

# 藻类空间生物学效应机制研究<sup>\*</sup>

胡章立 刘永定

(中国科学院水生生物研究所 武汉 430072)

## 摘要

本文拟从直接导致藻类产生生物学效应的空间环境因素(如微重力和空间辐射等)入手,对近年来有关藻类感受、传导及响应空间环境因素的途径及分子机制的研究结果,进行初步介绍.

**关键词** 藻类 — 微重力 — 空间辐射 — 分子机制

## 1 引言

随着载人航天活动的不断增加,空间生物学效应研究也得到了广泛而深入的发展.迄今为止,空间生物学效应研究已从发现效应阶段逐渐转入揭示效应机理的新阶段.藻类是生物学研究的重要模式类型,也是前景很好的空间应用生物.要分析藻类空间生物学效应产生的机理,无疑应从分析空间环境因素开始.空间具有强辐射、微重力、超洁净、高真空等不同于地面的环境因素,对生物体的影响主要来自空间辐射与微重力.当然,因素间的协同作用以及一些迄今尚不明因素的作用或作用方式还有待探讨.

## 2 空间微重力生物学效应的分子机制

### 2.1 藻类对重力(微重力)的感受

在重力感受方面, *Chara* 是研究得比较多的藻类材料.它通过单细胞的假根附着在基质上生长.假根的生长是通过假根顶端细胞壁物质的外插进行的.图1表示假根细胞内细胞器分布的形态学梯度.沿着大的中央液泡有细胞质环流发生,细胞核、线粒体、内质网以及高尔基体分布于没有细胞质流的区域内.

在 *Chara* 假根的最顶端,高尔基体的囊泡累积并与细胞质膜融合,插入细胞壁中<sup>[1]</sup>.与其它细胞相比较, *Chara* 假根包含一簇为硫酸钡晶体所充满的囊泡,这些硫酸钡晶体起到平衡石的作用;在正常假根向重力方面的顶端点,这些平衡石簇的位置定位在高尔基体囊泡区域的近侧,但后来发现有内质网的聚集<sup>[2]</sup>.

<sup>\*</sup> 国家载人航天工程资助项目

将 *Chara* 假根水平放置时，这些平衡石沉积在假根顶端的下部，并且假根顶端物理学下部细胞相对地生长减慢，从而通过弯曲反应改变假根的生长方向。当弯曲反应完成后，假根再次向下继续生长 [3,4]。从这里可以看出，*Chara* 假根从重力感受到反应的链是非常短的。然而，其硫酸钡晶体累积的现象在整个植物界是独一无二的。

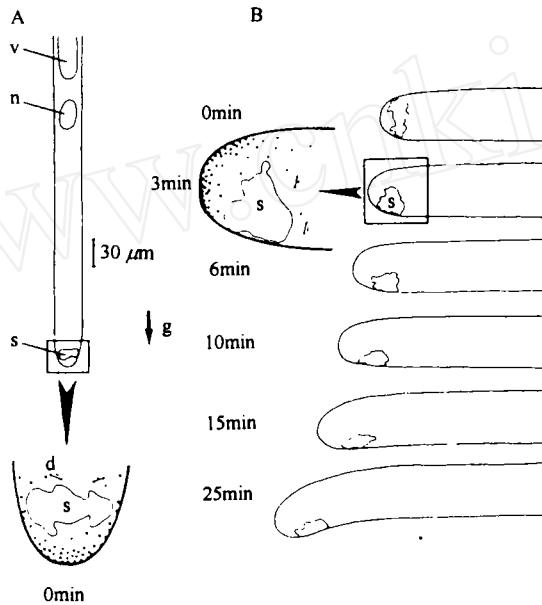


图 1 *Chara* 假根内细胞器及平衡石的分布

A: 垂直生长的假根 B: 水平放置假根的向重反应过程

s: 硫酸钡晶体 d: 高尔基体 g: 重力方向 v: 液泡 n: 细胞核

Fig.1 The distribution of organelle and statolith complex in rhizoid of *Chara*  
A is vertically growing rhizoid with a small part of the vacuole(v) and nucleus(n).

