

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201304028

许冬倩, 郭双生. 微重力环境影响植物生长发育的研究进展[J]. 广西植物, 2015, 35(1):133-139

Xu DQ, Guo SS. Progress in the effects of microgravity on plant growth and development[J]. *Guihaia*, 2015, 35(1):133-139

微重力环境影响植物生长发育的研究进展

许冬倩¹, 郭双生^{2*}

(1. 河北经贸大学, 石家庄 050061; 2. 中国航天员科研训练中心, 北京 100094)

摘要: 微重力是最独特的空间环境条件之一, 研究微重力对不同植物种类以及不同植物部位的影响是空间生物学的重要内容之一, 对于建立生物再生式生命保障系统意义重大。生物再生式生命保障系统是未来开展长期载人空间活动的核心技术, 其优势在于能在一个密闭的系统内持续再生氧气、水和食物等高等动物生活必需品, 植物部件是生物再生式生命保障系统的重要组成部分。了解和掌握微重力对植物生长发育的影响, 有助于采取有效的作业制度确保其正常生长发育和繁殖, 是成功建立生物再生式生命保障系统的首要关键。该文就植物在空间探索中的地位和作用, 地面模拟微重力的装置以及国内外有关微重力对植物的影响做一综述。现有的研究结果包括, 未来长期的载人航天任务需要植物通过光合作用为生物再生式生命保障系统提供部分动物营养、洁净水以及清除系统中的固体废物和二氧化碳; 三维随机回旋装置是目前地面上模拟微重力效应的主要装置之一, 尤其适用于植物材料的长期模拟微重力处理; 国内外有关微重力对植物影响的报道生理生化水平多集中在植物的生长发育和生理反应, 比如表型变化或者与重力相关的激素或者钙离子的再分配, 细胞或亚细胞水平主要有细胞壁、线粒体、叶绿体以及细胞骨架等, 基因和蛋白质表达水平的研究对象主要为拟南芥。由于实验方法和材料之间的差异, 微重力对不同植物或者植物不同部位在各个水平的影响效果并不一致, 未来需要开展更多相关研究工作。

关键词: 植物; 生物再生式生命保障系统; 微重力; 三维回旋仪

中图分类号: Q94-49 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2015)01-0133-07

Progress in the effects of microgravity on plant growth and development

XU Dong-Qian¹, GUO Shuang-Sheng^{2*}

(1. Hebei University of Economics and Business, Shijiazhuang 050061, China; 2. China Astronaut Research and Training Center, Beijing 100094, China)

Abstract: Microgravity is the unique and most important character in the space. Research of the effects of microgravity on different kinds of plants or different plant parts is important for space biology, which is significant for us to establish the bio-regenerative life supporting system. Bio-regenerative life supporting system was raised and established as one of the core technologies for future long-term manned space missions, it has the advantage that can continue the regeneration of oxygen, water and food for higher animals necessities in a closed system. Plant component is an important part of bio-regenerative life supporting system. Understanding and knowledge of the effects of space microgravity condition on plant growth and development will contribute to build the effective operation system to ensure their normal growth and reproduction, which is the primary key to successfully establish bio-regenerative life supporting system. The paper summarized the status and function of plants in space exploring, the simulated microgravity ap-

收稿日期: 2014-03-27 修回日期: 2014-07-09

基金项目: 河北省高等学校科学研究计划项目(Z2013004)

作者简介: 许冬倩(1978-), 女, 河北保定市人, 博士, 讲师, 研究方向为空间生命科学, (E-mail) winterian@126.com。

* 通讯作者: 郭双生, 博士, 研究员, 研究方向为受控生态和生命保障系统, (E-mail) guoshuangsheng@tom.com。

paratus on ground and the research related to the real and simulated microgravity on different plant species and different plant parts at home and abroad. Existing research results were as follows: future long-term space missions required loading plant photosynthesis to provide some animal nutrition and clean water and removed some solid waste and carbon dioxide in the bio-regenerative life supporting system; three-dimension random positioning machine was the most effective tool to simulated microgravity on the ground, especially for long-term plant experiments; research reports about the effects of microgravity on plant in physiological and biochemical level at home and abroad mainly concentrated on plant growth and development and physiological response, such as phenotypic changes or redistribution hormone or calcium ions associated with gravity. Studies on cellular or subcellular level mainly focus on cell wall, mitochondria, chloroplasts, and the cytoskeleton. *Arabidopsis* is almost the only study object in the gene and protein expression level. Due to the divergence between the experimental methods and materials, the effects of microgravity on different plants or different parts are not consistent in each level. More research work is required in the future.

