

ISSN 1561-8323 (Print)

ISSN 2524-2431 (Online)

УДК 581.1

<https://doi.org/10.29235/1561-8323-2022-66-3-310-320>

Поступило в редакцию 18.05.2022

Received 18.05.2022

С. В. Суховеева, Е. М. Кабачевская, академик И. Д. Волотовский*Институт биофизики и клеточной инженерии Национальной академии наук Беларуси,
Минск, Республика Беларусь*

ГРАВИМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОЛИСАХАРИДНОГО СОСТАВА СТЕБЛЯ ТОМАТА НА ФОНЕ ДЕЙСТВИЯ ГРАВИТАЦИОННОГО И ФИТОГОРМОНАЛЬНОГО СИГНАЛОВ

Аннотация. Изучена динамика содержания различных групп полисахаридов клеточной стенки в клетках стеблей томата при развитии ответа растений на гравитостимуляцию и фитогормональную обработку. Показано, что гравитостимуляция вызывает изменения относительного содержания полисахаридов клеточной стенки стебля в зоне гравитропического изгиба в период времени 3–6 ч. При этом в верхней и нижней частях стебля происходят преимущественно разнонаправленные изменения, приводящие в конечном итоге к заметным биохимическим различиям между двумя частями стебля, что и позволяет ему изгибаться за счет неравномерного роста клеток в разных частях стебля. При действии гравитостимуляции и эпибрасиностероида эпина изменения в полисахаридном составе проявляются раньше (уже через 1 ч после воздействия) во времени, чем при одиночной гравитостимуляции, а при воздействии этефона и гравитостимуляции позже (лишь с 6 ч воздействия).

Ключевые слова: растения томата (*Lycopersicon esculentum* L.), гравитропизм, полисахариды, этилен, этефон, эпин, лигнин, целлюлоза, пектин

Для цитирования. Суховеева, С. В. Гравиметрический анализ полисахаридного состава стебля томата на фоне действия гравитационного и фитогормонального сигналов / С. В. Суховеева, Е. М. Кабачевская, И. Д. Волотовский // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2022. – Т. 66, № 3. – С. 310–320. <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2022-66-3-310-320>

Sviatlana V. Sukhaveyeva, Alena M. Kabachevskaya, Academician Igor D. Volotovski*Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Republic of Belarus*

GRAVIMETRIC ANALYSIS OF TOMATO STEMS IN THE PERCEPTION OF A GRAVITATIONAL SIGNAL

Abstract. The dynamics of the content of various groups of cell wall polysaccharides in the cells of tomato stems during the development of the plant's response to gravitational stimulation and phytohormonal treatment was studied. It has been shown that gravitational stimulation causes changes in the relative content of stem cell wall polysaccharides in the zone of gravitropic bending over a period of 3–6 hours. At the same time, predominantly multidirectional changes occur in the upper and lower halves of the stem, which ultimately leads to noticeable biochemical differences between the two parts of the stem, which allows it, in all likelihood, to bend due to an uneven growth of cells in different parts of the stem. Under the action of gravitational stimulation and epibrassinosteroid epine, changes in the polysaccharide composition appear earlier (already 1 hour after exposure) in time than with a single gravitational stimulation, and under the influence of ethephon and gravitational stimulation later (only from 6 hours of exposure).

Keywords: tomato (*Solanum lycopersicum* L.), gravitropism, polysaccharides, ethylene, ethephon, epine, lignin, cellulose, pectin

For citation. Sukhaveyeva S. V., Kabachevskaya A. M., Volotovski I. D. Gravimetric analysis of tomato stems in the perception of a gravitational signal. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2022, vol. 66, no. 3, pp. 310–320 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2022-66-3-310-320>

Введение. Тропизмы – важные реакции направленного роста растений в ответ на действие факторов окружающей среды, благодаря чему растение занимает в пространстве координаты, соответствующие его оптимальному функционированию.

Определяют фототропизмы, гравитропизмы, хемотропизмы и механотропизмы, каждый из которых индуцируется различающимися по природе физическими воздействиями [1], длитель-

ности ответа и его обратимости. Благодаря гравитропизмам побеги растения направляются вверх, а корни вниз, тем самым позволяя каждому органу контактировать со средой, подходящей для обеспечения его жизнедеятельности. Эта тропная реакция относится к длительным и обратимым регуляторным процессам.

Выделяют три основных этапа формирования гравитропического ответа: восприятие гравитационного сигнала, его трансдукция, развитие адаптационного ответа, заключающегося в активации ассиметричного роста клеток на верхней и нижней сторонах осевого органа растения. Такой рост становится возможным в результате перераспределения потоков фитогормона ауксина, что способствует изгибу органа растения и, в конечном итоге, восстановлению его естественной пространственной ориентации.

Рост клеток растений, окруженных жесткой клеточной стенкой, возможен только при временном, обратимом расщеплении структурных элементов, обеспечивающих ее жесткость. Для молодых растущих клеток характерна первичная клеточная стенка, которая затем у зрелых клеток заменяется на вторичную клеточную стенку [2].

В состав клеточной стенки входят микрофибриллы целлюлозы, которые окружены матриксом из гемицеллюлоз, пектинов и гликопротеинов.

Рост клеток и перестройки элементов клеточной стенки находятся под сложной фитогормональной регуляцией. К числу фитогормонов, способных регулировать рост клеток растяжением, относятся прежде всего ауксины и гиббереллины, действие которых наиболее подробно изучено [3]. Известно, что гравистимуляция через ряд сигнальных посредников вызывает перераспределение транспортных потоков ауксина, что приводит к модуляции процессов роста клеток, последующему ускоренному направленному росту (тропизму) гравистимулированного органа и его переориентации по отношению вектора силы тяжести. Другие фитогормоны, такие как брассиностероиды (БС) и этилен, также контролируют процессы роста клеток и, по-видимому, гравитропический ответ. Особенности регуляции роста клеток растяжением фитогормонами БС и этиленом при гравистимуляции в различных органах растений далеки от полного понимания и требуют детального изучения.