The statolith complex (vacuoles containing crystals of barium sulfate, s is shown in its stable position during normal vertical growth. Golgi vesicles(d) are represented by dots. g is the direction of gravity. B is time course of gravitropic response of a rhizoid in horizontal exposure

相对于 *Chara*，高等植物的重力感受以及感受后的传导与反应链，无论是在解剖上、超微结构上，还是在生理上的变化都更加复杂。重力感受发生在特定的细胞——平衡器。平衡器必须将感受的重力信号转换为其它细胞所能接受的生理信号。在十字花科植物根尖组织的平衡器中累积着大量的淀粉粒，根的向重性与淀粉粒的分布有着很密切的关系。

无论是 *Chara* 假根的硫酸钡晶体还是十字花科植物根冠的淀粉粒，其重力感受都是由特定的重力感受器完成的 [5]。然而，有大量的重力感受系统是没有平衡石的 [6-8]，在这些情况下，质膜可能起到重力感受器的作用。同时，也可能出现这样的情况，就是许多重力感受器已经逐渐形成重力的感受传导检测器，这种情况主要出现在变化的环境及在每个进化阶段的特征生物体中。可能出现的情况是，质膜是所有生物体的共同的重力感受器，而平衡石则起到了天线的作用以增强细胞对重力反应的灵敏度。

Wayne 等<sup>[9]</sup>利用没有任何平衡器的 *Chara* 节间细胞作为模式系统对细胞重力感受问题进行了比较详尽的研究. 并通过对细胞进行结扎的方法, 发现节间细胞的二端对重力感受是非常重要的. 同时, 他们提出了重力感受的一个新的模型. 由于质膜缺乏直接感受重力的敏感性, 因此, 假定质膜不是作为重力感受体而起作用, 那么, 机械性刺激敏感的离子通道是一个很重要的特征<sup>[10,11]</sup>. 事实上,  $8 \times 10^{-20}$  J 的能量就能打开一个毛发细胞的单个阳离子通道<sup>[12]</sup>. 这一能量比原生质体本身重量的势能小  $5.9 \times 10^4$  倍, 这是在热力学噪音的能量水平. 如果事实上重力感受体是定位在细胞的两个末端, 并且, 为了感受重力需要一个不同的力, 检测系统被保护起来, 以对抗因噪音和细胞膨压引起的非专一性激活. 可能有这样的情况, 通过细胞质的流入与流出施加给细胞膜上部和下部不同的力, 分别足以激活重力感受器.

Edwards 等<sup>[10]</sup>认为, 细胞骨架系统可以汇集很小但数量很大的能量, 从而引起对质膜重力介导的压力, 以直接激活通道. 同时, Wayne 等<sup>[9]</sup>的实验表明, *Chara* 类细胞是能够感受原生质体的重量的. 一个 *Nitellopsis* 原生质体固有的势能是  $4.72 \times 10^{-6}$  J/m, 这仍然大于热力学噪音 ( $10^{-21}$  J) 的  $10^6$  倍, 也就是说, 信号对噪音的比率是  $4.72 \times 10^6$ . 然而, *Nitellopsis* 细胞大于典型高等植物细胞  $10^6$  倍 ( $20 \times 10^{-6}$  m<sup>3</sup>); 一个小的植物细胞原生质体膜能检测到原生质体的重量吗? 这个小的细胞的密度能够增加的话, 也许是有可能的. 充满淀粉粒的淀粉体的存在可能完成这一功能. 也就是说, 淀粉粒将仅作为沉淀物而起作用. Wayne 等<sup>[9]</sup>对一个柱细胞 (columella cell) 原生质体 ( $20 \times 10^{-6}$  m<sup>3</sup>) 从  $1 \times 10^{-9}$  m 降落时释放的能量进行了下面的计算:

$$\text{势能} = \text{静水浮力} \times \text{距离},$$

$$\text{静水浮力} = \text{原生质体总体积} \times [P_m - (T_v P_v + T_a P_a + T_c P_c)] \times \text{重力加速度}.$$

其中  $T_v$ 、 $T_a$ 、 $T_c$  分别为液泡、淀粉体和细胞质的相对体积,  $P_m$ 、 $P_v$ 、 $P_a$  和  $P_c$  分别为介质、液泡、淀粉体和细胞质的相对密度.

如果液泡、淀粉体和细胞质分别占有原生质体体积的 13.8%、10.5% 和 75.5%<sup>[13-15]</sup>, 并且 3 种复合物的密度分别为  $1.0105 \times 10^3$ 、 $15 \times 10^3$ , 和  $1.0105 \times 10^3$  kg·m<sup>-3</sup>, 那么这些细胞的静水浮力是  $-5.1 \times 10^{-12}$  N. 这些细胞下降  $1 \times 10^{-9}$  m 所释放的能量是  $5.1 \times 10^{-21}$  J, 接近打开一个离子通道需要的能量. 这样, 激活一个离子通道能足以给细胞提供生化信息吗? 在玉米中, 微摩尔浓度的  $\text{Ca}^{2+}$  对其正向的向重性是必要的<sup>[16]</sup>. 如果我们假定一个离子通道能够通过  $10^6$  ion/s, 这样将离子浓度从  $10^{-7}$  mol/L 提高到  $10^{-6}$  mol/L 只需花 3 s 时间. 这些计算表明高等植物平衡石功能的假说是成立的.