Key words: plant; bioregenerative life supporting system; microgravity; three-dimensions random positioning machine

1 植物在空间探索中的地位和作用

目前,随着在工程技术以及基础建设领域的发展,人类已能进入太空并在一些领域取得了一下进展,但这些对于深入探索并充分利用空间资源相距甚远,正如空间生理学家 Freeman Dyson 所言:

“The chief problem for a manned mission [to space] is not getting there but learning how to survive after arrival. Surviving and making a home away from Earth are problems of biology rather than engineering. Any affordable program of manned exploration must be centered in biology, and its time frame tied to the time frame of biotechnology; a hundred years[...] is probably reasonable. To make human space travel cheap, we will need advanced biotechnology in addition to advanced propulsion systems.”(Brown, 2000)。

在我国,天宫一号已成功发射,这应该只是个预演,随着世界各国对太空资源的开发利用程度越来越深,未来我国要发展自己的长期的有人值守的空间在轨装置。为此,必须建立稳定、可靠的生命保障系统系统用以确保一些长期的在轨实验顺利开展。当前开放式的生命保障系统主要基于物理-化学的方式,这种方法依靠存储和定期再供应生活物资,能实现一定程度上的再生,已可靠地为美国空间项目服务了很多年,但这种主要依靠发射运送生保系统的传统方法存在众所周知的缺点:比如搭载费用高,装运存在风险以及无法用无机物合成食物等问题,存在风险是因为物品在装载、发射对接以及运行等都在一定程度上存在失败的可能性;承载费用高也

是一个弊端,根据目前的技术,搭载 1 kg 重量的物资需要花费大概 10 000 美元的费用,这个费用会随着人类探索的扩展而进一步增加(Davies *et al.*, 2003; Gilroy *et al.*, 2008; Halstead *et al.*, 1987)。

生物再生生命保障系统(Bioregenerative Life Supporting System, BLSS),也称为高级生命保障系统(Advanced Life Supporting System, ALS),或者控制生态生命保障系统(Controlled Ecological Life Supporting System, CELSS, US),或者微生态生命保障系统(Micro-Ecological Life Support System Alternative, MELiSSA, Europe),已提出并存在了几十年(Berkovich *et al.*, 2009; Ferl *et al.*, 2002; Hendrickx *et al.*, 2006),是建立长期有人值守的空间站或者空间农场的基础。虽然生物再生式生命保障系统的引入增加了发射的成本,但从长远来看,能极大地减轻定期、重复供应生保物资的经济压力。对于一个有 6 个以上乘员、时间超过 3 年的飞行任务来讲(比如火星探测),这种能够再生的生命保障系统的优势非常突出(Monje *et al.*, 2003)。鉴于此,人类要把探索的脚步迈向更深的宇宙,发展生物再生式生命保障系统势在必行。

一个典型的 BLSS 循环需要植物发挥其独特的作用完成(Sychev *et al.*, 2008)。高等植物是动物营养的主要生产者,糖类、脂类、蛋白质、膳食纤维和维生素等都可以通过光合作用合成,植物光合作用还可以固定环境中的高浓度 CO₂,释放 O₂,从而达到调节环境中 O₂和 CO₂浓度平衡的作用,同时光合作用的生物量供给高等动物生命活动必需营养元素,而高等动物的代谢废物又可以供养植物,因此实现植物、动物互惠互利;通过呼吸作用,可以从植物

获取一定量的净化水供乘员使用(Aldiss, 1974; Lehto *et al.*, 2006)。由此不难看出, BLSS 的优势在于它能在一个密闭的再生的系统内持续供给氧气、食物等高等动物必需品(Nelson *et al.*, 2008)。一旦氧气、水以及食物等由于某种条件限制(比如距离)无法通过运输经常从地球上获得, 只有生物再生式生保系统能将代谢废物转变为可供利用的生物量(Brown, 2000)。在 IBMP RAS 和 IBP SB RAS 中进行的 BLSS 的实验表明 10 m^2 种植面积的植物一天可以产生 $180 \sim 210 \text{ g O}_2$, 可以为 6 个乘员提供 5% 氧气, 3.6% 的水以及超过 1% 的主食或者 20% 蔬菜(Sychev *et al.*, 2008)。LSS 植物部件的引入, 对于改善乘员的饮食, 提高工作效能具有积极意义(Berkovich *et al.*, 2009)。除此之外, 植物作为 BLSS 部件重要的优势还有种子体积小、易于携带、抗逆性以及生命力强等(Gilroy *et al.*, 2008; Lehto *et al.*, 2006)。植物的绿叶和鲜花还可以为密闭、狭小和嘈杂的空间在轨系统提供勃勃生机和活力, 这对于舒缓乘员紧张压抑的心境, 缓解肉体倦乏具有相当积极的作用(Ferl *et al.*, 2002)。“和平”号空间站“Svet”温室既是具有这种功能的一个代表(Berkovich *et al.*, 2009)。