Кроме того, перестройки клеточной стенки во время развития различных физиологических реакций растений все еще полностью не охарактеризованы.

Ранее нами было показано, что после гравистимуляции растений томата в клетках их верхушечных листьев быстро и временно изменяется экспрессия большого числа генов, принадлежащих к семействам, ассоциированным с контролем перестройки клеточной стенки, плазматической мембраны, сигналинга, транспорта и метаболизма ростовых фитогормонов [4]. Эти изменения фиксируются в пределах 15 мин – 6 ч после начала гравистимуляции и в значительной степени модулируются действием экзогенных фитогормонов этилена и брассиностероида эпина. Эпин ускоряет гравитропический ответ, этилен – ингибирует его. Молекулярно-биологические изменения, наблюдаемые в клетках листьев, сопровождаются синхронным формированием изгиба стебля вверх, что позволяет предполагать, что листья чувствительны к изменению положения в пространстве и процессы, протекающие в них, важны для изменений в тканях стебля. Интересным представляется также оценить изменения в содержании полисахаридов клеточной стенки клеток стебля в тот же период времени, когда формируется его изгиб и модулируется экспрессия генов в клетках листьев томата.

Целью данной работы стала оценка характера временной зависимости перестроек элементов клеточной стенки клеток стебля томата (*Solanum lycopersicum* L.) от гравистимуляции, а также возможной роли фитогормонов этилена и БС в регуляции этих процессов, для чего был проведен сравнительный анализ полисахаридного состава стеблей растений без наклона (контроль) и гравистимулированных растений в различные временные интервалы после воздействия одиночного гравистимула, гравистимула и предшественника этилена этефона, гравистимула и синтетического БС эпина.

Материалы и методы исследования. В качестве объекта исследования использовали стебли 50-дневных растений томата. Растения выращивали при 16-часовом световом дне (освещение полихроматическим белым светом, 40 Вт, 150 мкмоль м⁻²с⁻¹) при температуре 24 °С. Грави-

стимуляция проводилась путем поворота растений на 90° относительно гравитационного вектора Земли. Для исключения побочного эффекта условий освещенности и возможного развития дополнительной фототропической реакции после поворота растений горизонтально, гравистимуляцию проводили в темноте, предварительно поместив растения контрольных и экспериментальных групп в темноту на 24 ч для адаптации. После адаптации растения поворачивались на бок и выдерживались в горизонтальном положении в течение различных промежутков времени (от 15 мин до 24 ч). Часть опытных растений обрабатывалась (до переноса растений в темноту и гравистимуляции) либо раствором этефона (Sigma, Германия) в концентрации 100 мг/л, либо раствором (200 мкл/л) эпина (производства ИБОХ НАНБ, ОАО «Белреахим») по одному разу в день в течение 8 дней.

Отбор растительной ткани контрольных и экспериментальных групп растений проводился на неактивном для фоторецепторов растений тусклом зеленом свете (лампа накаливания 15 Вт, стеклянный светофильтр с максимумом пропускания 470–605 нм, $0,45 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$).

Содержание разных групп полисахаридов в стеблях томата определяли гравиметрическим методом [5]. Для анализа навеску растительной ткани весом 0,5 г отбирали в нижней и верхней части стебля в зоне изгиба, высушивали в сушильном шкафу при 105°C до постоянного веса, взвешивая с точностью до 0,0001 г. Получали массу m . Затем образцы помещали в стеклянные пробирки, заливали 0,5 %-ным раствором оксалата аммония, выдерживали в течение 45 мин при 100°C , прополаскивали в воде, помещали в стеклянные бюксы, высушивали до постоянного веса, взвешивали с точностью до 0,0001 г. Получали массу m_1 . Отмытые от растворимых компонентов образцы помещали в стеклянные пробирки, заливали 4 %-ным раствором NaOH, автоклавировали в течение 60 мин при 120°C и давлении 1 атм, прополаскивали в воде, помещали в стеклянные бюксы, высушивали до постоянного веса, взвешивали с точностью до 0,0001 г. Получали показатель m_2 . Далее образцы помещали в стеклянные пробирки, заливали 17,5 %-ным раствором NaOH, выдерживали в течение 45 мин при 20°C , прополаскивали в воде (до нейтральной реакции), переносили в стеклянные бюксы, высушивали до постоянного веса, взвешивали с точностью до 0,0001 г. Получали показатель m_3 . Содержание основных групп полисахаридов рассчитывали по формулам, приведенным ниже:

$$\% \text{ растворимых веществ} = \frac{m - m_1}{m} 100 \%;$$

$$\% \text{ структурных полисахаридов} = 100 \% - \% \text{ растворимых веществ};$$

$$\% \text{ холоцеллюлозы} = \frac{m_2}{m} 100 \%;$$

$$\% \text{ лигнина} = \% \text{ структурных полисахаридов} - \% \text{ холоцеллюлозы};$$

$$\% \alpha\text{-целлюлозы} = \frac{m_3}{m} 100 \%;$$

$$\% \text{ гемицеллюлоз} = \% \text{ холоцеллюлозы} - \% \alpha\text{-целлюлозы},$$

где m – масса стебля, высушенного до постоянного веса; m_1 – масса после удаления пектинов и водорастворимых веществ; m_2 – масса стебля после удаления лигнина; m_3 – масса стебля после удаления гемицеллюлоз.

Результаты и их обсуждение. Содержание структурных полисахаридов в клеточной стенке оценивали в зоне изгиба стеблей 50-дневных растений томата.