同样的原理, 我们能够看到 *Nitellopsis* 原生质体下降的势能足以激活  $5.9 \times 10^{-6}$  个离子通道. 这足以将细胞内  $\text{Ca}^{2+}$  离子浓度从  $10^{-7}$  mol/L 提高到  $10^{-6}$  mol/L, 且只需 0.4 s. 需要进行的进一步研究是  $\text{Ca}^{2+}$  通道是否能由对质膜的压力或张力激活.

细胞原生质体的密度越大, 感受的重力信号对热力学噪音的比率也越大. 这将解释为什么根尖根冠无淀粉粒的拟南芥突变株仍能感受重量. 这是因为在野生株与突变株中都有一个重力感受器, 但突变株中有一个低的重力信号/热力学噪音比值<sup>[17,18]</sup>. 根据估测, 突变株中原生质体重量约为野生株的 23%. 因此, 在重力场中突变株将有野生株 23% 的

势能. Kiss 等<sup>[18]</sup>的结果表明, 包含淀粉粒的细胞重力感受阈值时间是 0.4 min, 而无淀粉粒细胞感受重力的阈值时间是 1.3—1.9 min. 这就意味着无淀粉粒细胞感受重力的效率仅为野生株的 21%—31%. 由此说明淀粉粒的作用仅仅是增加原生质体的密度.

Kessler 等<sup>[19]</sup>从理论和实验结果详尽地分析了重力对单细胞绿藻(衣藻, *Chlamydomonas*)的作用. 游泳行为、多细胞群体的形成和代谢受重力作用而无需“直接的影响”, 是游泳细胞体的各向异性(anisotropy)在细胞内产生向上的力矩造成的, 代谢的变化是由于细胞的“超负荷工作”(harder work). 当细胞对另一信号(如光照)作出反应时必须同时抵消重力作用.

Barlow 等<sup>[20]</sup>认为植物(包括藻类)感受重力的机理是多样的, 这种多样性与植物进化过程多样性相关.

Volkman 等<sup>[21]</sup>在 *Chara* 空间飞行实验中, 发现微重力环境下其平衡石在细胞内移动, 并且其形状也发生变化. 同时假根的生长停止. 结合地面实验结果, 他们提出, 藻细胞微重力感受是平衡石与细胞的骨架系统共同来完成的. 细胞骨架使平衡石及其它细胞结构联结起来, 在微重力环境下, 这种连接关系的破坏是微重力感受的第一步.

## 2.2 重力(微重力)信号的传导与反应

在高等植物根向重性研究中, 根冠细胞感受到重力或微重力刺激后是如何在细胞间传导的问题, 很久以前, 人们就报道植物激素在重力刺激的传导与反应中起到重要的作用. 无疑认为重力反应是需要生长激素的不对称分布. 由于十字花科植物根冠与伸长区之间的距离是 1—2 mm, 远远超过电信号偶联的距离(大约 400  $\mu\text{m}$ ). 植物激素特别是生长素(IAA)可能在这种信号转移中起重要作用<sup>[22]</sup>.

Wayne 等<sup>[9]</sup>在研究 *Chara* 节间细胞时指出,  $\text{Ca}^{2+}$  对重力信号的传导是必需的. Novak 等<sup>[23]</sup>在 *Coprinus cinereus* 的研究中指出  $\text{Ca}^{2+}$  不参与重力感受, 但对重力信号的传导与反应有关. 我们在盐生杜氏藻的实验中也发现,  $\text{Ca}^{2+}$  及钙调蛋白在微重力信号的传导与反应中起到重要的作用.

## 2.3 重力(微重力)感受、传导与反应的理论模型与假说

随着人们对微重力生物学效应认识的不断深入, 对生物体是怎样感受、传导及反应微重力刺激的研究不断增多, 人们先后提出了许多学说与模型. 在与重力向性有关模型中有纯物理学模型, 诸如重力-浮力模型<sup>[24,25]</sup>、拉力-重力模型<sup>[26]</sup>、推进器-重力模型<sup>[27]</sup>, 有生理学模型, 如平衡器模型<sup>[28,29]</sup>, 还有阻力模型和压力模型<sup>[30]</sup>等. 与微重力感受机理有关的学说有: 最小功能单位学说<sup>[31]</sup>、细胞结构重排理论<sup>[32]</sup>、重力敏感窗学说<sup>[33]</sup>、弹性理论学说<sup>[34]</sup>. 与重力信号传导有关的假说, 如 Cholodny-Went 假说和钙信使假说<sup>[22]</sup>.