2 空间微重力环境及地面模拟实验

植物在地球上受到持续重力刺激, 重力影响植物繁衍进化(Monje *et al.*, 2003)。关于重力对植物的影响已经研究了数个世纪, 现已知重力作为一个物理因素影响植物器官的定向(向重力性)和植物发育(重力形态反应)(Merkys *et al.*, 1981)。植物向重力性是指植物器官相对于重力所发生的弯曲反应, 而植物重力形态反应是指重力对植物发育影响产生的效果。研究表明, 植物器官相对于重力的不正确定位, 引发植物形态发生某些变化。重力对植物垂直方向的影响知之甚少, 因此植物重力形态反应的研究有必要包含对植物在重力和微重力条件下的表现进行比较(Hoson *et al.*, 1998)。

地球上的物体受到的重力大概是 $9.8 \text{ m} \cdot \text{s}^{-2}$, 定义为 1 g 。通常意义的微重力是指某处有效重力水平低于此重力, 一般为 $10^{-3} \sim 10^{-6} \text{ g}$ 。这里需要区分几个概念: 低重力(hypogravity)是指重力小于 1 g 但大于 10^{-3} g ; 失重(weighlessness)是指加到物体上的净重力相当于 0 ; 0 g 是指物体没有受到任何重

力作用; 超重力(hypergravity)是指重力大于 1 g (Gilroy *et al.*, 2008)。

任何空间微重力实验都需要大量的地面模拟准备实验作为基础, 并且分析两者之间的关联以便于利用地面模拟实验弥补空间微重力实验条件相对不足并且造价昂贵的缺憾。创造微重力条件可以使用落塔、抛物线飞机、火箭或者在轨卫星, 如飞船或者空间站等(Ruyters *et al.*, 1997)。这些方法所能达到的微重力水平和时间各不相同, 但这些方法都在真正的实验室应用中受到了限制, 因为能够提供的时间有限或者可以利用的机会很少, 这些弊端在对植物的研究上表现的极其明显(Kiss *et al.*, 2009)。

植物生理学家近一个世纪以来一直使用一种叫做“回旋仪”的装置模拟微重力(Hoson *et al.*, 1996; van Loon, 2007), 这实际上是在空间实验资源非常稀少的条件下一种迫不得已的措施, 这一方法的前提假设是一定的旋转速度可以“迷惑”细胞对重力方向的感知, 并且重力方向改变的速度快于细胞对重力方向的感知的响应时间窗口, 因此严格来讲, 旋转培养器可以产生类似微重力的效应, 但并不等价于微重力的作用机制(van Loon, 2007)。一般二维旋转培养器残留的离心力水平为 $10^{-3} \sim 10^{-2} \text{ g}$, 这种影响在研究植物对微重力响应所使用的较大尺寸旋转机构上会更大一些(因为旋转直径较大)(Perbal, 2006)。

为更有效地模拟微重力效应, 随着研究工作的进一步开展, 回旋仪已经从最初的只沿着水平方向、以固定的速度旋转, 发展为可以沿着水平和垂直两个方向、并在一定的速度范围内($0 \sim 2 \text{ RPM}$)随机旋转, 这种旋转可以是位于其上的植物不停改变对重力的方向, 这样最大程度的抵消地球上的单侧重力效应(但实际上重力没有消失)(Hoson *et al.*, 1996)。水平和垂直方向的转动分别由两个减速步进马达驱动, 照明装置固定于旋转轴的对面。这种旋转方向和速度都随时间随机改变的设备称为三维回旋装置(Three Dimensions Random Positioning Machine, RPM)。至于此上的材料所能感受的最大重力加速度可以低至 10^{-3} g (van Loon, 2007)。到目前为止, 确实有部分空间实验结果与在地面使用旋转培养器得到的结果相似或者一致, 但两者的机制却完全不同, 尽管如此, 使用旋转培养器用于微重力效应的模拟研究, 仍是目前的地面微重力生物学研究的主要方法之一。