На рис. 1 представлено относительное содержание пектин-содержащих водорастворимых веществ и структурных полисахаридов в верхней и нижней частях стебля при действии гравистимула (*a*), гравистимула и эпина (*b*), гравистимула и этефона (*c*) в период времени 0–24 ч. В контрольных группах (время – 0 ч) доля структурных полисахаридов в верхней и нижней части стебля составляла в среднем 60–62 %, пектин-содержащей фракции – 38–40 %.

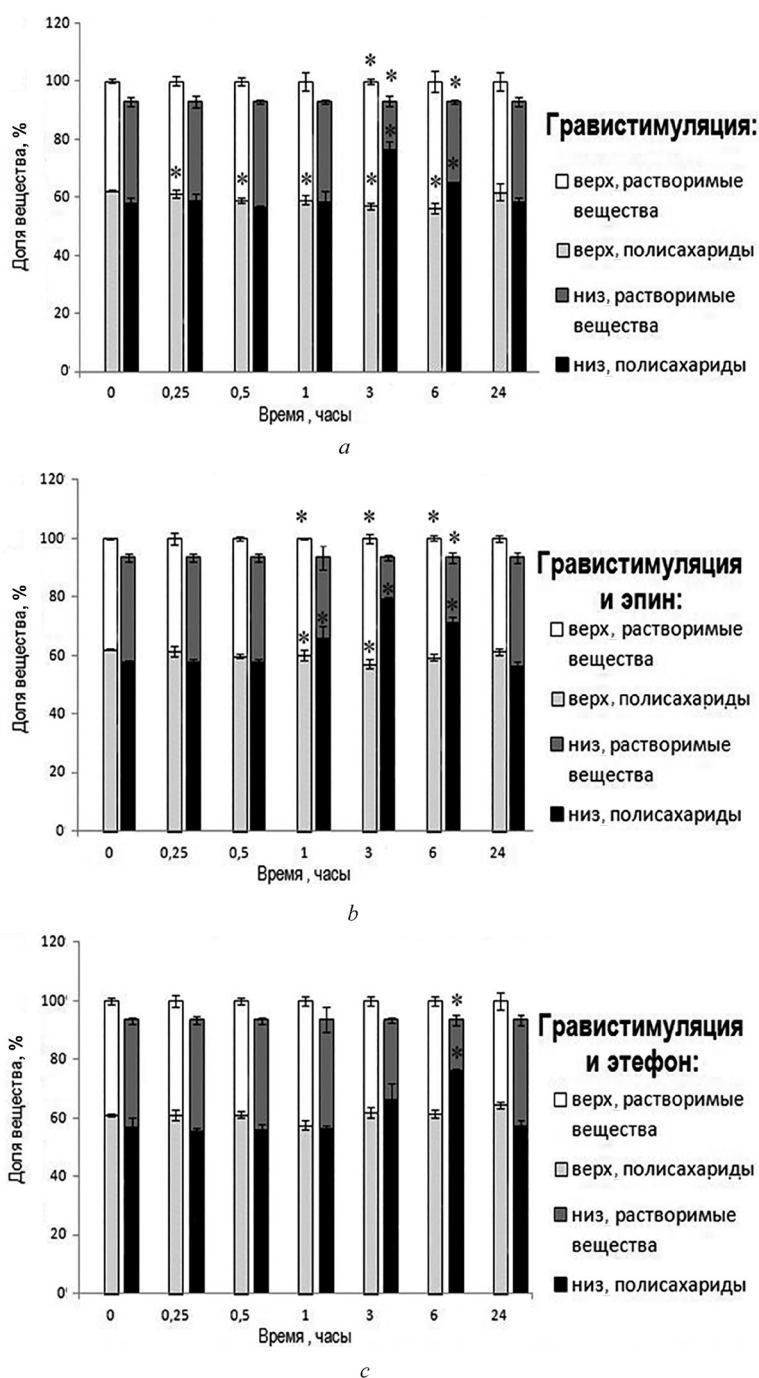


Рис. 1. Влияние гравистимуляции и фитогормонов эпина, этефона на относительное содержание пектин-содержащей фракции и структурных полисахаридов в зоне изгиба в стеблях томата: *a* – гравистимуляции, *b* – гравистимуляции и эпина, *c* – гравистимуляции и этефона

Fig. 1. Effect of gravistimulation and phytohormones epin, ethephon on the relative content of pectin fractions and structural polysaccharides in the bending zone in tomato stems: *a* – gravistimulation, *b* – gravistimulation and epin, *c* – gravistimulation and ethephon

При воздействии одиночной гравистимуляции и гравистимуляции и эпина наблюдалось уменьшение процентного содержания (до 54–57 %) структурных полисахаридов в верхней части стебля в период времени 0,25–6 ч, а доля растворимой фракции обратно пропорционально возрастала. В гравистимулированных растениях, обработанных этефоном, значимые изменения соотношения двух исследованных фракций в верхней части стебля отсутствовали.

В нижней части стебля доля структурных полисахаридов в зоне изгиба при воздействии одиночного гравистимула значительно возрастала в период времени 3–6 ч до 70–80 % (максимум – на 3 ч). При действии гравистимула и эпина значимое увеличение (до 74 %) доли структурных полисахаридов наблюдалось уже через 1 ч воздействия, максимум так же, как в случае одиночной гравистимуляции – на 3 ч воздействия (почти 85 %), далее отмечалось постепенное возвращение соотношения этих групп веществ до контрольных значений. Предварительное действие на растения этефоном приводило к замедлению и укорочению гравитропического ответа в нижней части стебля: максимум в доле содержания структурных полисахаридов наблюдался лишь на 6 ч гравистимуляции. Доля растворимой, пектин-содержащей фракции во всех образцах изменялась обратно пропорционально доле структурных полисахаридов в те же промежутки времени.

