanke W. (2001). Ion channel are sensitive to gravity changes. *Microgravity Sci. Technol.*, **13**, 35—38. doi: 10.1007/BF02873330.
23. Halstead T., Dutcher F. (1987). Plants in space, *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **38**, 317—345. doi: 10.1146/annurev.pp.38.060187.001533. [in English]
24. Hangarter R. P. (1997). Gravity, light and plant form. *Plant Cell Environ*., **20,** № 6, 796—800. doi: 10.1046/j.1365-3040.1997.d01-124 [in English].
25. Hanke W., Florian P., Kohn M., et al. (2019). *Gravitational Biology II: Interaction of Gravity with Cellular Components and Cell Metabolism* (SpringerBriefs in Space Life Sciences) Paperback, 110. doi:10.1007/978-3-030-00596-2_[in English].
26. Horneck G., Stöffler D., Ott S. et al. (2008). Microbial rock inhabitants survive hypervelocity impacts on Mars-like host planets: first phase of lithopanspermia experimentally tested. *Astrobiology*, **8**, № 1, 17—44. doi: 10.1089/ast.2007.0134 [in English].
27. Horneck G., David M., Mancinelli R. (2010). Space Microbiology. *Microbiol. Mol. Biol. Rev*., **74,** № 1, 121—156. doi: 10.1128/MMBR.00016-09 [in English].
28. Hoson T. (2014). Plant growth and morphogenesis under different gravity conditions: relevance to plant life in space. *Life*., **4**, № 2, 205—216. doi: 10.3390/life4020205 [in English].
29. Iqbal Z., Javed M., Gull S. (2019). Total phenolic contents of two varieties of *Crocus sativus* and their antioxidant activity. *Int. J. Biosci*., **14**, № 3, 128—132. http://dx.doi.org/10.12692/ijb/14.3.128-132 [in English].
30. Jaillais Y., Ott T. (2020). The nanoscale organization of the plasma membrane and its importance in signaling: A proteolipid perspective. *Plant Physiol.*, **182**, 1682—696. doi:10.1104/pp.19.01349 [in English].
31. Jiang Y., Yang L., Ferjani A., et al. (2021). Multiple functions of the vacuole in plant growth and fruit quality. *Mol. Horticulture*, **1,** № 4. doi.org/10.1186/s43897-021-00008-7 [in English].

32. Kawaguchi Y., Yang Y., Kawashiri N. (2013). The possible interplanetary transfer of microbes: assessing the viability of *Deinococcus* spp. under the ISS Environmental conditions for performing exposure experiments of microbes in the Tanpopo mission. *Orig. Life Evol. Biosph*., **43**, № 4-5, 411—418. doi: 10.1007/s11084-013-9346-1 [in English].
33. Kern V., Schwuchow J., Reed D., et al. (2005). Gravitropic moss default to spiral growth on the clinostat and in microgravity during spaceflight. *Planta*, **222**, № 1, 149—157. https://doi. org/10.1007/s00425-004-1467-3 [in English].
34. Khorkavtsiv Ya. D., Lobachevs'ka O. V., Kyiak N. Ya. (2021). Involvement of DNA methylation in gravimorphogenesis of the mosses *Polytrichum arcticum* and *Physcomitrella patens*. Conference dedicated to the 75th anniversary of the Institute of Plant Physiology and Genetics of the National Academy of Sciences of Ukraine (Kyiv, June 17), 203—205 [in Ukrainian].
35. Kittang A., Iversen T., Fossum K., et al. (2014). Exploration of plant growth and development using the European Modular Cultivation System facility on the International Space Station. *Plant Biol*., **16**, 528—538. doi: 10.1111/plb.12132. Epub 2014 Jan 17 [in English].
36. Klymchuk D., Brown C., Chapman D. (2010). Ultrastructure organization of cells in soybean root tips in microgravity. *J. Gravit. Physiol*., **6**, 97—98 [in English].