3 国内外研究微重力对植物影响的主要进展

越来越多的对生物复杂机制的研究表明,环境因素作为一种独特的必须的调节信号,在影响植物发育的、异乎寻常复杂的基因调控网中的特殊作用。微重力是太空最重要也是最独特的环境条件之一,改变正常重力条件对植物而言意味着一种环境胁迫,研究真实以及模拟微重力对不同植物种类,不同植物部位的影响诸多已见文献报道,以短期或者模式植物拟南芥居多,研究方向集中在植物的生长发育和生理反应,比如表型变化或者与重力相关的激素或者钙离子的再分配。

3.1 植物营养生长方面

3.1.1 发芽和主根定位 三维回旋装置对很多植物物种发芽以及营养生长几乎没有影响,短期处理能保持正常,但影响形态发生以及生长定位,取决于胚的方位(Hoson *et al.*, 2001),长时间处理(5 d 以上)表现出生长延滞,休止直至死亡(Colla *et al.*, 2007)。植物根系具有向重力性,正常条件下垂直生长,但回旋处理影响了根的向重力性,表现为弯曲或盘旋生长,甚至表现负向地性,表型类似一个负向地性突变体(De Micco *et al.*, 2006)。玉米的主根经三维回旋处理后不再垂直生长,而是表现一定程度的弯曲(Hoson *et al.*, 1995)。空间飞行实验表明,真实微重力条件下,水稻根弯曲的表现和三维回旋处理一致(Hoson *et al.*, 2001)。微重力条件下主根弯曲可能与植物自身的一些特性相关,在正常重力条件下被修正。模拟微重力条件下主根生长与定位研究表明,在单侧重力刺激缺失的情况下,植物根尖可能会向各个方向发生弯曲,取决于种子中胚的方位(Hoson *et al.*, 1998)。

3.1.2 根系生长 在过去的很多实验中观察了植物根系生长指数,然而结果通常是彼此矛盾的,这可能归因于植物种类,培养条件,处理时间以及苗龄(Hoson *et al.*, 2001)。分析已有的研究结果发现,模拟微重力在处理 1~2 d 之内对主根生长没有影响,几天后表现为刺激生长(时间根据品种有所不同),随后表现轻微的抑制作用。因此可见,模拟微重力对主根的生长作用是微弱并且可以累积的(Hoson, 1994)。水稻根系在空间微重力条件下比

地面对照显著增长,空间微重力刺激根系增长的程度随生长进行更加明显(Hoson *et al.*, 2003)。甘蓝型油菜经回旋处理后其根系表现与此相似,经 5 d 回旋处理后,主根变长变细(Aarrouf *et al.*, 2003)。空间条件下生长的拟南芥根毛数量大增,推测可能与生长环境中乙烯的积累有关(Perbal, 2006)。模拟和真实微重力条件下,主根的顶端优势削弱,侧根加速生长,这可能是因为微重力改变了根系生长素之间的平衡(Perbal, 2006)。

3.1.3 地上部分生长 多种不同的植物材料经三维回旋模拟微重力处理后,其地上表型变化大致可以分为两种,一种在生长点位置呈现自发弯曲,胚芽鞘和上胚轴即属于此类;另一种是不发生弯曲,仍然直立生长,下胚轴属于此类(Hoson *et al.*, 2001)。Claassen 和 Spooner 的研究表明在微重力条件,地上部分生长势下或高或低于正常重力条件。研究微重力对植物地上部分生长最著名的实验是在俄罗斯“礼炮”号-6 和“礼炮”号-7 航天飞机是开展的。实验材料分别选取了拟南芥、水芹以及生菜,结果表明,相对于设于空间条件下的 1 g 对照、0.01 g 和 0.1 g 微重力条件下,受试材料的下胚轴增长了 8%~16% (Perbal, 2006)。

比较微重力条件下植物地上和地下部分的生长情况发现,微重力对这两种器官的影响大致相似,表现为前 1~3 d 内不产生明显效果,随后将近一周时间内起到促进作用,再以后则会对主根和茎的顶端优势起一定的抑制作用(Perbal, 2006)。结合回旋仪实验结果发现,微重力对根系的影响比茎严重(Hoson *et al.*, 2001)。