На рис. 2 представлены данные о соотношении основных групп веществ (холоцеллюлоза и лигнин), входящих в состав фракции структурных полисахаридов, при действии гравистимула (*a*), гравистимула и эпина (*b*), гравистимула и этефона (*c*) в период времени 0–24 ч в верхней и нижней частях стебля.

Доля холоцеллюлозы в контрольных образцах стеблей составляет примерно 50 %. В верхней половине стеблей перевернутых горизонтально растений наблюдалась тенденция к небольшому снижению ее содержания. Наименьшее содержание холоцеллюлозы при действии гравистимуляции или эпина и гравистимуляции наблюдалось после 3 ч, при воздействии гравистимуляции и этефона после 6 ч, к 24 ч воздействия их содержание повысилось обратно к контрольным значениям.

В нижней части зоны изгиба стебля при воздействии гравистимула доля холоцеллюлозы возрастала к 3 ч воздействия до 68 %, эпина и гравистимула – до 73 %. Предварительное действие на растения этефона приводило к сдвигу этого возрастания на более поздний срок – к 6 ч. К 24 ч ее содержание понизилось обратно к контрольным значениям во всех экспериментальных группах.

Объем лигнина в верхней и нижней частях стебля в зоне гравитропического изгиба составлял около 12 % в контрольных группах. В контрольной же группе, где растения предварительно обрабатывались фитогормоном этефоном, наблюдалось небольшое снижение содержания этого полимера.

При воздействии гравистимула или эпина и гравистимула относительное содержание лигнина в верхней и нижней частях места изгиба стебля снижалось на 1–6 ч воздействия. В этефон-обработанных растениях в верхней части стебля наблюдалось увеличение доли лигнина, в нижней – снижение.

На рис. 3 представлены данные о процентном содержании α -целлюлозы и гемицеллюлоз в верхней и нижней части стеблей томата при воздействии гравистимула (*a*), гравистимула и эпина (*b*), гравистимула и этефона (*c*).

В норме относительное содержание α -целлюлозы в тканях стебля томата составляет 45 %, гемицеллюлоз – 4,5 %. В верхней части зоны изгиба стебля значимых изменений в содержании целлюлозы не выявлялось. В нижней части при действии одиночного гравистимула в период времени 3–6 ч наблюдалось значимое увеличение доли целлюлозы до 63 %; при воздействии эпина и гравистимула увеличенное относительное содержание целлюлозы фиксировалось в период 1–6 ч; при предобработке этефоном – на 6 ч воздействия гравистимула. Содержание гемицеллюлоз в верхней и нижней частях стебля снижалось при действии гравистимула или эпина и гравистимула. При действии этефона и гравистимула в верхней части проявлялась тенденция к росту, в нижней – к снижению доли гемицеллюлозы.

Таким образом, гравиметрическим методом определено относительное содержание различных групп полисахаридов в стеблях томата в норме и при действии гравитропического и фитогормонального сигналов. В норме процентное соотношение водорастворимой пектин-содержащей фракции и структурных полисахаридов составляет примерно 37,6/62,4. В состав структурных полисахаридов входят целлюлоза (45,3 %), лигнин (12,2 %), гемицеллюлоза (4,2 %). Синтетический brassinosteroid эпин не влиял существенно на эти контрольные соотношения. Обработка