这些假说尽管相互之间有共同之处, 但矛盾处也不少, Todd<sup>[35]</sup>为了解释为什么不同的材料、不同的实验条件下生物体的微重力效应不完全一致, 与重力有关的生物学机理也各不相同, 从而提出了细胞的重力分类法. 在此之前, 人们把重力对细胞的作用分为二类——直接作用与间接作用<sup>[31]</sup>. 明确解释各种不同生物系统中的重力效应是非常困难的, Todd 等则按照细胞对重力反应的情况将细胞分为下面几类: 1. 原核单细胞有

机体 (prokaryotic unicellular organisms); 2. 游动性单细胞真核生物 (swimming unicellular eukaryotes); 3. 对力及其梯度产生反应的植物细胞 (plant cells that response to forces and gradients); 4. 多细胞动植物的悬浮培养细胞 (suspended cells from multicellular animals and plants); 5. 粘连离体动物细胞 (attached animal cells in vitro); 6. 粘连体内动物细胞 (attached animal cells in vivo). 其中第3类可以被称为固有的重力感受细胞, 而所有其它类别可以被认为是偶发性重力感受器<sup>[36]</sup>. 第1、2类细胞具有自我推动力和向性运动. 有的细胞类型对重力具有特别的适应能力, 诸如, 具有负向地性的细菌<sup>[37]</sup>和原生物<sup>[38]</sup>, 根尖的柱细胞<sup>[39]</sup>, 以及无脊椎动物的重力感受器官细胞<sup>[34]</sup>.

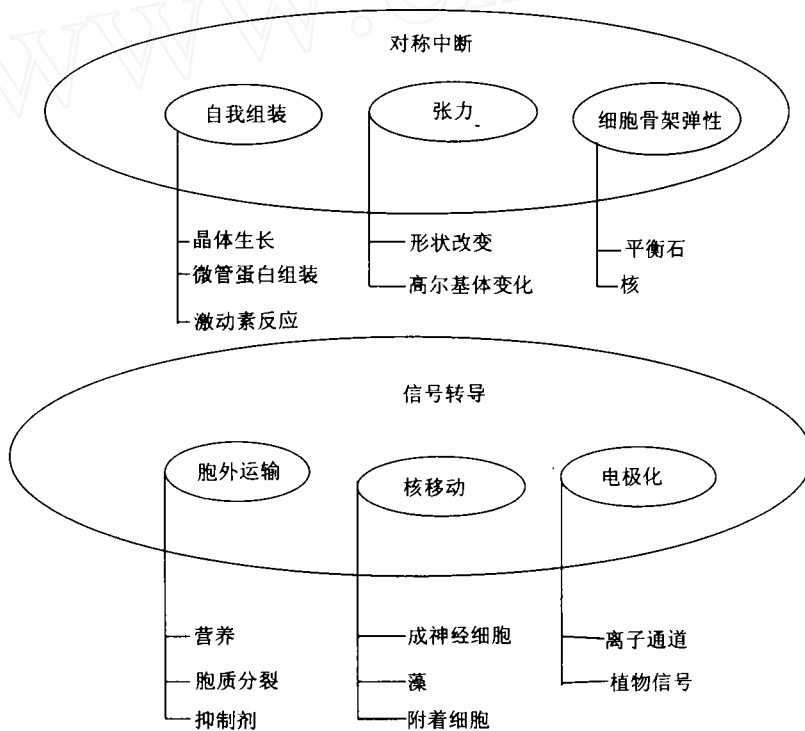


图2 微重力感受、传导与反应的模型及其原理

Fig.2 The principle and model of microgravisensitivity, signal transduction and response

在研究上面各类型细胞对重力反应时, 由于它们反应的方式不一, 所以需要不同的模型来进行解释, 因此出现了下面的模型 (模型序号与细胞分类号相对应): 1. 细胞外转运模型 (extracellular transport model); 2. 重力中心模型 (center of gravity model); 3a. 细胞器沉积模型 (sedimenting organelle model); 3b. 细胞骨架弹性模型 (cytoskeletal elasticity model); 3c. 电信号模型 (electrical signal model); 3d、4a. 通道激活模型 (activated channels model); 4b、5a. 张力模型 (tensegrity model); 6. 电化学信号模型 (electrical and chemical signal model). 对以上的众多模型来说, 尽管其内容各不相同, 但其基本原理则是建立在“均称性打破”以及“信号传导”二个基本点上. 关于这二点的基本内容在 Todd 等<sup>[35]</sup>的

报告里已经详述, 这里引用其概括性的图 2 略加说明.

细胞的细胞骨架系统是处于一种平衡的弹力状态, 这种弹力足以使细胞内的细胞器定位其各自的位置, 此时细胞处于均称状态. 当重力改变时, 就会使得重力与细胞骨架系统的这种平衡被打破, 从而产生相应的重力效应.

细胞内的信号传导由细胞表面的受体感受环境中的化学及力的作用而引起细胞膜内的化学反应, 这种反应导致酶的磷酸化, 而使酶被激活. 如果遗传表达是需要的, 那么, 其第二信使系统将信号传导到细胞核. 已发现淀粉粒激活的通道<sup>[38,40]</sup>和电流<sup>[41]</sup>是对细胞外加力产生反应的. 另外, 所有的单细胞在重力矢量改变的情况下都将通过细胞外化学环境的变化进行其信号传导过程, 如在 0g 重力下, 对流与沉积将会消失, 这将影响到细胞的生命活动.