3.1.4 激素水平 生长素和脱落酸参与植物的向重力反应,因此很可能在微重力的影响下,植物体内其极性运输和分配会受到抑制,从而导致植物的生长和发育受阻,尤其是在生殖阶段(Aarrouf *et al.*, 1999; Miyamoto *et al.*, 1999)。Aarrouf *et al.* 研究发现菜籽幼苗回旋处理 5、10 以及 25 d 后,前两者相对应对照含量略高,但到 25 d 后基本相同。结果说明,模拟微重力对激素的影响体现在植物生长的特定阶段。黄化豌豆幼苗上胚轴中生长素极性运输在三维回旋条件下没有太大改变,因此其自发形态发生与 1 g 对照相同(Hoshino *et al.*, 2004)。由此,模拟微重力对植物激素的含量和发布的影响甚微,但是可以累积,作用于生长发育一段时间之后(Shimazu *et al.*, 2003)。

3.2 细胞壁发育

微重力对植物细胞壁的影响体现在纤维素和木质素的含量减少上(Perbal, 2006; Yuda *et al.*, 2000)。最近的通过对拟南芥胚轴和水稻胚芽鞘的物理特性的研究发现,细胞壁的塑性不可逆增加(Perbal, 2006)。而 Hoson *et al.*(2003)对空间飞行后的水稻根系材料的研究表明单位体积内纤维素和结构多糖的含量明显降低,但高相对分子质量多糖在半纤维素组分中所占比例明显上升,说明微重力降低细胞壁的厚度,导致空间条件下水稻根系伸长增加。细胞壁这些成分的变化将能影响其机械性能,而这又有可能与微重力条件下高等植物根和茎的自发弯曲相关(Hoson *et al.*, 1996)。通过对小麦的细胞壁分析显示,STS-51 上飞行 10 d 对细胞壁生物聚合物的合成和纤维素微纤丝的沉积影响甚微(Levine *et al.*, 2001)。空间微重力条件对烟草 BY-2 细胞形状、微管和纤维素微纤丝的组织影响甚微(Sieberer *et al.*, 2009)。

3.3 细胞和细胞亚结构

微重力环境影响细胞周期,细胞生长和细胞增殖这两个过程在地面环境下紧密关联,但实验表明空间微重力环境加速细胞增殖,与之相反的是细胞生长受到了阻滞,因此两者表现出了不同步性(Matía *et al.*, 2010)。微重力影响细胞骨架中碳水化合物和脂类代谢,改变钙离子信号参与的蛋白质表达(Kordyum, 1997; Sieberer *et al.*, 2009)。微重力对植物细胞的影响是改变了细胞间钙离子的浓度平衡(Kordyum, 2003),从而影响依赖钙离子的细胞骨架重组,导致植物对重力的反应发生改变(Sobol *et al.*, 2009)。相对于 1 g 的地面对照,无论空间真实微重力还是模拟微重力条件,植物样品单个细胞中细胞分化能力增强,并且伴随着核糖体生物合成减少(Hoson *et al.*, 2003)。拟南芥幼苗经空间飞行 4 d 后,其根尖分生区细胞中核糖体体积和活性均比地面对照有所降低(Matía *et al.*, 2005)。三维回旋仪处理拟南芥根尖后比较原质体定位,结果与真实微重力条件相同,细胞中超微结构也没有根本性的影响(Liu *et al.*, 1999)。通常情况下,边缘分生组织细胞内细胞器体积减小,线粒体浓缩,基质电子浓度升高,脊膨胀导致相对体积增加,但数量没有变化(Kordyum, 1994)。而在核心分生组织,线粒体规模和超微结构与之相似(Stutte *et al.*, 2005)。回旋处理 3、5、7 d 后的水稻叶绿素含量高

于对照,但叶绿素 a/b 值降低,处理 7 d 后,叶绿素含量增加的速度放缓(Perbal, 2006)。在研究选择的梨、桃等木本植物中,模拟微重力对花粉的萌发数量、花粉管发育影响很小,但也有研究材料中核酸组成和精细胞迁移受到一定程度的阻碍,与品种有关系(De Micco *et al.*, 2006)。Lepidium 根系淀粉粒的分布,经 RPM 模拟微重力和真正微重力条件下相同,但模拟微重力处理的淀粉粒体积增大,而一项利用野生型和淀粉粒合成突变体的研究表明,经空间搭载实验后,这两种材料中淀粉的含量均低于各自的对照(Guisinger *et al.*, 1999; Laurinavičius *et al.*, 1996)。