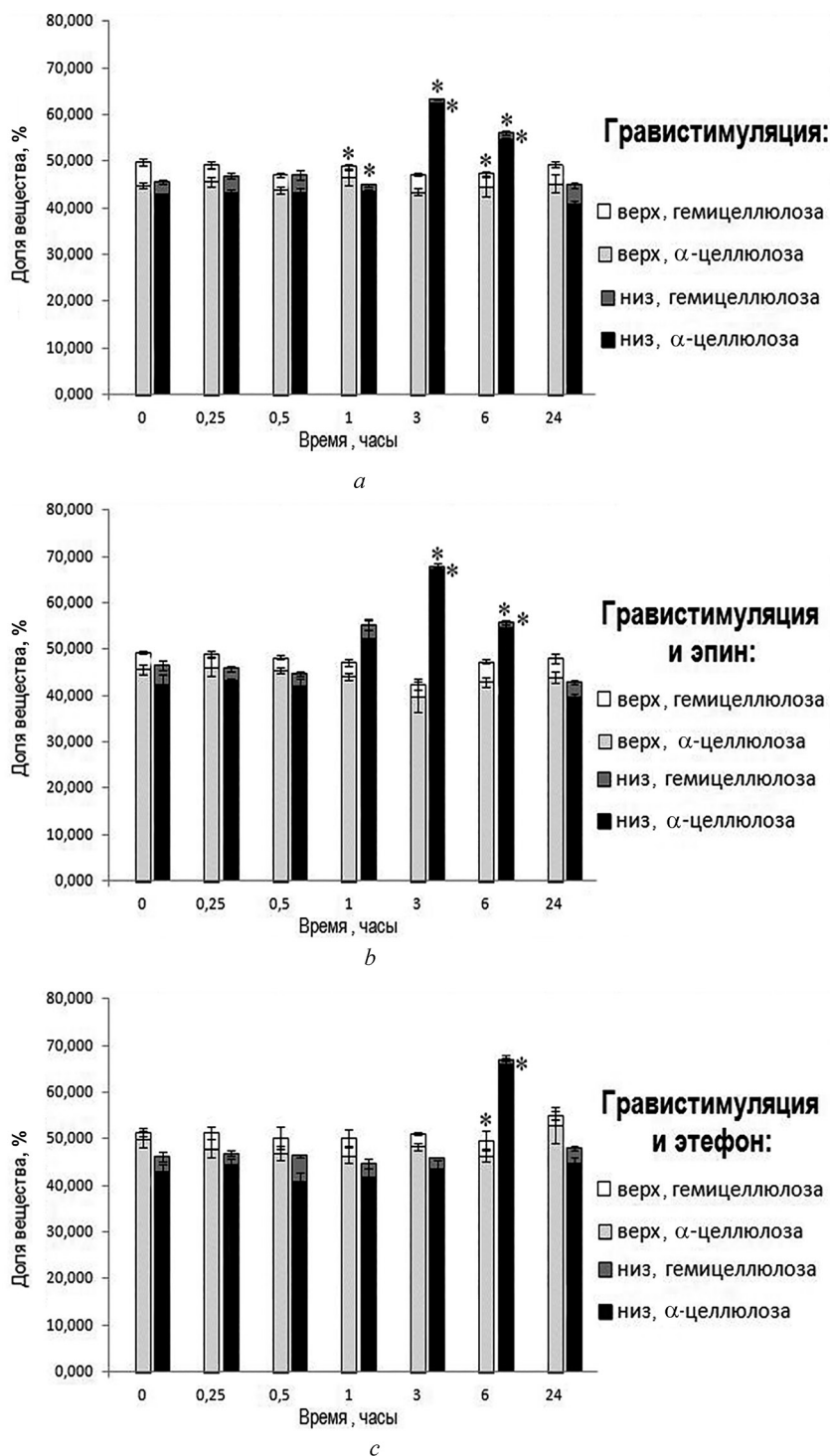


Рис. 2. Влияние гравистимуляции и фитогормонов эпина, этефона на относительное содержание гемицеллюлозы и α-целлюлозы в зоне изгиба в стеблях томата: *a* – гравистимуляции, *b* – гравистимуляции и эпина, *c* – гравистимуляции и этефона

Fig. 2. Effect of gravistimulation and phytohormones epin, ethephon on the relative content of hemicellulose and α-cellulose in the bending zone in tomato stems: *a* – gravistimulation, *b* – gravistimulation and epin, *c* – gravistimulation and ethephon

растений этефоном, предшественником фитогормона этилена, вызывала тенденцию к снижению доли лигнина, снижение доли гемицеллюлоз и небольшое увеличение доли целлюлозы. Информации о процентном содержании полисахаридов клеточной стенки клеток стебля у растений томата очень мало. В научной литературе имеются сведения, что в различных линиях близ-

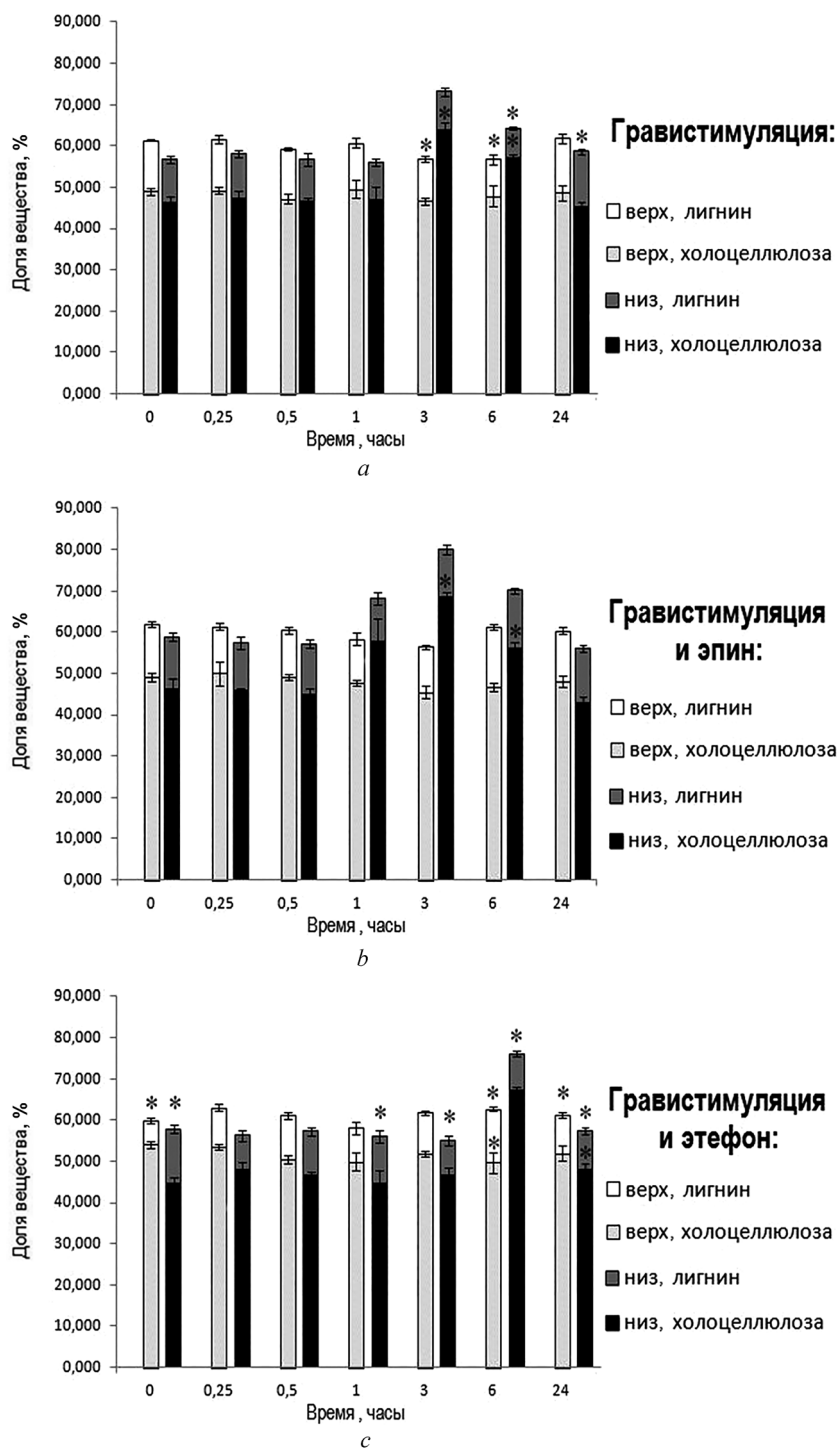


Рис. 3. Влияние гравистимуляции и фитогормонов эпина, этефона на относительное содержание лигнина и холоцеллюлозы в зоне изгиба в стеблях томата: *a* – гравистимуляции, *b* – гравистимуляции и эпина, *c* – гравистимуляции и этефона