37. Kordyum E. (1994). Effects of altered gravity on plant cell processes: results of recent space and clinostatic experiments. *Adv. Space Res*., **14**, № 8, 1477—1485. https://doi.org/10.1016/0273-1177(94)90388-3[in English]
38. Kordyum E. (2014). Plant cell gravisensitivity and adaptation to microgravity. *Plant Biol*., **16**, Suppl. 1, 79—90 [in English].
39. Kordyum E., Hasenstein K. (2021). Plant biology for space exploration — Building on the past, preparing for the future. *Life Sci. Space Res*., **29**, 1—7. https://doi.org/10.1016/j.lssr.2021.01.003 [in English].
40. Kordyum E., Artemenko O., Hasenstein K. (2022). Lipid rafts and plant gravisensitivity. *Life*., **12,** № 11, 1809. https://doi. org/10.3390/life12111809 [in English].
41. Kordyum E., Bulavin I., Vorobyova T. (2018). Clinorotation impacts the plasmalemma lipid bilayer and its functional domains–rafts in plant cells. *Front. Physiol. Environ. Aviation Space Physiol*., 314—317. doi: 10.3389/conf.fphys.2018.26.00012 [in English].
42. Kordyum E., Chapman D., Brykov V. (2019). Plant cell development and aging may accelerate in microgravity. *Acta Astronautica*, **157**, 157—161 [in English].
43. Kordyum E. L. Klimenko O. M., Bulavin I. V., et al. (2018). Sensitivity of lipid rafts of plant cells to the influence of of modulated microgravity (clinorotation). *Space Sci. Technol*., **24**, № 4, 48–58. doi: https://doi.org/10.15407/knit2018.04.051 [In Ukrainian].
44. Kordyum E., Martin G., Zaslavsky V., et al. (1999). DNA content and differentiation of root apical cells of *Brassica rapa* plants grown in microgravity. *J. Gravit. Physiol*., **6**, 119—120 [in English].
45. Kordyum E. L., Nedukha O. M., Grakhov V. P., et al. (2015). Investigations of the influence of modulated microgravity on the lipid bilayer of the cytiplasmic membrane of plant cells. *Space Sci. Technol*., **21**, № 3, 40—47. https://doi.org/10.15407/ knit2015.03.040 [In Ukrainian].
46. Kozyrovska N., Reva O., Podolich O., et al. (2021). To other planets with upgraded millennial kombucha in rhythms of sustainability and health support. *Front. Astron. Space Sci*., **8,** 182. https://doi.org/10.3389/fspas.2021.701158 [in English].
47. Kraft M. (2013). Plasma membrane organization and function: moving past lipid rafts. *Mol. Biol. Cell*., **24**, 2765—2768. doi: 10.1091/mbc.E13-03-0165 [in English].
48. Krisanova N., Pozdnyakova A. Pastukhov M., et al. (2019). Vitamin D3 deficiency in puberty rats causes presynaptic malfunctioning through alterations in exocytotic release and uptake of glutamate/GABA and expression of EAAC-1/GAT-3 transporters. *Food Chem. Toxicol*., **123,** 142—150. doi: 10.1016/j.fct.2018.10.054 [in English].
49. Kyiak N. Ya., Lobachevs'ka O. V., Khorkavtsiv Ya. D. (2021). Morpho-physiological reactions of gravisensitivity and adaptation to UV-radiation of the moss *Bryum caespiticium* Hedw. from Antarctica *Space Sci. Technol*. **27,** № 5, 47—59. https:// doi.org/10.15407/knit2021.05.047 [in Ukrainian].
50. Lam C. W., Scully R. R., Zhang Y., et al. (2013).Toxicity of lunar dust assessed in inhalation-exposed rats. *Inhal. Toxicol.,* **12**, 661—678. doi: 10.3109/08958378.2013.833660 [in English].
51. Latch J., Hamilton R., Holian A., et al. (2008). Toxicity of lunar and Martian dust simulants to alveolar macrophages isolated from human volunteers. *Inhal. Toxicol*., **20**, 157—165. doi: 10.1080/08958370701821219 [in English].