3.4 基因和蛋白表达

三维回旋处理对拟南芥蛋白质表达的影响甚少,并且影响是短暂的,因为结果表现 16 小时候回归到正常的表达模式(Soh *et al.*, 2011)。空间飞行 4 d 的拟南芥二维蛋白电泳显示与地面对照表现出明显差异(Matía *et al.*, 2005)。国际空间站生长 23 d 的矮生麦与同龄的地面对照比较基因表达没有明显改变(Gilroy *et al.*, 2008),与之相反,fern *Ceratopteris richardii* 在空间微重力条件下基因表达发生明显变化的情况。Paul *et al.*(2005)报道拟南芥经过空间飞行微重力处理后,182 个基因表达量高于地面对照 4 倍。拟南芥悬浮细胞系也表现出相同的反应,这些基因包括:氨基酸转运体、精氨酸脱羧酶、甘油二酯激酶、丝氨酸激酶、MAP 激酶、磷脂酰肌醇特异性磷脂酶、丙酮酸激酶、受体样激酶和一个 WRKY 型基因(Martzivanou *et al.*, 2006)。这些研究结果可能预示着植物基因组对微重力处理的敏感程度依赖于基因组的大小。Hyuncheol *et al.*(2011)利用 Microarrays 研究了三维回旋处理 6 d 后拟南芥基因表达变化情况,这也是目前为止处理时间最长的报道。研究结果显示,约有 500 个基因的表达发生了明显变化,其中 325 个表达上调,177 个表达下调。

4 微重力对植物影响的研究趋势

国内外的研究微重力对植物的影响的报道有的采用真实空间微重力条件,也有地面实验利用三维回旋模拟微重力,研究层次体现在生理水平,细胞或者亚细胞结构水平以及基因表达水平的,研究所涉及的植物材料有多种,但对于长期微重力条件下植

物的表现研究很少。短期空间或者模拟实验(通常2~14 d)在研究微重力效应对植物一些特定方面的影响已经非常有效,比如膜生理、胞间通讯、基因表达调控、酶活性、细胞再生和分化以及重力感应细胞的组织化等。但是,如果要了解植物细胞或者组织对微重力的适应能力,明确植物在空间环境的世代更替能力,长期实验(半个生长周期或者更多)是非常必须的,可以使得研究者了解植物在这个条件下的反应如何以及采取何种有效方法保证植物很好的生长和发育。

近年来,利用不同的微重力模拟装置开展了大量的并且针对不同物种的研究工作,由于模拟微重力的方法、植物材料等之间的差异,目前关于微重力对植物的影响研究在各个水平上并无规律性的或者一致性的结论。并且大多数的研究者并没有将模拟微重力实验的结果与空间微重力条件下的实验结果进行比较,没有这样的直接比较,很难说清楚植物产生的反应是来自于这种装置的模拟微重力效应还是模拟技术本身可能带来的副效用。因此,针对某一种模拟微重力装置是否有效不能定论,今后在开发新的模拟微重力装置方面的研究工作时应首先注重这方面的实验设计。

研究空间微重力条件下植物的反应机制有助于我们理解地球重力对植物生理过程、重力感应以及器官极性等方面的影响,目前此项研究工作仍然任重道远。随着分子生物学技术的发展,尤其是多种模式植物基因组测序工作的完成,利用遗传学和基因组学技术,从基因组水平或者蛋白质组水平研究植物重力学和空间生物学,将有助于从分子本质理解植物对空间条件的反应的机制,并且利用这种机制采取措施以使植物适应空间的条件,比如可以利用基因工程的方式改造或者调控植物对空间条件的反应,培养出适应空间环境的新品种(Lehto *et al.*, 2006)。

参考文献:

- Aarouf J, Darbelley N, Demandre C, *et al.* 1999. Effect of horizontal clinorotation on the root system development and on lipid breakdown in rapeseed (*Brassica napus*) seedlings [J]. *Plant Cell Physiol*, **40**(4):396-405
- Aarouf J, Demandre C, Darbelley N, *et al.* 2003. Development of the primary root and mobilisation of reserves in etiolated seedlings of *Brassica napus* grown on a slowly rotating clinostat[J]. *J Plant Physiol*, **160**(4):409-413
- Aarouf J, Schoevaert D, Maldiney R, *et al.* 1999. Changes in hormonal balance and meristematic activity in primary root tips on the slowly rotating clinostat and their effect on the development of the rapeseed root system[J]. *Physiol Plant*, **105**(4):708-718
- Aldiss BW. 1974. *Space Opera: An Anthology of Way-back-when Futures*[M]. London: Weidenfeld & Nicolson
- Berkovich YA, Smolyanina S, Krivobok N, *et al.* 2009. Vegetable production facility as a part of a closed life support system in a Russian Martian space flight scenario[J]. *Adv Space Res*, **44**(2):170-176
- Brown CS. 2000. Programmable plants: development of an in-plant system for the remote monitoring and control of plant function for life support[J]. *Curr Opin Plant Biol*, **3**
- Colla G, Rouphael Y, Cardarelli M, *et al.* 2007. Growth, yield and reproduction of dwarf tomato grown under simulated microgravity conditions[J]. *Plant Biosyst*, **141**(1):75-81
- Davies FT, Lacey R, He C. 2003. Growing plants for NASA-challenges in lunar and martian agriculture, **53**:59-64
- De Micco V, Aronne G, De Pascale S. 2006. Effect of simulated microgravity on seedling development and vascular differentiation of soy[J]. *Acta Astronaut*, **58**(3):139-148
- De Micco V, Scala M, Aronne G. 2006. Effects of simulated microgravity on male gametophyte of *Prunus*, *Pyrus*, and *Brassica* species[J]. *Protoplasma*, **228**(1-3):121-126
- De Micco V, Scala M, Aronne G. 2006. Evaluation of the effect of clinostat rotation on pollen germination and tube development as a tool for selection of plants in space[J]. *Acta Astronaut*, **58**(9):464-470
- Ferl R, Wheeler R, Levine HG, *et al.* 2002. Plants in space[J]. *Curr Opin Plant Biol*, **5**(3):258-263
- Gilroy S, Masson PH. 2008. *Plant tropisms*; Wiley Online Library.
- Guisinger MM, Kiss JZ. 1999. The influence of microgravity and spaceflight on columella cell ultrastructure in starch-deficient mutants of *Arabidopsis*[J]. *Am J Bot*, **86**(10):1357-1366
- Halstead TW, Dutcher FR. 1987. Plants in space[J]. *Ann Rev Plant Physiol*, **38**(1):317-345
- Hendrickx L, De Wever H, Hermans V, *et al.* 2006. Microbial ecology of the closed artificial ecosystem MELiSSA (Micro-Ecological Life Support System Alternative): reinventing and compartmentalizing the Earth's food and oxygen regeneration system for long-haul space exploration missions[J]. *Res Microbiol*, **157**(1):77-86
- Hoshino T, Miyamoto K, Ueda J. 2004. Automorphosis and auxin polar transport of etiolated pea seedlings under microgravity conditions[J]. *Biol Sci Space*, **18**(3):94-95
- Hoson T. 1994. Automorphogenesis of maize roots under simulated microgravity conditions[J]. *Plant Soil*, **165**(2):309-314
- Hoson T, Kamisaka S, Buchen B, *et al.* 1996. Possible use of a 3-D clinostat to analyze plant growth processes under microgravity conditions[J]. *Adv Space Res*, **17**(6-7):47-53
- Hoson T, Kamisaka S, Yamamoto R, *et al.* 1995. Automorphosis of maize shoots under simulated microgravity on a 3-dimensional clinostat[J]. *Physiol Plant*, **93**(2):346-351
- Hoson T, Kamisaka S, Yamashita M, *et al.* 1998. Automorphosis of higher plants on a 3-D clinostat[J]. *Adv Space Res*, **21**(8-9):1229-1238
- Hoson T, Saiki M, Kamisaka S, *et al.* 2001. Automorphogenesis and gravitropism of plant seedlings grown under microgravity conditions[J]. *Adv Space Res*, **27**(5):933-940