微重力是一个不寻常的环境因子, 微重力也是一种不寻常的资源. 相信人们对微重力作用机理的探索, 最终会导致新的知识扩充, 引发新的技术进步.

### 3 空间辐射的特点及其对藻类的影响

#### 3.1 空间辐射场的特点

空间环境所具有的辐射条件是独一无二的<sup>[42]</sup>. 这并不意味着永远不变, 它取决于空间、地理纬度(低轨飞行)和太阳的情况.

重粒子射线作为非常重要的辐射粒子的复合体是在 1912 年 Hess 发现的, 因此而获得诺贝尔奖. 此类辐射的起源至今仍不清楚. 随着研究的深入, 已经获得关于粒子的组成、能量及丰度的许多知识, 并发表了许多总结性文章<sup>[43,44]</sup>. 目前已清楚地知道重粒子射线的组成是从氢到能量范围在每个核子  $10^6$  MeV 的铁原子核, 详细的光谱组成及能量分布见文献<sup>[45]</sup>和<sup>[46]</sup>. 尽管它们的流量非常小 ( $2\text{ cm}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ ), 他们对生物系统的伤害却非常大, 甚至对电子系统也是如此. 重粒子在时间上非常稳定, 已有预测表明, 它能在 30 000 年内不改变<sup>[47]</sup>.

太阳是一个重要的辐射源. 太阳活动状态决定太阳辐射的特性. 它主要由质子组成, 也有部分氦离子. 其粒子的能量最大值为 200 MeV, 流速是  $10^9\text{ cm}^{-1}\cdot\text{a}^{-1}$ <sup>[48]</sup>.

陷阱辐射是在地球磁场中被诱导出来的带电粒子. 由电子、质子和少量重粒子组成. 由于它们的透射力低, 因此, 一般被飞行器的壁阻挡在外而无法对生物体产生影响. 然而, 这些粒子能产生次级辐射——韧致辐射, 而后者是具有穿透力的.

#### 3.2 辐射对生物体(包括藻类)的作用

##### 3.2.1 作用途径

辐射对生物体的作用开始于生物体对射线原初能量的吸收, 这一过程发生大约  $10^{-12}$ — $10^{-16}$ s 之间. 经过许多代后, 可以看到极端的影响, 就象微生物遗传损伤一样. 图 3 展示了辐射对生物体影响的一个扩大过程<sup>[42]</sup>.

辐射损伤及其发展并不是以线性的方式进行的,它可以通过许多途径来调节.其中最主要的过程是细胞对遗传改变的认识及其修复.然而,一个令研究者们感兴趣的问题就是细胞的这些过程在空间与地面有不同,更具体地说,就是微重力在空间辐射生物学中的作用如何,目前还没有非常肯定的结论.尽管如此,对辐射生物学效应的一些结论性的描述已经报道:空间辐射能导致 DNA 损伤、染色体畸变、细胞失活、突变产生、赘生性转化、组织坏死以及实验动物与人类的癌变<sup>[50]</sup>.

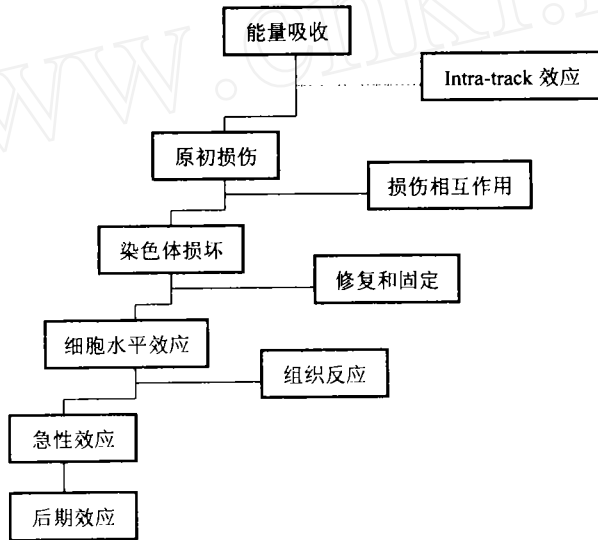


图3 辐射对生物系统的作用途径

Fig.3 The effective path of radiation on biological system

### 3.2.2 对遗传物质的影响和染色体畸变

尽管人们一直想得到重粒子对细胞分子水平上的专一性影响,但到目前为止,还一直没有得到其结果.将载有噬菌体 T4 的薄膜搭载于苏联的 ASTP 飞行器上,得到突变株的几率很大,且这些突变株大多在高能重粒子穿过的区域<sup>[51,52]</sup>.