52. Lee I., Podolich O., Bertram B. (2022). Metagenome-assembled genomes of *Komagataeibacter* from kombucha exposed to Mars-like conditions reveal the secrets in tolerating extraterrestrial stresses. *J. Microbiol. Biotechnol*., **32**, № 8, 967—975. doi: https://doi.org/10.4014/jmb.2204.04009 [in English].
53. Lingwood D., Simons K. (2010). Lipid rafts as a membrane-organizing principle. *Science*, **327**, 46—50. doi: 10.1126/science.1174621 [in English].
54. Lobachevska O., Khorkavtsiv Ya., Kyyak N., et al. (2018). *Adaptive role of gravidependent morphological variability in mosses*. 34th Annual Meeting of the ASGSR. Abstracts. MD USA, Bethesda (October–November, 2018), 148—152 [in English].

55. Lobachevs'ka O. V., Kyiak N. Ya., Khorkavtsiv Ya. D. (2019). Morpho-functional peculiarities of the moss *Weissia tortilis* Spreng. protonemata cells with different gravisensitivity. *Space Sci. Technol.*, **25,** № 2, 60—70. doi: https://doi.org/10.15407/knit2019.02.060 [In Ukrainian].
56. Lobachevska O., Kyyak N., Kordyum E., et al. (2021). The role of gravimorphoses in moss adaptation to extreme environment. *Ukr. Bot. J.*, **78**, № 1, 69—79. https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.01.069 [in English].
57. Lobachevska O., Kyyak N., Kordyum E., et al. (2022). Gravi-sensitivity of mosses and their gravity-dependent ontogenetic adaptations. *Life,* **12,** № 11, 1782. https://doi.org/10.3390/life12111782 [in English]
58. Lytvyn D., Olenieva V., Yemets A., et al. (2018). Histochemical analysis of tissue-specific acetylation of α-tubulin as a response for autophagy development in *Arabidopsis thaliana* induced by different stress factors. *Cytol. Genet.*, **52**, № 4, 245—252. doi:10.3103/S0095452718040 059 [in English].
59. Medina F-J., Herranz R. (2010). Microgravity environment uncouples cell growth and cell proliferation in root meristematic cells: the mediator role of auxin. *Plant Signal. Behav.*, **5**, 176—178. doi: 10.4161/psb.5.2.10966 [in English].
60. Medina F-J. (2020). Space explorers need to be space farmers: What we know and what we need to know about plant growth in space. *Mètode Science Studies J. Annu. Rev.,* **11**, 55—62. doi: https://doi.org/10.7203/metode.11.14606 [in English].
61. Merkys A., Laurinavichius R. (1990). *Plant growth in space.* Fundamentals of Space Biology. Eds M. Asashima, G. M. Malacinski. Berlin: Springer-Verlag, 64—89 [in English].
62. Millar C., Johnson R., Edelmann J., et al. (2011). An endogenous growth pattern of roots is revealed in seedlings grown in microgravity. *Astrobiology*, **11**, 787—797. doi: 10.1089/ast.2011.0699 [in English].
63. Newsham K., Robinson, S. (2009). Responses of plants in Polar Regions to UV-B exposure: a meta-analysis. *Global Change Biol.*, **15,** № 11, 2574—2589. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01944.x [in English].
64. Obolenskaya M., Dotsenko V., Martsenyuk O., et al. (2021). A new insight into mechanisms of interferon alpha neurotoxicity: Expression of GRIN3A subunit of NMDA receptors and NMDA-evoked exocytosis. *Progress Neuro-Psychopharmacol. Biol. Psychiatry,* **110,** 110317. 10.1016/j.pnpbp.2021.110317 [in English].
65. Oleneva V., Lytvyn D., Yemets A., et al. (2017). Tubulin acetylation accompanies atophagy development induced by different abiotic stimuli in *Arabidopsis thaliana*. *Cell. Biol. Int.*, **43**, № 9, 1056—1064. doi: 10.1002/cbin.10843 [in English].