- Hoson T, Soga K. 2003. New aspects of gravity responses in plant cells[J]. *Int Rev Cytol*, **229**:209–244
- Hoson T, Soga K, Wakabayashi K, et al. 2003. Growth and cell wall changes in rice roots during spaceflight[J]. *Plant Soil*, **255**(1):19–26
- Kiss JZ, Kumar P, Millar KDL, et al. 2009. Operations of a spaceflight experiment to investigate plant tropisms[J]. *Adv Space Res*, **44**(8):879–886
- Kordyum E. 1994. Effects of altered gravity on plant cell processes; results of recent space and clinostatic experiments[J]. *Adv Space Res*, **14**(8):77–85
- Kordyum EL. 1997. Biology of plant cells in microgravity and under clinostating[J]. *Int Rev Cytol*, **171**:1–78
- Kordyum EL. 2003. Calcium signaling in plant cells in altered gravity[J]. *Adv Space Res*, **32**(8):1 621–1 630
- Laurinavius R, Štokus A, Buchen B, et al. 1996. Structure of cress root statocytes in microgravity (BION-10 mission) [J]. *Adv Space Res*, **17**(6):91–94
- Lehto KM, Lehto HJ, Kanervo EA. 2006. Suitability of different photosynthetic organisms for an extraterrestrial biological life support system[J]. *Res Microbiol*, **157**(1):69–76
- Levine LH, Heyenga AG, Levine HG, et al. 2001. Cell-wall architecture and lignin composition of wheat developed in a microgravity environment[J]. *Phytochemistry*, **57**(6):835–846
- Liu M, Wang YL, Xue H, et al. 1999. A study on the ultrastructure of plant cell under simulated microgravity[J]. *Space Med Med Eng (Beijing)*, **12**(5):360–363
- Martizanov M, Babbick M, Cogoli-Greuter M, et al. 2006. Microgravity-related changes in gene expression after short-term exposure of *Arabidopsis thaliana* cell cultures[J]. *Protoplasma*, **229**(2):155–162
- Matía I, González-Camacho F, Herranz R, et al. 2010. Plant cell proliferation and growth are altered by microgravity conditions in spaceflight[J]. *J Plant Physiol*, **167**(3):184–193
- Matía I, González-Camacho F, Marco R, et al. 2005. Nucleolar structure and proliferation activity of *Arabidopsis* root cells from seedlings germinated on the International Space Station[J]. *Adv Space Res*, **36**(7):1 244–1 253
- Merkys A, Laurinavičius R, Rupainene O, et al. 1981. Gravity as an obligatory factor in normal higher plant growth and development[J]. *Adv Space Res*, **1**(14):109–116
- Miyamoto K, Oka M, Yamamoto R, et al. 1999. Auxin polar transport in *Arabidopsis* under simulated microgravity conditions. Relevance to growth and development[J]. *Adv Space Res*, **23**(12):2 033–2 036
- Monje O, Stutte G, Goins G, et al. 2003. Farming in space: environmental and biophysical concerns[J]. *Adv Space Res*, **31**(1):151–167
- Nelson M, Dempster W, Allen J. 2008. Integration of lessons from recent research for “Earth to Mars” life support systems[J]. *Adv Space Res*, **41**(5):675–683
- Paul A-L, Popp MP, Gurley WB, et al. 2005. *Arabidopsis* gene expression patterns are altered during spaceflight[J]. *Adv Space Res*, **36**(7):1 175–1 181
- Perbal G. 2006. Plant development in microgravity [J]. *Fund Space Biol*:227–290
- Ruyters G, Scott TK. 1997. Future research in plant biology in space; summary of critical issues and recommendations of the workshop[J]. *Planta*, **203**:S211–S213
- Shimazu T, Miyamoto K, Ueda J. 2003. Growth and development, and auxin polar transport of transgenic *Arabidopsis* under simulated microgravity conditions on a three-dimensional clinostat [J]. *Biol Sci Space*, **17**(4):288–292
- Sieberer BJ, Kieft H, Franssen-Verheijen T, et al. 2009. Cell proliferation, cell shape, and microtubule and cellulose microfibril organization of tobacco BY-2 cells are not altered by exposure to near weightlessness in space [J]. *Planta*, **230**(6):1 129–1 140
- Sobol M, Kordyum E. 2009. Distribution of calcium ions in cells of the root distal elongation zone under clinorotation[J]. *Microgravity Sci Technol*, **21**(1):179–185
- Soh H, Auh C, Soh W-Y, et al. 2011. Gene expression changes in *Arabidopsis* seedlings during short- to long-term exposure to 3-D clinorotation[J]. *Planta*, **234**(2):255–270
- Stutte G, Monje O, Goins G, et al. 2005. Microgravity effects on thylakoid, single leaf, and whole canopy photosynthesis of dwarf wheat[J]. *Planta*, **223**(1):46–56
- Sychev VN, Levinskikh MA, Podolsky IG. 2008. Biological component of life support systems for a crew in long-duration space expeditions[J]. *Acta Astronaut*, **63**(7):1 119–1 125
- van Loon JJWA. 2007. Some history and use of the random positioning machine, RPM, in gravity related research [J]. *Adv Space Res*, **39**(7):1 161–1 165
- Yuda T, Miyamoto K, Shimazu T, et al. 2000. Effects of microgravity conditions simulated by a 3-dimensional clinostat on osmotic concentrations and mechanical properties of cell walls in relation to plant growth and development[J]. *Biol Sci Space*, **14**(3):186–187