重粒子使大多数情况下被击中的生物体致死、严重损伤或产生染色畸变<sup>[53,54]</sup>.染色体结构上的畸变是非常敏感、非常专一的辐射损伤标志,可以用来作为生物学上的剂量指示,用来检测辐射和飞行专一性因素间可能的相互作用.研究结果表明在飞行对照(非击中目标)和地基(可能有未鉴定的打击)之间比较,总有一个增加量<sup>[55,56]</sup>,只是这种增加量很小.

### 3.2.3 单细胞系统

研究空间辐射对单细胞系统影响的材料大多数是 *Bacillus subtilis* 的孢子,它常被用于“Biostack”实验.其它的有机体如 *Escherichia coli*<sup>[57]</sup> 和 *Saccharmyces cerevisiae*<sup>[58]</sup>.小球藻 (*Chlorella*) 细胞已经在苏联卫星上飞行了许多次,但明确有重大意义的辐射结果

没有被找到, 这可能与其实验设计的不充分有关<sup>[57,59]</sup>.

### 3.2.4 辐射损伤的修复

受到辐射的生物个体存在损伤和修复的问题. 有二个相互作用的修复系统, 即诱发性修复系统和结构性修复系统. Cabela 等发现, 蛋白核小球藻对 DNA 具有高度的修复能力. Horlse 和 Laszlo 对心形鞘藻 (*Oedogonium cardiacum*) 进行研究, 发现将 X 射线剂量分二次照射, 能增强该藻对亚致死损伤的修复能力. 他们认为, 一种有效的修复机理会为第一次辐射所激活. 放线菌酮可抑制修复能力的提高, 但修复能力的增加并不受 DNA 和 RNA 合成抑制的影响. 由此可见, 可能在藻细胞内存在一种与蛋白质合成有关的修复机理. 而微重力环境会影响到藻类及其它生物对辐射损伤的修复能力, 这在许多报道中已有讨论.

### 3.3 空间辐射与其它空间及飞行器环境间的协同效应

迄今为止, 关于辐射会对藻类和其它生物体产生伤害效应的认识没有任何怀疑. 然而, 辐射因素与飞行时其它环境因素的协同作用也是相当重要的. 特别是微重力的影响最为突出<sup>[60]</sup>. 同时, 空间磁场及高真空都有可能产生协同影响. 同样, 发射前样品的处理, 发射过程及空中飞行舱中的温度等也会对辐射的生物学效应产生影响<sup>[49]</sup>. 但到目前为止这些方面的报道还很少.

## 参 考 文 献

- [1] Sievers A. Elektronenmikroskopische untersuchungen zur geotropischen reaktion. III. Die transversale polarisierung der rhizoidspitze von *Chara foetida* nach 5 bis 10-minuten horzontallage. *Z. Pflanzenphysiol.*, 1967, **57**:462—473
- [2] Bartnik E, Sievers A. In-vivo observations of a spherical aggregate of endoplasm reticulum and of Golgi vesicles in the tip of fast-growing *Chara* rhizoids. *Planta*, 1988, **176**:1—9
- [3] Sievers A, Schroter K. Versuch einer kausalanalyse der geotropischen reaktionskette im *Chara* rhizoid. *Planta*, 1971, **96**:339—353
- [4] Sievers A, Schnepf E. Morphogenesis and polarity of tubular cells with tip growth. In: Kiermayer O ed. *Cytomorphogenesis in Plants*. New York:Springer, 1981. 265—299
- [5] Sievers A, Volkmann D. Gravitropism in single cells. In: Haupt W, Feinleib M E ed. *Physiology of Movements*. New York:Springer, 1979. 567—572
- [6] Dennison D S, Shropshire Jr W. The gravireceptor of phycomyces, its development following gtaivity exposure. *J. Gen. Physiol.*, 1984, **84**:845—859
- [7] Ewart A J. *On the Physics and Phsiology of Protoplasmic Streaming in Plants*. Oxford:Clarendon Press, 1903. 131
- [8] Pickard B G, Thimann K V. Geotropic response of wheat coleoptiles inabsence of amyloplast starch. *J. Gen. Physiol.*, 1966, **49**:1065—1086
- [9] Wayne R, Staves M P, Leopold A C. Gravity-dependent polarity of cytoplasmic streaming in *Nitellopsis*. *Protoplasma*, 1990, **155**:43—57
- [10] Edwards K L, Pickard B G. Detections and transduction of physical stimuli in plants. In:Wagner E, Greppin H, Millet B ed. *The Cell Surface in Signal Transduction*. New York:Springer, 1987. 41—66
- [11] Roberts W M, Howard J, Hudspeth A J. Hair cells: transduction, tuning, and transmission in the inner ear. *Ann. Rev. Cell. Biol.*, 1988, **4**:63—92