66. Oleneva V., Lytvyn D., Yemets A., et al. (2018). Expression of kinesins, involved in the development of autophagy in *Arabidopsis thaliana*, and the role of tubulin acetylation in the interaction of ATG8 protein with microtubules. *Factors Exp. Evol. Organisms*, **22**, 162—168. doi: https://doi.org/10.7124/FEEO.v22.942 [in Ukrainian].
67. Orlovska I., Podolich O., Kukharenko O., et al. (2021). Bacterial cellulose retains robustness but its synthesis declines after exposure to a Mars-like environment simulated utside the International Space Station. *Astrobiology,* **21**, № 6, 706—717. doi: 10.1089/ast.2020.2332. [in English].
68. Orlovska I., Podolich O., Kukharenko Oet al. (2022).The conceptual approach to the use of postbiotics based on bacterial membrane nanovesicles for prophylaxis of astronauts health disorders. *Space Sci. Technol.*, **28**, № 6. https://doi.org/10.15407/knit2022.06.000. [in English].
69. Ott E., Kawaguchi Y., Kölbl D., et al. (2020). Molecular repertoire of *Deinococcus radiodurans* after 1 year of exposure outside the International Space Station within the Tanpopo mission. *Microbiome*, **8**, 150. doi: 10.1186/s40168-020-00927-5 [in English].
70. Paliienko K., Pastukhov A., Babič M., et al. (2020). Transient coating of γ-Fe2O3 nanoparticles with glutamate for its delivery to and removal from brain nerve terminals. *Beilstein J. Nanotechnol.*, **11**, 1381—1393. https://doi.org/10.3762/bjnano.11.122 [in English].
71. Panitz C., Frösler J., Wingender J., et al. (2019). Tolerances of *Deinococcus geothermalis* biofilms and planktonic cells exposed to space and simulated martian conditions in low earth orbit for almost two years. *Astrobiology*, **19**, № 8, 979—994. doi: 10.1089/ast.2018.1913 [in English].
72. Pastukhov A., Borisova T. (2018a). Combined application of glutamate transporter inhibitors and hypothermia discriminates principal constituent processes involved in glutamate homo- and heteroexchange in brain nerve terminals. *Ther. Hypothermia Tem. Manag.*, **8**, № 3, 143—149. doi: 10.1089/ther.2017.0047 [in English].
73. Pastukhov A., Borisova T. (2018b). Levetiracetam-mediated improvement of decreased NMDA-induced glutamate release from nerve terminals during hypothermia. *Brain Res.*, **1699,** 69—78. doi: 10.1016/j.brainres.2018.06.032 [in English].
74. Pastukhov A. O., Krisanova N. V., Pozdnyakova N. G., et al. (2022). Development of neuroprotection approaches for long-term space missions. *Space Sci. Technol.*, **28**, № 6, 52–62. https://doi.org/10.15407/knit2022.06.052 [in Ukrainian].
75. Paul A., Amalfitano C., Ferl. R. (2012). Plant growth strategies are remodeled by spaceflight. BMC *Plant Biology*, **12**, 232—255. https://doi.org/10.1186/1471-2229-12-232 [in English].
76. Paul A., Elardo S., Ferl R. (2022). Plants grown in Apollo lunar regolith present stress-associated transcriptomes that inform prospects for lunar exploration. *Communications Biol.*, **5**, 1—9, 10.1038/s42003-022-03334-8. 5.P [in English]

77. Podolich O., Kukharenko O., Haidak A., et al. (2019). Multimicrobial kombucha culture tolerates Mars-like conditions simulated on low-earth orbit. *Astrobiology*, **19**, № 2, 183—196. doi: 10.1089/ast.2017.1746 [in English].
78. Podolich O., Kukharenko O., Zaets I., et al. (2020). Fitness of outer membrane vesicles from Komagataeibacter intermedius is altered under the impact of simulated Mars-like stressors outside the International Space Station. *Front Microbiol.*, **26,** № 11, 1268. doi: 10.3389/fmicb.2020.01268 [in English].