Fig. 3. Effect of gravistimulation and phytohormones epin, ethephon on the relative content of lignin and holocellulose in the bending zone in tomato stems: *a* – gravistimulation, *b* – gravistimulation and epin, *c* – gravistimulation and ethephon

кородственного томату вида *Solanum pennellii*, активно используемому для интрогрессивной селекции, содержание целлюлозы составляет 40,7–55,9 г, гемицеллюлозы 2–6 г, лигнина 10,5–21,5 г на 100 г сухого вещества [6], что согласуется с данными, полученными в наших экспериментах для *Solanum lycopersicum*.

Нами установлено также, что гравистимуляция приводит к значительному перераспределению относительного содержания групп полисахаридов в стебле томата в период времени гравистимуляции от 1 до 6 ч, причем эти изменения разнонаправлены в верхней и нижней частях стебля в месте формирующегося изгиба. Следует отметить, что зарегистрированные изменения процентного содержания различных полисахаридов друг относительно друга не обязательно могут свидетельствовать об изменениях абсолютного количества этих веществ в тех же направлениях.

Каким образом изменяется количественный состав полисахаридов, образующих клеточную стенку тканей гравистимулированных растений, описано, хотя и косвенно, по изменениям моносахаридного состава клеточной стенки стебля льна (*Linum usitatissimum* L.). В данном исследовании сравнивалось содержание моносахаридов в клеточной стенке волокон флоэмы стеблей гравистимулированных растений с растениями контрольной группы. Моносахаридный анализ показал значительное преобладание целлюлозной глюкозы в клеточной стенке растений льна. Показано также наличие в клеточной стенке галактозы, галактуроновой кислоты, маннозы, ксилозы, рамнозы, арабинозы, происходящих от гемицеллюлоз и пектинов. При развитии гравитропического изгиба были показаны статистически значимые различия в увеличении количества галактозы и галактуроновой кислоты. Также из приведенных в сообщении данных можно сделать вывод о тенденции к повышению количества маннозы при гравистимуляции в стенках клеток верхней части стебля растений льна [6]. Следует отметить, что авторы исследовали моносахаридный состав стеблей льна через 24 ч после начала воздействия, так как из-за очень жестких волокон у льна изгиб формируется намного медленнее, чем у обычных травянистых растений, а по характеру формирования изгиба лен ближе к древесным растениям.

Полученные нами и другими авторами результаты свидетельствуют о тонких, быстрых и обратимых перестройках в клеточной стенке клеток стеблей растений при формировании гравитропического изгиба. Эти изменения могут быть связаны как с модификацией уже имеющих слоев клеточной стенки, так и с биосинтезом новых компонентов. Можно предположить, что в перестройке стенок клетки задействованы одновременно оба механизма.

Ранее нами было установлено, что при действии на растения томата одиночного гравистимула или эпина и последующей гравистимуляции происходит увеличение экспрессии генов ксилоглюкан-эндотрансгликозилазы (*XET* или *BRUI*), экспансина A5, α - и β -глюкозидазы [4] и генов кальциевой сигнальной системы *SCA2*, *CAM2*, *CAM3*, *PBP2* (данные не приведены), а этефон это увеличение ингибировал [4]. Активность и содержание транскриптов *BRUI(XET)* часто ассоциируется с областями активного роста и стимулируется ростовыми фитогормонами. Ферментативная активность XET способствует трансгликозилированию ксилоглюканов, приводящему к модификации клеточной стенки путем расщепления ксилоглюкановых шшивок с микрофибриллами целлюлозы. Стенки клеток становятся менее жесткими и лучше поддаются растяжению в результате снижения количества ксилоглюкановых шшивок. Гемицеллюлозы, особенно ксилоглюканы, выполняют ключевую роль в разрыхлении и стягивании микрофибрилл целлюлозы: они позволяют клетке изменять свою форму в зонах роста и дифференцировки и способствуют сохранению ее формы после растяжения [8]. Обработка растений арабидопсиса 1 мкМ раствором brassinosteroidов приводила к увеличению экспрессии одного из ферментов XET. Имеются сведения и о том, что во многих случаях высокий уровень транскрипции гена ксилоглюкан-эндотрансгликозилазы *BRUI* сохраняется и после остановки роста растяжением [7]. Известна важная роль в увеличении растяжимости клеточных стенок белков экспансинов [9]. Значительное участие экспансинов A (EXPA) в размягчении клеточной стенки показано для двудольных растений [10]. Показано, что ген экспансина экспрессируется в зоне растяжения корней [11], а также при гравитропическом изгибе во флоэме льна [12]. В кислой среде активируются также глюканазы, которые осуществляют разрыв связей гемицеллюлоз [13].