- [12] Howard J, Roberts W M, Hudspeth A J. Mechano-electrical transduction by hair cells. *Ann. Rev. Biophys. Chem.*, 1988, **17**:99—124
- [13] Moore R, Pasieniuk J. Structure of columella cells in primary and lateral roots of *Ricinus communis* (Euphorbiaceae). *Ann. Bot.*, 1984, **53**:715—726
- [14] Ransom J S, Moore R. Geoperception in primary and lateral roots of *Phaseolus vulgaris* (Fabaceae). II. Intracellular distribution of organelles in columella cells. *Can. J. Bot.*, 1984, **62**:1090—1094
- [15] Moore R. A morphometric analysis of the redistribution of organelles in columella cells in primary roots of normal seedlings and a gravitropic mutants of *Hordeum vulgare*. *J. Exp. Bot.*, 1985, **36**:1275—1286
- [16] Perdue D O, LaFavre A K, Leopold A C. Calcium in the regulation of gravitropism by light. *Plant Physiol.*, 1988, **86**:1276—1280
- [17] Caspar T, Pickard B G. Gravitropism in a starchless mutant of *Arabidopsis*. *Planta*, 1989, **177**:185—197
- [18] Kiss J Z, Hertel R, Sack F D. Amyloplasts are necessary for full gravitropic sensitivity in roots of *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 1989, **177**:198—206
- [19] Kessler J O. The theory and experimental results on gravitational effects on monocellular algae. *Adv. Space Res.*, 1992, **12**(1):33—42
- [20] Barlow P W. An introduction to gravity perception in plant and fungi—A multiplicity of mechanisms. *Adv. Space Res.*, 1996, **17**(6/7):69—72
- [21] Volkman D *et al.* Oriented movement of statoliths studied in a reduced gravitational field during parabolic flight of rockets. *Planta*, 1991, **185**:153—161
- [22] Sievers A, Hensel W. Gravity perception in plants. In: Asashima M, Malacinski G M ed. *Fundamental of Space Biology*. 1990. 43—55
- [23] Novak L, Moore D. The role of calcium accumulation and the cytoskeleton in the perception and response of *Coprinus cinereus* to gravity. *Adv. Space Res.*, 1996, **17**(6/7):87—90
- [24] Dembowski J. Die vertikalebewegungen von *paramecium caudatum*. Lage des gleichgewichtszentrums im korper des infusors. *Arch. Protistenk.*, 1929, **66**:104—132
- [25] Fukui K, Asai H. Negative geotactic behavior of *Paramecium caudatum* is completely described by the mechanism of buoyancy-oriented upward swimming. *J. Biophys.*, 1985, **47**:479—482
- [26] Roberts A M. Geotaxis in motile microorganisms. *J. Exp. Biol.*, 1970, **53**:687—699
- [27] Winet H, Jahn T L. Geotaxis in protozoa. *J. Theor. Biol.*, 1974, **46**:449—455
- [28] Koehler O. Ueber die geotaxis von *Paramecium*. *Arch. Protistenk.*, 1930, **70**:279—307
- [29] Lyon E. On the geotropism in *Paramecium*. *Amer. J. Physiol.*, 1905, **14**:421
- [30] Jensen P. Ueber den geotropismus niederer organismen. *Pfluger's Arch. Ges. Physiol.*, 1983, **53**:428—480
- [31] Cogoli M. The fast rotating clinostat: a history of its use in gravitational biology and a comparison of ground-based and flight experiment results. *ASGSB Bull.*, 1992, **5**:59—67
- [32] Alpatov A M *et al.* Biological role of gravity hypotheses and results of experiments on “cosmos” biosatellite. *Adv. Space Res.*, 1992, **12**(1):27—32
- [33] Mesland D. Possible actions of gravity on single cells. *Adv. Space Res.*, 1992, **12**(1):15—25
- [34] Todd P. Mechanical analysis of statolith action in roots and rhizoids. *Adv. Space Res.*, 1994, **14**(8):121—124
- [35] Todd P, Klaus D M. Theories and models on the biology of cells in space. *Adv. Space Res.*, 1996, **17**(6/7):3—10
- [36] Todd P. Essay: gravity-dependent physical processes at the dimensions of the single cell. *Amer. Soc. Grav. Space Biol. Bull.*, 1989, **2**:101—129
- [37] Albrecht-Buehler G. Possible mechanisms of indirect gravity sensing by cells. *Amer. Soc. Grav. Space Biol. Bull.*, 1991, **4**(2):25—34