79. Polulyakh Yu., Zhadko S., Klimchuk D. (1989). Plant cell plasma membrane structure and properties under clinostating . *Adv. Space Res.*, **9**, 71—74 [in English].
80. Poulet L., Zeidler C., Bunchek J., et al. (2021). Crew time in a space greenhouse using data from analog missions and Veggie. *Life Sci. Space Res,* **31**, 101—112. doi: 10.1016/j.lssr.2021.08.002 [in English].
81. Pozdniakova N. H., Pastukhov A. O., Dudarenko M. V., et al. (2018). Enrichment of the inorganic analogue of martian dust with the novel carbon nanoparticles obtained during combustion of carbohydrates and assesment of its meurotoxicity. *Space Sci. Technol.*, **24**, № 2, 60—71. https://doi.org/10.15407/knit2018.02.060 [in Ukrainian].
82. Pozdnyakova N., Dudarenko M., Borisova T. (2019). Age–dependency of levetiracetam effects on exocytotic GABA release from nerve terminals in the hippocampus and cortex in norm and after perinatal hypoxia. *Cell. Mol. Neurobiology*, **39**, 701—714. doi: 10.1007/s10571-019-00676-6 [in English].
83. Prasad B., Richter R., Vadakedath N., et al. (2020). Exploration of space to achieve scientific breakthroughs. *Biotechnol. Adv.*, **43**, 107572 https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2020.107572 [in English].
84. Rawat N., Singla-Pareek S., Pareek A. (2021). Membrane dynamics during individual and combined abiotic stresses in plants and tools to study the same. *Physiol. Plant.*, **171**, 653—676. doi:10.1111/ppl.13217 [in English].
85. Reva O. N., Zaets I. E., Ovcharenko L. P., et al. (2015). Metabarcoding of the kombucha microbial community grown in different microenvironments. *AMB Express*, **5,** № 1, 35. doi: 10.1186/s13568-015-0124-5 [in English].
86. Roychoudhry S., Bianco M., Kieffer M., et al. (2013). Auxin control gravitropic setpont angle in higher plant lateral branches. *Curr. Biol.,* **23**, 1497—1504. [in English]
87. Sack F. (1991). Plant gravity sensing. *Int. Rev. Cytol.*, **127,** 193—252. doi: 10.1016/s0074-7696(08)60695-6 [in English].
88. Sack F. (1993). Gravitropism in protonemata of the moss *Ceratodon*. *Bull. Torrey Bot. Club,* **25**, 36 – 44 [in English].
89. Sancho L.G, de la Torre R., Horneck G., et al. (2007). Lichens survive in space: results from the 2005 LICHENS experiment. *Astrobiology*, **7**, № 3, 443—454. doi: 10.1089/ast.2006.0046 [in English].
90. Schwuchow J., Kim D., Sack F. (1995). Caulonemal gravitropism and amyloplast sedimentation in the moss *Funaria*. *Can. J. Bot.,* **73**, 1029—1035. DOI: 10.1139/b95-112 [in English].
91. Schwuchow J., Kern V., White N., et al. (2002). Conservation of the plastid sedimentation zone in all moss genera with known gravitropic protonemata. *J. Plant Growth Regul.*, **21**, 146—155. doi: 10.1007/s003440010048 [in English].
92. Shadrina R. Y., Horyunova I. I., Blume Ya. B., Yemets A. I. (2020). Autophagosome formation and transcriptional activity of ATG8 genes in *Arabidopsis* root cells during the development of autophagy under microgravity conditions. *Reports NAS of Ukraine*, **9**, 77—85. URL: https://doi.org/10. 15407/dopovidi2020.09.077 [in Ukrainian].
93. Shadrina R.Y., Yemets A.I., Blume Ya.B. (2019). Development of autophagy as an adaptive response of *Arabidopsis thaliana* plants to microgravity conditions. *Factors Exp. Evolution Organisms*, **25,** 327—332. https://doi.org/10.7124/FEEO.v25.1186 [in Ukrainian].