Таким образом, гравистимуляция вызывает изменения относительного содержания полисахаридов клеточной стенки стебля в зоне гравитропического изгиба. При этом в верхней и нижней половинах стебля происходят преимущественно разнонаправленные изменения, что приводит

в конечном итоге к заметным различиям между двумя частями стебля, что и позволяет ему, по всей вероятности, изгибаться за счет неравномерного роста клеток в разных частях стебля. Эпин не меняет направление изменений, но он ускоряет их. Этилен ингибирует, замедляет эффекты гравистимуляции. Из литературных данных можно сделать вывод о том, что воздействие этилена на растительную клетку может быть двойственным: при низких концентрациях этилен усиливает рост клеток растяжением, в высоких – замедляет [14]. Значительное ингибирование роста клеток растяжением связано с прекращением подкисления клеточных стенок. Предшественник биосинтеза этилена 1-аминоциклопропанкарбоновая кислота способствует уменьшению активности H^+ -АТФаз в плазматической мембране клетки, способствуя подщелачиванию клеточных оболочек [15], также происходит уменьшение экспрессии гена H^+ -АТФазы под воздействием гравистимула и этефона. При ингибирующем воздействии этилена в стенках клетки происходит уменьшение разветвления цепей гемицеллюлоз и возрастание количества водородных связей между гемицеллюлозами и целлюлозой. Происходит образование пектатов кальция, вследствие чего пектины метаксилерируются и переходят из гелеобразной фазы в жесткую [15].

Заключение. Изучено влияние гравистимуляции (поворот растений томата на 90° относительно гравитационного поля Земли) на изменение относительного содержания разных групп полисахаридов в верхней и нижней частях зоны изгиба стеблей томата в период времени 0–24 ч.

Обнаружены изменения процентной доли полисахаридов в зоне изгиба стеблей томата при воздействии одиночного гравитропического стимула и гравистимула и донора экзогенного этилена этефона, гравистимула и эпина.

При воздействии гравистимуляции показано статистически достоверное снижение доли структурных полисахаридов, увеличение растворимых веществ в верхней части стебля и увеличение доли структурных полисахаридов, холоцеллюлозы, α -целлюлозы, снижение растворимых веществ, в нижней части зоны изгиба стебля. Доля содержания лигнина и гемицеллюлоз проявляют тенденцию к снижению. Наиболее выразительные изменения относительного соотношения полисахаридов наблюдались в период времени 3–6 ч воздействия, при этом пик структурных перестроек в зоне изгиба стебля наблюдался через 3 ч.

При предварительной обработке растений эпином изменения относительного содержания полисахаридов происходят в том же направлении, что при действии одиночного гравистимула, но начинают проявляться раньше во времени (с 1 ч воздействия). Обработка растений этефоном замедляет вызванные гравистимуляцией эффекты. Пик основных структурных изменений полисахаридного состава наблюдался через 6 ч воздействия гравистимула и этефона.

Полученные результаты указывают на то, что ответ на гравистимуляцию включает в себя изменение соотношения содержания разных групп полисахаридов, что свидетельствует о важной роли углеводного обмена в восприятии гравитационного воздействия растениями.

Благодарности. Авторы выражают особую благодарность члену-корреспонденту Л. Ф. Кабашниковой за помощь в освоении гравиметрического метода.

Acknowledgements. The authors are very grateful to Corresponding Member L. F. Kabashnikova for help in mastering the gravitational method.

Список использованных источников

1. Olovnikov, A. M. Role of the earth's motions in plant orientation – planetary mechanism / A. M. Olovnikov // *Biochemistry (Moscow)*. – 2021. – Vol. 86, N 11. – P. 1388–1394. <https://doi.org/10.1134/s0006297921110031>
2. Биосинтез целлюлозы: современный взгляд и концепции / В. В. Титок [и др.] // *Тр. Белорусского гос. ун-та*. – 2007. – Т. 2, № 1. – С. 54–64.
3. Ross, J. J. Auxin, gibberellins and the gravitropic response of grass leaf sheath pulvini / J. J. Ross, C. M. Wolbang // *Plant Signal Behav.* – 2008. – Vol. 3, N 1. – P. 74–75. <https://doi.org/10.4161/psb.3.1.4929>
4. Суховеева, С. В. О сопряжении экспрессии генов фосфолипидного, углеводного метаболизма и трансмембранного транспорта растений томата с их реакцией гравитропизма / С. В. Суховеева, Е. М. Кабачевская, И. Д. Волотовский // *Молекулярная и прикладная генетика*. – 2021. – Т. 31. – С. 31–41.
5. Оленников, Д. Н. Методика определения группового состава углеводного комплекса растительных объектов / Д. Н. Оленников, Л. М. Танхаева // *Химия растительного сырья*. – 2006. – № 4. – С. 29–33.

6. Exploring tomato *Solanum pennellii* introgression lines for residual biomass and enzymatic digestibility traits / G. Caruso [et al.] // *BMC Genet.* – 2016. – Vol. 17, N 1. – P. 56. <https://doi.org/10.1186/s12863-016-0362-9>
7. Hayashi, T. Functions of xyloglucan in plant cells / T. Hayashi, R. Kaida // *Molecular Plant.* – 2011. – Vol. 4, N 1. – P. 17–24. <https://doi.org/10.1093/mp/ssq063>
8. Soybean BRU1 encodes a functional xyloglucan endotransglycosylase that is highly expressed in inner epicotyl tissues during brassinosteroid-promoted elongation / M.-H. Oh [et al.] // *Plant Cell Physiol.* – 1998. – Vol. 39, N 1. – P. 124–130. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a029283>
9. Cosgrove, D. J. Catalysts of plant cell wall loosening / D. J. Cosgrove // *F1000Research.* – 2016. – Vol. 5. – P. 119. <https://doi.org/10.12688/f1000research.7180.1>
10. Шарова, Е. И. Экспансины – белки, размягчающие клеточные стенки в процессе роста и морфогенеза растений / Е. И. Шарова // *Физиол. растений.* – 2007. – Т. 54, № 6. – С. 805–819.
11. Expression of an expansin gene is correlated with root elongation in soybean / D.-K. Lee [et al.] // *Plant Physiol.* – 2003. – Vol. 131, N 3. – P. 985–997. <https://doi.org/10.1104/pp.009902>
12. Screenplay of flax phloem fiber behavior during gravitropic reaction / N. Mokshina [et al.] // *Plant Signal Behav.* – 2018. – Vol. 13, N 6. – Art. e1486144. <https://doi.org/10.1080/15592324.2018.1486144>
13. Обручева, Н. В. Растяжение клеток как неотъемлемая составляющая роста наземных растений / Н. В. Обручева // *Онтогенез.* – 2008. – Т. 39, № 1. – P. 15–27.
14. Ethylene in vegetative development: a tale with a riddle / F. Vandenbussche [et al.] // *New Phytol.* – 2012. – Vol. 194, N 4. – P. 895–909. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04100.x>
15. Шарова, Е. И. Клеточная стенка растений / Е. И. Шарова. – СПб., 2004. – 156 с.