- [38] Ding J P, Pickard B G. Mechanosensory calcium-selective cation channels in epidermal cells. *Plant J.*, 1993, **3**:83
- [39] Sievers A. Gravity sensing mechanisms in plant cells. *Amer. Soc. Grav. Space Biol. Bull.*, 1991, **4**(2):43—50
- [40] Morris C E, Sigurdson W J. Stretch-inactivated ion channels coexist with stretch-activated ion channels. *Science*, 1989, **243**:807—809
- [41] Desrosiers M. Cellular responses to endogenous electrochemical gradients in morphological development. *Adv. Space Res.*, 1996, **17**(6/7):27—33
- [42] Kiefer J, Schenk-Meuser K, Kost M. Radiation biology. In: Moore D, Bie P, Oser H ed. *Biological and Medical Research in Space: An Overview of Life Sciences Research in Microgravity*, 1996. 300—367
- [43] Allkofer O C. Introduction to Cosmic Radiation. Munchen:Karl Thieme Verlag. 1975. 1—120
- [44] Blake J, Baker D N. Long term measurements of the integral galactic cosmic-ray fluxes in geostationary orbits. *Nucl. Tracks Rad. Meas.*, 1992, **20**:411—414
- [45] Derrickson J H *et al.* A measurement of the absolute energy spectra of galactic cosmic rays during the 1976—1977 solar minimum. *Nucl. Tracks Rad. Meas.*, 1992, **20**:415—422
- [46] Fowler P H *et al.* Iron fluxes from the Ariel-6 workshop ICRC. *Nucl. Tracks Rad. Meas.*, 1992, **20**:423—426
- [47] McCormack P C, Swenberg C E. Aerospace medical physics. *Encyclop. Appl. Phys.*, 1991, **1**:443—487
- [48] Stassinopoulos E G. The Earth's trapped and transient space radiation environment. In: McCormack P C, Swenberg C E, Bucker H ed. *Terrestrial Space Radiation and Its Biological Effects*. New York:Plenum Press, 1987. 5—36
- [49] Grigoriev Y G. Die strahlensensibilitat des organismus unter den bedingungen des raumfluges. In: Kowmiceskaja Radiobiologija. Germany translation. Moscow:Energoizdat, 1982. 79—117
- [50] Kiefer J. Biological Radiation Effects. Berlin and Heidelberg:Springer Verlag, 1990. 12—43
- [51] Yurov S S *et al.* Genertic effects of cosmic radiation on bacteriophage HZE T4Br<sup>+</sup> (on material of biological experiment 'Soyus-Apollo'). *Life Sci. Space Res.*, 1979, **17**:129—132
- [52] Yurov S S, Akoev I G, Leont'eva G A. Effects of HZE particles and space hadrons on bacteriophages. *Adv. Space Res.*, 1983, **3**(8):51—60
- [53] Nevzgodina L V, Maksimova E N, Kaminskaya E V. Effects of prolonged exposure of lettuce seeds to HZE particles on orbital stations. *Adv. Space Res.*, 1989, **9**(11):53—58
- [54] Nevzgodina L V *et al.* Changes in developmental capacity of *Artemia cysts* and chromosomal aderrations in lettuce seeds flows aboard salyut-7 (Bioboc III experiment). *Adv. Space Res.*, 1984, **4**(10):71—76
- [55] Grigoriev Y G *et al.* Radiobiological investigations in Cosmos 782 space flight (Biobloc SF<sub>1</sub> experiment). *Life Sci. Space Res.*, 1978, **16**:137—142
- [56] Gaubin Y *et al.* Results of *Artemia cycts*, lettuce and tobacco seeds in the Biobloc 4 experiments flown aboard the Soviet biosatellite Cosmos-1129. *Adv. Space Res.*, 1983, **3**(8):135—140
- [57] Antipov V V *et al.* Some results of radiobiological studies performed in Cosmos-110 biosatellite. *Life Sci. Space Res.*, 1969, **6**:207—208
- [58] Grigoriev Y G *et al.* Influence of Cosmos-368 space flight conditions on radiation effects in yeasts, hydrogen bacteria and seeds of lettuce and pea. *Life Sci. Space Res.*, 1971, **10**:113—118
- [59] Vulina E N, Anikeeva D, Gubareva I G. Survival and mutability of *Chlorella* aboard the Zond vehicles. *Life Sci. Space Res.*, 1971, **9**:105—110
- [60] Marco R *et al.* Analysis of the involvement of the terrestrial space radiation in the microgravity effects on *Drosophila Melanogaster* development and aging. In: McCormack P D, Swenberg C E, Bucker H ed. *Terrestrial Space Radiation and Its Biological Effects*. 1987. 509—516

# STUDIES ON THE MECHANISM IN BIOLOGICAL RESPONSES OF ALGAE TO SPACE ENVIRONMENT

HU Zhangli      LIU Yongding

*(Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072)*

## Abstract

This paper gives a review about the mechanism in biological responses of algae to space environment, including how algae cells to percept, transduct and respond to space environmental factors such as microgravity and space radiation and so on.

**Key words**    Algae, Microgravity, Space radiation, Molecular mechanism