94. Sieber M., Hanke W., Kohn F. (2014). Modification of membrane fluidity by gravity. *Open J. Biophysics*, **4**, 105—111. DOI: 10.1139/b95-112 [in English].
95. Sieber M., Kaltenbach S., Hanke W., et al. (2016). Conductance and capacity of plain lipid membranes under conditions of variable gravity. *J. Biomed. Sci. Engineering,* **9**, № 8, 361—366. doi:10.4236/jbise.2016.98031 [in English].
96. Slenska K., Kordyum E. (1995). Gravity, cellular membranes and associated processes: an introduction. *Adv. Space Res.*, **17,** № 6/7, 141—142. doi: 10.1016/0273-1177(95)00626-p [in English].
97. Sroka Z. (2005). Antioxidative and antiradical properties of plant phenolics. *J. Biosci.*, **60**, 833—843. https://doi.org/10.1515/znc-2005-11-1204 [in English].
98. Wheeler R. (2010). Plants for human life support in space: From Myers to Mars. *Gravit. Space Res.*, **23**, 25—35 [in English].
99. Wheeler R. (2017). Agriculture for space: people and places paving the way. *Open Agriculture*, 14—32. DOI: 10.1515/opag-2017-0002 [in English].
100. Wink M. (1993). The plant vacuole: a multifunctional compartment. *J. Exp. Bot.*, **44**, 231—246 [in English].
101. Wolverton C., Kiss J. (2009). An update on plant space biology. *Gravit. Space Biol.*, **22**, 13—20 [in English].
102. Yamagishi A., Kawaguchi Y., Hashimoto H. (2018). Environmental data and survival data of *Deinococcus aetherius* from the Exposure Facility of the Japan Experimental Module of the International Space Station obtained by the Tanpopo mission. *Astrobiology*, **18**, 1369—1374. Bibcode:2018AsBio..18.1369Y. doi:10.1089/ast.2017.1751 [in English].
103. Yemets A., Shadrina R., Horyunova I., et al. (2020). Development of autophagy in plant under cells under microgravity: The role of microtubules and ATG8 proteins in autophagosome formation. *Space Research in Ukraine.* Kyiv: Academperiodica, 79—84 [in English].

104. Yu M., Cui Y. N., Zhang X., et al. (2020). Organization and dynamics of functional plant membrane microdomains. *Cell. Mol. Life Sci.*, **77**, 275—287. doi:10.1007/s00018-019-03270-7 [in English].
105. Zabel P., Bamseya M., Schubert D., Tajmar M. (2016). Review and analysis of over 40 years of space plant growth systems. *Life Sci. Space Res.*, **10**, 1—16. doi: 10.1016/j.lssr.2016.06.004 [in English].
106. Zhao J., Dixon R. (2013). AMATE transporters facilitate vacuolar uptake of epicatechin 3′-O-glucoside for proanthocyanidin biosynthesis in *Medicago truncatula* and *Arabidopsis*. *Plant Cell*, **21**, 2323—2340. doi: 10.1105/tpc.109.067819 57 [in English].

Стаття надійшла до редакції 12.12.2022 *Received 12.12.2022*
Після доопрацювання 12.12.2022 *Revised 12.12.2022*
Прийнято до друку 17.12.2022 *Accepted 17.12.2022*

E. L. Kordyum, Prof., Dr. Biol. Sci., Corresponding Member of NAS of Ukraine
E-mail: cellbiol@ukr.net

M. G. Kholodny Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska st., Kyiv, 01601 Ukraine

SPACE BIOLOGY PROJECTS IN UKRAINE: NOWADAYS TRENDS

We present a brief overview of the results of the implementation of biological projects conducted in frame of theTarget program of the National Academy of Sciences of Ukraine for scientific space research (2018—2022) and their contribution to the current fields of world space biology: astrobiology, cellular and molecular biology, plant biology, animal biology, and gravitational biology.

Keywords: animal biology, astrobiology, cellular and molecular biology, gravitational biology, plant biology.