References

1. Olovnikov A. M. Role of the earth's motions in plant orientation – planetary mechanism. *Biochemistry (Moscow)*, 2021, vol. 86, no. 11, pp. 1388–1394. <https://doi.org/10.1134/s0006297921110031>
2. Titok V. V., Leontiev V. N., Fedorenko I. V., Kubrak S. V., Yurenkova S. I., Grushetskaya Z. E. Cellulose biosynthesis: a modern view and concepts. *Trudy Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of the Belarusian State University], 2007, vol. 2, no. 1, pp. 54–64 (in Russian).
3. Ross J. J., Wolbang C. M. Auxin, gibberellins and the gravitropic response of grass leaf sheath pulvini. *Plant Signaling and Behavior*, 2008, vol. 3, no. 1, pp. 74–75. <https://doi.org/10.4161/psb.3.1.4929>
4. Sukhaveeva S. V., Kabachevskaya E. M., Volotovskii I. D. On the coupling of expression of some key genes controlling phospholipid, carbohydrate metabolism and transmembrane transport in tomato plants with their gravitropic reaction. *Molekulyarnaya i prikladnaya genetika* [Molecular and Applied Genetics], 2021, vol. 31, pp. 31–41 (in Russian).
5. Olennikov D. N., Tankhaeva L. M. Method of determining the group composition of the carbohydrate complex of plant objects. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya = Chemistry of Plant Raw Materials*, 2006, no. 4, pp. 29–33 (in Russian).
6. Caruso G., Gomez L. D., Ferriello F., Andolfi A., Borgonuovo C., Evidente A., Simister R., McQueen-Mason S. J., Carpato D., Frusciante L., Ercolano M. R. Exploring tomato *Solanum pennellii* introgression lines for residual biomass and enzymatic digestibility traits. *BMC Genetics*, 2016, vol. 17, no. 1, pp. 56. <https://doi.org/10.1186/s12863-016-0362-9>
7. Hayashi T., Kaida R. Functions of xyloglucan in plant cells. *Molecular Plant*, 2011, vol. 4, no. 1, pp. 17–24. <https://doi.org/10.1093/mp/ssq063>
8. Oh M.-H., Romanow W. G., Smith R. C., Zamski E., Sasse J., Clouse S. D. Soybean BRU1 encodes a functional xyloglucan endotransglycosylase that is highly expressed in inner epicotyl tissues during brassinosteroid-promoted elongation. *Plant and Cell Physiology*, 1998, vol. 39, no. 1, pp. 124–130. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a029283>
9. Cosgrove D. J. Catalysts of plant cell wall loosening. *F1000Research*, 2016, vol. 5, p. 119. <https://doi.org/10.12688/f1000research.7180.1>
10. Sharova E. I. Expansins: proteins involved in cell wall softening during plant growth and morphogenesis. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2007, vol. 54, no. 6, pp. 713–727. <https://doi.org/10.1134/s1021443707060015>
11. Lee D.-K., Ahn J. H., Song S.-K., Choi Y. D., Lee J. S. Expression of an Expansin Gene is Correlated with Root Elongation in Soybean. *Plant Physiology*, 2003, vol. 131, no. 3, pp. 985–997. <https://doi.org/10.1104/pp.009902>
12. Mokshina N., Gorshkov O., Ibragimova N., Pozhvanov G., Gorshkova T. Screenplay of flax phloem fiber behavior during gravitropic reaction. *Plant Signal and Behavior*, 2018, vol. 13, no. 6, art. e1486144. <https://doi.org/10.1080/15592324.2018.1486144>
13. Obroucheva N. V. Cell elongation as an inseparable component of growth in terrestrial plants. *Russian Journal of Developmental Biology*, 2008, vol. 39, no. 1, pp. 13–24. <https://doi.org/10.1134/s1062360408010049>
14. Vandenbussche F., Vaseva I., Vissenberg K., Van der Straeten D. Ethylene in vegetative development: a tale with a riddle. *New Phytologist*, 2012, vol. 194, no. 4, pp. 895–909. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04100.x>
15. Sharova E. I. *Cell wall of plants*. Saint Petersburg, 2004. 156 p. (in Russian).

Информация об авторах

Суховеева Светлана Владимировна – науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: suhoveevalmbc@mail.ru.

Кабачевская Елена Михайловна – канд. биол. наук, заведующий лабораторией. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: lmbc@ibp.ogr.by.

Волотовский Игорь Дмитриевич – академик, д-р биол. наук, профессор, гл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: volotovski@yahoo.com.

Information about the authors

Sukhaveyeva Sviatlana V. – Researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: suhoveevalmbc@mail.ru.

Kabachevskaya Alena M. – Ph. D. (Biology), Head of the Laboratory. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: lmbc@ibp.ogr.by.

Volotovskii Igor D. – Academician, D. Sc. (Biology), Professor, Chief Researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: volotovski@yahoo.com.